

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PARMA

Dottorato di ricerca in Biologia del Comportamento

Ciclo XXVII

**DUE COMPITI, UNA MANO:
EVOLUZIONE DELLA PREFERENZA
MANUALE NEI PRIMATI NON-UMANI**

Coordinatore:

Chiar.mo Prof. Stefano Parmigiani

Tutor:

Chiar.ma Prof.ssa Paola Maria Valsecchi

Dottoranda: Barbara Regaiolli

[...] Insomma, stando a come
si comporta il bonobo,
la scimmia
è l'evoluzione dell'uomo!

Da “*Bonobo Power*”
Caparezza

ABSTRACT

La preferenza manuale è l'asimmetria comportamentale più evidente nell'uomo; lo studio della lateralizzazione manuale nei primati non-umani può rappresentare una strategia ottimale per comprendere le origini evolutive e il valore adattativo della preferenza manuale nella nostra specie. Lo scopo di questo progetto è stato valutare la preferenza manuale in azioni semplici e complesse in 32 scimmie del Vecchio Mondo e 26 scimmie antropomorfe, confrontandola poi fra i due gruppi; inoltre, si è andati a considerare l'effetto di sesso ed età sulla preferenza manuale. Questo progetto si compone di 3 diversi studi: un *low-level task* (scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe), un *high-level task* (scimmie del Vecchio Mondo) e un *tool-use task* (scimpanzé). Nel *low-level task*, sono stati raccolti dati relativi alla preferenza manuale in azioni semplici e spontanee (*foraging*, manipolazione e locomozione). Nell'*high-level task* e nel *tool-use task*, invece, sono stati raccolti dati circa la preferenza manuale durante l'interazione con degli apparati sperimentali (compito complesso). Nel *low-level task*, è emersa una preferenza per l'uso della mano destra a livello di gruppo; inoltre, l'uso preferenziale della la mano destra a livello di gruppo è stato riscontrato anche nell'ambito di manipolazione e locomozione. Per quanto riguarda sesso ed età, gli *H-index* per la manipolazione sono risultati essere significativamente più elevati nei maschi rispetto alle femmine nelle scimmie del Vecchio Mondo; inoltre, è stata trovata una correlazione positiva significativa fra i valori degli *H-index* per la manipolazione e l'età dei soggetti. Per quanto riguarda il confronto fra i due gruppi, gli *H-index* per la manipolazione sono risultati essere significativamente maggiori nelle scimmie antropomorfe rispetto che in quelle del Vecchio Mondo. Questi risultati suggeriscono che fattori quali postura e complessità del compito sembrano avere un ruolo importante nell'evoluzione della preferenza manuale dei primati; inoltre, anche il sesso e l'esperienza individuale dei soggetti potrebbero essere rilevanti nella determinazione della lateralizzazione manuale dei soggetti. Per quanto riguarda *high-level task* e *tool-use task*, non è emersa una preferenza manuale significativa in alcuna delle azioni considerate. Tuttavia, gli *ABS-HI* (forza della preferenza manuale) per recupero del cibo e manipolazione sono risultati essere significativamente più elevati in *high-level task* e *tool-use task* rispetto che nel *low-level task*. Pertanto, la complessità del compito sembra giocare un ruolo fondamentale nella determinazione di una preferenza manuale, anche se unicamente a livello individuale.

ABSTRACT

Handedness is the most obvious behavioural asymmetry in humans: the study of manual lateralization in non-human primates could represent an optimal way to investigate the evolutionary origin and the adaptive value of handedness in our species. The aim of this project is to investigate and compare the hand preference in 32 Old World monkeys and 26 apes during simple and complex tasks, assessing the effect of sex and age on primate handedness. Three different studies were done: a low-level task (Old World monkeys and apes), an high-level task (Old World monkeys) and a tool-use task (chimpanzees). In the low-level task, data about simple and spontaneous actions (foraging, locomotion and manipulation) were collected. In the high-level task and in the tool-use task, data about the hand preference during the interaction with an experimental apparatus (complex task) were collected. In the low-level task, a significant group level right hand preference was found. Furthermore, a strong bias toward right hand use for starting locomotion and for manipulation were reported. Considering the effect of sex and age, in the Old World monkey sample, the *H-index* for manipulation were significantly higher in females than in males. Furthermore, a positive correlation between the H-index for manipulation and the age of the subjects was found. Regarding the comparison between the different groups, the H-index for manipulations were significantly higher in apes than in Old World monkeys. These results suggest an important role of factors such as posture and task complexity in the evolution of primate manual lateralization; in addition, the sex as well as the individual experience of the subjects seem to be relevant in the determination of primate hand preference. In the high-level and the tool-use tasks, no significant hand preference for any of the actions considered was reported. However, the ABS-HI (strength of the hand preference) for food retrieval and manipulation were significantly higher in the high-level and in the tool-use tasks than in the low-level task. Therefore, task complexity seems to play a key role in the determination of hand preference, although only at the individual level.

Indice

Capitolo 1: INTRODUZIONE.....	1
1.1 La lateralizzazione cerebrale.....	1
<i>1.1.1 L'emisfero sinistro e l'estensione della risposta comportamentale.....</i>	<i>2</i>
<i>1.1.2 L'emisfero destro e le emozioni.....</i>	<i>3</i>
<i>1.1.3 L'emisfero destro e le abilità spaziali.....</i>	<i>6</i>
1.2 La preferenza manuale e altre asimmetrie motorie....	6
1.3 Perché essere lateralizzati conviene.....	9
<i>1.3.1 La lateralizzazione a livello di popolazione: strategia evolutivamente stabile.....</i>	<i>12</i>
1.4 Asimmetrie macro- e micro-strutturali nella corteccia cerebrale dell'uomo e di altri mammiferi.....	15
<i>1.4.1 L'evoluzione dell'uso delle mani nei primati.....</i>	<i>17</i>
<i>1.4.2 Asimmetrie scheletriche e preferenza manuale: dagli scimpanzé all'uomo moderno.....</i>	<i>19</i>
1.5 Le principali teorie volte a spiegare la preferenza manuale nei primati non-umani	22
<i>1.5.1 La "Postural Origin Theory" (POT).....</i>	<i>22</i>
<i>1.5.1a Proscimmie: preferenza per la mano sinistra e specializzazione dell'emisfero destro nella presa.....</i>	<i>23</i>
<i>1.5.1b La preferenza manuale nelle scimmie non antropomorfe.....</i>	<i>24</i>
<i>1.5.1c La preferenza manuale nelle scimmie antropomorfe.....</i>	<i>25</i>
<i>1.5.2 Teorie genetiche della preferenza manuale.....</i>	<i>28</i>
<i>1.5.2a La "Right Shift Theory".....</i>	<i>29</i>

1.5.2b McManus e la “Dextral/Chance Theory”	30
1.5.2c Preferenza manuale e scoperte genetiche recenti.....	31
1.5.3 La “Task Complexity Theory”	33
1.5.3a Preferenza manuale nei low-level task.....	34
1.5.3b Preferenza manuale negli high-level task.....	34
1.5.3c Differenza fra “handedness” e “manual specialization”	35
1.5.3d Compiti uni-manuali vs bi-manuali.....	37
1.5.3e Preferenza manuale e complessità del compito nell'uomo	37
1.5.3f Preferenza manuale e complessità del compito nei primati non- umani.....	38
1.5.3g Il tube-task nello studio della preferenza manuale.....	39
1.5.4 La classificazione della preferenza manuale di McGrew e Marchant (1997).....	41
1.6 Età e lateralizzazione: ruolo di invecchiamento ed esperienza	
individuale.....	42
1.6.1 Lateralizzazione manuale e invecchiamento nell'uomo	42
1.6.2 Lateralizzazione manuale ed esperienza nei primati non-umani.....	44
1.7 Sesso e preferenza manuale: testosterone e lateralizzazione cerebrale.....	48
1.7.1 Sesso e preferenza manuale nei primati non-umani.....	49
1.8 Preferenza manuale e locomozione.....	51
1.8.1 Preferenza manuale e postura nei primati non umani.....	52
1.8.2 Lateralizzazione manuale e locomozione: lo studio della morfologia scheletrica.....	55
1.8.3 Lateralizzazione nella locomozione e Postural Origin Theory.....	55

1.9 Problematiche comuni nello studio della preferenza manuale	58
1.9.1 Specificità e complessità del compito	58
1.9.2 La numerosità del campione e dei dati raccolti	59
1.9.3 Studi in cattività e in natura	59
1.9.4 Metodi di campionamento: bout ed eventi	60
1.9.5 H-index e z-score nella classificazione della preferenza manuale a livello individuale	61
Capitolo 2: MATERIALI E METODI	63
2.1 Area di studio	63
2.1.1 Il Parco Natura Viva	63
2.1.2 Lo Zoologischer Garten di Berlino	63
2.2 Soggetti e aree sperimentali	64
2.2.1 Scimmie del Vecchio Mondo	65
2.2.2 Scimmie antropomorfe	67
2.3 Low-level task: la preferenza manuale in azioni semplici e spontanee nelle scimmie del Vecchio mondo e nelle scimmie antropomorfe	73
2.3.1 Periodo di studio	73
2.3.2 Soggetti di studio	73
2.3.3 Procedura e raccolta dati	73
2.4 High-level task: preferenza manuale in un compito complesso nelle scimmie del Vecchio Mondo	77
2.4.1 Periodo di studio	77
2.4.2 Soggetti di studio	77
2.4.3 L'apparato sperimentale	77

2.4.4	<i>Procedura e raccolta dati</i>	78
2.5	<i>Tool-use task: preferenza manuale in un compito complesso</i>	
	negli scimpanzé	81
2.5.1	<i>Periodo di studio</i>	81
2.5.2	<i>Soggetti di studio</i>	81
2.5.3	<i>L'apparato sperimentale</i>	81
2.5.4	<i>Procedura e raccolta dati</i>	82
2.6	Analisi statistica	85
	Obiettivi	88
	Previsioni	90
	Capitolo 3: RISULTATI	91
3.1	<i>Low-level task: la preferenza manuale in azioni semplici e spontanee</i>	
	nelle scimmie del Vecchio mondo e nelle scimmie antropomorfe	91
3.1.1	<i>La preferenza manuale nei primati non-umani studiati</i>	91
3.1.2	<i>La preferenza manuale nelle diverse azioni</i>	92
3.1.3	<i>Effetto del sesso sulla preferenza manuale</i>	95
3.1.4	<i>Effetto dell'età sulla preferenza manuale</i>	96
3.1.5	<i>Confronto fra preferenza manuale nelle scimmie del Vecchio Mondo e antropomorfe</i>	98
3.1.6	<i>La preferenza manuale nell'ambito di ciascun gruppo: scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe</i>	100
3.1.6a	<i>La preferenza manuale nelle scimmie del Vecchio Mondo</i>	101
3.1.6b	<i>La preferenza manuale nelle scimmie antropomorfe</i>	112

3.2 High-level task: preferenza manuale in un compito complesso	
nelle scimmie del Vecchio Mondo	122
3.2.1 <i>La preferenza manuale nelle diverse azioni di un compito complesso</i> <i>(high-level task) nelle scimmie del Vecchio Mondo</i>	122
3.2.2 <i>Effetto del sesso sulla preferenza manuale nell'high-level task nelle</i> <i>scimmie del Vecchio Mondo</i>	127
3.2.3 <i>Effetto dell'età sulla preferenza manuale nell'high-level task delle</i> <i>scimmie del Vecchio Mondo</i>	128
3.2.4 <i>La preferenza manuale nelle diverse specie di scimmie del Vecchio</i> <i>Mondo coinvolte nell'high-level task</i>	131
3.2.5 <i>La preferenza manuale in compiti semplici e complessi: low-level vs</i> <i>high-level task nelle scimmie del Vecchio Mondo</i>	133
3.3 Tool-use task: preferenza manuale in un compito complesso	
negli scimpanzé	136
3.3.1 <i>La preferenza manuale nelle diverse azioni di un compito complesso</i> <i>(tool-use task) negli scimpanzé</i>	136
3.3.2 <i>Effetto del sesso sulla preferenza manuale nel tool-use task negli</i> <i>scimpanzé</i>	140
3.3.3 <i>Effetto dell'età sulla preferenza manuale nel tool-use task degli</i> <i>scimpanzé</i>	141
3.3.4 <i>La preferenza manuale in compiti semplici e complessi: low-level task</i> <i>vs tool-use task negli scimpanzé</i>	143
Capitolo 4: DISCUSSIONI E CONCLUSIONI	147
4.1 <i>La preferenza manuale in azioni semplici e spontanee (low-level</i> <i>task)</i>	148

4.2	<i>La preferenza manuale in scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe</i>	150
4.3	<i>Preferenza manuale e complessità del compito</i>	151
4.3.1	<i>High-level task nelle scimmie del Vecchio Mondo</i>	151
4.3.2	<i>Tool-use task nelle scimmie antropomorfe</i>	152
4.4	<i>Effetto di specie di appartenenza, sesso ed età sulla preferenza manuale</i>	153
4.4.1	<i>Preferenza manuale nelle diverse specie</i>	153
4.4.2	<i>Preferenza manuale in femmine e maschi</i>	154
4.4.3	<i>Preferenza manuale ed età</i>	156
4.5	<i>Preferenza manuale in azioni semplici e complesse: recupero del cibo e manipolazione</i>	157
4.5.1	<i>Preferenza manuale nel recupero del cibo: foraging vs recupero dall'apparato</i>	158
4.5.2	<i>Preferenza manuale nella manipolazione: manipolazione spontanea, manipolazione dell'apparato e uso di strumenti</i> ...	159
	Allegato 1: Le specie di studio	161
	Bibliografia	187

1.

INTRODUZIONE

1.1 La lateralizzazione cerebrale

Le asimmetrie del corpo hanno caratterizzato i cordati fino dai primi stadi della loro evoluzione e si sarebbero manifestate in termini di lateralizzazione del sistema nervoso centrale e del comportamento in tutte le specie di vertebrati e invertebrati (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013) (Fig. 1.1).

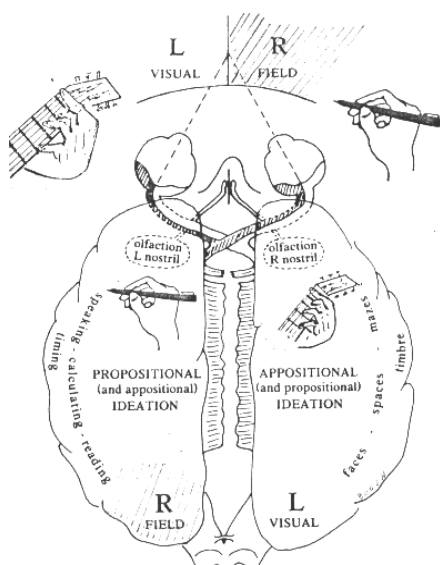


Figura 1.1: rappresentazione schematica della specializzazione emisferica per le diverse funzioni nel cervello umano.

Nel tentativo di descrivere la lateralizzazione cerebrale si cerca spesso di riassumere in modo semplice l'organizzazione del cervello. A grandi linee, nell'uomo l'emisfero sinistro è considerato come area coinvolta nel linguaggio, mentre il destro sembra essere il lato "emotivo"; tuttavia, l'intensa comunicazione inter-emisferica al momento dell'identificazione di uno stimolo rende difficile ogni forma di categorizzazione delle funzioni dei due emisferi. Ad esempio, l'intervento dell'emisfero sinistro subito dopo l'identificazione di uno stimolo e del suo valore "emozionale" da parte dell'emisfero destro esprime bene l'esistenza di un'interazione complessa fra i lati del cervello. In linea di massima, le abilità principali controllate in modo asimmetrico dal cervello dei vertebrati

potrebbero essere riassunte come la capacità di selezionare uno stimolo a cui rispondere e di mantenere in auge la risposta, evitando distrazione di alcun tipo, e l'abilità di individuare e registrare le svariate proprietà di una scena o di un oggetto (in contrasto all'abilità di concentrare l'attenzione su una particolare caratteristica sulla quale basare la risposta comportamentale). La prima capacità (selezione dello stimolo e mantenimento della risposta) è ampiamente associata a strutture presenti nel lato sinistro del cervello, mentre la seconda (registrare le proprietà di una scena/oggetto) sarebbe associata a strutture presenti nel lato destro. Il controllo da parte dell'emisfero sinistro tende anche a sopprimere la risposta a stimoli che evocano risposte emotive: queste sono generate in modo più immediato e, sotto il controllo del solo emisfero destro, hanno un'intensità maggiore (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).

1.1.1 L'emisfero sinistro e l'estensione della risposta comportamentale

Un'importante funzione dell'emisfero sinistro del cervello e dell'occhio destro è mantenere in auge una risposta comportamentale una volta che è stata innescata ed evitare distrazioni da stimoli che potrebbero evocare risposte ulteriori. Tale capacità è essenziale durante l'inseguimento e la cattura di una preda. Due regioni del cervello avrebbero dei ruoli specializzati in tali comportamenti: la ghiandola parapineale e i nuclei dell'abenula. L'abenula si trova nell'epitalamo e, sebbene presenti dei nuclei in entrambi gli emisferi, in molte specie occupa un'area maggiore nell'emisfero sinistro, o comunque presenta più lobi in tale lato del cervello (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013). Nel pesce zebra (*Danio rerio*), l'inibizione dell'abenula laterale sinistra sembra incentivare il *freezing* in risposta a uno stimolo condizionato negativo (Agetsuma *et al.*, 2010), che è coerente con le competenze dell'emisfero sinistro nel controllare inseguimento e cattura di una preda: la risposta di evitamento va ovviamente inibita affinché la caccia abbia successo. Anche nei mammiferi l'abenula laterale sembra coinvolta direttamente nell'inseguimento di una preda (Sharp *et al.*, 2006). Gli *input* chemio-sensoriali al lato sinistro del proencefalo guidano talvolta gli spostamenti estesi (migrazioni) dei pesci: la migrazione delle anguille viene disturbata quando è bloccata la narice sinistra (connessa alle regioni dell'olfatto nell'emisfero sinistro) ma non quando si blocca la destra; le anguille con la narice sinistra fuori uso migrano più lentamente e compiono più scelte sbagliate al momento di decidere come agire. Un ruolo speciale dell'emisfero cerebrale sinistro sembra quindi essere nell'ambito del sostenimento di un itinerario scelto o nell'orientamento tramite odori, analogamente a quanto avviene per la ricerca visiva in altre specie. In altri termini, il lato sinistro del cervello sembra avere una lunga storia evolutiva nel mantenere in auge l'inseguimento di una preda e nel seguire una rotta migratoria (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).

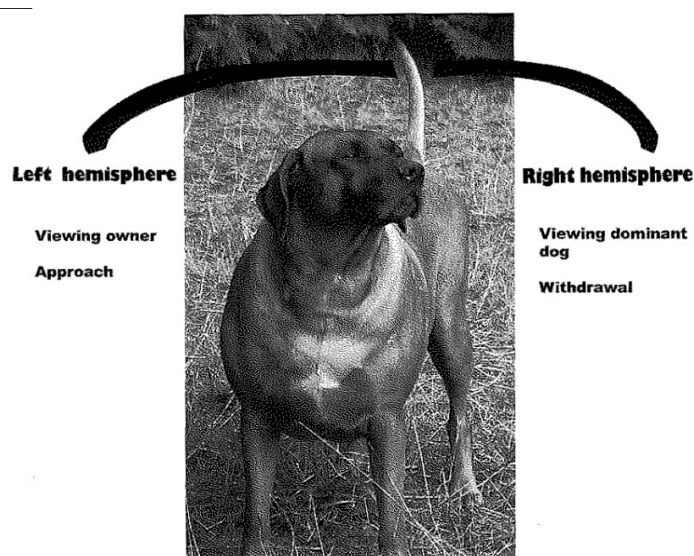


Figura 1.2: scodinzolio nei cani. La misurazione dell'ampiezza dello scodinzolio nei cani di fronte a stimoli emozionali differenti ha rivelato che, mentre il cane sta guardando il padrone, tale ampiezza è maggiore sul lato destro, mentre è maggiore sul lato sinistro se l'animale sta osservando un cane dominante (Quaranta *et al.*, 2007). Immagine tratta da Rogers, Vallortigara & Andrew (2013).

1.1.2 L'emisfero destro e le emozioni

Il lato destro del cervello è specializzato nell'espressione di emozioni intense: i comportamenti specie-specifici, inclusi quelli sessuali, di paura (Fig. 1.2; 1.3) e di aggressività sono generalmente lateralizzati verso la parte destra del cervello e questa lateralizzazione potrebbe aver avuto inizio nei pesci o addirittura nei primi vertebrati. Una caratteristica molto diffusa fra i vertebrati è l'utilizzo dell'occhio sinistro (che implica l'attivazione dell'emisfero destro) nel dare inizio ad un attacco: tale comportamento è stato documentato in rospi (Robins *et al.*, 1998; Vallortigara *et al.*, 1999), lucertole (Deckel, 1995), pulcini (Vallortigara *et al.*, 2001), babbuini (Casperd & Dunbar, 1996; Drews, 1996) e cavalli (Austin & Rogers, 2012). Nei pulcini, la facilitazione del comportamento sessuale avviene a sua volta attraverso l'occhio sinistro (emisfero destro) (Rogers *et al.*, 1985). Nell'uomo, la facilitazione del comportamento sessuale sembra essere sotto il controllo dell'emisfero destro e alcuni disordini in tale lato del cervello porterebbero spesso alla manifestazione di comportamenti sessuali esagerati; allo stesso tempo, gli ictus in tale area avrebbero una probabilità maggiore di deprimere l'attività sessuale rispetto a quelli che si verificano nell'emisfero sinistro (Tucker & Frederick, 1989). L'emisfero destro sembra rivestire un ruolo importante anche di fronte alla paura dato che i comportamenti associati a questo stato sarebbero connessi all'attività dell'emisfero destro in varie specie, fra cui ratti (Adamec & Morgan, 1994), pulcini (Phillips & Youngren, 1986) e uomo (Dimond *et al.*, 1976). Dato che l'emisfero destro sembra essere associato anche al controllo di attività involontarie intense (Lane & Jennings, 1995), è stato suggerito che tale funzione possa essere correlata a risposte di evitamento, mentre l'emisfero sinistro sarebbe associato al controllo dell'approccio (Quaranta *et al.*, 2007). Ad esempio, l'ampiezza dello scodinzolio nei cani sembra essere maggiore sul lato destro dell'animale quando questo vede il proprio padrone, mentre l'ampiezza diventa maggiore sul lato sinistro in presenza di un altro cane dominante; scodinzolare maggiormente verso destra sembra essere associato con l'approccio (emisfero sinistro), mentre se lo scodinzolio avviene verso sinistra (emisfero destro), è presente un'indicazione che l'animale prova paura e la probabilità di fuga o di adottare strategie difensive sono elevate (Quaranta *et al.*, 2007) (Fig. 1.2).

Nei primati, le differenze a livello individuale in temerarietà o emotività sembrano talvolta essere correlate alla preferenza manuale, suggerendo degli effetti legati al maggior controllo dell'emisfero destro o sinistro su tale asimmetria. Ad esempio, gli scimpanzé e gli uistiti comuni destrimani approccherebbero e toccherebbero oggetti nuovi prima rispetto ai conspecifici mancini (Hopkins & Bennet, 1994; Cameron & Rogers, 1999). Gli uistiti mancini preferirebbero invece esplorare visivamente i nuovi oggetti piuttosto che manipolarli e mostrerebbero inoltre livelli di cortisolo che restano elevati per molto tempo una volta tornati nel loro reparto dopo un periodo in un'area diversa; questa risposta sarebbe assente negli uistiti destrimani, in cui lo stress sarebbe meno prolungato (Rogers, 2009).

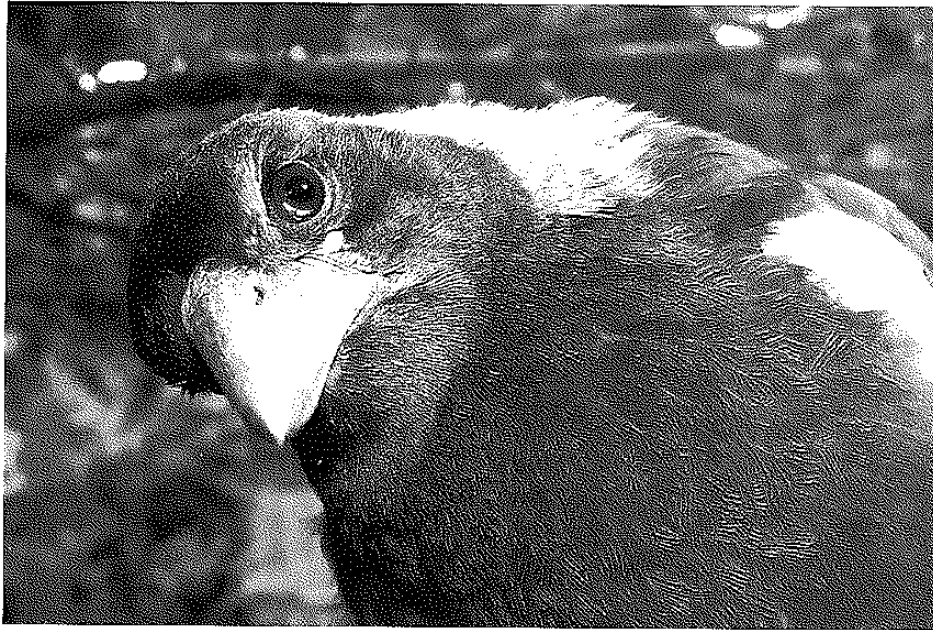


Figura 1.3: gazza australiana (*Gymnorhina tibicen*). L'occhio sinistro è usato per controllare la presenza di predatori. Foto da L. Rogers, da Rogers, Vallortigara & Andrew (2013).

In aggiunta, gli uistiti dalla faccia bianca mancini sembrano annusare un cibo nuovo con probabilità minore rispetto a quelli destrimani e resterebbero in *freezing* per più tempo dopo aver udito il richiamo di un predatore (Braccini & Caine, 2009). Tali differenze a livello individuale potrebbero dipendere dall'emisfero utilizzato in seguito all'identificazione di stimoli alla base di determinate emozioni. In questi esempi, la preferenza manuale è stata misurata come mano utilizzata per prendere il cibo dal terreno o da una ciotola. Questo compito non richiede l'uso coordinato delle mani e la sua semplicità è tale che entrambe le mani possono essere usate senza difficoltà (Fig. 1.4).



Figura 1.4: uistiti di Geoffroy. In questa specie, stimoli nuovi e minacce predatorie sembrano indurre nei soggetti risposte comportamentali diverse a seconda della loro preferenza manuale: gli individui mancini annuserebbero un cibo nuovo con probabilità minore rispetto a quelli destrimani e resterebbero in *freezing* per più tempo dopo aver udito il richiamo di un predatore (Braccini & Caine, 2009). Foto di Barbara Regaiolli.

1.1.3 L'emisfero destro e le abilità spaziali

Fra i vertebrati, le regioni del lato destro del cervello sono specializzate nello stabilire molte proprietà degli oggetti e dell'ambiente. Questa funzione contribuisce a stabilire novità e familiarità, così come alla valutazione delle relazioni spaziali fra gli oggetti usando elementi globali e geometrici. I ratti sono in grado di usare elementi topografici per trovare un rifugio nel labirinto di Morris quando usano l'occhio sinistro ma non il destro (Cowell *et al.*, 1997). Nell'uomo, l'emisfero destro è avvantaggiato al momento di stabilire la posizione di un elemento nello spazio (Kosslyn *et al.*, 1992). Inoltre, l'occlusione dell'occhio sinistro riduce l'accuratezza nella bisezione di una linea maggiormente rispetto all'occlusione dell'occhio destro (McCourt *et al.*, 2001).

Al contrario, l'uso dell'occhio destro e dell'emisfero sinistro sarebbero associati all'attenzione verso *target* specifici e alla memoria delle loro proprietà. Quando, dopo essersi allontanata per un po' di tempo, una cincia bigia (*Poecile palustris*) torna presso un sito in cui ha immagazzinato del cibo, sembra usare elementi topografici e spaziali per guidare la ricerca se sta utilizzando l'occhio sinistro, e quelli relativi alle caratteristiche del luogo o dell'oggetto se sta impiegando l'occhio destro (Clayton & Krebs, 1994).

1.2 La preferenza manuale e altre asimmetrie motorie

L'esempio più evidente di lateralizzazione nell'uomo è la preferenza per la mano destra e, visto che sia il linguaggio sia questa lateralizzazione manuale sarebbero sotto il controllo dell'emisfero sinistro (Santrock, 2008), potrebbero in qualche modo essere correlate. Nell'uomo, il 90% degli individui sembra mostrare una preferenza per l'uso della mano destra (McManus, 2002) e, all'interno di questa percentuale, circa nel 95% dei casi anche le regioni adibite al controllo del linguaggio sarebbero ubicate nell'emisfero cerebrale sinistro (Lurito & Dziedzic, 2001). In passato non veniva presa in considerazione la possibilità che animali diversi dall'uomo potessero mostrare una differenza nell'uso degli arti comparabile a quella della nostra specie, anche sulla base dei primi studi sulle scimmie antropomorfe: le prime ricerche sulla preferenza manuale di queste specie non hanno infatti riportato un'asimmetria nell'uso delle mani analoga a quella dell'uomo (Finch, 1941; Marchant & Steklis, 1986). Tuttavia, successive re-analisi dei primi dati sulla preferenza manuale dei primati non-umani da parte di MacNeilage e collaboratori (1987) e di altri studi più recenti che coinvolgono un maggior numero di soggetti hanno portato alla luce un quadro diverso: negli scimpanzé (*Pan troglodytes*) in cattività sembra infatti esistere un *bias* verso l'uso della mano destra in compiti manuali complessi quali *bimanual feeding*, azioni bi-manuali coordinate, recupero da posizione bipede e lancio di oggetti (per *review* Hopkins, 2006; 2007); nei gorilla (*Gorilla gorilla*) tale preferenza sarebbe stata riscontrata per le azioni bi-manuali coordinate. Tuttavia, numerose

critiche interessano la prima letteratura sulla preferenza manuale dei primati non-umani, affermando che gli studi effettuati si sarebbero concentrati su campioni piccoli (animali ospitati singolarmente in laboratorio) e utilizzando metodologie inconsistenti (McGrew & Marchant, 1997; Palmer, 2002; 2003; Papademetriou *et al.*, 2005); inoltre, alcuni autori hanno ipotizzato anche che l'esposizione delle scimmie antropomorfe alla cultura dell'uomo ne avrebbe influenzato la preferenza manuale (McGrew & Marchant, 1997). Tuttavia, tali critiche sembrano essere insostenibili dato che di recente ci sono sempre più dati in favore di un'asimmetria verso l'uso della mano destra in varie azioni manuali delle scimmie antropomorfe sia in cattività sia in natura (es.: Meguerditchian *et al.*, 2010a, 2010b; Llorente *et al.*, 2011). Inoltre, una recente meta-analisi di studi di 1524 scimmie antropomorfe sembra dimostrare l'esistenza di una preferenza per l'uso della mano destra a livello di popolazione in scimpanzé e bonobo a prescindere dalle condizioni di allevamento, smentendo la possibilità che tale preferenza sia un artefatto dell'influenza dell'uomo in cattività (Hopkins, 2006). Tuttavia, diversamente da quanto si verifica nell'essere umano, la distribuzione della preferenza manuale nelle popolazioni di primati non-umani si discosta leggermente da una distribuzione normale: il rapporto fra scimpanzé destrimani e mancini è di circa 2:1 o 3:1 (nella comunicazione gestuale e nel lancio), che è più basso di quanto riportato in varie culture antropiche (Annett, 2006). Anche se la preferenza per l'uso della mano destra nell'uomo sembra essere forte e universale (Perelle & Ehrman, 1994; Raymond & Pontier, 2004), la conclusione che il 90% degli umani sarebbe destrimane e il 10% mancina deriverebbe da questionari compilati dai soggetti di studio, consegnati in popolazioni letterate (es.: Hardyck *et al.*, 1975; McManus, 1981). Sebbene i questionari si basino principalmente su misure come l'uso di strumenti di precisione, la preferenza manuale diventa più complessa se si considera un *range* più ampio di fattori etologici e la preferenza per la mano destra può variare fra 70% e 90% (Annett, 2002). Marchant *et al.* (1995) hanno studiato la preferenza manuale in azioni naturali in 3 diverse popolazioni pre-letterate e hanno notato che, pur essendoci una dominanza della mano destra costante ma debole (45:55, sinistra su destra), gli individui utilizzavano le mani in modo misto in tutte le azioni, ad eccezione dell'uso di strumenti, in cui la mano destra era predominante. Ulteriori studi nelle culture tradizionali hanno mostrato che la percentuale di soggetti mancini è altamente variabile (3-27%) (Faurie & Raymond, 2004).

Resta pertanto da valutare se la distribuzione della preferenza manuale differisca fra scimmie antropomorfe e uomo e, se così fosse, se rifletta l'emergenza dell'evoluzione culturale o alterazioni del genoma fra i due gruppi. Il fatto che in altre specie animali la distribuzione della preferenza nell'uso degli arti possa essere analoga o addirittura più forte di quella dell'uomo non sembra confermare questa seconda possibilità. I pappagalli e i cacatua, che usano le zampe per manipolare in modo molto sofisticato cibo e oggetti, presentano una preferenza a livello di popolazione per l'uso degli arti che ha proporzioni analoghe alla preferenza manuale nella presa di precisione durante l'uso di strumenti riscontrata nell'uomo (Rogers, 1980; Harris, 1989; Rogers & Workman, 1993).

In passato, si è sempre ritenuto che la preferenza per l'uso di un arto in specie di mammiferi diverse dai primati potesse esistere solo a livello individuale ma non di gruppo. Tuttavia, studi più recenti non sembrano confermare questi risultati: una preferenza a livello di popolazione per l'uso di un arto è stata riscontrata ad esempio nei topi (Waters & Denenberg, 1994), nei ratti (Güven *et al.*, 2003) e nei cani, in cui sembra variare nei due sessi (Tan, 1987; Quaranta *et al.*, 2004) e in svariate specie di uccelli: ad esempio, i pulcini, dopo la schiusa, hanno mostrato una preferenza nell'uso della zampa destra nel grattare il terreno in cerca di cibo (Rogers & Workman, 1993).



Figura 1.5: ape mellifera (*Apis mellifera*). La lateralizzazione funzionale caratterizza l'utilizzo delle antenne di questa specie: infatti, le api risponderebbero meglio a determinati odori se vengono addestrate a farlo per mezzo dell'antenna destra (Letzkus *et al.*, 2006). Foto da Letzkus *et al.*, 2006.

L'uso asimmetrico degli arti sembra essere ampiamente diffuso fra i vertebrati, anche in gruppi tassonomici in cui l'uso di queste appendici è poco marcato. Nel rospo comune europeo (*Bufo bufo*), ad esempio, è stata riscontrata una preferenza a livello di popolazione per l'uso della zampa anteriore destra durante un compito in cui i soggetti dovevano rimuovere un pezzo di carta dalla testa (Bisazza *et al.*, 1996). Anche il rospo delle canne sudamericano (*Bufo marinus*) ha mostrato un uso preferenziale della zampa destra durante l'aggiustamento della posizione del corpo e un uso asimmetrico è emerso anche per gli arti posteriori, seppure non implicati durante la pulizia del corpo (Malaschichev & Wassersug, 2004). Alcune forme di preferenza manuale potrebbero essere comparse addirittura prima dell'evoluzione dei tetrapodi: il pesce *Trichogaster trichopterus*, che utilizza le pinne ventrali nell'esplorazione gustativa e tattile degli oggetti, sembra avere una preferenza per la pinna sinistra nel primo contatto con elementi nuovi, diversi per forma e colore (Bisazza *et al.*, 2001). Recentemente, sono emerse evidenze che le asimmetrie cerebrali e comportamentali non interesserebbero solo i vertebrati. In particolare, l'ape mellifera (*Apis mellifera*) sembra mostrare chiari segni di una lateralizzazione funzionale nell'uso delle antenne, le quali giocherebbero ruoli diversi e complessi in apprendimento e memoria (Letzkus *et al.*, 2006; Rogers & Vallortigara, 2008) (Fig. 1.5). Una simile lateralizzazione funzionale è stata riscontrata anche nel moscerino della frutta (*Drosophila melanogaster*); questa specie sembra mostrare un'asimmetria costante nel volo mediato dalle antenne: i segnali sensoriali captati

dall'antenna sinistra contribuirebbero maggiormente all'individuazione delle piste odorose rispetto a quelli captati dall'antenna destra (Duistermars *et al.*, 2009).

1.3 Perché essere lateralizzati conviene

Il comportamento quotidiano di animali appartenenti a pressoché tutti i gruppi tassonomici è caratterizzato da svariate asimmetrie: i pesci osservano i conspecifici principalmente con l'occhio sinistro, mentre preferiscono tenere i predatori sotto il controllo dell'occhio destro; le lucertole, i rospi, i babbuini e i cavalli selvatici sembrano attaccare con maggior probabilità i competitori della stessa specie guardandoli con l'occhio sinistro; il cavaliere d'Italia preferirebbe usare il campo visivo destro prima di beccare le prede, mentre il corteggiamento e i tentativi di copula sono più frequenti se la femmina è presente nel campo visivo sinistro (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013). Non è sempre noto se dietro a queste asimmetrie comportamentali siano presenti delle asimmetrie nel sistema nervoso (a livello neuro-anatomico o neuro-chimico), ma la loro esistenza fa inevitabilmente sorgere delle domande sui possibili vantaggi e svantaggi del possederle. Si può considerare ad esempio una circostanza in cui l'esecuzione di un particolare comportamento possa influenzare in modo diretto e cruciale la sopravvivenza di un organismo, come nel caso delle risposte alla predazione. Gli animali come i pesci scappano dai predatori o da altri stimoli nocivi aggirandoli e, sia un predatore sia un qualsiasi stimolo nocivo, hanno ugual probabilità di apparire sia a sinistra sia a destra della potenziale preda. Pertanto, gli animali dovrebbero essere pronti a individuare stimoli nocivi e a scappare da essi con uguale prontezza, a prescindere da dove compaiono. Tuttavia, i dati empirici non sembrano soddisfare queste aspettative: molte specie di pesci, per esempio, mostrano asimmetrie notevoli – sia a livello di strutture periferiche (muscoli) sia di strutture centrali (sistema nervoso) – tali per cui le risposte di fuga sarebbero più probabili da un determinato lato. Perché la selezione naturale dovrebbe aver spinto i pesci ad adottare una strategia tanto bizzarra e apparentemente inefficiente? Sembra evidente che ci debbano essere degli svantaggi notevoli, a prescindere dall'entità dell'asimmetria, nell'avere un sistema motorio o percettivo più o meno asimmetrico: qualunque deficit che interessi un lato del corpo renderebbe l'animale vulnerabile in caso di un attacco ricevuto da tale lato o incapace di attaccare una preda o dei competitori che in esso si presentino. Tuttavia, dato che la lateralizzazione è così ampiamente diffusa nel regno animale è piuttosto chiaro che i vantaggi siano maggiori degli svantaggi. La velocità nelle risposte di fuga è un esempio: i soggetti non lateralizzati mostrerebbero infatti una soglia sensoriale più alta per l'attivazione delle cellule di Mauthner (neuroni adibiti alla contrazione muscolare durante risposte di fuga) rispetto a quelli non lateralizzati.

La lateralizzazione potrebbe offrire un vantaggio cruciale **aumentando la capacità neurale**, dato che specializzare un emisfero per qualche funzione particolare lascia l'altro emisfero libero di manifestare altre funzioni aggiuntive. Questo consentirebbe

di evitare l'inutile duplicazione delle funzioni nei due emisferi, risparmiando così del tessuto neurale. Tuttavia, il vantaggio che, in caso di lesioni ad uno dei due emisferi, offrirebbe la ridondanza funzionale che si avrebbe in caso di duplicazione delle funzioni cerebrali oscura in parte i privilegi dell'aumentata capacità neurale. Per esempio, nell'uomo, perlomeno negli adulti, le lesioni in regioni dell'emisfero sinistro che controllano la produzione del linguaggio possono generare seri danni a questa capacità, i quali non possono essere arginati dalle funzioni delle regioni omologhe dell'altro emisfero (il destro) (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).

Un'altra ipotesi sulla funzione della lateralizzazione è che le asimmetrie cerebrali possano rappresentare un modo per **aumentare la capacità cerebrale** consentendo l'attuazione di processamenti separati e paralleli nelle due parti del cervello (Rogers *et al.*, 2004; Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).

Altre possibili funzioni biologiche della lateralizzazione si possono dedurre dal modo in cui diverse capacità cognitive sembrano essere distribuite fra emisfero destro e sinistro: da un punto di vista computazionale, la segregazione delle funzioni nelle due metà del cervello può rappresentare una soluzione al problema dell'"incompatibilità funzionale" (Vallortigara *et al.*, 1999). Per poter affrontare un nuovo stimolo, un'abilità necessaria di frequente anche nei vertebrati più primitivi, sono necessari due tipi di analisi: in primo luogo, l'organismo deve fare affidamento su esperienze pregresse vissute in presenza di stimoli simili a quello presente e affidarsi quindi alla memoria, per valutare il grado di novità dello stimolo che ha di fronte. Questo processo richiede che venga data attenzione alle caratteristiche uniche di un evento o stimolo, che lo distinguono da altri precedentemente vissuti. In secondo luogo, occorre individuare degli elementi, in base all'esperienza passata e a istruzioni di tipo filogenetico, che consentano di assegnare tale stimolo a una categoria e decidere pertanto che tipo di risposta mettere in atto. La categorizzazione deve avvenire sulla base di specifiche proprietà dello stimolo. Si ha incompatibilità funzionale quando i meccanismi adeguati per la soluzione di un problema sono incompatibili con quelli necessari a trovare la soluzione ad un altro problema. Per categorizzare gli eventi (o gli stimoli), un organismo deve riconoscere e memorizzare quelle caratteristiche di un'esperienza (o di uno stimolo) che ricorrono in vari episodi e, allo stesso tempo ignorare e scartare le caratteristiche uniche e peculiari che non sono ricorrenti e pertanto non sono essenziali da ricordare. L'attenzione selettiva che risulta da questo processo è una delle funzioni principali del cervello, dato che consente l'esecuzione regolare e automatica di comportamenti specifici in risposta a determinate caratteristiche invariate degli eventi. Al contrario, per individuare elementi nuovi e costruire una memoria episodica dettagliata delle esperienze vissute, occorre utilizzare i dettagli del contesto per contrassegnare le singole esperienze in modo univoco (es.: riconoscere la variabilità fra diversi episodi piuttosto che l'invariabilità). Entrambi questi processi devono avvenire contemporaneamente affinché un animale sia in grado di individuare una novità e allo stesso tempo di categorizzare oggetti ed eventi in modo da rispondere ad essi in

modo adeguato. Queste due funzioni devono essere incompatibili e ciò potrebbe spiegare in parte l'utilità della specializzazione emisferica (Vallortigara *et al.*, 1999); variabilità e invariabilità fra gli eventi potrebbero essere processate da diversi emisferi: la variabilità potrebbe essere prerogativa dell'emisfero destro, l'invariabilità di quello sinistro. L'emisfero sinistro è certamente in grado di dare risposte forti ai *partner* sociali, ma non è competente nella discriminazione fra gli individui; l'emisfero destro, al contrario, è eccellente nel riconoscimento dei singoli individui (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).



Figura 1.6: ara militare (*Ara militaris*). In alcune specie di pappagalli, i soggetti più lateralizzati sembrano essere più abili rispetto a quelli che lo sono meno o per nulla nel discriminare elementi commestibili da altri che non lo sono (Magat & Brown, 2009). Foto di Barbara Regaiolli.

In genere, la lateralizzazione consente l'aumento delle capacità cognitive: nei pappagalli, i soggetti maggiormente lateralizzati sarebbero più abili rispetto a quelli con lateralizzazione minore o assente nel discriminare oggetti commestibili da altri che non lo sono e nella risoluzione di problemi complessi. In questo caso sembra essere la forza della lateralizzazione, a prescindere dalla sua direzione, ad essere determinante per la *performance* dei pappagalli (Magat & Brown, 2009) (Fig. 1.6). Anche se ci sono prove di una preferenza manuale a livello di popolazione in alcuni compiti negli scimpanzé (*nut-cracking*, Fig. 1.8), in particolare nel *termite-fishing* (Lonsdorf & Hopkins, 2005), anche in questo caso sembra essere la preferenza a livello individuale ad avere peso maggiore. Alcuni individui usano preferenzialmente una stessa mano per infilare lo *stick* nei buchi e l'altra per stabilizzarlo, mentre altri soggetti sono ambidestri in queste azioni. McGrew & Marchant (1999) hanno misurato l'efficienza del *termite-fishing* negli scimpanzé, riscontrando che gli individui lateralizzati, a prescindere dalla direzione di lateralizzazione, hanno catturato più prede a parità di sforzi rispetto a quelli ambidestri. Pertanto, la

lateralizzazione a livello individuale sembra sufficiente a conferire un vantaggio, senza la necessità di essere estesa a livello di popolazione.

1.3.1 La lateralizzazione a livello di popolazione: strategia evolutivamente stabile?

Tuttavia, resta da spiegare perché in molti casi la lateralizzazione, pur essendo vantaggiosa per le capacità computazionali del cervello, venga talvolta riscontrata a livello di popolazione o di specie. Anche se la lateralizzazione sembra in grado di incrementare l'efficienza del cervello, spiegando la presenza di asimmetrie a livello individuale, questa ipotesi non è sufficiente a giustificare la presenza di lateralizzazione in una stessa direzione a livello di popolazione riscontrata in varie specie: l'efficienza cerebrale di un individuo non dovrebbe infatti essere associata alla lateralizzazione degli altri. Una possibile spiegazione è che le asimmetrie a livello di popolazione siano in qualche modo vincolate alle asimmetrie intrinseche della materia biologica, come l'avvolgimento elicoidale degli aminoacidi. Potrebbe anche essere che l'uniformità nella direzione della lateralizzazione a livello di popolazione sia un prodotto secondario di qualche meccanismo genetico: i geni potrebbero specificare non solo la forza della lateralizzazione ma anche la sua direzione (McManus, 2002). Tuttavia, il fatto che talvolta le asimmetrie sia nel sistema nervoso sia nel comportamento possano essere osservate a livello individuale ma non a quello di gruppo (Bisazza *et al.*, 1998) non sembra supportare questa possibilità. Inoltre, le prove genetiche suggeriscono che i geni determinino raramente la direzione della lateralizzazione, ma tendano piuttosto ad influenzare la presenza o assenza di un'asimmetria; ancor più importante, è possibile effettuare la selezione artificiale della forza della lateralizzazione senza che ne venga però ereditata la direzione (Collins, 1985; 1991). In definitiva, i geni possono codificare la semplice presenza di asimmetrie cerebrali, lasciando al caso la specificazione della loro direzione (pertanto, gli individui saranno lateralizzati, tuttavia metà della popolazione sarà lateralizzata a destra, l'altra metà a sinistra). Tuttavia, in alcuni casi i geni controllano sia la forza sia la direzione della lateralizzazione, dato che entrambe queste caratteristiche possono essere ereditate dalla prole in seguito a selezione artificiale (Bisazza *et al.*, 2000; 2001). A questo punto resta comunque da capire per quale motivo in alcuni casi i geni codifichino per un'univocità della lateralizzazione a livello di popolazione e in altri casi non lo facciano.

Un ulteriore dilemma che emerge dall'univocità della direzione della lateralizzazione nella maggior parte degli individui è che questa potrebbe essere per certi punti di vista svantaggiosa, in quanto conferisce una certa prevedibilità ai soggetti. Se la maggior parte dei pesci di una popolazione scappasse verso sinistra quando incontra un predatore, quest'ultimo potrebbe apprendere tale *bias* e sfruttarlo a suo favore durante la caccia. Lo stesso svantaggio non si avrebbe se le prede fossero lateralizzate solo a livello individuale. Nelle popolazioni animali la proporzione di soggetti con una lateralizzazione inversa rispetto alla maggioranza può variare da 10% (come nel caso della preferenza manuale dell'uomo; McManus, 2002) a 35-

40% (come nel caso della preferenza per l'uso delle zampe nei rospi; Bisazza *et al.*, 1996). Anche se sono stati formulati diversi modelli genetici volti a spiegare queste proporzioni, perlomeno nell'uomo (Capitolo 1, Par. 1.5.2), la lateralizzazione a livello di popolazione potrebbe essere spiegata secondo un'altra ipotesi. Qualche volta, ciò che risulta essere vantaggioso per un individuo (asimmetrico) dipende da ciò che gli altri individui (a loro volta asimmetrici) del gruppo fanno: questa ipotesi suggerisce che ci possano essere dei vincoli sociali che spingono gli individui a uniformare le loro asimmetrie con quelle di altri individui nel gruppo (Vallortigara & Rogers, 2005). In pratica, l'uniformità della direzione delle asimmetrie comportamentali in una popolazione può sorgere come "strategia evolutivamente stabile" – un concetto sviluppato da John Maynard-Smith (1982) nel contesto di teoria dei giochi e comportamento agonistico – qualora degli organismi asimmetrici a livello individuale debbano coordinare il loro comportamento con quello di altri organismi simmetrici (Ghirlanda & Vallortigara, 2004; Vallortigara & Rogers, 2005). Secondo questa prospettiva, l'evoluzione della lateralizzazione cerebrale sarebbe avvenuta in due fasi: all'inizio, gli individui sarebbero divenuti lateralizzati a livello individuale in seguito ai vantaggi computazionali consentiti dalla ripartizione delle funzioni fra i due emisferi cerebrali; in seguito, gli organismi lateralizzati a livello individuale avrebbero uniformato la direzione delle loro asimmetrie dopo aver iniziato ad interagire fra loro, rendendo la loro lateralizzazione influente sul comportamento altrui. Il modello è stato esteso alla lateralizzazione nell'ambito delle interazioni intra-specifiche (Ghirlanda *et al.*, 2009). Assumendo che gli individui di un gruppo interagiscono in modo sia agonistico (competitivo) sia sinergico (cooperativo), il guadagno di ciascun soggetto dipende dal suo successo nelle interazioni, che è una funzione di quanto è comune la sua lateralizzazione nella popolazione. Le attività sinergiche tendono a favorire individui con la stessa lateralizzazione (ciò potrebbe ad esempio semplificare la coordinazione delle attività fisiche o nell'uso di strumenti in comune); le attività agonistiche, invece, tendono a favorire gli individui che si distinguono dalla maggioranza della popolazione: questi individui "diversi" sarebbero infatti in grado di sorprendere gli avversari adottando un comportamento a loro poco noto. Pertanto, in presenza di interazioni esclusivamente sinergiche, la popolazione dovrebbe essere composta da individui con la stessa lateralizzazione, mentre in presenza di sole interazioni agonistiche il rapporto atteso di individui lateralizzati nell'una o nell'altra direzione è 1:1. Analisi matematiche hanno dimostrato che popolazioni costituite da soggetti lateralizzati verso destra e sinistra rappresentati in proporzioni diverse possono essere evolutivamente stabili in base solamente a fattori strategici dovuti alle interazioni intra-specifiche (Ghirlanda *et al.*, 2009). Secondo questo modello, la frequenza degli individui appartenenti alla minoranza in termini di direzione di lateralizzazione dipenderebbe dall'equilibrio fra il contributo alla *fitness* delle interazioni agonistiche e di quelle sinergiche. Quando le interazioni agonistiche sono più importanti per il successo degli individui, la minoranza in termini di lateralizzazione dovrebbe essere più comune. Allo stesso modo, se sono le interazioni sinergiche ad essere più rilevanti per il successo degli individui, la minoranza in termini di lateralizzazione

dovrebbe essere meno comune. Alcune prove empiriche della teoria della lateralizzazione a livello di popolazione come strategia evolutivamente stabile arrivano dalla scoperta che gli esseri umani mancini avrebbero dei vantaggi negli sport che implicano confronti a due, come la scherma, il tennis e il baseball, ma non in quelli non interattivi, tipo la ginnastica (Raymond *et al.*, 1996). Tali vantaggi dipenderebbero dal fatto che i soggetti mancini sono relativamente poco frequenti, per cui sia individui destrimani sia individui a loro volta mancini sarebbero meno familiari con questa categoria di competitori (Raymond *et al.*, 1996; Brooks *et al.*, 2004). Alcuni studi nell'uomo hanno mostrato che la frequenza di individui mancini in 8 società tradizionali sarebbe fortemente correlata con la proporzione di omicidi: si va dal 3% di mancini nelle società più pacifiste al 27% in quelle più violente e guerrafondaie (Faurie & Raymond, 2004). L'interpretazione di questo risultato potrebbe essere che i vantaggi dell'essere mancini sarebbero maggiori in contesti più violenti, in cui la frequenza del mancinismo sarebbe pertanto più alta. In assenza di qualche pressione selettiva, l'equilibrio che ne risulta fra destrimani e mancini dovrebbe essere di 1:1, che non è stato mai riscontrato in alcuna popolazione umana (Fig. 1.7).

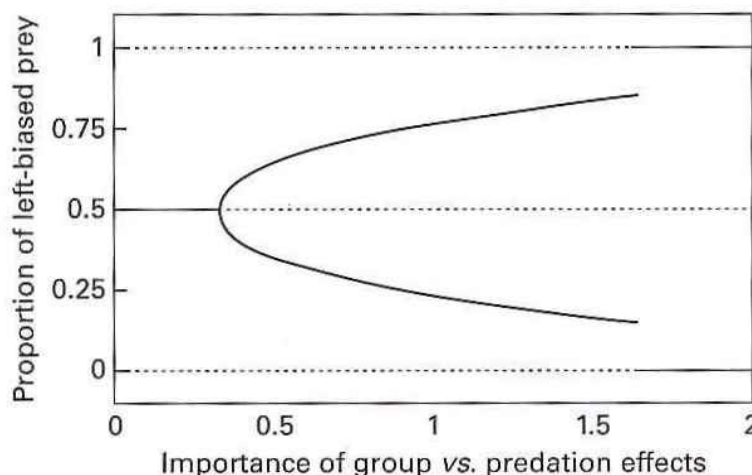


Figura 1.7: modello della proporzione di individui lateralizzati a destra e a sinistra in un gruppo in base alla teoria dei giochi. All'equilibrio, la proporzione di prede lateralizzate a sinistra in un gruppo è presentata come una funzione dell'importanza relativa di fattori sociali. la linea continua indica equilibri stabili; le linee tratteggiate quelli instabili. Come si nota, quando l'importanza dei fattori sociali è debole (es.: specie solitarie) gli equilibri sono stabili quando la proporzione di individui lateralizzati a destra e sinistra è rispettivamente del 50% (lateralizzazione a livello individuale). Al momento in cui la socialità aumenta, la distribuzione degli individui lateralizzati dovrebbe diventare irregolare (da Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).

Anche se l'ipotesi della lateralizzazione come strategia evolutivamente stabile è difficile da testare in organismi viventi attualmente, essa rende possibile prevedere che, in principio, gli organismi "sociali" avrebbero iniziato ad essere lateralizzati a livello di popolazione, mentre quelli "solitari" avrebbero mantenuto una lateralizzazione solo a livello individuale. Il problema si ha nel considerare i

vertebrati attualmente viventi, dato che talvolta è difficile definire una specie come interamente solitaria: molte specie che oggi sono considerate solitarie derivano comunque da antenati con abitudini sociali. Per questo motivo, le specie esistenti oggi potrebbero aver mantenuto delle asimmetrie a livello di popolazione piuttosto che a quello individuale. Lo stesso potrebbe valere se si considerano le attitudini sociali nel corso dell'ontogenesi: è possibile che le asimmetrie direzionali negli adulti relativamente solitari vengano mantenute in quanto presenti nelle fasi giovanili, che sono caratterizzate dalla vita di gruppo.

Potrebbe anche essere che alcune forme di asimmetrie che hanno scarse probabilità di essere state selezionate come strategie evolutivamente stabili in un contesto sociale (es.: la preferenza nell'uso degli arti dei rospi; Bisazza *et al.*, 1996) potrebbero presentare comunque dei *bias* a livello di popolazione in quanto prodotti secondari di altre forme di lateralizzazione che, di fatto, si sarebbero evolute come strategie evolutivamente stabili. In altre parole, è possibile che quando un'asimmetria si uniforma nella popolazione producendo un *bias* in una specifica direzione, anche altre asimmetrie che non necessitano di essere lateralizzate in modo uniforme a livello di gruppo in quanto irrilevanti nelle interazioni sociali subiscano lo stesso processo. Ciò avverrebbe semplicemente per la preesistenza di un'organizzazione direzionale nei due emisferi, che va ad influenzare e "lateralizzare" anche altri comportamenti e/o strutture. Le specie solitarie attualmente viventi che mostrano delle asimmetrie direzionali non sarebbero una prova dell'invalidità di questa teoria (tali asimmetrie in specie di questo tipo potrebbero essere un relitto di antenati "sociali"), anche se al contrario, l'esistenza di specie sociali viventi oggi che mostrino unicamente asimmetrie a livello individuale non testimonierebbe in suo favore (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).

1.4 Asimmetrie macro- e micro-strutturali nella corteccia cerebrale dell'uomo e di altri mammiferi

La corteccia cerebrale può essere suddivisa in aree che differiscono in termini di cito-architettura, chemio-architettura, connettività e distribuzione dei recettori delle molecole di neurotrasmettitori (Barbas & Rempel-Clower, 1997; Krubitzer & Huffman, 2000; Zilles *et al.*, 2002). Questa variabilità a livello micro-strutturale fra le regioni corticali contribuisce alle diverse e molteplici specializzazioni funzionali della corteccia. Gli emisferi cerebrali presiedono ad attività funzionali spesso divergenti e pertanto due regioni omotopiche, ubicate cioè in una stessa area dei due emisferi da un punto di vista topografico, possono essere coinvolte, in ciascun emisfero, nel processamento di informazioni diverse. Ad esempio, per quanto riguarda il linguaggio, nel 95% degli esseri umani l'emisfero sinistro presiede alla sua produzione e comprensione (Schenker *et al.*, 2007).

La ricerca pionieristica di Paul Broca ha incentrato l'attenzione sulle asimmetrie funzionali della corteccia frontale inferiore dell'uomo, mostrando che lesioni

dell'emisfero sinistro possono portare alla compromissione delle capacità linguistiche (Hopkins, 2007). Mentre i primi studi venivano condotti su campioni ridotti di cervelli *post-mortem*, negli ultimi anni l'avvento della risonanza magnetica funzionale (fMRI) e altre tecniche ha permesso di misurare le asimmetrie cerebrali in campioni più ampi. Studi di questo tipo hanno evidenziato la presenza di differenze nella lunghezza di alcuni solchi così come nel volume di alcune aree da essi definite (Tomaiuolo *et al.*, 1999). Le asimmetrie riguardanti la lunghezza e le traiettorie dei solchi nell'uomo sono state riscontrate sia nel solco centrale sia nella scissura silviana: sebbene la lunghezza del solco centrale sulla superficie corticale non mostrerebbe un'asimmetria consistente, la sua profondità sembra essere in rapporto con il sesso e la preferenza manuale dei soggetti: l'asimmetria del solco centrale sembra più pronunciata negli uomini destrimani rispetto che in quelli mancini o ambidestri; al contrario, nelle donne le asimmetrie nella profondità del solco centrale non variano con la preferenza manuale. Allo stesso modo, l'area adibita al controllo delle funzioni motorie nella corteccia primaria degli scimpanzé ("*hand knob*") non presenterebbe asimmetrie a livello di popolazione (Hopkins & Cantalupo, 2004); tuttavia, è stata trovata una correlazione fra l'asimmetria nel volume della "*hand knob*" nella corteccia motoria e la preferenza manuale in uno specifico compito che sembra implicare l'uso di strumenti, con una tendenza degli individui con la parte sinistra della *hand-knob* più voluminosa ad utilizzare la mano destra. Analogamente, nei maschi di cebi cappuccini, anche le asimmetrie nella profondità del solco centrale sono correlate alla dominanza di una mano in compiti che richiedono una certa coordinazione bi-manuale (Phillips & Sherwood, 2005). Negli scimpanzé, le scansioni cerebrali (fMRI) sembrano mostrare che le aree adibite al controllo motorio delle mani dell'emisfero sinistro sarebbero più sviluppate nei soggetti destrimani, mentre in quelli mancini tale area sarebbe più rappresentata nell'emisfero destro (Hopkins & Cantalupo, 2004) (Fig. 1.8). Questi risultati suggeriscono che la relazione fra anatomia cerebrale e preferenza manuale possa essere ampiamente diffusa fra i primati (Schenker *et al.*, 2007).

Per quanto riguarda la scissura silviana, la sua lunghezza sembra essere maggiore nell'emisfero sinistro dell'uomo, in parte a causa della differenza nella forma che il solco assume nei due emisferi: il solco di destra presenta tipicamente un ripiegamento verso l'alto all'estremità posteriore, mentre quello di sinistra resta relativamente orizzontale (Foundas *et al.*, 1999). Un'analisi MRI effettuata su più specie ha rivelato che, nei cervelli delle scimmie antropomorfe viventi esisterebbero delle asimmetrie nel volume di due suddivisioni strutturalmente definite del lobo frontale: il settore dorsale (composto da buona parte della corteccia sulla superficie laterale del lobo) avrebbe un volume maggiore a destra, mentre la corteccia mediana (composta dall'intera corteccia sulla superficie mediana del lobo) avrebbe volume maggiore a sinistra (Schenker *et al.*, 2005). Inoltre, alcune asimmetrie volumetriche sarebbero state riscontrate anche nel *planum* temporale (PT), una regione del lobo temporale coinvolta nel processamento del linguaggio sia nell'uomo sia negli scimpanzé. Una terza regione, il *gyrus* angolare nel lobo parietale inferiore, è stata di recente confermata come regione coinvolta nel circuito del linguaggio (Catani *et al.*,

2005) e mostrerebbe a sua volta un volume maggiore a sinistra piuttosto che a destra (Watkins *et al.*, 2001).

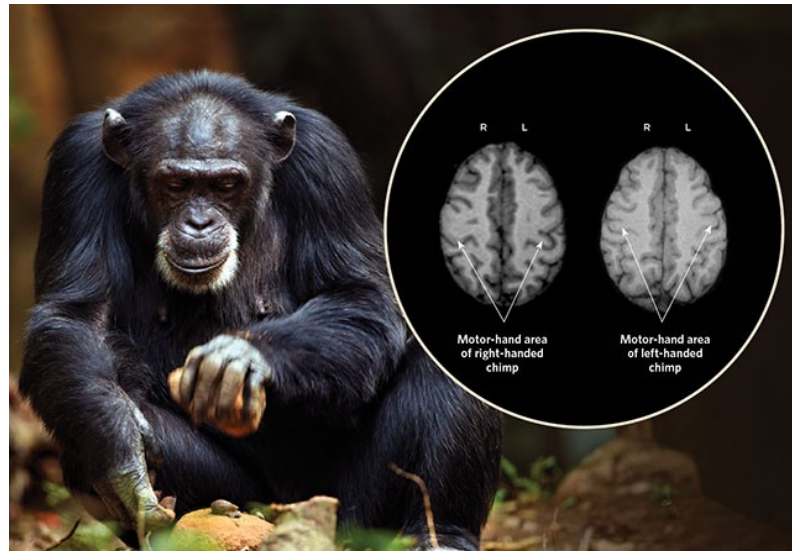


Figura 1.8: il cervello degli scimpanzé destrimani (scansione di sinistra) presenterebbe un'area motoria responsabile del controllo delle mani più sviluppata nell'emisfero sinistro, mentre tale area sembra essere più sviluppata nell'emisfero destro degli individui mancini.

© FIONA ROGERS/SHAH ROGERS PHOTOGRAPHY/CORBIS; BRAIN SCAN COURTESY OF BILL HOPKINS

Una regione limitrofa, posta sul ramo ascendente posteriore della scissura silviana, mostra un'interazione significativa con sesso e preferenza manuale nell'ambito dell'analisi delle asimmetrie volumetriche: nei maschi destrimani e nelle donne mancine la parte di destra ha un volume maggiore. Le donne destrimani hanno a loro volta tale asimmetria, ma non è così accentuata, mentre i maschi mancini hanno una debole asimmetria verso la parte sinistra (Jancke *et al.*, 1994).

Gli studi dell'anatomia cerebrale a livello macroscopico si sono concentrati principalmente su aree che mostrano un'asimmetria funzionale. Tali studi hanno rivelato asimmetrie nella corteccia motoria correlate alla preferenza manuale sia nell'uomo sia negli scimpanzé. Gli studi delle aree correlate al linguaggio (IFG, PT, *gyrus* angolare) riportano una tendenza di queste regioni ad avere un volume maggiore nella parte sinistra, ribadendo la prevalenza dell'emisfero sinistro nella dominanza sul linguaggio, in particolare fra i soggetti destrimani. Tuttavia, studi ripetuti del IFG hanno portato a conclusioni varie, sottolineando l'assenza di un reale consenso riguardo a presenza ed entità di tali asimmetrie macro-strutturali (Schenker *et al.*, 2007).

1.4.1 L'evoluzione dell'uso delle mani nei primati

Il controllo preciso dell'uso delle mani è diventato importante nelle scimmie antropomorfe per accedere al cibo, come ad esempio per estrarre le termiti dai buchi del termitaio (scimpanzé: Whiten *et al.*, 2001) e per piegare le ortiche in mazzette con i peli urticanti rivolti verso l'interno per poterle mangiare (gorilla: Tennie *et al.*, 2008). Il *termite-fishing* in natura avviene generalmente con la mano sinistra negli

scimpanzé (Lonsdorf & Hopkins, 2005; Hopkins *et al.*, 2009) ed è possibile che questo *bias* sia dovuto sia al tipo di compito (es.: posizionamento preciso di uno strumento irregolare flessibile) sia alla necessità di apprendere l'utilizzo degli strumenti alla base del comportamento di *fishing* (Whiten, 2005). La capacità di opporre il pollice a ciascun dito della mano, specialmente il quinto dito, è considerata uno dei passi più importanti nell'evoluzione dell'uomo, dato che ha concesso la presa e la manipolazione degli oggetti fra pollice e altre dita. Il pollice opponibile è comparso anche in altre specie di ominidi molto prima dell'uso di strumenti di pietra, probabilmente in virtù dell'uso di altri utensili più deteriorabili che non sono giunti fino alla nostra epoca (Fig. 1.9). L'*Orrorin* (*Ardipithecus*), una forma di ominide ancestrale vissuto 6 milioni di anni fa, aveva già un pollice simile a quello della nostra specie, suggerendo un coinvolgimento nella preparazione e manipolazione del cibo, così come nell'evoluzione del bipedismo (Almécija *et al.*, 2010). Dato che mani e piedi sono per certi versi controllati dagli stessi sistemi nel corso dello sviluppo, un allargamento e rafforzamento dell'alluce che sarebbe avvenuto durante l'evoluzione del bipedismo potrebbe aver facilitato l'ingrossamento del pollice per favorire la manipolazione di oggetti. L'uso della mano destra nella preparazione di strumenti di pietra era presente già nella cultura dell'Olduvaiano (Paleolitico inferiore) circa 2.6 milioni di anni fa (Whiten *et al.*, 2009).



Figura 1.9: cercopiteco grigio-verde (*Chlorocebus aethiops*). La capacità di controllare le dita in modo indipendente e opporre il pollice a ciascun dito della mano è considerata uno dei passi più importanti nell'evoluzione dei primati, dato che ha concesso e favorito la presa e la manipolazione degli oggetti fra pollice, con la possibilità di compiere prese di precisione. Foto di Barbara Regaiolli.

Prove chiave dell'evoluzione del controllo delle mani arrivano dalle asimmetrie esterne del cervello umano: il polo frontale destro e quello posteriore sinistro dei due emisferi cerebrali sono più grandi. Questa asimmetria, nota come “*cerebral torque*”, è presente anche nelle scimmie antropomorfe, ma sembra non essere presente in altre specie di primati (perlomeno non nei macachi resi; Pilcher *et al.*, 2001; Hopkins &

Nir, 2010). L'ingrossamento occipitale sinistro è a sua volta molto chiaro in scimpanzé, bonobo e gorilla (Balzeau & Gilissen, 2010) ed è pertanto probabile che sia associato alla comparsa di abilità superiori nella coordinazione del modellamento delle mani. La direzione della preferenza manuale negli scimpanzé è nello specifico correlata con l'asimmetria delle aree motorie primarie dorsali della corteccia coinvolte nel controllo di mano e dita (Hopkins & Cantalupo, 2004), mentre non c'è differenza nella direzione dell'asimmetria fra animali destrimani e mancini nelle aree omologhe a quelle che nell'uomo presiedono al linguaggio (Rogers, Vallortigara & Andrews, 2013). Potrebbero esistere dei precursori di queste asimmetrie in primati diversi dalle scimmie antropomorfe. Per esempio, la preferenza per l'uso della mano destra nelle uistiti sembra essere correlata con la lunghezza del solco laterale destro, così come con lo spessore della corteccia somato-sensoriale secondaria (Gorrie *et al.*, 2008). Il solco laterale è l'equivalente della scissura silviana nell'uomo: nella nostra specie tale scissura è solitamente più lunga nel lato sinistro per la presenza dell'area di Wernicke, che è essenziale per il linguaggio (Rogers, Vallortigara & Andrews, 2013). È probabile che le asimmetrie che interessano il controllo manuale emergano per l'acquisizione di abilità superiori nell'uso delle mani durante la manipolazione precisa e complessa, necessarie in principio per l'accesso al cibo (Rogers, Vallortigara & Andrews, 2013).

1.4.2 Asimmetrie scheletriche e preferenza manuale: dagli scimpanzé all'uomo moderno

Uno dei metodi per conoscere i comportamenti a lungo termine e le attività degli individui (in particolare per le popolazioni vissute in passato) è studiare le asimmetrie scheletriche (Ruff *et al.*, 2006), grazie all'adattamento funzionale delle ossa corticali agli sforzi meccanici nel corso della vita (Ruff *et al.*, 2006; Shaw & Stock, 2009a). La diafisi delle ossa lunghe è la regione dello scheletro più sensibile alle sollecitazioni meccaniche e quindi quella che meglio riflette comportamenti abituali e lateralizzazione (Lieberman *et al.*, 2001; Auerbach & Ruff, 2006; Buck *et al.*, 2010). Nello specifico, le competenze meccaniche di un osso possono essere valutate in base alle proprietà geometriche della sezione trasversale della diafisi, che si misurano perpendicolarmente all'asse lungo delle ossa (Ruff, 2008). Attraverso metodi geometrici, molti studi hanno rivelato l'esistenza di chiari segnali di adattamenti meccanici della diafisi, che si manifesterebbero attraverso cambiamenti di forma e dimensione (Burr *et al.*, 2002; Shaw & Stock, 2009b). L'ambiente meccanico che caratterizza la vita di ciascun individuo può pertanto essere dedotto dalla geometria degli elementi scheletrici e può lasciare delle prove nello scheletro anche molti anni dopo che un individuo non è più coinvolto in determinate attività (Huddleston *et al.*, 1980; Ruff, 2008). Lo studio osteometrico delle asimmetrie bilaterali attraverso l'analisi della geometria della sezione trasversale avrebbe rivelato una maggior robustezza nell'arto superiore dominante di ciascun soggetto (Shaw, 2011) ed è stato utilizzato nello studio della preferenza manuale di atleti (Haapasalo *et al.*, 2000; Daly *et al.*, 2004; Shaw, 2011), gente comune (Roy *et al.*,

1994; Shaw, 2011), reperti fossili e archeologici (Lazenby, 2002; Rhodes & Knüsel, 2005; Auerbach & Ruff, 2006; Cashmore, 2009) e primati non-umani (Sarringhaus *et al.*, 2005; Carlson *et al.*, 2006). Alcuni autori avrebbero riscontrato un'asimmetria più marcata nel diametro medio della diafisi dell'omero, per cui mediamente nel 76% degli individui questa parte sarebbe più grande sul lato destro rispetto che su quello sinistro (79% per le donne, 70% per gli uomini) e i valori assoluti relativi a tale asimmetria si sarebbero rivelati più elevati nei gruppi preindustriali (Auerbach & Ruff, 2006). Mentre l'asimmetria direzionale in percentuale varia in modo considerevole fra gruppi che costituiscono un campione, i valori medi trovati sono comunque notevolmente più bassi rispetto alla proporzione di individui destrimani nella popolazione (circa il 90%): ciò sembra suggerire che 1) possano esistere delle differenze nella reattività delle ossa agli sforzi meccanici in varie parti del corpo; 2) possa essere presente una variabilità notevole nella proporzione di soggetti destrimani fra le popolazioni umane (Stock *et al.*, 2013). Uno studio della variabilità nell'area totale sottoperiostale della diafisi (TA) negli scimpanzé (*Pan troglodytes*) ha riscontrato che il 64% dei soggetti avrebbe il metacarpo destro più robusto, mentre in una proporzione simile di soggetti (65.5%) sarebbe l'omero sinistro ad essere più sviluppato. Gli autori hanno suggerito che i comportamenti legati a postura e manipolazione, che spesso si alternano negli scimpanzé, potrebbero essere alla base della variabilità morfologica nella robustezza degli elementi scheletrici nell'ambito di uno stesso arto (Sarringhaus *et al.*, 2005). Mentre l'essere umano potrebbe mostrare una variabilità simile nella forza della diafisi fra parte superiore e inferiore di un arto (Shaw, 2011), le differenze riscontrate negli scimpanzé sono notevolmente diverse da quelle riscontrate nella nostra specie (Auerbach & Ruff, 2006). Questi *trend* spingono a distinguere fra potere e precisione, soprattutto quando i dati scheletrici vengono utilizzati per inferire la dominanza manuale; quest'ultima è spesso attribuita agli individui in base alla preferenza manuale nella scrittura o in altri compiti motori, ma dovrebbero essere considerate anche altre attività, incluse quelle che implicano sollecitazioni meccaniche importanti; tuttavia, resta da chiarire in che modo gli sforzi richiesti da comportamenti di precisione e di forza contribuiscano a cambiare la morfologia delle ossa (Frost, 2003; Pearson & Lieberman, 2004).

Stock e collaboratori (2013) hanno confrontato la variabilità nella morfologia delle diafisi delle ossa lunghe dell'arto superiore in scimpanzé, popolazioni di cacciatori-raccoglitori e popolazioni sia medievali sia industriali moderne (britanniche). I risultati dello studio mostrerebbero l'esistenza di un *bias* costante verso un maggior utilizzo del braccio destro in più popolazioni umane, suggerendo che la sollecitazione maggiore di tale arto sia una caratteristica tipica e universale nell'uomo (Stock *et al.*, 2013). Fra le popolazioni medievali e quelle britanniche del 18° e 19° secolo, il *bias* verso il lato destro trovato nell'omero e nel secondo metacarpo è stato riscontrato in modo consistente in più dell'80% dei soggetti, suggerendo che in questi gruppi diversi elementi di un arto vengono sollecitati in modo simile e preferenziale durante le attività lateralizzate. Uno studio precedente avrebbe evidenziato una relazione forte fra la geometria della sezione trasversale del

secondo metacarpo e la preferenza manuale in alcune popolazioni americane che avrebbero mostrato una preferenza per la mano destra nel 90% dei soggetti (Roy *et al.*, 1994). Non è tuttavia ben chiaro perché la percentuale di individui lateralizzati a destra a livello del'omero resti all'80% nei gruppi studiati da Stock *et al.*, e tale proporzione sia simile a quella riscontrata in altri studi analoghi (Auerbach & Ruff, 2006). È possibile che in un sottogruppo di individui del campione la lateralizzazione della sollecitazione meccanica sia insufficiente a generare un significativo rimodellamento delle ossa. Potrebbe essere anche che la differenza sia dovuta a errori metodologici risultanti dalla variabilità nella stima delle proprietà meccaniche, portando ad attribuire preferenze manuali diverse a soggetti in cui l'asimmetria risulti poco marcata.

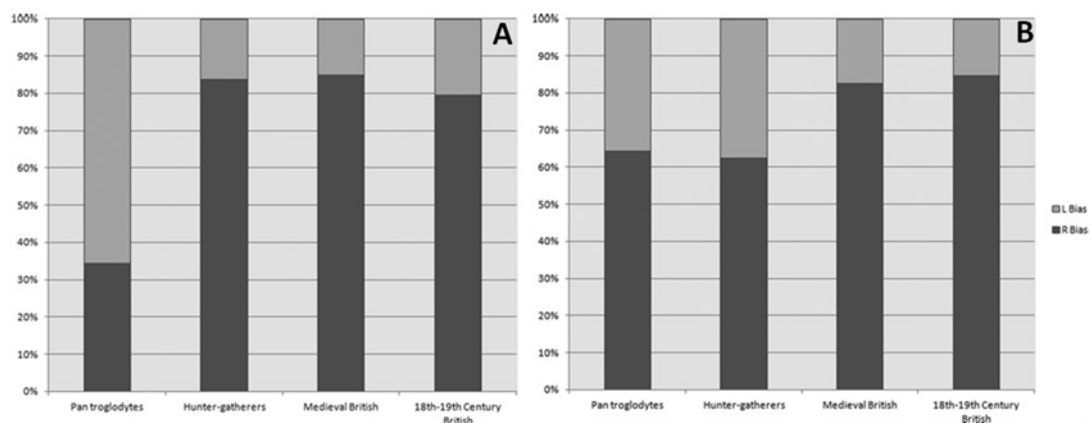


Figura 1.10: proporzioni relative delle asimmetrie direzionali nella parte mediana-distale dell'omero (A) e nel secondo metacarpo (B) di diverse popolazioni (*Pan troglodytes* = scimpanzé; *Hunter-gatherers* = cacciatori-raccoglitori; *Medieval British* = popolazioni britanniche medievali; *18°-19° Century British* = popolazioni britanniche moderne); la % di asimmetria direzionale verso destra (*R bias*) è rappresentata dalla colonna più scura, la % verso sinistra (*L bias*) dalla colonna chiara. Per quanto riguarda l'omero (A), negli scimpanzé il *bias* verso destra nell'asimmetria della diafisi omerale è appena del 34.5%, mentre in tutti i gruppi umani è circa dell'80%. Nel caso del metacarpo (B) in tutti i gruppi è emerso un *bias* verso destra nella % di asimmetria, che nelle popolazioni più recenti (medievali e moderne) supera di poco l'80% (Stock *et al.*, 2013).

In alternativa, un'ulteriore possibilità potrebbe essere che il valore 80% nell'asimmetria degli elementi dell'arto destro di diverse popolazioni non sia frutto di errori o mancanze di altro tipo ma rappresenti una misura reale dell'asimmetria nelle sollecitazioni meccaniche: in questo caso, la variabilità riscontrata nella preferenza manuale fra le popolazioni viventi potrebbe essere frutto di fattori socio-culturali, tipo i pregiudizi, piuttosto che di una lateralizzazione reale dell'attività o delle sollecitazioni meccaniche. Un ulteriore risultato emerso nello studio di Stock *et al.* è la variabilità nella preferenza manuale in base all'analisi del secondo metacarpo fra le popolazioni umane: i cacciatori-raccoglitori hanno mostrato un *bias* verso il lato destro a livelli più bassi, dato che solo il 62.5% dei soggetti è risultato destrimane dall'analisi della sezione trasversale della diafisi del secondo metacarpo. Questo valore è molto simile a quello trovato negli scimpanzé (64.4%). Al contrario, sia nel gruppo medievale sia in quello del 18° e 19° secolo un numero superiore

all'80% dei soggetti ha mostrato un'asimmetria in favore del secondo metacarpo destro, similmente a quanto osservato per l'omero e in conformità con le attese in base alla letteratura (80-90% di dominanza del lato destro) (Fig. 1.10). Se da un lato il *trend* verso un uso maggiore della mano destra sia nell'omero sia nel metacarpo sembra essere un tratto ampiamente diffuso nell'uomo, la variabilità riscontrata suggerisce che il grado con cui si manifesta il *bias* verso la mano destra potrebbe cambiare da una popolazione all'altra e dipendere da altri fattori, come ad esempio il progresso tecnologico.

I comportamenti e la morfologia scheletrica ad essi associata sono altamente variabili da un individuo all'altro o fra popolazioni diverse e la relazione fra fattori interni (biologici) ed esterni (culturali) è estremamente complessa. Il tessuto osseo è sensibile a diverse forme di stimoli esterni e fornisce pertanto un resoconto biologico delle interazioni di un soggetto con l'ambiente (Watson & Thornhill, 1994).

1.5 Le principali teorie volte a spiegare la preferenza manuale nei primati non-umani

L'interesse verso la lateralizzazione è iniziato grazie alla presenza della preferenza per l'uso della mano destra nell'uomo, che era inizialmente considerata una caratteristica unica della nostra specie, legata alle nostre capacità di linguaggio. Questo sembra trovare conferma nella scoperta che il linguaggio è solitamente controllato dall'emisfero sinistro, spiegando pertanto l'uso della mano destra nella scrittura. La preferenza manuale è stata naturalmente utilizzata come indice della presenza e della direzione della lateralizzazione nell'uomo e, in seguito, il suo studio è stato esteso anche al resto del regno animale. Sfortunatamente, la lateralizzazione manuale nelle specie animali è stata "misurata" utilizzando una gamma di metodi svariati che hanno reso difficile l'interpretazione e comparazione dei risultati (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013). Tuttavia, in base ai risultati ottenuti in vari anni di studi della preferenza manuale, sono state ideate diverse teorie volte a spiegare evoluzione e funzione della preferenza manuale nei primati non-umani e nell'uomo.

1.5.1 La "Postural Origin Theory" (POT)

La "Postural Origin Theory" (POT) ha inizialmente rappresentato un tentativo di spiegare l'origine e la seguente evoluzione della preferenza manuale nei primati (MacNeilage *et al.*, 1987; 1988; 1991). In seguito, è stato fatto un tentativo di inserire la preferenza manuale e altre specializzazioni dei primati nell'ambito della specializzazione emisferica dei vertebrati in genere (MacNeilage, 1988). La teoria nasce nel 1987, quando MacNeilage, Lindblom e Stuffert-Kennedy hanno effettuato una *review* di 45 studi diversi, pubblicandola su *Behavioral & Brain Sciences* (MacNeilage *et al.*, 1987): da tale analisi sembra emergere l'esistenza di una

preferenza per l'uso della mano sinistra nel recupero del cibo nelle proscimmie, mentre nelle scimmie, oltre ad alcune evidenze di un uso preferenziale della mano sinistra per tale azione, sembra esistere una preferenza per la mano destra nella manipolazione. Sulla base di questi risultati, nasce la POT: la postura avrebbe ricevuto un ruolo centrale sulla base del fatto che i movimenti manuali vengono svolti tipicamente nel contesto in cui è necessario il supporto del corpo, molto importante in ambiente arboricolo.



Figura 1.11: microcebo murino (*Microcebus murinus*). Questi lemuri sono un esempio di proscimmia oggi vivente le cui caratteristiche sono simili a quelle delle proscimmie ancestrali. Come queste ultime specie, anche i microcebi sono primati arboricoli e insettivori. Foto di Cesare Avesani Zaborra, Parco Natura Viva.

1.5.1a Proscimmie: preferenza per la mano sinistra e specializzazione dell'emisfero destro nella presa

Le proscimmie ancestrali erano caratterizzate da locomozione di tipo “*vertical clinging and leaping*”, in quanto si arrampicavano verticalmente e si spostavano a balzi da un supporto all'altro, e la loro predazione era di tipo uni-manuale, cioè la cattura della preda avveniva con una sola mano. Alcune proscimmie moderne conservano le caratteristiche delle specie ancestrali. La predazione uni-manuale rappresenterebbe un adattamento importante nel contesto dell'evoluzione della predazione nei vertebrati: gli animali in principio catturavano le prede da un assetto bilaterale, utilizzando la bocca o la lingua, mentre nelle proscimmie, per la prima volta, la predazione diverrebbe obbligatoriamente asimmetrica, dato che un lato del corpo è occupato nel recupero del cibo, mentre l'altro fornisce supporto posturale. Le proscimmie attuali, inclusi i galagoni, riescono ad ottenere il cibo con un movimento più rapido di quello che l'occhio umano è in grado di percepire (Bishop, 1964). Tale movimento è considerato “balistico”, in quanto una volta iniziato la sua traiettoria non può essere modificata. L'importanza dell'adozione di una vita totalmente arboricola è legata al fatto che essa richiede adattamenti anatomici notevoli: la visione frontale e le mani prensili. Per quanto riguarda la visione, gli occhi si

spostano dai lati della testa alla zona centrale di essa, portando ad un notevole aumento della sovrapposizione dei loro campi visivi; questo consente una maggior profondità nella percezione. Per quanto riguarda le mani prensili, queste consentirebbero di circondare un oggetto con l'estremità di un solo braccio. Questi due adattamenti potrebbero essersi evoluti in supporto alla locomozione arboricola: per spostarsi da un ramo all'altro è utile avere una conoscenza precisa della distanza a cui un supporto si trova e anche essere in grado di afferrare quest'ultimo una volta raggiunto. Tuttavia, potrebbe essere che questi adattamenti si siano evoluti principalmente per la predazione (Cartmill, 1974): i predatori aerei, come aquile e gufi, hanno a loro volta visione frontale e i loro artigli sono prensili. Vista l'estrema specializzazione implicata dalla predazione uni-manuale, la sua natura necessariamente asimmetrica e le evidenze di una possibile preferenza per l'uso della mano sinistra nel recupero di cibo e oggetti nelle proscimmie, MacNeilage e collaboratori hanno suggerito che queste specie avrebbero scelto l'opzione di utilizzare un solo arto e acquisire al contempo due specializzazioni emisferiche: l'emisfero destro e quindi la mano sinistra si sarebbero specializzati per la prensione uni-manuale durante la predazione, mentre l'emisfero sinistro e quindi la mano destra si sarebbero specializzati per il supporto posturale (MacNeilage *et al.*, 1987).

1.5.1b La preferenza manuale nelle scimmie non antropomorfe

Dalla *review* di MacNeilage e collaboratori (1987), la preferenza per l'uso della mano sinistra nel recupero di cibo e oggetti sembra esistere anche nelle scimmie non antropomorfe, in particolare negli uistiti (Box, 1977), nei macachi orsini (*Macaca arctoides*) (Beck & Barton, 1972), nei macachi giapponesi e resi; questi risultati suggeriscono a MacNeilage la possibilità che le scimmie possano mantenere alcune tracce della preferenza per la mano sinistra nel recupero del cibo presente nelle proscimmie, ma potrebbero al contempo aver sviluppato una tendenza ad utilizzare la mano destra nei compiti che implicano un certo grado di manipolazione, come è stato riscontrato nell'uomo. Oltre all'abbandono della locomozione di tipo “*vertical clinging and leaping*” come mezzo principale di spostamento, un importante evento nell'evoluzione delle scimmie è stato anche il passaggio a strategie alimentari diverse dalla predazione. L'aver nuovamente adottato un'andatura quadrupede come modalità di locomozione avrebbe liberato gli arti anteriori dalle richieste posturali associate allo spostamento su superfici verticali. Parallelamente allo sviluppo di una vasta gamma di diete (da folivora a onnivora) e habitat, le scimmie avrebbero inoltre sviluppato una certa variabilità anche nell'anatomia e nella funzionalità delle mani (Fig. 1.9): mentre alcune specie sono rimaste come le proscimmie ancestrali e afferrano il cibo con l'intera mano, altre hanno sviluppato un controllo manuale più preciso e grazie alla capacità di controllare le dita in modo indipendente sono in grado di opporre pollice ed indice e compiere prese di precisione come l'essere umano. Il controllo delle dita a livello cerebrale consentirebbe un migliore processamento della frutta e del cibo, permettendo lo sviluppo di strategie di *foraging* più “invasive” (Fig. 1.12). Secondo MacNeilage e collaboratori, la

preferenza per la mano destra nelle scimmie potrebbe essersi evoluta nell'ambito di alcuni di questi adattamenti: con l'abbandono della locomozione arboricola, l'avvento di strategie di *foraging* più invasive e una dieta più onnivora, in molti primati il lato destro del corpo, caratterizzato da una maggior forza fisica e controllo posturale, sarebbe diventato il lato operativo del corpo (MacNeilage, 1988). Più gli animali si svincolano dalle esigenze di supporto posturale tipiche della vita arboricola, più la mano destra diverrebbe la favorita nella manipolazione di oggetti (Fig. 1.15).

1.5.1c La preferenza manuale nelle scimmie antropomorfe

Nella *review* originale, MacNeilage e collaboratori hanno trovato pochi studi sulle scimmie antropomorfe, dai quali non sono emerse evidenze sufficienti di una preferenza manuale per poter collocare queste specie in una prospettiva evolutiva. Tuttavia, la loro posizione intermedia fra scimmie e uomo, la preferenza manuale per la mano destra riscontrata in alcuni studi recenti di queste specie (per *review*: Hopkins, 2007) e la preferenza marcata per la mano destra dell'uomo suggeriscono che le scimmie antropomorfe dovrebbero avere una preferenza manuale intermedia fra primati non-umani e specie umana (MacNeilage *et al.*, 2007). In termini di specializzazione emisferica, la POT sostiene che esisterebbe una tendenza, non solo nei primati ma nei vertebrati in generale, dell'emisfero sinistro ad essere specializzato nel controllo delle azioni di *routine*, in circostanze non di pericolo o paura.

Una specializzazione comparabile persisterebbe nell'uomo (MacNeilage *et al.*, 1987): anche i soggetti destrimani sarebbero più precisi con la mano sinistra nel puntare un *target* molto piccolo e presentato all'improvviso (Guiard *et al.*, 1983). Sebbene le persone destrimani mostrino una superiorità della mano destra nel lancio accurato, la loro mano sinistra sarebbe comunque superiore nel recuperare oggetti in movimento (Watson & Kimura, 1989; MacNeilage, 2007). Altri studi sembrano supportare la POT: la preferenza manuale per la mano sinistra nelle proscimmie è stata riportata in svariati studi di Jeanette Ward; queste ricerche avrebbero coinvolto non solo specie con locomozione "*vertical clinging and leaping*" come galagoni e sifaka, ma anche altre specie quadrupedi, soprattutto di lemuri (Ward *et al.*, 1993). Tuttavia, lo studio del microcebo murino (*Microcebus murinus*) (Fig. 1.11) e del galagone minore (*Galago moholi*), molto simili alle forme ancestrali delle proscimmie, non sembra supportare la POT in quanto, pur mostrando una preferenza manuale a livello individuale, non è emerso alcun *bias* a livello di popolazione in nessuno dei compiti svolti in posture diverse, che non sembrano influenzare in alcun modo la preferenza manuale (Dodson *et al.*, 1992; Scheumann *et al.*, 2011).



Figura 1.12: cercopiteco grigio-verde (*Chlorocebus aethiops*). Nelle scimmie del Vecchio Mondo e antropomorfe mentre il ritorno ad un'andatura quadrupede avrebbe liberato le mani dall'onere del supporto posturale, lo sviluppo di una vasta gamma di diete (da folivora a onnivora) e habitat, con strategie di *foraging* più invasive, potrebbero aver portato ad una certa variabilità nell'anatomia e nella funzionalità delle mani. Foto di Barbara Regaiolli.

La POT ha giocato un ruolo fondamentale nell'enfatizzare l'importanza della postura nella preferenza manuale dei primati, spingendo vari autori a investigare tale variabile: la postura adottata durante l'uso delle mani sembra in molti casi essere la variabile più influente sulla preferenza manuale (Hook-Costigan & Rogers, 1996) e sembra che i primati con capacità manipolative più complesse, quali scimmie antropomorfe, cebi dai cornetti (*Cebus apella*) e macachi resi (*Macaca mulatta*), ma non quelli in cui tali capacità sono meno sviluppate, quali galagoni, saimiri e gibboni, siano maggiormente predisposti alla preferenza per l'uso della mano destra quando in postura bipede (Westergaard *et al.*, 1998). In molti casi è stato suggerito che il *trend* verso la preferenza nell'uso della mano destra dell'uomo sia stato indotto o comunque rinforzato dalla comparsa del bipedismo.

Nelle scimmie del Vecchio Mondo l'utilizzo maggiore della mano destra in associazione alla postura bipede è stato riscontrato per i macachi resi (Westergaard *et al.*, 1998) e i cercocebi dal mantello (Blois-Heulin *et al.*, 2007). Inoltre, nel cercopiteco di Campbell (*Cercopithecus campbelli*) sono emerse delle differenze significative nella forza, ma non nella direzione della preferenza manuale per diversi compiti svolti in posture diverse e la postura bipede sembra essere associata ad una preferenza più forte (Chapelain *et al.*, 2006). Nelle scimmie del Nuovo Mondo, la preferenza per la mano destra in associazione ad una postura bipede piuttosto che quadrupede è stata riportata nei cebi dai cornetti (*Cebus apella*) (Westergaard *et al.*, 1997; Spinozzi *et al.*, 1998; Spinozzi, 2007). Al contrario, nei saimiri è stato riscontrato un *trend* verso l'uso della mano sinistra per il recupero da posizione bipede piuttosto che quadrupede e un *trend* verso l'uso della mano destra durante l'arrampicata su un substrato verticale (King & Landau, 1993). Nelle *Callitrichinae*, invece, non sarebbe stata riscontrata alcuna influenza della postura sulla direzione della preferenza manuale (Roney & King, 1993; Hook & Rogers, 2008). Un aumento della forza della lateralizzazione manuale passando da una posizione orizzontale stabile ad una bipede instabile o durante la sospensione su un supporto verticale è emerso per cebi dai cornetti (Westergaard *et al.* 1997), saimiri (Roney & King, 1993; Laska, 1996), tamarini edipo (Roney & King, 1993) e uistiti dai pennacchi bianchi (Hook-Costigan & Rogers, 1995; 1996; Hook & Rogers, 2008). Gli studi sulle scimmie antropomorfe hanno mostrato una tendenza all'uso della mano destra maggiore nel recupero da una postura bipede piuttosto che da una quadrupede in scimpanzé, oranghi e gorilla (Olson *et al.*, 1990; Hopkins, 1993), anche se per i bonobo i risultati sono contraddittori: in alcuni casi anche in questa specie la preferenza manuale per la destra è maggiore in postura bipede (Hopkins, 1993), mentre altri studi riportano una preferenza per la mano sinistra quando i bonobo passavano dalla posizione seduta a quella bipede (De Vleeschouwer *et al.*, 1995). In altri casi ancora, lo svolgimento di un compito in postura bipede avrebbe portato ad un aumento della forza della preferenza manuale rispetto ad altre posture, senza però avere alcuna influenza sulla sua direzione (Braccini *et al.*, 2010). In generale, nei primati sembra esistere una tendenza verso una maggior forza della preferenza manuale nel recupero passando da una posizione stabile (quadrupede) a una meno

stabile (bipede, aggrappata ad una superficie verticale) (Fig. 1.13). I risultati riguardo alla direzione della preferenza manuale non sembrano tuttavia essere così chiari, ma sembrano indicare comunque una tendenza nel corso dell'evoluzione che va dalla preferenza per la mano sinistra nelle proscimmie ad una per la destra nelle scimmie antropomorfe (Scheumann *et al.*, 2011).



Figura 1.13: lemure catta (*Lemur catta*) in posizione bipede. La postura sembra essere una variabile influente sulla preferenza manuale dei primati. Nelle azioni di recupero, la forza di tale asimmetria tenderebbe ad aumentare passando da una posizione stabile (quadrupede) ad una meno stabile (bipede, aggrappata ad una superficie verticale) (Hook-Costigan & Rogers, 1996; Scheumann *et al.*, 2011). Foto di Barbara Regaiolli.

1.5.2 Teorie genetiche della preferenza manuale

Ci sono alcune evidenze di una componente genetica della preferenza manuale, nonostante il contesto e l'ambiente familiari abbiano a loro volta una certa influenza sulla prole. Tuttavia, la relazione fra genetica e preferenza manuale non sembra essere immediata e l'eredità non sembra avvenire in modo semplice come per altri tratti. Infatti, la preferenza manuale non sembra seguire il tipico schema dei tratti genetici dominanti e recessivi, rendendo ogni previsione circa la lateralizzazione manuale della prole molto complicata, tanto che la disputa sull'ereditabilità di questo tratto resta accesa. L'idea che la preferenza manuale possa essere ereditabile risale all'epoca di Charles Darwin che, sebbene destrimane, era perplesso dal figlio mancino e dal fatto che anche suo fratello, sua madre e suo nonno avevano tale preferenza manuale. Le ricerche di John Santrock e collaboratori hanno dimostrato che i bambini adottati hanno più probabilità di condividere la preferenza manuale dei loro genitori effettivi piuttosto che di quelli adottivi (Santrock *et al.*, 2008).

I due principali studi sulla frequenza del mancinismo nei bambini a seconda della preferenza manuale dei genitori sono stati condotti da Chris McManus e Phil Bryden (1992) e da Walter McKeever (2000); entrambi hanno dimostrato che sembra esserci una probabilità maggiore che una prole mancina nasca da genitori a loro volta mancini piuttosto che da genitori destrimani. Lo studio di McManus indica che se entrambi i genitori sono destrimani circa il 9% dei figli può essere mancino; se un genitore è mancino e l'altro è destrimane, la percentuale di figli mancini sale al 19%, mentre se entrambi i genitori sono mancini diventa del 26%. Nello studio di McKeever, le percentuali sono più alte: 16%, 20% e 40%, continuando ad indicare un possibile effetto genetico. In entrambi gli studi, sembra più probabile che nascano figli mancini se la madre è a sua volta mancina piuttosto che nel caso sia il padre a preferire l'uso della mano sinistra. Uno studio dettagliato di Geschwind e collaboratori (1972), che hanno lavorato sulle scansioni cerebrali di gemelli identici e fraterni, ha fornito ulteriori prove sulla componente genetica della preferenza manuale dell'uomo: è emerso infatti che 1) l'ereditabilità può conformare il cervello dei gemelli mancini in modo diverso da quello dei destrimani, sviluppando fra le altre cose anche una maggior simmetria fra i due emisferi; 2) i gemelli identici (monozigoti) che condividono il 100% dei geni, tendono ad essere più simili nella loro preferenza manuale rispetto ai gemelli fraterni (dizigoti), anche se in genere i gemelli avrebbero una probabilità di essere mancini circa due volte superiore alla media (Geschwind *et al.*, 2002). Diverse teorie cercano di spiegare la distribuzione della preferenza manuale nell'uomo, cercando di fornire un'interpretazione ai risultati emersi da svariate indagini condotte. Una delle teorie principali e più valide sembra essere la *Right Shift Theory* (Annett, 1972) (Fig. 1.14).

1.5.2a La “*Right Shift Theory*”

Nel 1972, Annett si concentra sulla preferenza manuale riscontrata in molte azioni in un campione composto da bambini, reclute e studenti universitari, osservando anche la *performance* di ciascuna mano. I partecipanti sono stati osservati durante la *performance* di determinate azioni ma l'indagine è avvenuta anche, quando possibile, attraverso questionari inviati ai parenti. Sono state individuate 8 classi di preferenza manuale, in un *range* fra 1 (fortemente destrimane) e 8 (fortemente mancino).

Secondo questa teoria, esisterebbe un ipotetico gene *RS+* che farebbe sviluppare la corteccia motoria e i sistemi di processamento del linguaggio del lato sinistro del cervello, portando ad una preferenza per il lato destro del corpo (il cosiddetto “*Right Shift*”). L'altra variante del gene, l'*RS-*, che sarebbe portata dai mancini, non sarebbe tuttavia la causa di una preferenza per il lato sinistro (“*Left Shift*”), ma sarebbe piuttosto indifferente nella determinazione della direzione sia della dominanza nel linguaggio sia in quella motoria. Questa teoria funziona se i geni sono additivi (o co-dominanti), ma non nel caso più comune di una relazione di dominanza/recessività. Secondo la *Right Shift Theory*, quindi, i soggetti mancini non erediterebbero una preferenza manuale in sé, ma semplicemente un'assenza di sbilanciamento neurologico verso una dominanza dell'emisfero sinistro. Non esisterebbe dunque un

gene alla base del mancinoismo, ma potrebbe esserci un gene che determina o influenza la preferenza manuale per la mano destra, il cui effetto generale è quello di spostare la distribuzione della preferenza manuale nella popolazione verso la parte destra dello spettro. Dato che i geni si trovano in coppie di alleli, i geni per la preferenza manuale possono assumere 3 diverse combinazioni: $RS^+ RS^+$, $RS^+ RS^-$ e $RS^- RS^-$. La maggioranza della popolazione eredita pertanto almeno un gene *Right-Shift* (RS), che inibirebbe lo sviluppo di alcune aree dell'emisfero destro, favorendo quello dell'emisfero sinistro e portando così ad essere destrimani. Gli individui con il genotipo $RS^- RS^-$ possono diventare mancini, avere una preferenza manuale mista (svolgerebbero bene alcuni compiti con una mano, altri con l'altra) o essere ambidestri. In questi soggetti, in cui il gene RS è totalmente assente, degli eventi casuali durante l'infanzia (quali lesioni lievi, insegnamento dei genitori, imitazione di fratelli o sorelle maggiori, ecc.) possono essere sufficienti a influenzare la preferenza manuale per l'una o per l'altra mano, a prescindere dalle basi genetiche esistenti. Pertanto, la genetica farebbe meno la differenza per la preferenza manuale nei mancini rispetto che nei destrimani, in cui esisterebbero dei geni dominanti per questa asimmetria. Secondo questa teoria, le risultanti probabilità di un soggetto di avere una preferenza manuale piuttosto che un'altra sembrano essere notevolmente vicine alle statistiche osservate nella popolazione e la *Right Shift Theory* sembra spiegare in modo chiaro ed esaustivo molte osservazioni difficili da interpretare per altri modelli. La teoria sembra trovare una spiegazione anche al fatto che due gemelli identici possono comunque manifestare una preferenza manuale diversa, pur avendo una struttura cerebrale simile. Spiegherebbe inoltre perché tre quarti dei bambini nati da due genitori mancini possono diventare destrimani e perché, allo stesso modo, due genitori destrimani possono dare alla luce figli mancini (es.: se almeno uno di loro ha una combinazione $RS^+ RS^-$). Marian Annett ha rifinito la sua teoria negli anni, rinominandola poi "*Balanced Polymorphism Theory*", in cui sostiene l'esistenza del gene RS^- come controparte del più dominante RS^+ , con la funzione di impedire una completa asimmetria della specie nell'uso del corpo, assicurando da un lato la presenza di individui con un maggior sviluppo dell'emisfero destro (caratterizzati da capacità artistiche, sportive e di altro tipo), dall'altro impedendo che i danni di una mutazione del gene RS^+ , alla base della schizofrenia, siano estesi in tutta la popolazione, qualora questo gene venisse selezionato. La *Right Shift Theory* suggerisce che la preferenza manuale sia una variabile continua, che i soggetti mancini siano varianti naturali, che le cause di tutti i tipi di preferenza manuale non siano "incidenti" nel corso dello sviluppo e siano svincolate dalla dominanza cerebrale, eccetto nella misura in cui i meccanismi che recano svantaggio all'emisfero destro aumentino la probabilità di diventare destrimani (Annett, 1993) (Fig. 1.14).

1.5.2b McManus e la "*Dextral/Chance Theory*"

Una teoria simile a quella di Annett è stata proposta da Chris McManus e collaboratori (2002), che avrebbero ipotizzato l'esistenza di un allele "*Dextral*" (D),

che spingerebbe verso una lateralizzazione del linguaggio nell'emisfero cerebrale sinistro, assieme ad un allele "*Chance*" (*C*), che sarebbe neutrale nel determinare la direzione della lateralizzazione. Secondo questa teoria, il genotipo *DD* produrrebbe solo soggetti destrimani, quello *CC* originerebbe 50% destrimani e 50% mancini, mentre l'eterozigote *DC* genererebbe 25% mancini e 75% destrimani. L'incidenza del mancino nelle famiglie di mancini sembra attualmente non superare il 50%, il che supporterebbe l'idea che quanto viene ereditato non sarebbe la preferenza manuale per la mano sinistra in sé, quanto piuttosto l'assenza di preferenza manuale, che sarebbe quindi determinata dal caso (McManus, 2002). Secondo alcuni, il gene *D* sarebbe il fattore principale nella separazione dell'uomo dalle altre scimmie antropomorfe circa 2-3 milioni di anni fa. Michael Corballis, che supporta la teoria di McManus, ritiene che questi alleli unicamente umani sarebbero comparsi piuttosto tardi, in seguito ad una mutazione casuale in qualche momento dell'evoluzione di *Homo sapiens* in Africa, fra 150.000 e 200.000 anni fa, e si sarebbero diffusi rapidamente nella popolazione. Sostiene, inoltre, che l'effetto dell'eterozigosi degli alleli per la preferenza manuale potrebbe spiegare l'apparente stabilità nella proporzione di individui destrimani e mancini. In aggiunta, secondo Corballis, l'evoluzione del linguaggio umano implicherebbe un'associazione fra linguaggio verbale e gestualità per cui la nostra lateralizzazione cerebrale per il linguaggio potrebbe essere la responsabile della lateralizzazione manuale (Corballis, 2009).

1.5.2c Preferenza manuale e scoperte genetiche recenti

I geni *RS+* e *RS-* di Annett e i geni *D* e *C* di McManus sono ancora ipotetici, ma alla luce dei progressi nella mappatura genetica, molti scienziati credono di poterli identificare in poco tempo. È anche possibile che due o più geni che lavorano in *tandem* possano essere coinvolti, come nel caso di altri sistemi corporei. Nel 2007, un gruppo di ricercatori dell'Università di Oxford ha scoperto un gene, chiamato *LRRTM1* (*Leucine-Rich Repeat Trans-Membrane 1*), il primo ad essere collegato ad un aumento della probabilità di essere mancini; una variante di questo gene aumenterebbe anche leggermente il rischio di malattie mentali psicotiche come la schizofrenia. Tuttavia, il collegamento con il mancino apparirebbe solo quando il gene viene ereditato per via paterna (Franks *et al.*, 2007).

FIGURE 2. The foundation of the RS theory summarized schematically. Hand preference, shown at the base, is related to a continuous distribution of R-L skill, which is shifted to the right by the presence of a single gene ($RS+$).

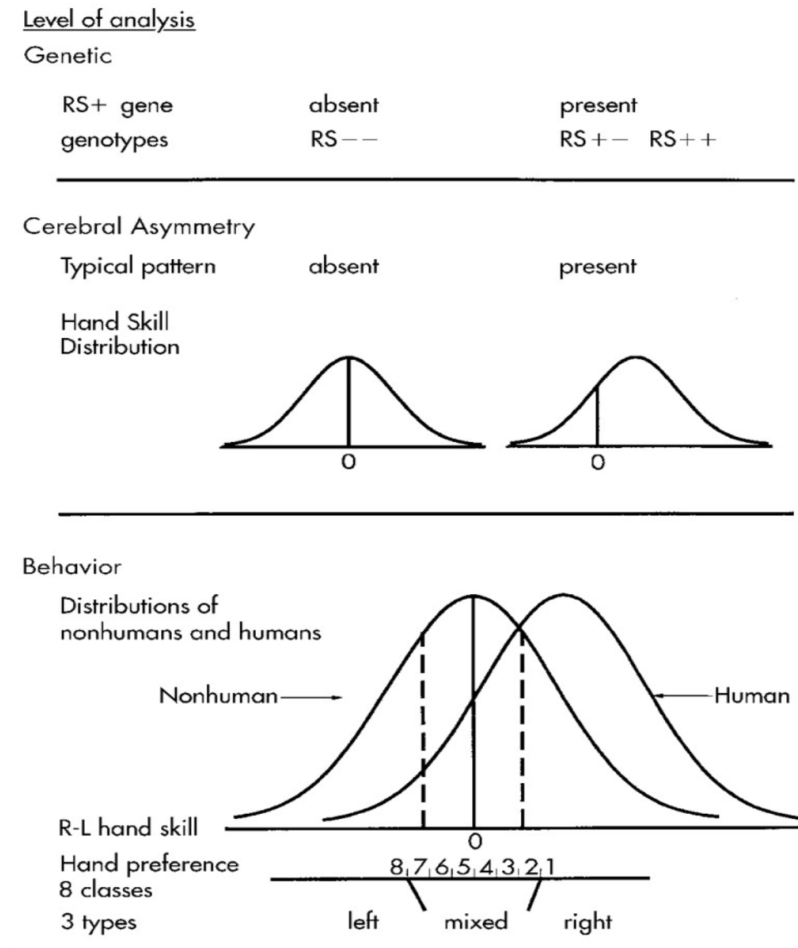


Figura 1.14: la proporzione di soggetti destrimani, mancini e a preferenza manuale mista negli umani e nelle specie non umane sono coerenti con una distribuzione gaussiana (normale); tale distribuzione sarebbe pertanto simmetrica attorno allo 0 nelle specie non umane, ma spostata leggermente a destra nell'uomo. Dalle domande “cosa causa la distribuzione normale?” e “cosa provoca lo spostamento verso destra della distribuzione?” nasce la *Right Shift Theory*. La distribuzione normale della preferenza manuale è comune a tutti gli esseri viventi in grado di muovere gli arti in modo indipendente. La preferenza per l'uso di una zampa dipende da fattori che influenzerebbero lo sviluppo di ciascun lato del corpo nell'utero, per cui esisterebbe un ugual numero di soggetti con una preferenza per la destra e per la sinistra, la maggioranza dei quali sarebbero privi di una preferenza forte per l'uno e per l'altro lato. Il gene $RS+$ agirebbe come una costante matematica che si “somma” alla distribuzione normale della preferenza manuale, senza però cambiarne la forma (Annett, 1972).

1.5.3 La “Task Complexity Theory”

Secondo Fagot & Vauclair (1991) entrambe le mani (o gli emisferi) potrebbero avere capacità affini nel mettere in atto determinati compiti, ma solo una mano (o emisfero) sarebbe in grado di svolgerne altri più complessi. Pertanto, l'incapacità di dimostrare l'esistenza di asimmetrie manuali per alcuni compiti potrebbe riflettere l'inadeguatezza del compito nel rivelare tali asimmetrie. Nel contesto della lateralizzazione manuale dell'uomo, la distribuzione della preferenza manuale sarebbe influenzata da molti fattori, riguardanti sia le richieste cognitive del compito sia quelle motorie (muscoli coinvolti). Nell'uomo, la lateralizzazione manuale sembra essere influenzata in modo diverso da compiti con richieste spaziali e temporali differenti: ad esempio, la dimensione di un oggetto può influenzare la lateralizzazione degli adulti destrimani nel corso di una semplice azione di recupero (solo il 58% di loro utilizzerebbe la mano destra per sollevare una palla di dimensioni piuttosto grandi) (Harris & Carlson, 1988). L'azione di recupero di un oggetto sembra inoltre meno lateralizzata di altre attività più specializzate come l'uso di strumenti (Steenhuis & Bryden, 1989). Sempre secondo Fagot e Vauclair, l'esecuzione iniziale di un movimento volontario nuovo implicherebbe l'intervento di processi attenzionali e cognitivi specifici. Con l'esperienza si stabilisce invece progressivamente uno schema motorio: la fase di acquisizione e quella finale, dopo il consolidamento di buone attività motorie, potrebbero essere mediate da circuiti neuronali diversi. Da un punto di vista più cognitivo, gli emisferi sarebbero specializzati in modo diverso nel processare compiti nuovi (la novità è intesa dal punto di vista sia motorio sia contestuale, nel caso in cui determinate azioni avvengano in un contesto diverso da quello in cui si effettuano normalmente) piuttosto che altri con cui si hanno più esperienza e *routine*. Nello specifico, l'emisfero destro sembra giocare un ruolo decisivo nelle fasi iniziali di acquisizione, mentre quello sinistro sarebbe superiore nelle azioni di *routine* (Goldberg & Costa, 1981). Fagot e Vauclair (1991) definiscono e classificano i compiti in due grandi categorie: *high-level task* e *low-level task*. Gli *high-level task* richiedono azioni motorie precise e sintonizzate a causa della dimensione spazio-temporale del movimento implicato e/o delle attività cognitivamente complesse coinvolte, dovute in particolare alla novità del compito (Fig. 1.15). Al contrario, i *low-level task* includono attività semplici o familiari e/o attività con cui si ha una certa pratica. Queste ultime sono meno complesse da un punto di vista cognitivo (richiedono ad esempio minor attenzione nei movimenti). Poiché nell'uomo sia le attività manuali che richiedono una certa precisione motoria, sia la complessità sul piano cognitivo porterebbero generalmente ad una preferenza manuale a livello di gruppo, e dato che entrambi gli emisferi condividono alcune competenze, Fagot e Vauclair ipotizzano che gli *high-level task* ma non i *low-level task* rappresentino le situazioni migliori per identificare le caratteristiche funzionali di ciascun emisfero. Inoltre, solo gli *high-level task* dovrebbero produrre un'asimmetria nella distribuzione della preferenza per il lato sinistro o destro del corpo, a livello sia emisferico sia comportamentale. Al contrario, i *low-level task* non dovrebbero necessariamente indurre un'asimmetria a

livello di gruppo. Fattori come dimensione spazio-temporale e novità potrebbero avere molte implicazioni nella lateralizzazione manuale dei primati non-umani. In primo luogo, dato che solo gli *high-level task* dovrebbero rivelare una specializzazione emisferica, valutare la preferenza manuale facendo una media dell'uso delle mani in compiti diversi, senza considerare natura e caratteristiche di questi ultimi, potrebbe nascondere eventuali asimmetrie sia a livello individuale sia a quello di gruppo. In secondo luogo, la difficoltà motoria di uno specifico compito dovrebbe essere determinata tenendo conto delle capacità manipolative della specie studiata, che possono dipendere ad esempio dalla divergenza anatomica del pollice dalle altre dita. A tal riguardo, mettere assieme i dati raccolti in specie diverse per determinare la distribuzione della preferenza manuale può essere discutibile. Terzo, si può considerare il recupero di cibo da una superficie piana come il compito con più esperienza in assoluto e come il prototipo di *low-level task* per eccellenza, perlomeno per le specie con capacità manipolative maggiori. Fagot e Vauclair hanno effettuato una *review* di molti studi sulla preferenza manuale dei primati non-umani, utilizzando la categorizzazione dei compiti in essi utilizzati come *high-level task* e *low-level task*.

1.5.3a Preferenza manuale nei low-level task

Dalla *review* di Fagot e Vauclair, le distribuzioni della preferenza manuale per il recupero del cibo e per altre azioni di *routine* sembrano essere simmetriche e influenzate dalle circostanze (in alcuni degli studi esaminati, infatti, la preferenza manuale dei soggetti subirebbe un'inversione al variare dell'ambiente in cui vengono raccolti i dati). A causa 1) della scarsità di dati che mostrano una relazione fra la preferenza nei *low-level task* e la specializzazione emisferica; 2) della simmetria della distribuzione; 3) degli effetti del contesto in cui lo studio ha luogo sulla preferenza manuale, non sembra possibile concludere che la lateralizzazione nei *low-level task* sia una caratteristica comune a livello di gruppo o popolazione. Piuttosto, può essere vista come una caratteristica individuale e dipendente dal contesto (Fagot & Vauclair, 1991).

1.5.3b Preferenza manuale negli high-level task

La maggior parte degli studi condotti utilizzando un *high-level task* avrebbe rivelato una distribuzione asimmetrica della preferenza manuale; questo risultato sarebbe emerso non solo per la preferenza ma anche per la *performance* manuale. Anche se gli *high-level task* hanno rivelato l'esistenza di una preferenza manuale molto chiara, la direzione di tale preferenza non sembra essere costante nei diversi compiti: la maggior parte di questi ultimi richiede modalità sensoriali e processi cognitivi diversi. Nell'uomo, le componenti sensoriali e cognitive di un compito (richieste spaziali, storia familiare del soggetto) sembrano influenzare la direzione di un'asimmetria (Nachson & Carmon, 1975; Varney & Benton, 1975) e ciò potrebbe

spiegare il motivo per cui nei primati non-umani compiti differenti sembrano portare a una direzionalità diversa della preferenza manuale (Fagot & Vauclair, 1991).

1.5.3c Differenza fra “*handedness*” e “*manual specialization*”

Data l'importanza di novità e complessità del compito per la preferenza manuale, Fagot e Vauclair riprendono la distinzione della preferenza manuale in “*handedness*” e “*manual specialization*” proposta da Young, Segalowitz, Corter & Trehub (1983). Con *handedness* si fa riferimento all'uso lateralizzato delle mani in compiti familiari e relativamente semplici, mentre la *manual specialization* si riferisce ad un uso asimmetrico delle mani in compiti nuovi e relativamente complessi. Inoltre, la *manual specialization* rifletterebbe la specializzazione funzionale dell'emisfero che controlla meglio un compito mentre la *handedness* non sarebbe legata direttamente alla dominanza di un'area corticale su un'altra. Secondo Fagot e Vauclair, la classificazione in *low-level task* e *high-level task* può in parte essere integrata in questa distinzione, nel senso che i *low-level task* evocherebbero la *handedness*, mentre gli *high-level task* sarebbero correlati alla *manual specialization*. I concetti di *handedness* e *manual specialization* denominerebbero in pratica la preferenza manuale riscontrata rispettivamente in *low-level task* e *high-level task*. Per quanto riguarda la relazione fra *handedness* e *manual specialization*, in primo luogo un soggetto può mostrare l'una o l'altra tipologia di preferenza manuale a seconda della natura del compito a cui viene sottoposto; in secondo luogo, un determinato compito può, in seguito a pratica ed esperienza, portare ad un cambiamento della distribuzione della preferenza manuale a livello di popolazione che passerebbe da asimmetrica a simmetrica. In conseguenza a un simile cambiamento di preferenza a livello individuale dovrebbero verificarsi dei cambiamenti anche nella distribuzione della preferenza manuale a livello di gruppo. Nell'ambito della *manual specialization* solo un emisfero dovrebbe essere competente nella risoluzione di un compito. Inoltre, quando sono coinvolti movimenti precisi e specifici la mano attiva dovrebbe necessariamente essere quella contro-laterale all'emisfero specializzato (Brinkman & Kuypers, 1972). La pratica di un compito porterebbe al cambiamento della preferenza manuale poiché la ripetizione del compito stesso consentirebbe ad entrambi gli emisferi di diventare competenti nella sua risoluzione. Una volta che entrambi gli emisferi sono diventati competenti nella risoluzione del compito, la scelta manuale non sarebbe più determinata dall'asimmetria emisferica, lasciando la possibilità ad altre influenze esterne o individuali di intervenire sulla preferenza manuale. Tali influenze spiegherebbero la comparsa di preferenze a livello individuale e anche la forma della distribuzione a livello di popolazione, che ha maggior probabilità di essere simmetrica in assenza di forti influenze ambientali (Fagot & Vauclair, 1991).



Figura 1.15: macaco nemestrino (*Macaca nemestrina*) durante la manipolazione di un piccolo tronco trovato nel reparto. Secondo alcuni autori la preferenza manuale per la mano destra si sarebbe evoluta in seguito al graduale abbandono della vita arboricola, che avrebbe liberato gli arti dall'onere del supporto posturale (MacNeilage *et al.* 1987). Altri autori, invece, ipotizzano che la preferenza manuale emergerebbe solo in compiti cognitivamente complessi o nuovi (*high-level task*), come la manipolazione, che evocherebbero un'attivazione emisferica e quindi l'uso di uno specifico lato del corpo (Fagot & Vauclair, 1991). Foto di Barbara Regaiolli.

1.5.3d Compiti uni-manuali vs bi-manuali

In molti studi la distinzione fra comportamenti uni-manuali e bi-manuali si è rivelata critica nel determinare l'effetto della complessità del compito sulla preferenza manuale di un individuo e nel dimostrare l'esistenza di una lateralizzazione manuale a livello di popolazione. In particolare, i comportamenti uni-manuali sembrano implicare una minore (o assente) predominanza dell'uso della mano destra in confronto a quelli bi-manuali, all'interno di uno stesso campione di neonati umani (Fagard & Marks, 2000) e di neonati di scimpanzé di cattività (Hopkins & Rabinowitz, 1997; Llorente, Mosquera & Fabre, 2009), gorilla di cattività e in natura (Meguerditchian, Calcutt, Lonsdorf, Ross & Hopkins, 2010) e babbuini di cattività (Vauclair, Meguerditchian & Hopkins, 2005).

1.5.3e Preferenza manuale e complessità del compito nell'uomo

Studi recenti avrebbero dimostrato che anche nell'uomo le richieste di un compito sembrano avere un'influenza sulla preferenza manuale e sulla sua forza sia a livello individuale sia a quello di gruppo (Perelle & Ehrman, 1994; Marchant, McGrew & Eibl-Eibesfeldt, 1995; Potier *et al.*, 2013). Studi su soggetti umani adulti mostrano che la mano destra dei soggetti destrimani nell'attuare azioni bi-manuali svolgerebbe il ruolo "attivo" mentre la mano sinistra fornirebbe sostegno posturale (Guiard, 1987). I neonati diverrebbero capaci di tale coordinazione bi-manuale, in cui le due mani assumono ruoli complementari, verso la fine del primo anno di vita (Michel *et al.*, 1985; Kimmerle, Mick & Michel, 1995). Pertanto, è probabile che la preferenza manuale nei compiti bi-manuali emerga più tardi rispetto a quella per i compiti uni-manuali, dato che il recupero con una mano avverrebbe prima della coordinazione bi-manuale.

In uno studio di 41 neonati fra 12 e 20 mesi di età è stata valutata la preferenza manuale per azioni bi-manuali coordinate attraverso tre variabili: afferrare l'oggetto di base, rimuovere i pezzi ad esso attaccati e, eventualmente, trasferire l'oggetto di base alla mano non adibita alla prensione per liberare quest'ultima e consentirle così la rimozione dei pezzi attaccati alla base. Dallo studio, i bambini hanno afferrato l'oggetto di base con la mano destra più spesso rispetto che con la sinistra, ma hanno manifestato una preferenza per la mano destra anche al momento di staccare i pezzi da tale oggetto. Per fare ciò, i bambini trasferivano l'oggetto di base afferrato dalla mano destra alla mano sinistra: questo risultato mostra che, anche se i neonati tenderebbero ad afferrare l'oggetto di base con la mano preferita, presumibilmente perché a quell'età non sarebbero in grado di pianificare le azioni in anticipo (McCarty, Clifton & Collard, 1999), la loro preferenza manuale è abbastanza forte da indurre un cambio nella mano che tiene l'oggetto di base. Il tipo di presa sembra a sua volta influenzare il grado di preferenza manuale dei neonati: questi tenderebbero infatti a rimuovere i pezzi dall'oggetto di base maggiormente con la mano destra in modo significativo solo se l'azione di rimozione implicava una presa di precisione.

1.5.3f Preferenza manuale e complessità del compito nei primati non-umani

In un recente studio sui lemuri dalla fronte rossa (*Eulemur rufifrons*) è stata osservata la preferenza manuale in azioni uni-manuali e bi-manuali considerando un minimo di 40 *bout* per azione e durante la manipolazione di un apparato sperimentale (scatola con cibo) (Schnoell *et al.*, 2014). Questo studio sui lemuri in natura non ha evidenziato una preferenza manuale a livello di gruppo né nelle azioni spontanee né nella condizione sperimentale. A livello individuale, i lemuri dalla fronte rossa hanno mostrato una preferenza più frequentemente e con maggior forza durante la manipolazione degli apparati rispetto che nelle azioni spontanee, supportando la *Task Complexity Theory* (Fagot & Vauclair, 1991). Secondo gli autori la differenza osservata nella forza della preferenza manuale fra la condizione sperimentale e le azioni spontanee sarebbe dovuta a fattori legati alla situazione in cui avviene l'uso della mano (Zhao *et al.*, 2012): nella condizione sperimentale le scatole venivano presentate ai lemuri sul terreno e i soggetti potevano decidere liberamente che mano usare. Al contrario, nelle azioni spontanee gli animali sarebbero stati vincolati nella loro scelta dalla loro posizione su un supporto o dalla posizione del *target* (es.: foglie o frutti) da recuperare (Chapelain *et al.*, 2012; Schnoell *et al.*, 2014).

Analogamente, la preferenza manuale nel lemure del bambù (*Haplemur griseus* e *H. alaotrensis*) sembra essere influenzata dalla posizione dell'oggetto da recuperare (Stafford *et al.*, 1993).



Figura 1.16: femmina di gorilla (*Gorilla gorilla*) presso lo Zoologischer Garten di Berlino. Diversi studi sembrano dimostrare che nelle scimmie antropomorfe la preferenza manuale per la mano destra comparirebbe in attività bi-manuali coordinate e complesse ma non in quelle che richiedono l'uso di una sola mano, come le azioni di recupero (Meguerditchian *et al.*, 2010; Hopkins, 2006; 2007). Foto di Barbara Regaiolli.

Per quanto riguarda le scimmie antropomorfe, esistono sempre più prove che dimostrano la predominanza dell'uso della mano destra nei primati non-umani, in particolare negli scimpanzé in cattività, nelle azioni complesse quali *bimanual*

feeding, azioni bi-manuali coordinate, recupero in posizione bipede, lancio e comunicazione gestuale (per *review*: Hopkins, 2006; 2007). Lo studio di 35 gorilla (*Gorilla gorilla*) in cattività avrebbe rivelato una preferenza manuale significativa a livello di popolazione per la mano destra nel *bimanual feeding* ma non nel recupero uni-manuale (Fig. 1.16). Le differenze nella preferenza manuale fra recupero uni-manuale e attività bi-manuali coordinate riscontrate in questo studio sono coerenti con altri risultati sui primati non-umani, quali cebi cappuccini, babbuini e scimpanzé (Hopkins, 2007). In tutti questi studi è emerso che le azioni bi-manuali coordinate sembrano indurre una preferenza manuale più forte a livello individuale e un'asimmetria verso l'uso della mano destra a livello di popolazione e di specie. Ulteriore supporto a questi risultati arriva da studi recenti che avrebbero evidenziato che sarebbe la preferenza manuale nelle azioni bi-manuali coordinate e non nel semplice recupero di cibo o oggetti ad essere correlata ad asimmetrie neuro-anatomiche nell'area motoria del cervello che controlla le mani, nel *gyrus* pre-centrale, sia negli scimpanzé sia nei cebi cappuccini (Hopkins & Cantalupo, 2004; Phillips & Sherwood, 2007; Sherwood *et al.*, 2007). Infine, i risultati dello studio sui gorilla di pianura sembrano in accordo con altri studi che hanno riportato una preferenza manuale per la mano destra a livello di popolazione nel processamento bi-manuale del cibo nei gorilla di montagna (Byrne & Byrne, 1991). Secondo gli autori, l'abilità di coordinare le mani in modo asimmetrico potrebbe aver rappresentato un importante requisito per la comparsa di una preferenza manuale per la mano destra nei primi ominidi. È importante enfatizzare che una coordinazione asimmetrica efficiente delle mani nel compiere manipolazioni complesse non sarebbe la condizione alla base della comparsa di una preferenza manuale a livello di popolazione (Vallortigara & Rogers, 2005; Hopkins, 2007) ma fornirebbe piuttosto le funzioni adattative necessarie al singolo individuo, senza la necessità che tutti siano lateralizzati in una stessa direzione. Pertanto, il motivo per cui i gorilla si uniformino tutti nell'uso della mano destra non è ancora chiaro (Meguerditchian *et al.*, 2010a).

1.5.3g Il *tube-task* nello studio della preferenza manuale

Il *tube-task* rappresenta uno degli apparati più utilizzati nello studio della preferenza manuale in azioni complesse: si tratta di un compito sperimentale usato per studiare le azioni bi-manuali coordinate (Hopkins, 1995). Nel *tube-task*, i primati devono tenere un tubo in PVC con una mano ed estrarre il cibo al suo interno con un dito dell'altra mano (Fig. 1.17). A differenza di altre misure della preferenza manuale, il *tube-task* è un compito complesso che implica una coordinazione bi-manuale. Indurrebbe una preferenza manuale a livello individuale costante e affidabile poiché rimuoverebbe la potenziale influenza di fattori situazionali (es.: posizione del *target*) sulla preferenza manuale (Hopkins & Cantalupo, 2005). Inoltre, è relativamente semplice da amministrare e può pertanto essere usato con diverse specie di primati come metodo *standard* per misurare la preferenza manuale (Hopkins, 1995). Da uno studio condotto in natura utilizzando il *tube-task* in 24 rinopitechi dorati

(*Rhinopithecus roxellana*) è emersa una preferenza manuale a livello di gruppo per l'uso della mano sinistra. Confrontando le azioni bi-manuali richieste dalla condizione sperimentale rappresentata dal *tube-task* con l'azione bi-manuale spontanea rappresentata dal *grooming* sociale, sembra che il compito sperimentale induca una preferenza manuale significativamente più forte di quella richiesta nel *grooming*. I compiti sperimentali sembrano pertanto implicare una preferenza manuale più forte rispetto a quelli spontanei, probabilmente perché, secondo gli autori, i fattori situazionali hanno minor influenza sull'uso delle mani nel *tube-task* rispetto che nel *grooming*; in questo secondo comportamento, infatti, la posizione dell'individuo così come quella della parte del corpo che riceve *grooming* possono influenzare la preferenza manuale del *groomer* (Zaho *et al.*, 2012). L'utilizzo del *tube-task* ha messo in evidenza una preferenza per la mano destra a livello di popolazione in svariati studi effettuati sugli scimpanzé in cattività (per *review*: Hopkins & Cantalupo, 2005).

Un'altra azione ritenuta potenzialmente in grado di evocare una preferenza manuale per la sua complessità sia dal punto di vista cognitivo sia da quello motorio è l'uso di strumenti. In una *review* di studi sugli scimpanzé, McGrew e Marchant (1999) avrebbero riscontrato una forte preferenza a livello individuale durante l'uso di strumenti. Una preferenza analoga è stata riscontrata nel *termite-fishing*, in particolare nel sondare i termitai con uno *stick* ed estrarre quindi gli insetti (Marchant & McGrew, 1996; McGrew & Marchant, 1999; Lonsdorf & Hopkins, 2005), nell'usare una spugna di muschio per bere dai buchi degli alberi (Boesch, 1991) e nell'usare delle pietre per rompere le noci (Sugiyama *et al.*, 1993; Matsuzawa *et al.*, 2001). Anche se negli studi citati finora non sembra emergere una preferenza manuale a livello di popolazione per l'uso di strumenti negli scimpanzé, l'unione dei dati raccolti in gruppi di Fongoli e di Gombe (Lonsdorf & Hopkins, 2005) sembrano mostrare una preferenza significativa a livello di gruppo per la mano sinistra nel *termite-fishing* (Bogart *et al.*, 2012).



Figura 1.17: scimpanzé (*Pan troglodytes*) del Yerkes National Primate Research Center, Atlanta. I soggetti sono impegnati nel *tube-task*, un compito sperimentale usato per studiare la preferenza manuale in azioni bi-manuali coordinate (Hopkins, 1995). Nel *tube-task*, i primati devono tenere un tubo in PVC con una mano ed estrarre il cibo (in questo caso burro di arachidi) al suo interno con un dito dell'altra mano. Foto su cortesia di Bill Hopkins (da <http://www.the-scientist.com>).

1.5.4 La classificazione della preferenza manuale di McGrew e Marchant (1997)

Nel 1997 McGrew e Marchant effettuano una *review* di 241 studi pubblicati su proscimmie, scimmie del Nuovo Mondo, scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe, al fine di investigarne la preferenza manuale. Dei 241 studi considerati, solo 48 vengono inclusi nell'analisi in quanto rispondenti ai 7 criteri di valutazione stabiliti dagli autori: indipendenza dei dati, dati da soggetti adulti, numero adeguato di *datapoint* per soggetto (tale da consentire un'analisi binomiale della lateralizzazione), compiti ben definiti, disponibilità di dati grezzi, informazioni sulla specie dei soggetti e numerosità adeguata del campione (> 6 soggetti). Da questo studio, McGrew & Marchant hanno individuato 5 livelli di preferenza manuale: al livello 1 si trovano i soggetti ambidestri, mentre al 5 quelli con una preferenza manuale simile a quella dell'uomo. I primati non-umani categorizzati al livello 1 sarebbero per lo più appartenenti a popolazioni selvatiche o appartenenti a contesti naturalistici, in cui effettuerebbero compiti spontanei e specie-specifici. La maggior parte dei primati cadrebbe invece nei livelli 2 e 3, ovvero presenterebbero una lateralizzazione a livello individuale, specialmente per i compiti complessi che richiedono una certa esperienza e vengono forniti in ambiente di cattività. Solo negli scimpanzé si riscontrerebbero i livelli 4 e 5, che denotano una preferenza manuale simile a quella umana; tuttavia, i risultati relativi a tale specie emergerebbero solo in cattività e solo in modo incompleto. Secondo gli autori, la preferenza manuale nei primati non-umani non sembra essere lateralizzata a livello di specie (McGrew & Marchant, 1997).

Nello specifico, andando a valutare la preferenza manuale nei diversi gruppi di primati non-umani, McGrew & Marchant hanno concluso che, dai 12 studi ritenuti validi sulle proscimmie e dai 19 studi accettati sulle scimmie del Nuovo Mondo sembra emergere una preferenza manuale a livello individuale ma non a quello di gruppo o di specie. Per quanto riguarda le scimmie del Vecchio Mondo, nonostante la numerosità degli studi presenti, solo 11 di essi sono stati inclusi nell'analisi e anche in questo caso non è stata riscontrata alcuna preferenza a livello di gruppo o specie. Per le scimmie antropomorfe sono stati accettati 18 studi (circa la metà condotti sugli scimpanzé): sebbene ci fossero alcune evidenze, specialmente negli scimpanzé, di una preferenza manuale a livello di popolazione, questa è stata riscontrata unicamente in cattività. I soggetti in natura non sembrano invece manifestare una preferenza a livello di popolazione, neanche per compiti come il “*termite fishing*” e il “*nut cracking*”. La meta-analisi di McGrew e Marchant non sembra mostrare prove in supporto alla *POT* o di una lateralizzazione manuale simile a quella dell'uomo, ma avrebbe fornito piuttosto supporto all'ipotesi che la lateralizzazione dell'uso delle mani in *Homo sapiens* sia unicamente associata alla nostra evoluzione (McGrew & Marchant, 1997).

1.6 Età e lateralizzazione: ruolo di invecchiamento ed esperienza individuale

Contrariamente a quanto si credeva in passato, il cervello è molto plastico e può cambiare le proprie connessioni in risposta alle esperienze vissute, specialmente nelle prime fasi di vita, ma anche durante l'età adulta. Alcune regioni del cervello cambiano addirittura dimensione in seguito ad esperienze specifiche e, allo stesso modo, anche la lateralizzazione cerebrale può subire alterazioni. Infatti, è noto che perlomeno alcune forme di lateralizzazione sono malleabili e possono essere influenzate da alcune esperienze in particolari momenti dello sviluppo: alcuni tipi di lateralizzazione possono essere accentuate, sopresse o addirittura generate dall'esperienza. Sebbene i geni rappresentino le basi della lateralizzazione cerebrale, l'esperienza può modificarla e ciò è molto importante poiché consente agli individui e alle specie di adattarsi ai cambiamenti ambientali. In alcuni contesti sociali, per esempio, può essere vantaggioso essere lateralizzati, mentre in altri ciò può rappresentare un limite. Quindi, anche se la lateralizzazione cerebrale è forte, questa caratteristica si integra con l'esperienza in modo che le funzioni del cervello si adattino ad ambienti specifici; si può immaginare un quadro generale nel quale la lateralizzazione è abbozzata in tutte (o quasi) le specie di vertebrati, ma i cui dettagli vengono aggiunti in modo flessibile, sotto l'influenza dei diversi ambienti in cui l'organismo vive e si sviluppa. Di conseguenza, alcuni processi possono essere o meno lateralizzati o possono differire nel grado di lateralizzazione a seconda di come l'organismo si sviluppa e di come il suo sviluppo si adatta alle esperienze che inevitabilmente lo plasmano (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).

1.6.1 Lateralizzazione manuale e invecchiamento nell'uomo

Poiché è possibile che con l'età si verifichino dei cambiamenti generali nella struttura e nelle funzioni del cervello, si può ipotizzare che con l'anzianità si abbiano anche dei cambiamenti nella *performance* di eventuali asimmetrie comportamentali, quali ad esempio la preferenza manuale (Teixeira, 2008). Alcuni autori hanno ipotizzato due possibili modelli per descrivere le modificazioni nelle asimmetrie emisferiche associate all'età: il "*right hemisphere-aging model*" e il "*hemispheric asymmetry reduction model*". Il primo modello, il *right hemisphere-aging model*, propone che l'emisfero destro mostri un declino maggiore associato all'età rispetto al sinistro: in questo caso le funzioni processate da tale emisfero dovrebbero a loro volta subire un declino più rapido associato alle età, incluso il controllo motorio della mano sinistra. Di conseguenza, secondo questo modello le asimmetrie motorie dovrebbero diventare più marcate con l'invecchiamento (Dolcos *et al.*, 2002).

Il secondo modello, noto come *hemispheric asymmetry reduction model*, propone invece che l'attività frontale durante le *performance* cognitive tenderebbe a diventare meno lateralizzata negli adulti anziani rispetto che in quelli più giovani, in seguito a un'attivazione di entrambi gli emisferi cerebrali. Una possibile conseguenza

comportamentale di tale attivazione negli anziani potrebbe essere un cambiamento delle asimmetrie manuali, parallelamente ad una riduzione dell'asimmetria nella *performance* fra mano destra e sinistra (Dolcos *et al.*, 2002; Teixeira, 2008).

Le modificazioni del corpo calloso che hanno luogo con l'invecchiamento potrebbero a loro volta rappresentare ulteriori elementi in grado di influenzare la lateralizzazione manuale: il corpo calloso tende infatti a ridursi in dimensione (Suganthy *et al.*, 2003) e subire alterazioni di carattere micro-strutturale (Sullivan *et al.*, 2001). Essendo tale area la commessura più importante che lega i due emisferi cerebrali, questa "degradazione" strutturale potrebbe giustificare i periodi più lunghi richiesti per la comunicazione inter-emisferica osservati negli anziani (Jeeves & Moes, 1996). Ci si aspetta che questo declino nella comunicazione fra i due emisferi porti ad una maggior simmetria funzionale, dovuta al venir meno delle interazioni inibitorie del corpo calloso; anche in questo caso si assisterebbe ad una globale riduzione della lateralizzazione manuale con l'invecchiamento (Teixeira, 2008).

Tuttavia, secondo altri autori i cambiamenti strutturali e funzionali che hanno luogo nel cervello durante l'invecchiamento non porterebbero a variazioni globali nell'asimmetria manuale per diverse azioni motorie; piuttosto, i cambiamenti nelle asimmetrie manuali legati all'età sembrano essere correlati ad una maggior esperienza motoria uni-manuale che, nel corso degli anni, modulerebbe la predisposizione innata ad una determinata preferenza manuale. In particolare, sembra essere la forza della preferenza manuale ad aumentare al crescere dell'età; inoltre, dato che nell'uomo l'aumento dell'asimmetria manuale in favore della mano destra con l'avanzare dell'età sarebbe stato riportato solo per alcune azioni ma non per altre, tale asimmetria non sembra essere dovuta a maggiori vantaggi nella *performance* della mano destra rispetto a quella della sinistra; piuttosto, la forza maggiore della preferenza per la mano destra negli anziani sembra risultare da una maggior confidenza derivante dall'uso preferenziale di tale mano, non da modifiche nella *performance* dell'una o dell'altra mano (Teixeira, 2008).

Sempre per quanto riguarda l'uomo, con l'avanzare dell'età le mani vanno incontro a numerosi cambiamenti fisiologici e anatomici (Carmeli *et al.*, 2003), causati da fattori sia intrinseci sia estrinseci: in particolare, al crescere dell'età si verifica un declino della capacità di coordinare il movimento delle mani (Grimby *et al.*, 1982) che può danneggiare l'abilità di compiere le azioni di tutti i giorni (Kinoshita & Francis, 1996). Alcuni ricercatori hanno studiato la preferenza manuale in soggetti di diverse età in compiti pratici e durante le azioni quotidiane e, oltre a confermare il declino nella *performance* motoria di azioni precise effettuate sia con la mano destra sia con la sinistra con l'avanzare dell'età, hanno riscontrato che tale declino interesserebbe maggiormente la mano destra, portando così la *performance* di entrambe le mani a diventare più bilanciata con l'invecchiamento. Al contrario dei soggetti più giovani, i soggetti anziani utilizzerebbero entrambe le mani con la stessa frequenza (Kalisch *et al.*, 2006). In conclusione, questo studio sembra mostrare che, dall'analisi diretta delle azioni di tutti i giorni, le differenze nella *performance* della mano dominante e non-dominante chiaramente presenti nei soggetti più giovani tendono a diventare meno accentuate con l'avanzare dell'età. In aggiunta, oltre a

confermare il declino della *performance* in azioni motorie precise, questo studio suggerisce che la preferenza manuale possa diventare più bilanciata nell'età adulta avanzata rispetto che nelle fasi giovanili di vita (Kalisch *et al.*, 2006).

1.6.2 Lateralizzazione manuale ed esperienza nei primati non-umani

Nel 1977, in seguito alla meta-analisi di una lunga serie di studi sia comportamentali sia neuro-psicologici condotti con i primati del Vecchio Mondo, Warren e collaboratori hanno proposto che l'uso delle mani nei primati fosse una conseguenza di esperienze specifiche e dipenderebbe sia dal compito svolto sia da fattori situazionali. Pertanto, non dovrebbe esistere un'asimmetria nella preferenza manuale a livello di popolazione in qualche specie di primati a meno che essa non risulti da una stessa esperienza vissuta da tutti i membri di tale popolazione. Nello specifico, la reinterpretazione dei dati degli studi esaminati da questo autore lo ha spinto a descrivere la preferenza manuale dei primati non-umani come 1) distribuita in modo simmetrico nella popolazione, senza differenze significative fra il numero di soggetti destrimani e mancini; 2) dipendente dal compito effettuato e da altri vincoli legati alla situazione in cui avviene l'uso della mano; 3) dipendente dalla pratica e dall'apprendimento; 4) indipendente da altre funzioni che sarebbero lateralizzate nei primati (es.: il processamento dei segnali acustici). In altri termini, secondo Warren la lateralizzazione manuale dei primati non-umani sarebbe principalmente il risultato dell'esperienza, non l'espressione di qualche asimmetria dell'organismo (Warren, 1977). Inoltre, questo autore ha esteso la sua posizione alla lateralizzazione emisferica in genere, concludendo che le molte tipologie di lateralizzazione cerebrale osservate nelle specie non umane sono molto probabilmente analoghe piuttosto che omologhe alle specializzazioni emisferiche funzionali dell'uomo (Warren, 1980).

Diversi studi sembrano supportare, almeno in parte, questa teoria. Dallo studio di diverse specie di lemuri (*Lemur spp*) è emerso che la forza della preferenza manuale aumenterebbe all'avanzare dell'età: gli animali più giovani sono risultati essere meno lateralizzati e sembrano utilizzare maggiormente la bocca nel recupero del cibo rispetto agli adulti (Ward *et al.*, 1990).

Per quanto riguarda le scimmie del Vecchio Mondo, da uno studio di 52 bertucce (*Macaca sylvanus*) è emerso che, perlomeno nel recupero di cibo da terra, gli individui più anziani sembrano mostrare una preferenza manuale più forte rispetto ai giovani; gli autori suggeriscono pertanto che esista un meccanismo di *feed-forward*, per cui l'aumento della pratica con una mano incrementerebbe l'utilizzo della stessa (Schmitt *et al.*, 2008). Risultati analoghi sono stati riscontrati anche nei babbuini, in cui il *bias* a livello di popolazione verso l'uso della mano destra è risultato più marcato negli adulti rispetto ai giovani (Meguerditchian *et al.*, 2011). Inoltre, se in questi studi sono state prese in considerazione azioni come manipolazione e recupero di cibo in compiti più o meno complessi, risultati simili sono stati riscontrati anche nell'ambito della locomozione. Uno studio riguardante la preferenza manuale durante la brachiazione nei gibboni ha rivelato che, perlomeno in alcune tipologie di brachiazione più complessa, la forza della preferenza manuale sarebbe maggiore

negli adulti rispetto che nei giovani sub-adulti, suggerendo che la crescita e lo sviluppo possano contribuire in qualche modo alla lateralizzazione dei gibboni, perlomeno nella locomozione discendente (Barker, 2008).

Da una ricerca a lungo termine su una colonia di scimpanzé in natura in Costa d'Avorio è emerso che la preferenza manuale dei soggetti giovani sembra differire da quella degli adulti, suggerendo l'importanza di considerare con cautela l'ontogenesi della preferenza manuale dei primati. Inoltre, il riscontro di frequenti inversioni nella preferenza manuale degli scimpanzé studiati a seconda del compito svolto (sono state considerate azioni naturali e specie-specifiche) potrebbero giustificare in parte l'inconsistenza che caratterizza gli studi della preferenza manuale condotti in cattività avvalendosi di compiti diversi, svolti in condizioni diverse e con soggetti di età e specie differenti (Boesch, 1991) (Fig. 1.19).

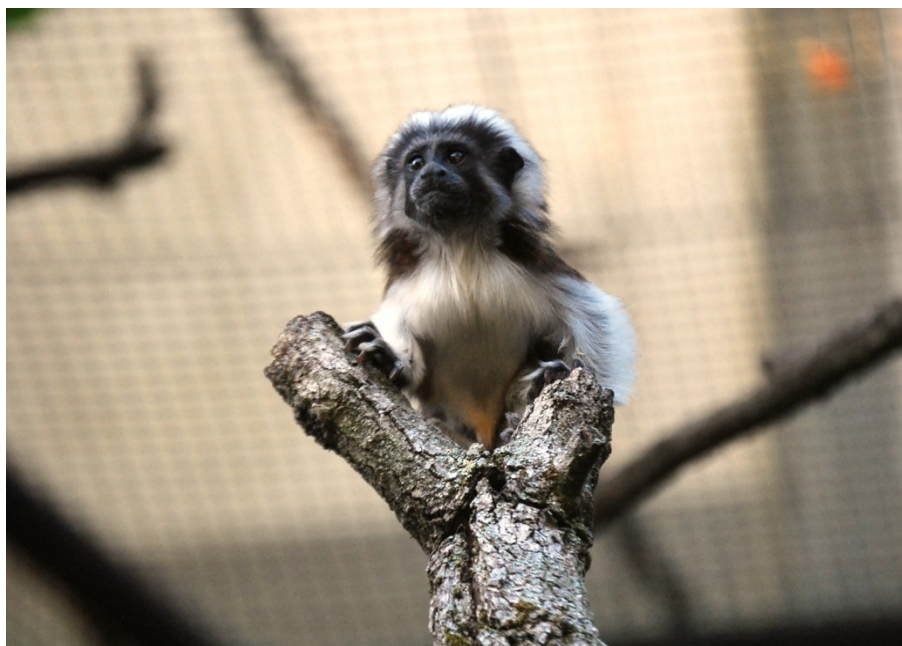


Figura 1.18: giovane tamarino edipo (*Saguinus oedipus*). Alcuni studi sulla preferenza manuale nei primati del Nuovo Mondo non sembrano evidenziare un ruolo costante dell'età sulla preferenza manuale dei soggetti (Diamond & McGrew, 1994; Ades *et al.*, 1996; Parr *et al.*, 1997; Hook & Rogers, 2000), suggerendo l'influenza di altre variabili su tale asimmetria nei primati. Foto di Barbara Regaiolli.

Altri studi hanno riportato in genere un aumento della forza della preferenza manuale al crescere dell'età, supportando l'ipotesi di Warren (es.: Mason *et al.*, 1995; Toonoka & Matsusawa, 1995; Westergaard *et al.*, 1997), mentre altri ancora hanno suggerito addirittura la presenza di un cambiamento nell'uso delle mani all'avanzare dell'età (Hopkins *et al.*, 1993; Rogers & Kaplan, 1996) o, in altri casi, sarebbe emerso che l'età non influenza in alcun modo la preferenza manuale dei soggetti (Fagot *et al.*, 1991; Hopkins, 1993; Colell *et al.*, 1995). Ad esempio, dallo studio del recupero del cibo in un primate del Nuovo Mondo, lo uistiti comune (*Callithrix jacchus*), è emerso che gli individui hanno mantenuto una preferenza manuale costante sia nel corso della vita sia in diverse tipologie di compito a cui sono stati sottoposti; inoltre, in seguito a ferite, la preferenza manuale ha eventualmente subito

un'inversione temporanea, ma dopo la guarigione la mano preferita è tornata ad essere la stessa di prima (Hook & Rogers, 2000). Lo stesso risultato è emerso in diverse altre specie di primati del Nuovo Mondo (Diamond & McGrew, 1994; Parr *et al.*, 1997) (Fig. 1.18), per le quali l'età sembra non giocare un ruolo costante fra i diversi studi nel determinare la lateralizzazione dei soggetti durante compiti diversi e in varie specie (Hook-Costigan & Rogers, 1996). Pertanto, oltre all'età, sarebbe opportuno considerare anche altre variabili, quali storia ed esperienze individuali, relazioni familiari e condizioni in cui gli animali vengono ospitati (Deuel & Dunlop, 1980) per ottenere un'analisi più accurata e conclusiva degli effetti dello sviluppo sulla lateralizzazione (Hook & Rogers, 2000).

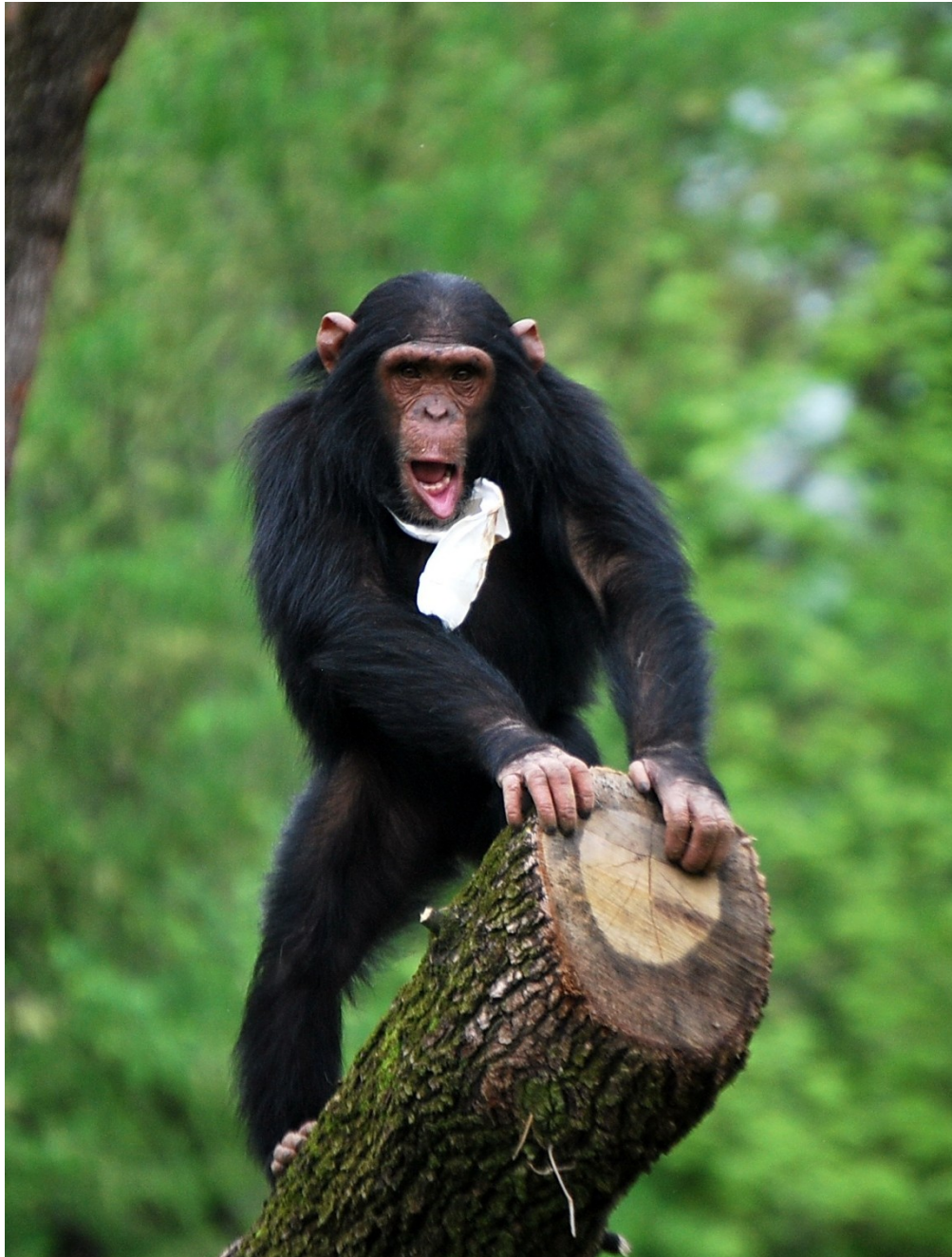


Figura 1.19: femmina di scimpanzé (*Pan troglodytes*) di 3 anni. In questa specie e in altri primati non-umani la preferenza manuale dei soggetti giovani sembra differire da quella degli adulti (Ward *et al.*, 1990; Boesch, 1991), suggerendo una possibile influenza di apprendimento ed esperienza individuali sulla lateralizzazione manuale (Warren, 1977). Foto di Barbara Regaiolli.

1.7 Sesso e preferenza manuale: testosterone e lateralizzazione cerebrale

In seguito al riscontro di alcune differenze nelle asimmetrie sia cerebrali sia comportamentali nei diversi sessi, sono state formulate diverse ipotesi volte a delineare il possibile ruolo del testosterone sulla lateralizzazione. Nell'uomo, le funzioni lateralizzate quali orientamento spaziale, linguaggio e preferenza manuale sembrano differire fra i due sessi, non solo a livello di *performance* ma anche per quanto riguarda direzione e forza della lateralizzazione. In particolare, i soggetti di sesso maschile sarebbero più propensi al mancino e manifesterebbero, inoltre, una dominanza più forte dell'emisfero sinistro per il linguaggio; nel sesso femminile, invece, sebbene la lateralizzazione per il linguaggio mantenga la stessa direzione, sarebbe comunque meno accentuata in seguito a un maggior coinvolgimento dell'emisfero destro. Infine, sebbene l'emisfero destro sia dominante nell'ambito di cognizione visuo-spaziale in entrambi i sessi, i maschi sarebbero più fortemente lateralizzati per questa funzione (Pfannkuche *et al.*, 2009). Poiché le differenze riscontrate nella lateralizzazione sia del linguaggio e altre funzioni cognitive (Voyer, 1996) sia della preferenza manuale (Sommer *et al.*, 2008) fra i due sessi sono spesso piccole e non sempre confermate, il dibattito resta aperto (Pfannkuche *et al.*, 2009).

Dato che l'esposizione prenatale al testosterone sembra avere qualche funzione nell'organizzazione sia del cervello sia del comportamento e nei mammiferi, uomo incluso, i soggetti maschi vengono esposti a livelli più alti di androgeni rispetto alle femmine prima della nascita, sono state formulate svariate ipotesi circa la potenziale influenza del testosterone sulla lateralizzazione.

Secondo una prima ipotesi, il testosterone nei maschi ridurrebbe lo scambio di informazioni fra i due emisferi, stimolando la potatura degli assoni (processo di degenerazione degli assoni dei neuroni che avviene durante lo sviluppo per garantire la normale crescita del sistema nervoso) all'interno del corpo calloso, riducendo la comunicazione fra i due emisferi e causando di conseguenza una maggior lateralizzazione delle funzioni cerebrali. In altri termini, bassi livelli di testosterone prenatale contribuirebbero alla comparsa del mancino e alla riduzione delle asimmetrie funzionali, diminuendo la probabilità di morte cerebrale ed eliminazione degli assoni in determinate aree cerebrali (Witelson & Nowakowsky, 1991). Secondo questa ipotesi, il sesso o l'esposizione ad androgeni non influenzerebbero la direzione quanto piuttosto la forza della lateralizzazione. Tuttavia, studi recenti non sembrano supportare questa ipotesi, in base alla scoperta che elevati livelli di testosterone nei feti umani maschi andrebbero ad aumentare il numero di connessioni in alcune regioni del corpo calloso, favorendo così la comunicazione inter-emisferica (Chura *et al.*, 2010).

Una seconda ipotesi, che è anche la più citata, sostiene invece che un'elevata esposizione prenatale al testosterone inibirebbe la crescita dell'emisfero sinistro, inducendo allo stesso tempo, per compensazione, la crescita delle corrispondenti regioni dell'emisfero destro. Di conseguenza, sotto l'effetto del testosterone, quelle

funzioni che sono normalmente dominate dall'emisfero sinistro, come la preferenza manuale nei soggetti destrimani e il linguaggio, diventerebbero lateralizzate con minor forza o addirittura passerebbero sotto il controllo dell'emisfero destro. Questo implicherebbe una più alta incidenza del mancinismo e una riduzione della lateralizzazione per il linguaggio nei maschi rispetto che nelle femmine; le funzioni visuo-spaziali, sotto il controllo dell'emisfero destro, non cambierebbero invece la loro direzione di lateralizzazione, ma diverrebbero lateralizzate con più forza in seguito alla maggior dominanza di tale emisfero (Geschwind & Galaburda, 1985). Per quanto molto interessante, questa ipotesi è tuttavia molto difficile da verificare nell'essere umano (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).

Una terza ipotesi suggerisce che la differenza nella lateralizzazione fra i sessi sarebbe parte integrante del processo di differenziazione sessuale, che nei mammiferi è sotto l'influenza del testosterone, e porterebbe ad alterare direzione e grado di lateralizzazione nei maschi (Grimshaw *et al.*, 1993; 1995). Questa ipotesi implica le stesse previsioni della precedente, l'unica differenza riguarda la forza e la direzione della lateralizzazione del linguaggio: dato che i maschi sembrano essere più fortemente lateralizzati delle femmine per questa funzione, un'esposizione precoce a elevati livelli di testosterone farebbe aumentare piuttosto che diminuire la forza della lateralizzazione del linguaggio, senza indurre alcun cambiamento nella sua direzione (Grimshaw *et al.*, 1993; 1995).

Infine, una quarta ipotesi più recente teorizzerebbe una variabilità individuale nell'esposizione prenatale al testosterone e quindi nella lateralizzazione comportamentale e cerebrale: l'esposizione a bassi livelli di testosterone consentirebbe il totale sviluppo e la connettività di entrambi gli emisferi, portando l'emisfero sinistro a sviluppare tutte le capacità e implicando così una forte preferenza manuale. Un'esposizione prenatale moderata al testosterone influenzerebbe principalmente lo sviluppo dell'emisfero sinistro, inducendo i soggetti ad essere ambidestri o mancini. Infine, un'elevata esposizione prenatale al testosterone influenzerebbe anche l'emisfero destro e, in caso di potatura assonale intensa, inibirebbe il controllo dell'emisfero destro sullo sviluppo del lato sinistro, causando una crescita eccessiva di tale emisfero. Secondo questa teoria l'esposizione prenatale al testosterone non avrebbe effetti lineari e spiegherebbe in parte la variabilità nella lateralizzazione dei soggetti, in particolare nella preferenza manuale (Lauter, 2007).

1.7.1 Sesso e preferenza manuale nei primati non-umani

In primo luogo, dallo studio di 34 macachi resi sembra emergere una relazione significativa fra la preferenza manuale e il livello di testosterone plasmatico: in particolare, sembra esistere una correlazione positiva fra la concentrazione di questo ormone nel plasma durante la fase giovanile e l'adolescenza e l'asimmetria verso l'uso di mano destra e sinistra in età adulta (Westergaard *et al.*, 2000). Quindi, dato che la funzionalità ormonale durante l'adolescenza sarebbe correlata con differenze inter-individuali nella frequenza di soggetti destrimani e mancini nella fase adulta,

sembra appurata l'esistenza di una relazione fra fattori endogeni, quali gli ormoni sessuali, e la lateralizzazione (Geschwind & Galaburda, 1985) (Fig. 1.20).



Figura 1.20: maschio di cercopiteco grigio-verde (*Chlorocebus aethiops*) riconoscibile per la colorazione azzurra dei testicoli. Secondo alcuni autori, l'influenza di fattori endogeni come il testosterone sullo sviluppo cerebrale, in particolare dell'emisfero sinistro, potrebbe avere un impatto sulla preferenza manuale in maschi e femmine, portando ad una maggior frequenza di mancinità nel genere maschile (Ward *et al.*, 1990). Foto di Barbara Regaiolli.

In molti studi della preferenza manuale nei primati non-umani è emerso che le femmine sembrano essere maggiormente destrimane a livello di gruppo rispetto ai maschi, sia in compiti uni-manuali (babbuini: Meunier *et al.*, 2011) sia in altri bi-manuali (oranghi: Rogers & Kaplan, 1996; scimpanzé: Corp & Byrne, 2004; cercopitechi di Brazza: Schweitzer *et al.*, 2007; cebi cappuccini: Meunier & Vauclair, 2007; Phillips & Sherwood, 2007; gorilla: Meguerditchian *et al.*, 2010).

Dallo studio di Ward e collaboratori (1990) condotto su una popolazione di 194 lemuri di varie specie, età e sesso è emersa un'associazione fra genere maschile ed uso della mano sinistra nel recupero del cibo: la maggior parte dei lemuri osservati mostrava una lateralizzazione forte nell'uso di una mano nel recupero del cibo ma, a livello di gruppo, è stata trovata una preferenza manuale significativa per l'uso della mano sinistra solo nei maschi. Secondo gli autori, questo risultato andrebbe in supporto della teoria di Geschwind & Galaburda (1985) precedentemente descritta (Par. 1.7), secondo cui i due emisferi cerebrali si svilupperebbero in tempi diversi, con l'emisfero destro che nell'uomo guiderebbe in un certo senso lo sviluppo di quello sinistro, rendendolo più vulnerabile all'influenza di fattori endogeni ed esogeni; in particolare, il testosterone rappresenterebbe un fattore endogeno in grado di inibire la crescita dell'emisfero sinistro. Anche nei lemuri sembra essere presente quindi uno sviluppo precoce dell'emisfero destro, accentuato nei maschi dall'effetto del testosterone sulla crescita dell'emisfero sinistro (Ward *et al.*, 1990).

Analogamente, uno studio di 115 scimpanzé ha rivelato un'interazione significativa fra sesso e preferenza manuale: le femmine sembrano utilizzare maggiormente la mano destra nella comunicazione gestuale rispetto ai maschi (Hopkins & Leavens,

1998). Inoltre, altri studi sugli scimpanzé hanno evidenziato simili differenze fra i sessi nella preferenza manuale, per cui sembra essere presente una predominanza dell'uso della mano destra nelle femmine in individui neonati nel portare il cibo alla bocca (*hand-to-mouth behaviour*) (Hopkins & Bard, 1993), nell'orientamento della testa durante il sonno (Hopkins & Bard, 1995) e nel dare inizio alla locomozione (Hopkins, Bard & Griner, 1997).

1.8 Preferenza manuale e locomozione

L'espressione della lateralizzazione cerebrale è stata osservata in diversi comportamenti, quali alimentazione, manipolazione e comunicazione in molte famiglie di vertebrati. L'uso preferenziale di un arto rappresenta uno di questi comportamenti ed è stato riscontrato negli uccelli e nella maggior parte delle famiglie dei tetrapodi, inclusi rospi, anuri e mammiferi (per review Vallortigara *et al.*, 1999). Il controllo posturale e la locomozione sono manifestazioni rudimentali dei sistemi motori degli organismi ed essendo dei processi basali e necessari il loro studio può rappresentare un buon modo di approcciare le asimmetrie motorie, fungendo da punto di partenza per studi comparativi sull'evoluzione dell'organizzazione cerebrale dei primati (Seltzer *et al.*, 1990). Tuttavia, nonostante la vasta gamma di comportamenti studiati nell'ambito della lateralizzazione, l'uso preferenziale degli arti durante la locomozione non è stato considerato in modo esteso, sebbene tale comportamento sia una delle funzioni primarie degli arti. Dall'osservazione di diversi anuri, Malashichev (2006) ha riscontrato una preferenza nell'uso di un arto rispetto all'altro nelle specie caratterizzate da locomozione alternata (quelle in cui lo spostamento avviene avanzando a turno l'uno e l'altro arto) o da altre attività unilaterali degli arti: secondo questo autore, il grado di lateralizzazione nelle risposte motorie dipenderebbe dalle modalità di locomozione usate da una specie. Nell'andatura asimmetrica dei mammiferi – es.: galoppo e trotto – il movimento dei due arti di ciascuna coppia non è alternato in modo simmetrico: uno dei due arti infatti tocca il terreno prima ed è detto *trailing limb*, mentre l'altro è noto come *leading limb*. La funzione di *trailing* e *leading limb* di ciascuna coppia non può essere attribuita in modo sistematico all'arto destro o sinistro poiché passa continuamente da un arto all'altro durante la locomozione. Nei cavalli, tuttavia, l'arto destro sembra essere preferenzialmente il *trailing limb* (Deuel & Lawrence, 1987), mentre nei cani sembra esistere una preferenza per l'uno o l'altro arto come *trailing limb*, ma solo a livello individuale (Walter & Carrier, 2007). Infine, le uistiti atterrebbero preferenzialmente con l'arto destro e questa scelta sembra essere correlata con il *leading limb* usato nel salto e nella locomozione (Hook & Rogers, 2002). I pulcini, dopo la schiusa, hanno mostrato una preferenza nell'uso della zampa destra nel grattare il terreno in cerca di cibo (Rogers & Workman, 1993); altri dati raccolti su questi animali durante la visione monoculare sembrano suggerire che l'emisfero attivo (quello contro-laterale all'occhio in uso) sarebbe quello che controlla la postura, lasciando all'altro emisfero le risposte riflesse associate alla

ricerca di cibo: la preferenza per una zampa negli uccelli potrebbe pertanto essere comparsa per il mantenimento della postura e per il controllo della posizione, piuttosto che per azioni motorie legate alla ricerca del cibo, come grattare il terreno (Tommasi & Vallortigara, 1999).

1.8.1 Preferenza manuale e postura nei primati non umani

Alcuni autori avrebbero ipotizzato che il controllo posturale rappresenti un fattore importantissimo per spiegare l'origine della lateralizzazione manuale nei primati non-umani (McNeillage *et al.*, 1987) e nei primi ominidi (Calvin, 1983). La maggior parte delle ricerche sulla lateralizzazione locomotoria dei primati non-umani si è concentrata sulla locomozione quadrupede: studi in cattività su oranghi (*Pongo pygmaeus*) (Cunningham *et al.*, 1989), gorilla (*Gorilla gorilla*) e scimpanzé (*Pan troglodytes*) (Heestand, 1986), bonobo (*Pan paniscus*) (Hopkins & de Waal, 1995) e studi sugli esseri umani (Day & McNeillage, 1996; Seltzer *et al.*, 1990) avrebbero fornito alcune prove di una preferenza per l'arto anteriore destro a livello di gruppo nel dare inizio alla locomozione quadrupede (Fig. 1.21); tuttavia, due studi sugli scimpanzé in natura non avrebbero riportato alcuna asimmetria per tale comportamento (McGrew & Marchant, 1996; McGrew & Marchant, 2001). Per quanto riguarda la locomozione arboricola, alcuni autori non avrebbero trovato delle differenze a livello di gruppo nelle uistiti durante il salto e l'atterraggio. Tuttavia, la forza della preferenza è risultata essere maggiore in queste azioni rispetto che nella locomozione quadrupede e più soggetti sembravano preferire la mano destra per frenare una volta a terra rispetto a quelli che impiegavano tale arto per iniziare a muoversi (Hook & Rogers, 2002). La maggior parte degli studi sulle modalità di supporto nella postura hanno indagato in che modo le richieste o le costrizioni posturali possano influenzare l'intensità o la direzione della preferenza manuale manifestata da un individuo nell'effettuare uno specifico compito. Il fondamento logico di questi studi è che una postura atipica o instabile (come stare in piedi sugli arti posteriori nei primati non-umani) potrebbe aumentare le richieste spazio-temporali del compito (Fagot & Vauclair, 1991) o esigere più attività integrate da parte del sistema nervoso centrale per mantenere l'equilibrio (Larson *et al.*, 1989; Ward *et al.*, 1993). Tuttavia, pochi studi hanno preso in considerazione la preferenza manuale nella postura in sé. Un uso preferenziale degli arti inferiori in comportamenti puramente posturali è stato osservato in molte specie di mammiferi, inclusi bovini (Albright & Arave, 1997; Phillips *et al.*, 2003; Lane & Phillips, 2004) e esseri umani (Seltzer *et al.*, 1990; Day & McNeillage, 1996). In questi ultimi, è stata riscontrata una tendenza a livello di gruppo degli individui a distribuire il peso corporeo sul lato sinistro del corpo stando in piedi, ma solo differenze a livello individuale nella rotazione del corpo (Seltzer *et al.*, 1990).

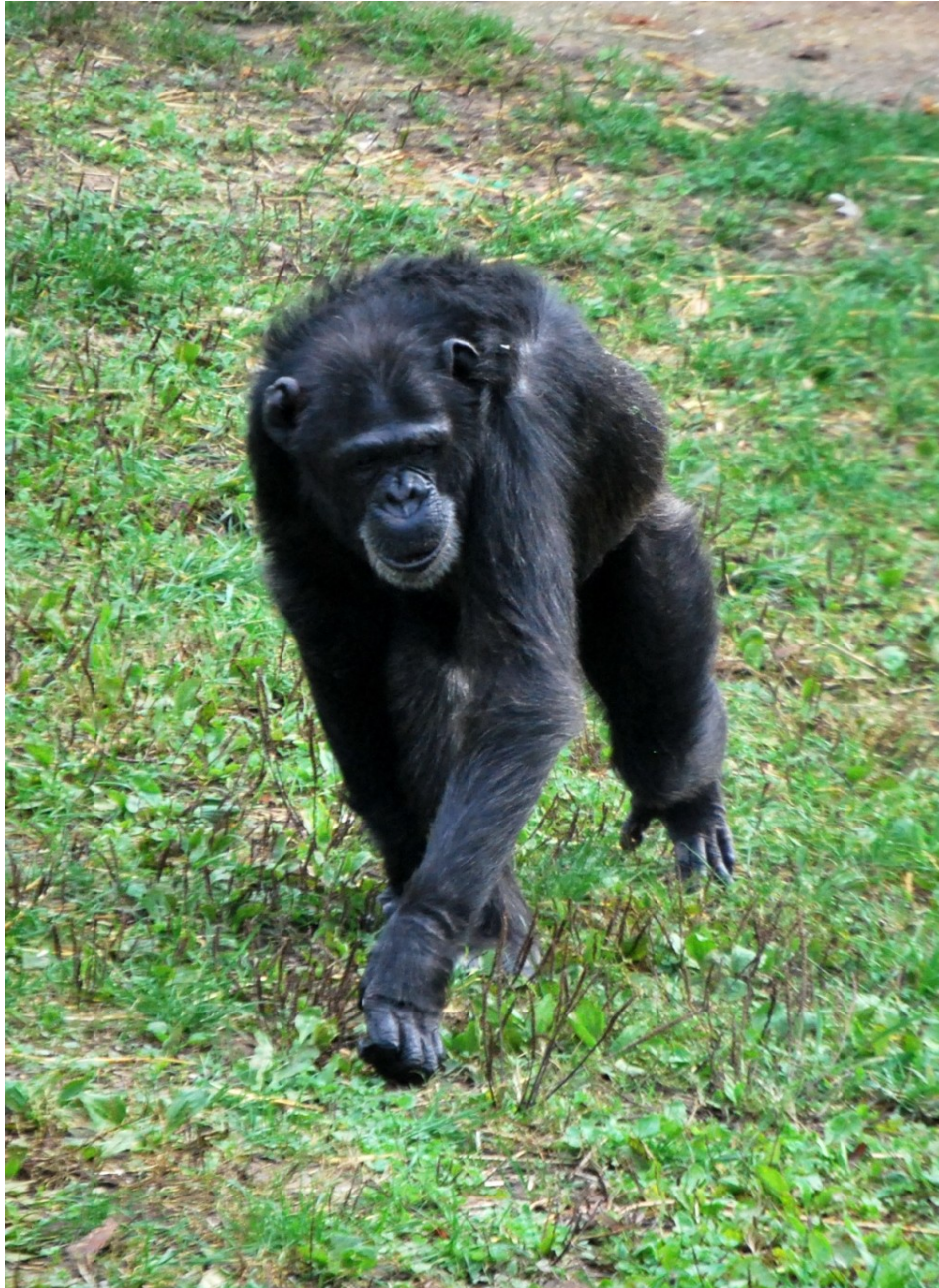


Figura 1.21: scimpanzé (*Pan troglodytes*) impegnato nella locomozione quadrupede. Anche se a livello individuale pochi soggetti sarebbero significativamente lateralizzati nel dare inizio alla locomozione quadrupede, sembra tuttavia esistere una lateralizzazione verso la mano destra a livello di gruppo per tale comportamento sia negli scimpanzé (Morcillo *et al.*, 2006) sia in altre specie di scimmie antropomorfe (Cunningham *et al.*, 1989; Heestand, 1986; Hopkins & deWaal, 1995). Foto di Barbara Regaiolli.

Un più recente studio sugli scimpanzé avrebbe considerato la preferenza manuale durante la camminata quadrupede, la locomozione ascendente e discendente, la brachiazione, così come l'uso degli arti durante diverse posture (seduta, sdraiata, appesa) e nel cambio da una postura all'altra (è stata osservata la mano che regge il peso corporeo durante tale cambiamento). I risultati di questo studio sugli scimpanzé avrebbero mostrato che, sebbene solo in 3 soggetti su 10 sarebbe stata riscontrata una preferenza significativa per la mano destra nel dare inizio alla locomozione, sembra esistere una lateralizzazione a livello di gruppo per tale comportamento (Morcillo *et al.*, 2006). Un risultato analogo sarebbe emerso anche in altre specie di scimmie antropomorfe (Heestand, 1986; Cunningham *et al.*, 1989; Hopkins & deWaal, 1995) e nell'uomo (Seltzer *et al.*, 1990; Day & McNeillage, 1996), per cui la locomozione quadrupede sembra iniziare maggiormente con l'arto superiore destro. Inoltre, Morcillo e collaboratori (2006) avrebbero riscontrato anche una tendenza significativa a livello di gruppo nell'utilizzare l'arto superiore sinistro nel scendere da una superficie rialzata o nel restare appesi con una mano. L'interpretazione fornita dagli autori presuppone che la mano che dà inizio alla locomozione quadrupede e alla brachiazione sarebbe opposta a quella che regge il peso corporeo e controlla la postura e l'equilibrio di un soggetto. D'altro canto, scendere da una superficie rialzata potrebbe implicare un cambio posturale, dato che il peso del corpo viene temporaneamente trasferito al braccio adibito al supporto posturale, su una superficie ribassata rispetto al resto del corpo, prima che possa aver inizio la locomozione vera e propria. La mano sinistra sembra dunque essere coinvolta nel sostegno posturale, per cui sarebbe la prima ad avanzare nella locomozione discendente, quando deve sostenere il peso del corpo che inizia a spostarsi, e l'ultima a lasciare il terreno nella locomozione quadrupede. A questo risultato si aggiunge il riscontro di una preferenza per la mano sinistra nel rimanere appesi con il corpo in posizione verticale, che sembra supportare l'ipotesi di un'implicazione della parte sinistra del corpo nel supporto posturale. Poiché da un ulteriore studio su un campione più numeroso di scimpanzé sembra emergere una preferenza significativa per la mano sinistra a livello di popolazione nella locomozione discendente, questo risultato supporterebbe l'ipotesi dell'esistenza di un'asimmetria nei comportamenti posturali e locomotori, perlomeno nelle scimmie antropomorfe (Hopkins, 2008) (Fig. 1.22); questa conclusione troverebbe sostegno anche nelle ricerche sugli oranghi in natura, in cui sarebbe stata riscontrata un'asimmetria a livello di popolazione verso la mano destra in alcune modalità di locomozione (Redmond & Lamperez, 2004; Peters & Rogers, 2007; Hopkins, 2008). Questi studi dimostrano quanto sia importante considerare le asimmetrie motorie nella postura e nella locomozione, così come la loro possibile interazione con altre asimmetrie funzionali nell'uomo e in altri primati. Inoltre, secondo alcuni autori, le asimmetrie in postura o locomozione in un organismo potrebbero rappresentare una soluzione adattativa finalizzata a organizzare meglio i diversi livelli di coordinazione motoria (Geschwind, 1985). Tuttavia, altri autori mettono in discussione il possibile vantaggio di una lateralizzazione manuale nella locomozione dei primati, specialmente per le specie arboricole, che dovrebbero essere in grado di controllare bene i movimenti di

entrambi i lati del corpo durante lo spostamento da un ramo all'altro (Hook & Rogers, 2002). Tuttavia, come negli scimpanzé (Tuttle, 1986), in molti casi i primati non sono strettamente arboricoli e la locomozione quadrupede può essere molto frequente o dominante.

1.8.2 Lateralizzazione manuale e locomozione: lo studio della morfologia scheletrica

Non è attualmente ben chiaro quale correlazione esista fra alcune funzioni o comportamenti e le asimmetrie nelle caratteristiche morfologiche, in particolar modo degli arti anteriori (Hopkins, 2008). Alcuni ricercatori avrebbero riscontrato negli scimpanzé un'asimmetria a livello di popolazione tale per cui l'area totale sottoperiostale della diafisi dell'omero sarebbe più sviluppata sul lato sinistro; inoltre, sembra esistere anche una tendenza a livello di popolazione per cui il secondo metacarpo sarebbe maggiormente sviluppato sul lato destro del corpo. Queste asimmetrie negli arti anteriori degli scimpanzé potrebbero essere associate ad una lateralizzazione nel loro utilizzo, che potrebbe interessare l'ambito di locomozione o postura, dato che questi sarebbero i comportamenti in grado di sollecitare con forza maggiore le ossa di un arto (Sarringhaus *et al.*, 2005). Partendo dal presupposto che nella locomozione discendente (scendere da una superficie sopraelevata) il braccio con cui parte il movimento viene appoggiato saldamente al terreno per supportare l'animale, mentre l'altro arto dà effettivamente inizio alla locomozione, il riscontro di una preferenza per la mano sinistra a livello di popolazione nell'iniziare la locomozione discendente negli scimpanzé (Morcillo *et al.*, 2006; Hopkins, 2008) potrebbe essere coerente con le asimmetrie scheletriche trovate nell'omero di questa specie (Hopkins, 2008). Infatti, in base a quanto riscontrato, quando discendono da una superficie, gli scimpanzé avanzerebbero prima il braccio sinistro, appoggiando su di esso gran parte del peso corporeo su ossa e muscoli di tale arto. Questo uso differenziale di lato destro e sinistro nel sostegno del corpo durante una discesa spiegherebbe il maggiore sviluppo dell'area sottoperiostale della diafisi dell'omero. Le prove dirette della relazione fra asimmetrie locomotorie e scheletriche, che consentano con certezza di stabilire la connessione fra queste due variabili, sono poche e ulteriori studi sono necessari, non solo sulle scimmie antropomorfe ma anche su altre specie (Hopkins, 2008).

1.8.3 Lateralizzazione nella locomozione e *Postural Origin Theory*

Secondo Hopkins (2008), una possibile spiegazione all'asimmetria nell'uso dell'arto superiore sinistro nel dare inizio alla locomozione discendente potrebbe supportare la *POT* o *Postural Origin Theory* (MacNeilage *et al.*, 1987). Il supporto posturale fornito dal braccio sinistro porterebbe le scimmie antropomorfe a iniziare la locomozione con il destro, consentendo allo stesso tempo di lasciare quest'ultimo arto libero di manipolare o compiere altre azioni manuali (Fig. 1.22). Questa interpretazione è ampiamente in supporto della *POT*, secondo cui nei primati

ancestrali, ad esempio le proscimmie, era presente un'asimmetria per cui il lato destro del corpo era adibito al controllo posturale mentre il sinistro era coinvolto nei movimenti balistici associati alla predazione degli insetti. Nei primati più vicini all'uomo, particolarmente quelli adattati alla vita terricola, le asimmetrie posturali si sarebbero spostate sul lato sinistro del corpo in seguito alla selezione sempre più forte della mano destra come competente nella manipolazione accurata (MacNeilage *et al.*, 1987) (Fig. 1.23).



Figura 1.22: scimpanzé che inizia a scendere da una superficie rialzata. Durante la locomozione discendente, il primo braccio che avanza è quello che sosterrà poi il peso corporeo durante la discesa. Il riscontro di una preferenza per la mano sinistra nel dare inizio a questo tipo di locomozione negli scimpanzé ha spinto alcuni autori a ipotizzare un'implicazione del lato sinistro del corpo nel supporto posturale (Morcillo *et al.*, 2006; Hopkins, 2008). Foto da Hopkins (2008).



Figura 1.23: lemure catta (*Lemur catta*) in alto, bertuccia (*Macaca sylvanus*) in mezzo e scimpanzé (*Pan troglodytes*) in basso. Secondo la POT, nei primati ancestrali come le proscimmie il lato destro del corpo era coinvolto nel controllo posturale e il sinistro nella predazione. Nei primati più vicini all'uomo, particolarmente quelli adattati alla vita terricola, le asimmetrie posturali si sarebbero spostate sul il lato sinistro del corpo in seguito alla selezione sempre più forte della mano destra come competente nella manipolazione accurata (MacNeilage *et al.*, 1987). Il supporto posturale fornito dal braccio sinistro lascerebbe libero il destro di manipolare o compiere altre azioni manuali, portando inoltre ad iniziare la locomozione con tale arto (Hopkins, 2008). Foto di Barbara Regaiolli.

1.9 Problematiche comuni nello studio della preferenza manuale

Dall'analisi della letteratura sulla preferenza manuale dei primati non-umani emergono molte problematiche metodologiche, quali specificità e complessità del compito svolto, dimensione del campione e dei dati raccolti, indipendenza dei dati e ambiente in cui essi vengono raccolti (Cashmore *et al.*, 2008).

1.9.1 Specificità e complessità del compito

La preferenza manuale sembra dipendere dal compito che viene utilizzato per valutare la lateralizzazione (Warren, 1980; Fagot & Vauclair, 1991; McGrew & Marchant, 1997; Papademetriou *et al.*, 2005) e ne influenzerebbe sia la forza sia la direzione (Hook-Costigan & Rogers, 1995; Anderson *et al.*, 1996; Ward & Cantalupo, 1997; Chapelain *et al.*, 2006). In particolare, sia nell'uomo sia nei primati non-umani, la forza della preferenza manuale e i *bias* della sua distribuzione a livello di popolazione sarebbero correlati alla complessità del compito: più questo è complesso, più la preferenza manuale dei soggetti è forte e la lateralizzazione si estende a livello di gruppo (Warren, 1980; Marchant *et al.*, 1995; Spinozzi *et al.*, 1998; Fagard & Corroyer, 2003; Phillips & Sherwood, 2005; Leconte & Fagard, 2006; Trouillard & Blois-Heulin, 2005).



Figura 1.24: macaco nemestrino impegnato nell'apertura di un contenitore in plastica contenente del cibo. Spesso gli studi sulla preferenza manuale in cattività vengono effettuati attraverso specifici apparati sperimentali, considerando azioni non sempre parte del repertorio comportamentale di una specie. Queste azioni, per la loro complessità e novità, potrebbero evocare una preferenza manuale che non viene tuttavia riscontrata negli studi in natura, i quali si concentrano per lo più su azioni semplici e spontanee (Fagot & Vauclair, 1991). Foto di Barbara Regaiolli.

La non-significatività di molti dei risultati trovati potrebbe pertanto essere dovuta alla eccessiva semplicità del compito piuttosto che riflettere un'assenza di lateralizzazione nei primati non-umani (Hopkins, 2006); inoltre, considerare più studi assieme senza tenere conto della tipologia e complessità dei compiti utilizzati potrebbe portare a risultati non significativi e fuorvianti (Fagot & Vauclair, 1991) (Fig. 1.24).

1.9.2 La numerosità del campione e dei dati raccolti

Uno dei principali problemi dello studio dei primati non-umani è la bassa numerosità dei campioni considerati (Marchant & McGrew, 1991; Hopkins, 2006). Questo evidenzia limiti importanti in termini di generalizzazione dei risultati ottenuti e di potere statistico debole a livello di analisi (McGrew & Marchant, 1997). Soprattutto in passato, a causa della scarsa disponibilità di soggetti di primati non-umani, la maggior parte degli studi è stata condotta su campioni molto ridotti. Ciò potrebbe essere alla base dell'assenza di un *bias* a livello di popolazione che sembra caratterizzare molti studi (Cashmore *et al.*, 2008). Il problema della numerosità non sembra inoltre interessare unicamente i soggetti ma anche il numero di dati raccolti per ciascuno di essi: tale numero deve essere grande a sufficienza da consentire l'applicazione e il corretto funzionamento dei test statistici (McGrew & Marchant, 1997). Sembra infatti che i risultati emersi dall'analisi di campioni con meno di 25 *data-point* non siano affidabili (Palmer, 2002). Da alcuni studi potrebbero essere emersi risultati non significativi riguardo la preferenza manuale a causa del numero ridotto di dati raccolti per ciascun soggetto (Cashmore *et al.*, 2008).

1.9.3 Studi in cattività e in natura

Il motivo per cui si studia la preferenza manuale nei primati non-umani è tracciare l'evoluzione della lateralizzazione cerebrale dell'uomo, per capire quando essa possa essere comparsa e quali potrebbero essere i fattori selettivi alla base della sua apparizione. Dal confronto di studi condotti in cattività e in natura sembrano emergere delle inconsistenze nei risultati (McGrew & Marchant, 1997; McGrew & Marchant, 2001; Hopkins & Cantalupo, 2005; Marchant & McGrew, 2007). Studi sui soggetti in natura hanno in genere evidenziato una preferenza manuale debole e la maggior parte degli individui è risultata essere ambidestra (Fletcher & Weghorst, 2005; Hopkins & Cantalupo, 2005). Questi risultati sono in contrasto con le preferenze manuali molto forti a livello individuale e di gruppo che talvolta sono state riscontrate negli studi in cattività (Fagot *et al.*, 1991; Hopkins, 1993), spingendo a ipotizzare una possibile influenza dell'ambiente controllato sulla lateralizzazione. I fattori che farebbero della preferenza manuale un artefatto dell'ambiente di cattività potrebbero essere un'alterazione della socialità delle specie (qualora la composizione dei gruppi sociali non fosse conforme alla loro biologia), il contatto con *keeper* destrimani, una struttura asimmetrica dei reparti, la disponibilità ridotta di stimoli, la ripetitività delle azioni, l'utilizzo di compiti innaturali e troppo complessi (Fig. 1.24)

e altri fattori (McGrew & Marchant, 1997; 2001). Altre differenze riscontrate fra studi in natura e cattività potrebbero essere legate anche a problematiche metodologiche: gli studi su campo si concentrano principalmente su attività quotidiane e spontanee, per le quali è noto che la lateralizzazione sia debole (Marchant *et al.*, 1995), mentre gli studi in cattività sono per lo più interessati alla preferenza manuale in compiti sperimentali complessi che avrebbero una probabilità maggiore di rivelare una lateralizzazione forte (Trouillard & Blois-Heulin, 2005; Chapelain *et al.*, 2006). Pertanto, la lateralizzazione manuale riscontrata in natura potrebbe essere dovuta alla semplicità dei compiti considerati e la forza della preferenza manuale riscontrata anche nei soggetti selvatici nelle azioni complesse sembra confermare questa ipotesi (Cashmore *et al.*, 2008). Infine, mentre in cattività sono stati condotti molti studi sulla preferenza manuale dei primati non-umani, studi di questo tipo in natura sono iniziati più recentemente e risultano pertanto essere meno numerosi.

1.9.4 Metodi di campionamento: *bout* ed eventi

Un tratto comportamentale caratteristico dell'essere umano è la preferenza manuale a livello di popolazione, ovvero il fatto che la maggioranza statistica degli individui si auto-definisce destrimane per diversi compiti e azioni (Annett, 2002; Raymond & Pontier, 2004). Negli ultimi 25 anni innumerevoli studi hanno tentato di studiare la preferenza manuale nei primati non-umani, allo scopo di valutare se tale asimmetria sia estesa a livello di popolazione soltanto nell'uomo e per tracciare le origini evolutive di tale tratto (Papademetriou *et al.*, 2005; Cashmore *et al.*, 2008; Uomini *et al.*, 2009). Alcuni autori hanno cercato di quantificare la preferenza manuale usando un campionamento ad animale focale e registrazione continua, raccogliendo informazioni circa l'uso di mano destra e sinistra in tutti gli eventi (Lilak & Phillips, 2007; Bennett *et al.*, 2008; Hopkins *et al.*, 2011). Al contrario, altri hanno suggerito che considerare tutte le risposte di una mano non sembra essere un metodo adeguato in quanto i dati così ottenuti non sarebbero indipendenti: infatti, il primo evento nell'uso delle mani per una determinata azione sarebbe predittivo degli eventi successivi, o comunque ad essi correlato (Chapelain & Hogervorst, 2009; Chapelain *et al.*, 2011; Zhao *et al.*, 2012). Per ovviare a questa problematica, alcuni autori ritengono che lo studio della preferenza manuale dovrebbe concentrarsi sui *bout* (primo evento di una serie) piuttosto che sui singoli eventi (McGrew & Marchant, 1997; Corp & Byrne, 2004; Harrison & Nystrom, 2010). Con questo metodo, ogni sequenza di azioni identiche viene raccolta come un solo *bout*; ciascun *bout* termina con l'inizio di un nuovo comportamento, cioè due diversi *bout* vengono raccolti se separati da un'azione nella quale un soggetto potrebbe cambiare la mano in uso (es.: quando un individuo lascia un oggetto) (McGrew & Marchant, 1997). Martin e Bateson (1986) hanno suggerito che il metodo migliore da utilizzare quando si raccolgono dati circa degli eventi (es.: preferenza manuale) sia rappresentato dalla registrazione continua, poiché fornirebbe un dato veritiero e fedele dei comportamenti, soprattutto se questi avvengono in sequenza. Inoltre, secondo questi

autori, qualora la misurazione si interrompesse prima della fine di un comportamento, potrebbero emergere delle asimmetrie nella frequenza dei dati. Anche per questo motivo, alcuni studiosi della preferenza manuale hanno limitato le loro osservazioni dell'uso delle mani alle prime risposte, nel caso di comportamenti che si verificano in sequenza (Byrne & Byrne, 1991; McGrew & Marchant, 1992; Westergaard *et al.*, 2001). Questa procedura controlla presumibilmente il problema dell'indipendenza dei dati ma può di fatto portare ad un *bias* nei risultati. Non considerare l'uso delle mani come una sequenza di eventi ma piuttosto come *bout* può portare potenzialmente a sottostimare o sbilanciare la preferenza manuale, spingendo ad accettare l'ipotesi nulla (es.: che non ci sia alcuna preferenza manuale). Infine, è stato ipotizzato che registrare gli eventi della preferenza manuale anziché i *bout* porterebbe ad avere un campione inflazionato e un *bias* nei risultati concernenti la preferenza manuale (McGrew & Marchant, 1997). Tuttavia, dall'analisi dei dati di 9 studi sulla preferenza manuale dei primati non-umani in cui sono stati considerati sia i *bout* sia gli eventi è emerso che i valori medi dell'*H-index* calcolati con entrambe le metodologie sarebbero pressoché identici e non mostrerebbero differenze significative fra loro (Hopkins, 2013). In aggiunta, i coefficienti di correlazione fra i valori dell'*H-index* calcolati sulla base di *bout* ed eventi sono tutti positivi e significativi. Questo indica che questi due approcci sembrano misurare lo stesso livello di preferenza manuale per ciascun individuo. Pertanto, almeno rispetto ai valori dell'*H-index*, non sembrano esserci prove empiriche che raccogliere *bout* o eventi della preferenza manuale possa portare a risultati diversi (Hopkins, 2013).

1.9.5 *H-index* e *z-score* nella classificazione della preferenza manuale a livello individuale

Molti studi utilizzano l'*Handedness Index* come misura della lateralizzazione. Questo indice viene calcolato attraverso la formula $(R-L)/(R+L)$, dove *R* è il numero di risposte avvenute con la mano destra e *L* quello di risposte con la mano sinistra. Questo indice varia fra -1 e 1 e viene considerato una misura della forza della preferenza manuale lungo un continuo, in cui i valori positivi indicano una preferenza per l'uso della mano destra e quelli negativi indicano una preferenza per la mano sinistra (Hopkins, 1999; 2013). Tuttavia, non è chiaro se questo indice identifichi una preferenza manuale significativa, ovvero è molto difficile, con l'*H-index*, classificare gli individui in base alla loro lateralizzazione manuale: un soggetto può essere considerato destrimane sia se il suo *H-index* è 0.1, sia se è 1.0 (Papademetriou *et al.*, 2005). Nonostante la natura continua della preferenza manuale, la maggior parte dei ricercatori è generalmente interessata a conoscere il numero di soggetti destrimani e mancini, per cui fa solitamente ricorso ad altre tecniche, le quali consentono di comprendere se la proporzione di volte in cui è stata utilizzata la mano destra e sinistra si discosti significativamente dal 50%. Pertanto, molti ricercatori usano l'*H-index* per avere una stima della preferenza manuale in un *continuum*, e utilizzano i suoi valori assoluti (*ABS-HI*) per stimare la forza della lateralizzazione (Hopkins, 1999; 2013).

Una pratica comune nella letteratura sulla preferenza manuale dei primati non-umani è calcolare gli *z-score* applicando il test binomiale sulla frequenza dell'uso di mano destra e sinistra, sia che si tratti di *bout* sia di eventi. I soggetti con degli *z-score* $\Rightarrow +1.96$ o ≤ -1.96 vengono classificati come destrimani o mancini mentre tutti gli altri soggetti vengono ritenuti ambi-destri o privi di preferenza manuale. I valori critici di -1.96 e $+1.96$ nella classificazione della preferenza manuale vengono scelti perché gli *z-score* in loro corrispondenza hanno una probabilità minore di 0.025 ($p < 0.05$ per test a due code). Pertanto, se un individuo ha uno *z-score* ≤ -1.96 o $\geq +1.96$, allora si può dichiarare che la sua preferenza manuale è significativa, mentre non lo è in tutti gli altri casi. Questo metodo è valido se la frequenza delle osservazioni per ciascun individuo è sufficiente (circa 25); lo *z-score* fornisce una stima della probabilità di classificare in modo errato la preferenza manuale di un soggetto in base ad una distribuzione binomiale. Gli *z-score* sono stati usati in molti studi sia nell'uomo sia nei primati non-umani (Michel *et al.*, 2002). A differenza degli *H-index*, il valore degli *z-score* fornisce un modo convenzionale per stabilire con quanta confidenza si possono classificare gli individui in 3 categorie: ambidestri, destrimani e mancini. Pertanto, lo *z-score* è una delle poche tecniche di classificazione che permette di specificare la probabilità di sbagliare a classificare un soggetto in base a una preferenza manuale. Non ci sono tuttavia prove che lo *z-score* indichi il livello o la forza della lateralizzazione (Michel, 1998; Michel, Sheu & Brumley, 2002; Papademetriou *et al.*, 2005), come avviene con l'*H-index* e i suoi valori assoluti.

2.

MATERIALI E METODI

2.1 Area di studio

2.1.1 Il Parco Natura Viva

Il Parco Natura Viva, dove è stato condotto questo studio, si trova a Bussolengo, in provincia di Verona, poco lontano dal lago di Garda. Nasce nel 1969, si estende in un'area collinare naturalmente boscosa di circa 400000 m² ed è oggi largamente attivo nella conservazione e tutela di specie minacciate e a rischio di estinzione, molte delle quali ospitate e fatte riprodurre regolarmente all'interno del Parco stesso. Il Parco Natura Viva si divide in due parti: il Parco Faunistico, che si può visitare esclusivamente a piedi, e il Parco Safari, nel quale si può accedere e circolare solo a bordo di un automezzo. Il Parco Natura Viva è impegnato, come del resto gran parte dei moderni giardini zoologici, sia nella ricerca sulle specie ospitate per migliorarne la gestione in cattività e le conoscenze generali, sia nell'educazione dei visitatori, volta a sensibilizzare il pubblico in tema di conservazione e tutela delle specie e della biodiversità. Tale scopo è perseguito, oltre che con l'opera all'interno del Parco, anche in collaborazione con altri enti ed associazioni esterni. È, infatti, membro e coopera attivamente in molte organizzazioni mondiali e internazionali; fra queste UIZA (Unione Italiana Zoo e Acquari) a livello nazionale, ed EAZA (*European Association of Zoos and Aquaria*) e WAZA (*World Association of Zoos and Aquariums*) a livello internazionale. Partecipa inoltre a molte altre organizzazioni, prendendo parte a diversi progetti di conservazione e reintroduzione delle specie in natura. Infine, il Parco Natura Viva ospita animali confiscati dal Corpo Forestale dello Stato. Questi animali sono sotto la giurisdizione statale, ma vengono ospitati ed accuditi nel Parco.

2.1.2 Lo *Zoologischer Garten* di Berlino

Lo *Zoologischer Garten* di Berlino è insieme al *Tierpark Berlin* uno dei due giardini zoologici di Berlino e rappresenta uno dei più grandi zoo della Germania, con una collezione di specie animali fra le più fornite al mondo.

Tutti i soggetti di primati non-umani del Parco Natura Viva, come pure dello *Zoologischer Garten* di Berlino, sono ospitati in gruppi con composizione sociale il più possibile conforme alla biologia della specie, in cui tutte le classi di età sono opportunamente rappresentate e in cui il numero di maschi e femmine è equilibrato e tale da evitare tensioni sociali anormali. In entrambe le strutture non sono ammessi

contatto e interazione diretta fra *keeper* e soggetti ospitati, anche se alcune delle scimmie antropomorfe studiate sono state allevate a mano (Tab. I). Tuttavia, la gestione attuale è volta a disincentivare rapporti uomo-animale che prevedano l'interazione diretta fra le parti. I reparti in cui è avvenuta la raccolta dati sono principalmente naturalistici ed ampi (Fig. 2.1), per cui eventuali influenze di asimmetrie strutturali sulla preferenza manuale dei soggetti sembrano poco probabili. Infine, tutti i soggetti di primati non-umani ospitati in questi due giardini zoologici sono opportunamente e frequentemente stimolati attraverso arricchimenti ambientali di vario tipo e tramite diverse strategie di somministrazione del cibo nell'arco della giornata. Il campione di studio sembra pertanto risultare adeguato allo studio della preferenza manuale, superando molti dei limiti potenzialmente rappresentati dall'ambiente di cattività che sembrano aver alterato l'attendibilità degli studi condotti in precedenza su queste specie in ambiente controllato (McGrew & Marchant, 1997; 2001).



Figura 2.1: veduta aerea dei Sentieri d'Africa. Quest'area è stata inaugurata nel 2010 e i suoi reparti sono stati realizzati in base agli standard dei moderni giardini zoologici, risultando pertanto ampi, naturalistici e in conformità con le esigenze specie-specifiche degli animali ospitati. In quest'area sono ospitati la maggior parte dei primati non-umani studiati al Parco Natura Viva. Foto di Giorgio Ottolini.

2.2 Soggetti e aree sperimentali

Questo studio è stato condotto con diversi gruppi di primati non-umani ospitati al Parco Natura Viva e allo *Zoologischer Garten* di Berlino, concentrandosi in particolare su diverse specie di scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe (Tab. I; Fig. 2.8). Nello specifico sono stati raccolti dati su un totale di 32 scimmie

del Vecchio Mondo e 26 scimmie antropomorfe. Il campione era composto da soggetti di diverso sesso, per un totale di 34 femmine e 24 maschi e di età variabile fra i 2 e i 41 anni (Tab. I).

2.2.1 Scimmie del Vecchio Mondo

I soggetti di scimmie del Vecchio Mondo inclusi nello studio sono (Tab. I; Fig. 2.8):

- 7 macachi nemestrini (*Macaca nemestrina*): 2 maschi e 5 femmine adulti, fra 10 e 23 anni di età;
- 16 bertucce (*Macaca sylvanus*): 7 maschi e 9 femmine di varie età, fra i 2 e i 14 anni;
- 9 cercopitechi grigio-verde (*Chlorocebus aethiops*): 4 maschi e 5 femmine di varie età, fra i 3 e i 17 anni.

Tutte le scimmie del Vecchio Mondo incluse nel progetto sono ospitate al Parco Natura Viva – *Garda Zoological Park* di Bussolengo (VR), dove sono state osservate.

Il reparto dei macachi nemestrini

Durante l'orario di apertura al pubblico del Parco, i 7 macachi nemestrini sono ospitati in un reparto esterno di forma ovale di 455 m², con superficie erbosa e fornito di diversi arredi fra cui piante, corde, tronchi, piattaforme in legno, un laghetto e un tempio di pietra in cui i macachi possono trovare riparo dalle intemperie. Il reparto esterno è collegato tramite porte a ghigliottina e attraverso due tunnel in rete al reparto interno, in cui la colonia viene fatta entrare al momento di chiusura del Parco. Tale reparto è costituito da due stanze, ciascuna di circa 14 m², in comunicazione fra loro attraverso porte a ghigliottina e arredate con mensole, tronchi e corde (Fig. 2.2). Il reparto interno è riscaldato nei mesi più freddi dell'anno. La raccolta dati è avvenuta mentre i macachi si trovavano nel reparto esterno.

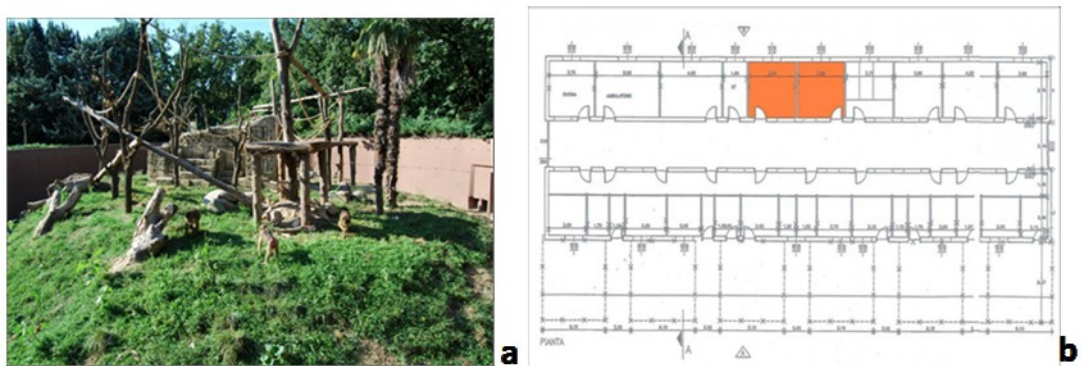


Figura 2.2: reparto esterno (a) e interno (b) dei macachi nemestrini. Il reparto interno è costituito da due stanze (riquadri colorati in rosso nell'immagine [b]) ubicate nel capannone dei primati, in cui si trovano i reparti interni riscaldati di varie specie di primati e non solo. Foto di Barbara Regaiolli.

Il reparto delle bertucce

Le 16 bertucce del Parco Natura Viva sono ospitate in un ampio reparto naturalistico, di forma approssimativamente rettangolare, con una superficie di 1560 mq. Il reparto è disposto su due diversi livelli, separati da un dirupo di rocce facilmente oltrepassabile dalle bertucce. Sul substrato erboso del reparto sono presenti alberi vivi (cedri e arbusti), tronchi, corde, rocce, una grande grotta che offre riparo dalle intemperie, un laghetto e altri arredi (Fig. 2.3). Non è presente in questo caso un reparto interno coperto, ma esiste un'area di servizio di 40 m² con copertura in rete, composta da più stanze comunicanti fra loro e con il reparto esterno attraverso porte a ghigliottina; tale area viene utilizzata unicamente per facilitare le procedure veterinarie o in casi eccezionali. La raccolta dati è stata effettuata quando le bertucce si trovavano nel reparto esterno.



Figura 2.3: il reparto esterno delle bertucce. L'area è divisa in due livelli, uno superiore e uno inferiore, separati da un pendio roccioso accessibile agli individui ospitati. La vegetazione (in particolare i cedri) e la struttura del reparto sono volte a riprodurre l'habitat naturale delle bertucce e soddisfare così le loro esigenze specie-specifiche. Foto di Daniela Galletta.

Il reparto dei cercopitechi

I 9 cercopitechi del Parco Natura Viva sono ospitati in un reparto naturalistico ricco di vegetazione, avente una superficie di circa 515 m², interamente rivestita da un manto erboso. Al centro del reparto sono presenti un grosso e alto platano e un laghetto. Oltre a questi due elementi, si trovano anche altre piante vive più piccole, cespugli di bambù, tronchi, rocce, corde e piattaforme in pietra e legno (Fig. 2.4). Il reparto esterno è collegato tramite porte a ghigliottina e attraverso due tunnel a un reparto interno di circa 20 m², composto da tre diverse stanze in connessione fra loro. Tale reparto viene riscaldato e reso accessibile agli animali durante tutta la giornata nei mesi invernali per consentire ai cercopitechi di passare le ore più fredde al riparo. La raccolta dati nel *low-level task* è avvenuta quando i cercopitechi si trovavano nel reparto esterno, mentre durante l'*high-level task* ha avuto luogo nel reparto interno.



Figura 2.4: parte del reparto esterno dei cercopitechi grigio-verde. Nel reparto sono presenti diversi arredi e piante vive. Foto di Giorgio Ottolini.

In generale, all'epoca della raccolta dati, il pasto principale (frutta e verdura) dei primati del Vecchio Mondo ospitati al Parco Natura Viva veniva somministrato all'interno di mangiatoie o punti cibo presenti in numero adeguato alla numerosità della colonia e ben distanziati fra loro nel reparto esterno, per consentire l'accesso al cibo a tutti i soggetti, limitando la competizione. Inoltre, due o più volte al giorno a seconda della necessità, i primati venivano stimolati con diversi arricchimenti ambientali, che potevano essere principalmente di tipo manipolativo, alimentare (cibo di piccole dimensioni sparso nell'erba o nascosto in mucchi di paglia) o una combinazione di entrambi. Attraverso gli arricchimenti, ai primati vengono in genere forniti alimenti molto apprezzati e spesso necessari ad integrare la loro dieta (insetti, cereali, latticini, *pellet* o gelatine per primati e altro). I visitatori potevano osservare in genere i primati da uno o al più due lati del reparto ed era assolutamente impossibile il contatto fisico fra uomo e animale. Nel *low-level task*, al fine di ottenere dati circa azioni spontanee e naturali, la raccolta dati è avvenuta in momenti lontani nel tempo da quello in cui venivano somministrati gli arricchimenti di tipo manipolativo.

2.2.2 Scimmie antropomorfe

I soggetti di scimmie antropomorfe inclusi nello studio sono stati (Tab. I; Fig. 2.8):

- 17 scimpanzé comuni (*Pan troglodytes*): 7 maschi e 10 femmine di varie età, fra i 3 e i 41 anni; gli scimpanzé sono ospitati in due gruppi distinti ospitati in strutture separate: una colonia di 12 individui (2 maschi e 10 femmine) e un gruppo di 5 maschi;

- 5 bonobo (*Pan paniscus*): 3 maschi e 2 femmine di varie età, fra i 5 e i 34 anni;
- 4 gorilla di pianura (*Gorilla gorilla*): 1 maschio e 3 femmine adulti, fra i 13 e i 26 anni.

Tutti gli scimpanzé sono ospitati al Parco Natura Viva – *Garda Zoological Park* di Bussolengo (VR), mentre gli altri due gruppi di scimmie antropomorfe, bonobo e gorilla, sono invece stati osservati allo *Zoologischer Garten* di Berlino, in un periodo che va dal 10 al 26 giugno 2014 (Tab. II).

Il reparto degli scimpanzé



Figura 2.5: reparto esterno degli scimpanzé al Parco Natura Viva. Nella foto si può vedere l'isola che ospita la colonia più numerosa di scimpanzé durante il giorno. Foto di Barbara Regaiolli.

Il Parco Natura Viva ospita due diversi gruppi di scimpanzé: una colonia di 12 soggetti, 2 maschi giovani e 10 femmine di varie età, e un gruppo di 5 maschi confiscati dal Corpo Forestale dello Stato e dati in affidamento al Parco. La colonia più numerosa è ospitata durante l'orario di apertura del Parco su un'isola di forma ovale, coperta da un manto erboso, avente una superficie di circa 1357 m². L'isola degli scimpanzé, separata dal percorso visitatori attraverso un'alta palizzata in legno e un fossato con acqua largo circa 9 metri, è arredata con due torrette a più livelli, alberi, corde, grotte, piante a cespugli, rocce, un laghetto e un ruscello (Fig. 2.5). Il reparto esterno comunica con quello interno attraverso porte a ghigliottina. Il reparto interno è costituito da 3 stanze e un salone spazioso (per un totale di 133 m²) ospitante dei nidi in ferro sopraelevati, mensole, corde e fasce, rocce e altro. Gli scimpanzé vengono fatti rientrare all'orario di chiusura del Parco e trovano nel reparto interno il pasto principale, paglia per i nidi e stimoli di vario tipo. Il reparto esterno del gruppo di maschi, adiacente all'isola degli altri scimpanzé ma non visibile al pubblico, è invece costituito da una zona rettangolare con copertura in rete metallica, avente una superficie di 207 m², al cui interno si trovano una torretta in legno su più piani, corde e fasce, tronchi, una grotta e un abbeveratoio. Questo reparto è separato dal reparto interno attraverso 2 porte a ghigliottina. Il reparto interno del gruppo di maschi è costituito da 5 stanze tutte in comunicazione fra loro,

per una superficie totale di circa 131 m²; queste stanze e il salone del reparto interno della colonia più numerosa sono separati da un'ulteriore stanza sempre chiusa, per cui i due gruppi di scimpanzé, quando nel reparto interno, sono in contatto visivo e possono comunicare fra loro, seppur senza contatto fisico.

All'epoca della raccolta dati, agli scimpanzé del Parco Natura Viva, sia al gruppo sia ai maschi, venivano somministrati diversi arricchimenti ambientali durante tutta la giornata, alternando il semplice lancio di frutta o altro cibo nel reparto (*foraging*) a stimoli più manipolativi e complessi. Gli arricchimenti ambientali erano previsti in particolar modo al momento dell'uscita degli scimpanzé sull'isola o nel reparto esterno dei maschi e al rientro nel reparto interno. Per il *low-level task*, la raccolta dati è avvenuta quando gli scimpanzé erano nel reparto esterno, anche in questo caso lontano dall'interazione con arricchimenti manipolativi complessi. Nell'ambito dello studio della preferenza manuale durante l'uso di strumenti, la raccolta dati nel gruppo di soli maschi è stata condotta nel reparto esterno, mentre nel gruppo misto ha avuto luogo in quello interno.

Il reparto dei gorilla

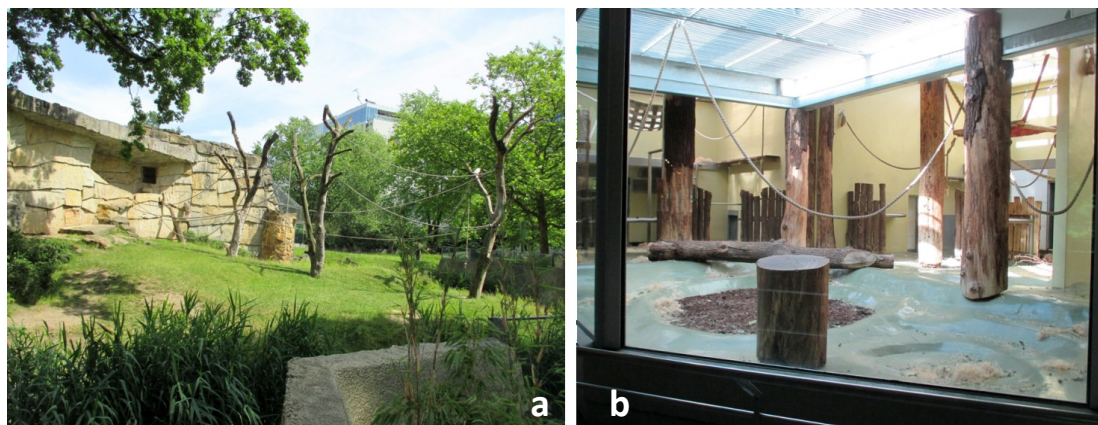


Figura 2.6: parte del reparto esterno (a) ed interno (b) dei gorilla allo Zoologischer Garten di Berlino. Foto di Barbara Regaiolli.

I 4 gorilla dello Zoologischer Garten di Berlino sono ospitati in un ampio reparto naturalistico di circa 1000 m², interamente erboso e sviluppato su due penisole fra loro in comunicazione. I due lobi del reparto sono arredati con piante, rocce, un laghetto e due grotte sopraelevate, ricavate nella parete sul retro del reparto (Fig. 2.6a), in comunicazione con il reparto interno. Quest'ultimo, avente una superficie di circa 200 m², è costituito da un'ampia stanza contenente tronchi, corde, mensole, lettiera naturale, pali e altri arredi (Fig. 2.6b).

La raccolta dati è avvenuta sia nel reparto interno sia in quello esterno, entrambi accessibili al pubblico e frequentati dai gorilla in vari momenti della giornata.

All'epoca della raccolta dati, i gorilla avevano un arricchimento alimentare al momento dell'uscita nel reparto esterno al mattino, quando veniva distribuito del *pellet* nell'erba, due *feeding-time* durante il giorno, in cui il *keeper* lanciava il cibo a

ciascuno dei soggetti, e un *feeding-time* al rientro nel reparto interno alla sera, dove i gorilla trovavano cibo e in molti casi ramaglie di vario tipo.

Il reparto dei bonobo

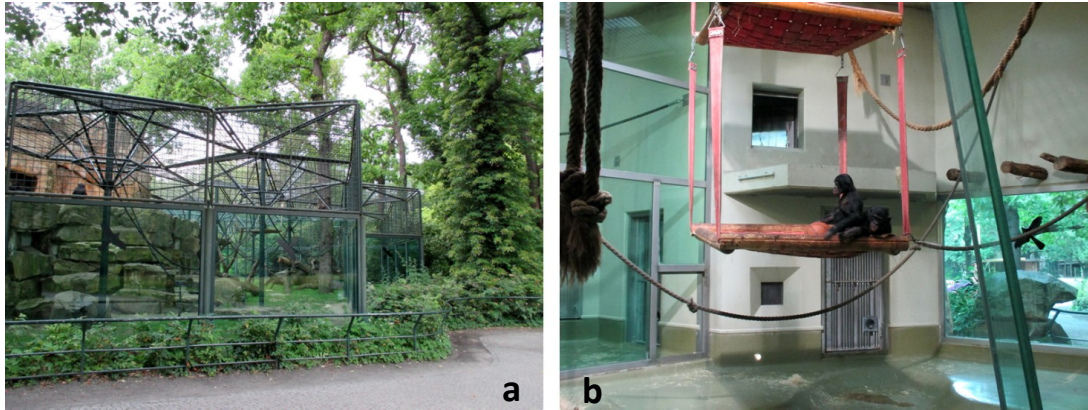


Figura 2.7: parte del reparto esterno (a) ed interno (b) dei bonobo allo *Zoologischer Garten* di Berlino. Foto di Barbara Regaiolli.

La struttura che ospita i 5 bonobo studiati allo *Zoologischer Garten* è costituita da un reparto esterno con una copertura in rete metallica, avente una superficie di circa 800 m², quasi interamente erbosa. In tutto il reparto si trovano alberi, amache, corde, rocce, tronchi, un laghetto e una zona di roccia rialzata (Fig. 2.7a), in comunicazione con il reparto interno. Quest'ultimo, avente una superficie totale di circa 200 m², è costituito da due stanze principali e una più piccola frapposta ad esse; tali stanze, in comunicazione fra loro tramite porte a ghigliottina, sono arredate con corde, grandi amache rialzate, mensole e gradoni (Fig. 2.7b). Anche in questo caso la raccolta dati è avvenuta sia nel reparto interno sia in quello esterno, entrambi accessibili al pubblico e frequentati spesso dai bonobo.

All'epoca della raccolta dati, i bonobo avevano in media 3 *feeding-time* al giorno, durante i quali pezzi di cibo (frutta, verdura, *pellet*) di varie dimensioni venivano fatti cadere dall'alto e distribuiti nel reparto. Al rientro nel reparto interno, i bonobo trovavano oltre al cibo anche paglia e talvolta ramaglie o arricchimenti manipolativi di vario tipo.

Scimmie del Vecchio Mondo					Scimmie antropomorfe				
Specie	Nome	Rearing	Sesso	Età	Specie	Nome	Rearing	Sesso	Età
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Lucky	Parent-reared	M	14	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Tommy	Hand-reared	M	16
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Budda	Parent-reared	F	13	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Davidino	Hand-reared	M	13
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Belinda	Parent-reared	F	12	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Samy	Parent-reared	F	41
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Milly	Parent-reared	F	10	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Giudy	Parent-reared	F	41
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Lucrezia	Parent-reared	F	9	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Mary	Hand-reared	F	23
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Funny	Parent-reared	F	8	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Camilla	Hand-reared	F	15
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Berta	Parent-reared	F	6	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Giorgina	Parent-reared	F	11
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Emma	Parent-reared	F	5	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Lauretta	Hand-reared	F	11
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Ally	Parent-reared	F	5	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Madax	Parent-reared	F	3
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Pinn	Parent-reared	M	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Luisa	Parent-reared	F	40
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Lazzarino	Parent-reared	M	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Giuditta	Hand-reared	F	7
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Leo	Parent-reared	M	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Valentina	Parent-reared	F	7
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Avis	Parent-reared	M	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Moreno*	Hand-reared	M	26
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Belle	Parent-reared	F	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Gullith*	Hand-reared	M	26
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Fulvio	Parent-reared	M	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Jacky*	Hand-reared	M	25
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Lime	Parent-reared	M	2	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Jasmine*	Hand-reared	M	24
Macaco nemesitrino (<i>Macaca nemestrina</i>)	Olaf	Parent-reared	M	17	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Raffy*	Hand-reared	M	26
Macaco nemesitrino (<i>Macaca nemestrina</i>)	Ricky	Parent-reared	M	19	Bonobo (<i>Pan paniscus</i>)	Yala	N/D	F	34
Macaco nemesitrino (<i>Macaca nemestrina</i>)	Amelia	Parent-reared	F	23	Bonobo (<i>Pan paniscus</i>)	Santi	Parent-reared	M	33
Macaco nemesitrino (<i>Macaca nemestrina</i>)	Ugla	Parent-reared	F	21	Bonobo (<i>Pan paniscus</i>)	Limbuko	Hand-reared	M	19
Macaco nemesitrino (<i>Macaca nemestrina</i>)	Reda	Parent-reared	F	17	Bonobo (<i>Pan paniscus</i>)	Kivu	Parent-reared	M	16
Macaco nemesitrino (<i>Macaca nemestrina</i>)	Paula	Parent-reared	F	15	Bonobo (<i>Pan paniscus</i>)	Likemba	Parent-reared	F	5
Macaco nemesitrino (<i>Macaca nemestrina</i>)	Nemmy	Parent-reared	F	10	Gorilla (<i>Gorilla gorilla</i>)	Ivo	Hand-reared	M	26
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Orni	Parent-reared	F	17	Gorilla (<i>Gorilla gorilla</i>)	Mpenzi	Parent-reared	F	29
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Freccia	Parent-reared	F	12	Gorilla (<i>Gorilla gorilla</i>)	Bibi	Parent-reared	F	17
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Chicca	Parent-reared	F	8	Gorilla (<i>Gorilla gorilla</i>)	Djambala	Hand-reared	F	13
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Yaris	N/D	M	5					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Lupen	Parent-reared	M	4					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Mario	Parent-reared	M	4					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Bingo	Parent-reared	M	3					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Nella	Parent-reared	F	3					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Smee	Parent-reared	F	3					

Tabella I: per ciascun gruppo (scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe) la tabella riporta specie di appartenenza, nome, tipo di allevamento (*Parent-reared* = allevato dai genitori; *Hand-reared* = allevato dall'uomo; N/D = dato non disponibile), sesso (F = femmina; M = maschio) ed età (anni al momento della raccolta dati). L'asterisco indica i 5 soggetti di scimpanzè ospitati in un gruppo di soli maschi.



Figura 2.8: alcuni esemplari appartenenti a ciascuna delle specie coinvolte nello studio; in alto si vedono le tre specie di scimmie del Vecchio Mondo: macaco nemestrino (*Macaca nemestrina*), bertuccia (*Macaca sylvanus*) e cercopiteco grigio-verde (*Chlorocebus aethiops*). In basso le scimmie antropomorfe: scimpanzé (*Pan troglodytes*), bonobo (*Pan paniscus*) e gorilla di pianura (*Gorilla gorilla*). Le scimmie del Vecchio Mondo e gli scimpanzé sono stati studiati al Parco Natura Viva, mentre l'osservazione di bonobo e gorilla ha avuto luogo presso lo *Zoologischer Garten* di Berlino. Foto di Barbara Regaiolli.

2.3

LOW-LEVEL TASK: LA PREFERENZA MANUALE IN AZIONI SEMPLICI E SPONTANEE NELLE SCIMMIE DEL VECCHIO MONDO E NELLE SCIMMIE ANTROPOMORFE

2.3.1 Periodo di studio

Questo studio è avvenuto principalmente fra i mesi di settembre 2012 e giugno 2014. Per quanto riguarda le scimmie del Vecchio Mondo, la raccolta dei dati è iniziata a settembre 2012 e si è conclusa a giugno 2013, mentre per le scimmie antropomorfe è stata effettuata fra maggio 2013 e giugno 2014 (Tab. II). La raccolta dati avveniva principalmente al mattino e nel primo pomeriggio, al momento della somministrazione dell'arricchimento di *foraging* (cibo di piccole dimensioni sparso nel reparto o nascosto nella paglia). Il periodo di raccolta dati all'estero, svolto presso lo *Zoologischer Garten* di Berlino nell'estate 2014, si è protratto dal 10 al 26 giugno. In questo periodo, la raccolta dati ha avuto luogo sia al mattino sia al pomeriggio (approssimativamente dalle 9.00 alle 13.00 e dalle 14.30 alle 18.00) (Tab. II).

Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)		Macaco nemestrino (<i>Macaca nemestrina</i>)		Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	
Dal	Al	Dal	Al	Dal	Al
14/01/2013	14/04/2013	27/09/2012	29/12/2012	05/11/2012	10/03/2013

Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)		Bonobo (<i>Pan paniscus</i>)		Gorilla (<i>Gorilla gorilla</i>)	
Dal	Al	Dal	Al	Dal	Al
02/05/2013	27/06/2014	11/06/2014	16/06/2014	16/06/2014	25/06/2014

Tabella II: per ciascuna specie osservata nel *low-level task*, la tabella riporta il periodo in cui è avvenuta la raccolta dati. In alto i periodi di osservazione effettuati per le scimmie del Vecchio Mondo, in basso quelli per le scimmie antropomorfe.

2.3.2 Soggetti di studio

Questo studio è stato effettuato per l'intero campione descritto nel paragrafo 2.2 ed ha pertanto incluso 32 scimmie del Vecchio Mondo e 26 scimmie antropomorfe, ospitate al Parco Natura Viva e allo *Zoologischer Garten* di Berlino (Tab. I).

2.3.3 Procedura e raccolta dati

Durante lo studio della preferenza manuale nel *low-level task* sono stati raccolti dati sull'uso delle mani in azioni uni-manuali, semplici e spontanee. La categorizzazione dei compiti semplici, rappresentati da azioni naturali e spontanee delle specie di studio è stata molto rigorosa, al fine di tenere sotto controllo l'influenza della

tipologia del compito sulla preferenza manuale, che sembra avere un ruolo determinante sull'eterogeneità dei risultati ottenuti circa la lateralizzazione manuale dei primati (Marchant *et al.*, 1995; Chapelain *et al.*, 2006; Cashmore *et al.*, 2008).

Nello specifico, sono stati raccolti i *bout* della preferenza manuale in azioni uni-manuali semplici e spontanee, facenti parte del repertorio comportamentale naturale dei primati. Per *bout* si intende il primo di una serie di eventi che vengono compiuti dall'individuo senza che questo modifichi la propria postura o svolga un'azione diversa dalla precedente (McGrew & Marchant, 1997). Ad esempio, se un macaco raggiunge un punto cibo, si siede e inizia a mangiare portando una mano ripetutamente dal punto cibo alla bocca, viene campionata solo la mano usata per il primo evento di recupero del cibo: l'evento considerato è pertanto indipendente, mentre le azioni manuali successive alla prima risultano dipendenti da quest'ultima. Se il macaco cambia postura (es.: si alza) o compie un'azione diversa, si registra un ulteriore *bout* di preferenza manuale. Le azioni considerate in questa fase sono state nello specifico (Tab. III; Fig.2.9):

- *Foraging*: un soggetto recupera e porta alla bocca il cibo che trova nel reparto, lontano dai punti cibo in cui viene fornito il pasto principale (frutta e verdura a pezzi grandi), dopo averlo cercato attivamente nell'erba o nella paglia.
- *Manipolazione*: un soggetto manipola un oggetto inanimato o l'ambiente attorno a sé. In questa categoria si includono azioni semplici, quali smuovere il terreno, sollevare tronchi o pietre, prendere in mano dei rami o altri oggetti, spostare oggetti o altri elementi da un posto all'altro.
- *Locomozione*: un soggetto inizia a spostarsi, partendo da una posizione quadrupede e simmetrica. Si registra nello specifico la mano con cui lo spostamento ha inizio.

Categoria comportamentale	Abb.	Definizione
Manipolazione	M	Manipolare un oggetto o l'ambiente, smuovere il terreno, spostare pietre, legni o altri oggetti.
<i>Foraging</i>	FOR	Recuperare il cibo trovato nel reparto, lontano dai punti cibo, dopo averlo cercato attivamente.
Locomozione	LOC	Iniziare a spostarsi (camminare o correre) partendo da una posizione quadrupede e simmetrica.
Altro	ALT	Tutti i comportamenti non inclusi nell'etogramma.
Non visto	NV	Essere fuori vista o non visibili all'osservatore.

Mano	Abb.	Definizione
Destra	D	Compiere un'azione con la mano destra.
Sinistra	S	Compiere un'azione con la mano sinistra.
Non visto	NV	La mano utilizzata non è visibile.

Tabella III: etogramma delle categorie comportamentali utilizzate nel *low-level task*; la tabella riporta il nome della categoria comportamentale, la sigla utilizzata al momento della raccolta dati (Abb.) e la definizione operativa di ciascuna categoria. In alto l'etogramma relativo ai comportamenti considerati; in basso, quello che si riferisce alla mano utilizzata per svolgere tali comportamenti.



Figura 2.9: le tre diverse azioni considerate nel *low-level task*: a) una bertuccia intenta nel *foraging*; b) un cercopiteco durante la locomozione (nello studio è stata considerata solo la preferenza manuale nel dare inizio alla locomozione quadrupede); c) uno scimpanzé impegnato nella manipolazione di un ramoscello di salice. Foto di Barbara Regaiolli e Parco Natura Viva.

I dati sono stati raccolti con una registrazione continua e un campionamento ad animale focale (Altmann, 1974; Martin e Bateson, 1986). Per ciascun soggetto, è stato effettuato un numero di sessioni di 15 minuti tale da ottenere 50 *bout* (Palmer, 2002; Schnoell *et al.*, 2014) per ognuna delle azioni descritte in precedenza. È stato pertanto considerato un totale complessivo di 150 *bout* per ciascuno degli individui coinvolti nello studio. La raccolta dati è avvenuta attraverso l'osservazione diretta dei soggetti all'interno del contesto sociale.

I dati sono stati raccolti su una scheda cartacea in cui venivano annotati data, numero della sessione, specie e nome del soggetto di studio, azione compiuta e mano in essa utilizzata (Fig. 2.10). Tutti i dati raccolti sono stati inseriti in un foglio di lavoro Excel, dove sono state annotate oltre alle informazioni presenti nella scheda di raccolta dati, azione compiuta (manipolazione, *foraging* o locomozione) e mano utilizzata, anche quelle relative al sesso, all'età dei soggetti e infine al numero di *bout* (da 1 a 50) (Tab. IV). I dati contenuti in questo foglio di lavoro sono stati poi utilizzati nell'analisi.

Data: 22/04/2013
 Sessione: 10
 Specie: BERTUCCIA
 Soggetto: BELINDA

AZIONE	MANO
FOR	D
LOC	S
ALT	
M	D
LOC	M
ALT	

Figura 2.10: scheda cartacea di raccolta dati. Nella parte superiore venivano inserite le informazioni relative alla data, alla sessione in corso, alla specie e al nome del soggetto. Nei riquadri sottostanti, invece, venivano annotate le informazioni relative all'azione compiuta e alla mano utilizzata.

SPECIE	SOGGETTO	SESSO	Età	BOUT	AZIONE	MANO
Bertuccia	LAZZARINO	M	4	1	M	S
Bertuccia	LAZZARINO	M	4	2	M	S
Bertuccia	LAZZARINO	M	4	3	M	D
Bertuccia	LAZZARINO	M	4	4	M	D
Bertuccia	LAZZARINO	M	4	5	M	D
Bertuccia	LAZZARINO	M	4	6	M	D
Bertuccia	LAZZARINO	M	4	7	M	D

Tabella IV: esempio di parte superiore del foglio di lavoro Excel in cui sono stati inseriti i 50 *bout* selezionati per ciascuna delle 3 azioni considerate nel *low-level task*. Oltre alle informazioni descrittive su specie, nome, sesso ed età del soggetto, sono riportati i *bout* (numerati da 1 a 50) raccolti per ciascuna azione, l'azione compiuta (manipolazione [M], *foraging* e locomozione) e la mano utilizzata.

2.4

HIGH-LEVEL TASK: PREFERENZA MANUALE IN UN COMPITO COMPLESSO NELLE SCIMMIE DEL VECCHIO MONDO

2.4.1 Periodo di studio

Lo studio della preferenza manuale in un compito complesso nelle scimmie del Vecchio Mondo è avvenuto principalmente fra febbraio e giugno 2013 (Tab. V).

Bertuccia		Cercopiteco grigio-verde	
Dal	Al	Dal	Al
14/05/2013	03/06/2013	08/02/2013	07/06/2013

Tabella V: per ciascuna specie osservata nell'*high-level task*, la tabella riporta il periodo in cui è avvenuta la raccolta dati.

2.4.2 Soggetti di studio

Questo studio è stato condotto su 23 scimmie del Vecchio Mondo facenti parte del campione descritto nel paragrafo 2.2. In particolare sono state incluse nell'analisi 15 bertucce (9 femmine e 6 maschi) e 8 cercopitechi grigio-verde (4 maschi e 4 femmine) (Tab. IX). Non è stato possibile includere nell'analisi tutti i soggetti inclusi nel *low-level task* in quanto solo parte degli individui hanno interagito a sufficienza con gli apparati sperimentali utilizzati in questo studio per valutare la preferenza manuale in un compito complesso.

2.4.3 L'apparato sperimentale

Al fine di studiare la preferenza manuale in azioni bi-manuali complesse alle due specie di primati del Vecchio Mondo incluse nello studio sono stati forniti degli apparati sperimentali. Nello specifico, ciascun apparato era costituito da un tubo di cartone rigido, avente uno spessore di circa 0.5 cm, alto approssimativamente 10 cm e con un diametro di 4.5 cm. Il tubo veniva riempito con paglia, un pezzo di gelatina per primati (ricompensa particolarmente apprezzata dai primati non-umani e appositamente pensata per queste specie) e una manciata di semi. Le estremità del tubo venivano quindi sigillate con del nastro adesivo (Fig. 2.11). Per ciascuna specie venivano forniti almeno 3 apparati per soggetto, in modo da ridurre la competizione intra-specifica. Nel caso dei cercopitechi grigio-verde gli apparati venivano appesi nel reparto con dei fili; per le bertucce, invece, per motivi legati sia alla biologia della specie sia alla sicurezza dei soggetti, questi venivano sparsi al suolo in tutto il reparto. Per le bertucce lo studio è stato condotto nel reparto esterno, mentre per i cercopitechi è avvenuto in quello interno.



Figura 2.11: apparato sperimentale. Ciascun tubo di cartone (1) utilizzato nell'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo veniva riempito con paglia, semi e gelatina per primati (2 e 3) e quindi sigillato con del nastro adesivo (4). Per ciascuna specie, il numero di apparati forniti era tale da evitare la competizione fra i soggetti (almeno 3 apparati per soggetto). Foto di Giorgio Ottolini.

2.4.4 Procedura e raccolta dati

Ciascuna sessione iniziava al momento della somministrazione degli apparati ai soggetti. In questa fase, sono stati raccolti dati relativi all'interazione dei soggetti con gli apparati (Fig. 2.12). In particolare, è stato valutato l'utilizzo delle mani nell'interazione con l'apparato, considerando in particolare il recupero e la manipolazione di ciascun tubo (rimozione del nastro adesivo o della paglia, manipolazione del tubo stesso), il supporto posturale durante l'interazione e il reperimento del cibo al suo interno (Tab. VII). Anche in questo studio sono stati considerati i *bout* della preferenza manuale per le diverse azioni. Sono stati inclusi nell'analisi solo i soggetti per i quali è stato possibile raccogliere almeno 10 *bout* per ciascuna delle azioni considerate, per un totale di 23 soggetti: 15 bertucce e 8 cercopitechi grigio-verde (Tab IX) (Par. 2.4.2) (Schnoell *et al.*, 2014).

Sono state effettuate 15 sessioni per ciascun soggetto: una sessione al giorno per un totale di 15 giorni per specie. Tutte le sessioni sono state video-registrate. La raccolta dati è avvenuta con registrazione continua e campionamento ad animale focale osservando i filmati e raccogliendo i dati per ciascun soggetto; in particolare, sono stati raccolti i dati relativi alla sola interazione con gli apparati sperimentali; ciascuna sessione veniva considerata conclusa dopo che tutti gli apparati erano stati svuotati. Anche in questo caso, gli apparati sono stati forniti ai soggetti all'interno del loro contesto sociale.

I dati raccolti dall'osservazione dei filmati sono stati inseriti su un foglio di lavoro Excel in cui sono state annotate sia informazioni relative alla sessione (data e numero) e al soggetto (specie, nome, sesso ed età) sia altre riguardanti il dato raccolto: nello specifico, si è scelto di indicare oltre all'azione compiuta dalla mano destra e sinistra, da entrambe le mani o dalla bocca durante l'interazione con un apparato, anche se si trattasse di un *bout* (primo evento di una serie) o di un evento (eventi di una stessa azione successivi al *bout*) (Tab. VI). Pur avendo raccolto dati circa l'uso di entrambe le mani e della bocca, l'analisi è stata effettuata unicamente sull'uso di mano destra e sinistra, considerando i *bout*.

DATA	SPECIE	SOGGETTO	SESSIONE	SESSO	Età	B/E	S	D	BI	BO
14/05/2013	BERTUCCIA	LAZZARINO	1	M	4	B	REC	SUPP		
14/05/2013	BERTUCCIA	LAZZARINO	1	M	4	B			HOLD	M
14/05/2013	BERTUCCIA	LAZZARINO	1	M	4	B	HOLD	SUPP		M
14/05/2013	BERTUCCIA	LAZZARINO	1	M	4	B			HOLD	M
14/05/2013	BERTUCCIA	LAZZARINO	1	M	4	B	HOLD	M		
14/05/2013	BERTUCCIA	LAZZARINO	1	M	4	E	M	HOLD		

Tabella VI: parte superiore del foglio di lavoro Excel in cui sono stati inseriti i dati relativi all'interazione con gli apparati nell'*high-level task* nelle scimmie del Vecchio Mondo. Nel foglio compaiono la data in cui è stata effettuata la sessione, la specie, il nome, il sesso e l'età del soggetto focale, il numero della sessione; è poi specificato se si tratti di *bout* (B) o evento (E) (B/E), l'azione svolta dalla mano sinistra (S) e destra (D) o da entrambe le mani (BI) e dalla bocca (BO).

Categoria comportamentale	Abb.	Definizione
Manipolazione	M	Manipolare l'apparato, rimuovere il nastro adesivo o la paglia in superficie, cercare di staccarne o romperne delle parti.
<i>Holding</i>	HOLD	Tenere in mano l'apparato.
Recupero del cibo	FED	Recuperare il cibo nell'apparato infilandovi la mano dentro.
Supporto posturale	SUPP	Fornire supporto posturale al corpo durante l'interazione con l'apparato.
Recupero dell'apparato	REC	Recuperare l'apparato afferrandolo.
Mano	Abb.	Definizione
Destra	D	Compiere un'azione con la mano destra.
Sinistra	S	Compiere un'azione con la mano sinistra.
Non visto	NV	La mano utilizzata non è visibile.

Tabella VII: etogramma delle categorie comportamentali osservate nell'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo; la tabella riporta il nome della categoria comportamentale, la sigla utilizzata al momento della raccolta dati (Abb.) e la definizione operativa di ciascuna categoria. In alto l'etogramma relativo ai comportamenti considerati (azioni per cui sono stati raccolti almeno 10 *bout*); in basso, quello che si riferisce alla mano utilizzata per svolgere tali comportamenti.



Figura 2.12: cercopiteco grigio-verde (a) e giovane bertuccia (b) durante il recupero del cibo all'interno dell'apparato sperimentale. Una mano tiene il tubo, l'altra viene infilata all'interno per recuperare il cibo. Foto di Barbara Regaiolli e Giorgio Ottolini.

2.5

TOOL-USE TASK: PREFERENZA MANUALE IN UN COMPITO COMPLESSO NEGLI SCIMPANZÈ

2.5.1 Periodo di studio

Lo studio della preferenza manuale durante l'uso di strumenti negli scimpanzé ha avuto luogo da novembre 2012 a febbraio 2013. In particolare, questo studio si è protratto dal 23 novembre 2012 al 2 febbraio 2013.

2.5.2 Soggetti di studio

In questo studio sono stati coinvolti gli scimpanzé ospitati al Parco Natura Viva descritti in precedenza (Par. 2.2). In particolare, sono stati studiati 15 soggetti: 11 individui del gruppo più numeroso (2 maschi e 9 femmine) e 4 del gruppo di soli maschi (Tab. IX). Non è stato possibile includere nell'analisi tutti i 17 scimpanzé ospitati al Parco Natura Viva in quanto solo parte degli individui ha interagito a sufficienza con gli apparati loro forniti per studiare la preferenza manuale in compiti complessi.

2.5.3 L'apparato sperimentale

Al fine di valutare la preferenza manuale in compiti cognitivamente complessi, gli scimpanzé del Parco Natura Viva sono stati osservati durante l'uso di strumenti nell'ottenimento del cibo, attività notoriamente diffusa in questa e altre specie di scimmie antropomorfe (Tomasello & Call, 1997).



Figura 2.13: apparato sperimentale impiegato per le scimmie antropomorfe: a) un bicchierino, contenente dell'uvetta, incastrato nei buchi dei tronchi disposti all'esterno della rete del reparto; b) gli strumenti forniti agli scimpanzé per recuperare il cibo nei bicchieri: cannuce di plastica e *stick* di legno. Foto di Ilaria Stradi.

All'esterno del reparto degli scimpanzé, a circa 20 centimetri dalla rete, sono stati disposti dei grossi tronchi, ciascuno con circa 10 - 12 buchi, all'interno dei quali erano alloggiati dei bicchierini di plastica. Nei bicchieri veniva messo del cibo (uvetta, gelatina per primati, frutta disidratata). Gli scimpanzé adulti, seppure potessero in minima parte raggiungere i tronchi e i bicchieri con le dita, non

potevano accedere direttamente al cibo. I soggetti giovani potevano talvolta recuperare il cibo con le mani, ma a fatica. All'interno del reparto, agli scimpanzé venivano pertanto fornite diverse tipologie di strumenti (cannucce, *stick* in legno) che gli individui potevano utilizzare per recuperare il cibo nei bicchierini (Fig. 2.13). Per il gruppo di scimpanzé più numeroso l'esperimento è avvenuto nel reparto interno, mentre per il gruppo di soli maschi è stato condotto nel reparto esterno. Per i due gruppi di scimpanzé questo studio è avvenuto in periodi diversi e in aree diverse in modo che i soggetti del gruppo di soli maschi non potessero vedere quelli dell'altro gruppo durante l'interazione con gli apparati e viceversa. Per entrambi i gruppi, ai soggetti venivano forniti decine di strumenti (*stick* e cannucce) e 3 grandi tronchi, ciascuno disposto su un lato diverso del reparto o comunque ben distanziati fra loro per evitare la competizione fra gli individui.

2.5.4 Procedura e raccolta dati

In questo studio, sono stati raccolti dati relativi all'interazione dei soggetti con gli apparati (Fig. 2.14). In particolare, è stata valutata la preferenza manuale nell'uso degli strumenti per recuperare il cibo, nel supporto posturale durante l'interazione con gli apparati e nell'uso della mano per raggiungere i bicchierini o il cibo in essi contenuto (Tab. X). Come per le scimmie del Vecchio Mondo, anche in questo caso sono stati considerati i *bout* della preferenza manuale per le diverse azioni. Sono stati inclusi nell'analisi soltanto i soggetti per i quali è stato possibile raccogliere almeno 10 *bout* di recupero del cibo nei tronchi (con o senza strumenti) (Schnoell *et al.*, 2014). In totale in questa fase sono stati studiati 15 scimpanzé (11 del gruppo più numeroso, 4 di quello di soli maschi) (Par. 2.5.2; Tab. IX).



Figura 2.14: maschio di scimpanzé intento a cercare di recuperare il cibo nei buchi dei tronchi oltre alla rete del reparto con una cannuccia. Foto di Ilaria Stradi.

Per ciascun soggetto, sono state effettuate 10 sessioni di un'ora (una sessione al giorno per un totale di 10 giorni per gruppo). Tutte le sessioni sono state video-registrate. La raccolta dati è avvenuta con registrazione continua e campionamento ad animale focale, osservando i filmati e raccogliendo i dati relativi unicamente all'interazione con gli apparati (Fig. 2.14). Anche in questo caso, gli apparati sono stati forniti ai soggetti all'interno del loro contesto sociale.

I dati raccolti in seguito all'osservazione dei filmati sono stati inseriti su un foglio di lavoro Excel in cui sono state annotate sia informazioni relative alla sessione (data e numero) e al soggetto (specie, nome, sesso ed età) sia altre riguardanti il dato raccolto: nello specifico, si è scelto di indicare oltre all'azione compiuta dalla mano destra e sinistra, di entrambe le mani o

della bocca durante l'interazione con un apparato, anche se si trattasse di un *bout* (primo evento di una serie) o di un evento (eventi di una stessa azione successivi al *bout*) (Tab. VIII). Pur avendo raccolto dati circa l'uso di entrambe le mani e della bocca, l'analisi è stata effettuata unicamente sull'uso di mano destra e sinistra, considerando i *bout*.

DATA	SOGGETTO	SESSIONE	SESSO	Età	B/E	S	D	BI	BO
23/11/2012	MORENO	1	M	24	B	SUPP	REC		
23/11/2012	MORENO	1	M	24	B	MC	SUPP		
23/11/2012	MORENO	1	M	24	B			REC	
23/11/2012	MORENO	1	M	24	B	ALT	REC		
23/11/2012	MORENO	1	M	24	B	SUPP	REC		
23/11/2012	MORENO	1	M	24	B	HOLD	REC		

Tabella VIII: parte superiore del foglio di lavoro Excel in cui sono stati inseriti i dati raccolti sull'uso di strumenti negli scimpanzè. Nel foglio di lavoro compaiono data, nome, sesso ed età dei soggetti e numero della sessione; è poi specificato se si tratti di bout (B) o evento (E) (B/E), l'azione compiuta dalla mano sinistra (S) e destra (D), da entrambe le mani (BI) e dalla bocca (BO).

Scimmie del Vecchio Mondo					Scimmie antropomorfe				
Specie	Nome	Rearing	Sesso	Età	Specie	Nome	Rearing	Sesso	Età
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Lucky	Parent-reared	M	14	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Tommy	Hand-reared	M	16
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Budda	Parent-reared	F	13	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Davidino	Hand-reared	M	13
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Belinda	Parent-reared	F	12	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Samy	Parent-reared	F	41
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Milly	Parent-reared	F	10	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Giudy	Parent-reared	F	41
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Lucrezia	Parent-reared	F	9	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Mary	Hand-reared	F	23
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Funny	Parent-reared	F	8	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Camilla	Hand-reared	F	15
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Berta	Parent-reared	F	6	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Giorgina	Parent-reared	F	11
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Emma	Parent-reared	F	5	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Lauretta	Hand-reared	F	11
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Ally	Parent-reared	F	5	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Madax	Parent-reared	F	3
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Lazzarino	Parent-reared	M	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Giuditta	Hand-reared	F	7
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Leo	Parent-reared	M	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Valentina	Parent-reared	F	7
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Avis	Parent-reared	M	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Moreno*	Hand-reared	M	26
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Belle	Parent-reared	F	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Gullith*	Hand-reared	M	26
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Fulvio	Parent-reared	M	4	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Jacky*	Hand-reared	M	25
Bertuccia (<i>Macaca sylvanus</i>)	Lime	Parent-reared	M	2	Scimpanzè (<i>Pan troglodytes</i>)	Raffy*	Hand-reared	M	26
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Orni	Parent-reared	F	17					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Freccia	Parent-reared	F	12					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Yaris	N/D	M	5					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Lupen	Parent-reared	M	4					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Mario	Parent-reared	M	4					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Bingo	Parent-reared	M	3					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Nella	Parent-reared	F	3					
Cercopiteco grigio-verde (<i>Chlorocebus aethiops</i>)	Smee	Parent-reared	F	3					

Tabella IX: soggetti di scimmie del Vecchio Mondo (bertucce e cercopitechi grigio-verde) coinvolti nell' *high-level task* (a sinistra) e scimpanzè inclusi nello studio della preferenza manuale nell'uso di strumenti. La tabella riporta specie di appartenenza, nome, tipo di allevamento (*Parent-reared* = allevato dai genitori; *Hand-reared* = allevato dall'uomo; N/D = dato non disponibile) sesso (F = femmina; M = maschio) ed età (anni al momento della raccolta dati). L'asterisco indica i soggetti di scimpanzè ospitati nel un gruppo di soli maschi.

Tabella IX: soggetti di scimmie del Vecchio Mondo (bertucce e cercopitechi grigio-verde) coinvolti nell' *high-level task* (a sinistra) e scimpanzè inclusi nello studio della preferenza manuale nell'uso di strumenti. La tabella riporta specie di appartenenza, nome, tipo di allevamento (*Parent-reared* = allevato dai genitori; *Hand-reared* = allevato dall'uomo; N/D = dato non disponibile) sesso (F = femmina; M = maschio) ed età (anni al momento della raccolta dati). L'asterisco indica i soggetti di scimpanzè ospitati nel un gruppo di soli maschi.

Categoria comportamentale	Abb.	Definizione
Uso di strumenti	STRUM	Utilizzare uno <i>stick</i> , una cannuccia, un ramoscello o qualche altro strumento per recuperare il cibo nei bicchierini.
Recuperare strumento	RSTRUM	Recuperare lo <i>stick</i> o qualche strumento.
Recupero del cibo	REC	Utilizzare le mani per cercare di recuperare il cibo nei bicchierini.
Supporto posturale	SUPP	Fornire supporto posturale al corpo durante l'interazione con l'apparato.
Altro	ALT	Tutte le azioni che non rientrano nell'etogramma.

Mano	Abb.	Definizione
Destra	D	Compiere un'azione con la mano destra.
Sinistra	S	Compiere un'azione con la mano sinistra.
Non visto	NV	La mano utilizzata non è visibile.

Tabella X: etogramma delle categorie comportamentali osservate nello studio dell'uso di strumenti negli scimpanzé; la tabella riporta il nome della categoria comportamentale, la sigla utilizzata al momento della raccolta dati (Abb.) e la definizione operativa di ciascuna categoria. In alto l'etogramma relativo ai comportamenti considerati (azioni per cui sono stati raccolti almeno 10 *bout*); in basso, quello che si riferisce alla mano utilizzata per svolgere tali comportamenti.

2.6 Analisi statistica

L'analisi dei dati è avvenuta sia a livello di gruppo sia a livello individuale, utilizzando test di statistica parametrica e non parametrica. Il programma utilizzato per l'analisi statistica dei dati è stato *StatView 5.0*. Il livello di significatività è stato impostato a $p < 0.05$ (Siegel & Castellan, 1992). Per quanto riguarda il *low-level task*, l'analisi è stata condotta sia a livello dell'intero campione di studio, sia all'interno di ciascun gruppo (scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe), andando comunque a valutare le differenze nella preferenza manuale fra le diverse specie. Allo stesso modo, nell'*high-level task* per le scimmie del Vecchio Mondo, l'analisi è stata condotta sia a livello dell'intero campione di studio, andando comunque a valutare le differenze nella preferenza manuale fra le due diverse specie (bertucce e cercopitechi grigio-verde). A livello individuale, la preferenza manuale è stata valutata calcolando un indice denominato *Handedness Index (H-index)*, dato dalla formula $(R - L)/(R + L)$, dove R è il numero di *bout* avvenuti con la mano destra e L il numero di *bout* avvenuti con la sinistra; si tratta di un indice di lateralità che varia fra -1 e 1: valori negativi indicano un uso maggiore della mano sinistra, valori positivi invece indicano un uso maggiore della mano destra (Hopkins, 2013). Poiché l'*H-index* non fornisce una categorizzazione statistica della preferenza manuale, per classificare gli individui come destrimani, ambidestri o

mancini è stato utilizzato un test binomiale per calcolare, partendo dal numero di *bout* avvenuti con la mano destra e sinistra, il valore di *z-score* (Michel *et al.*, 2002). In particolare, per valori di *z-score* < -1.96 , il soggetto ha una preferenza significativa per la mano sinistra (mancino); per valori $> +1.96$ il soggetto ha una preferenza significativa per la mano destra (destrimane); se il valore di *z-score* è compreso fra -1.96 e $+1.96$ il soggetto è ambidestro (vedere Par. 1.9.3).

L'analisi a livello di gruppo è avvenuta considerando i valori dell'*H-index* e gli *ABS-HI*, al fine di confrontare non solo la preferenza manuale fra diverse azioni, sessi, specie e studi diversi, ma anche la sua forza.

In generale, prima di decidere di utilizzare gli *H-index* come substrato per l'analisi a livello di gruppo, il *one-sample t-test* è stato utilizzato nel *low-level task* anche considerando il numero di *bout* effettuati con la mano destra, fissando come media attesa della popolazione $N = 25$ (il totale di *bout* considerati per ciascuna azione è infatti di 50: 25 *bout* è pertanto il numero atteso di eventi con ciascuna mano qualora la frequenza di individui destrimani e mancini fosse 0.5): poiché l'analisi effettuata con i due diversi valori ha portato a risultati uguali, si è deciso di utilizzare gli *H-index* e gli *ABS-HI*. Per quanto riguarda il *low-level task*, l'analisi a livello di gruppo è avvenuta utilizzando il *one-sample t-test* per valutare la simmetria della distribuzione degli *H-index* sia nell'analisi dell'intero campione, sia in quella relativa a ciascun gruppo; Il *t-test* è stato utilizzato per confrontare gli *H-index* e gli *ABS-HI* fra i due sessi (a livello dell'intero campione) e fra scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe. Nell'ambito di ciascun gruppo (scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe), l'analisi è avvenuta utilizzando test di statistica non-parametrica; in particolare, il confronto di *H-index* e *ABS-HI* fra i due sessi è stato effettuato attraverso il test di Mann-Whitney, mentre il confronto di tali valori fra le diverse specie che compongono ciascun gruppo è stato effettuato utilizzando il test di Kruskal-Wallis. Infine, per valutare l'influenza dell'esperienza individuale sulla preferenza manuale dei soggetti è stata utilizzata la correlazione di Pearson, sia a livello dell'intero campione sia nell'ambito di ciascun gruppo, per valutare la relazione fra età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) e loro preferenza manuale (*H-index* e *ABS-HI*). La variabilità della preferenza manuale fra le diverse azioni è stata valutata confrontando fra loro gli *H-index* e gli *ABS-HI* per ciascuna delle tre azioni attraverso l'ANOVA, sia a livello dell'intero campione sia nell'ambito di ciascun gruppo.

Per quanto riguarda l'*high-level task* e l'uso di strumenti negli scimpanzé l'analisi è stata condotta testando le stesse variabili (sesso, età e specie). L'analisi a livello individuale è avvenuta calcolando per ciascun soggetto e per ciascuna delle azioni considerate gli *H-index* e gli *z-score*. A livello di gruppo, invece, la preferenza manuale per ciascuna delle azioni considerate nell'interazione con gli apparati è stata effettuata utilizzando il *one-sample sign test*, al fine di valutare la simmetria della distribuzione degli *H-index*. In questo studio, l'influenza sulla preferenza manuale del sesso e, nel caso delle scimmie del Vecchio Mondo, della specie di appartenenza sono state valutate utilizzando il test di Mann-Whitney, sia sugli *H-index* sia sugli *ABS-HI*. L'influenza dell'età sulla preferenza manuale è stata valutata utilizzando la

correlazione di Spearman per determinare la relazione fra età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) e loro preferenza manuale (*H-index* e *ABS-HI*). Infine, per stabilire eventuali differenze fra la preferenza manuale in compiti semplici (*low-level task*) e complessi (*high-level task* e uso di strumenti), sia gli *H-index* sia gli *ABS-HI* relativi a recupero del cibo e manipolazione sono stati confrontati fra i diversi studi, includendo nell'analisi le specie e i soggetti in cui è stato possibile raccogliere dati circa l'interazione con gli apparati sperimentali. Tale analisi è stata effettuata utilizzando il test di Wilcoxon.

OBIETTIVI

La preferenza manuale è l'asimmetria comportamentale più evidente nell'uomo, in cui la percentuale di individui destrimani raggiungerebbe il 90% della popolazione, mantenendosi costante in azioni e culture diverse (Annett, 1985), sia nel presente sia nel passato (Corballis, 1991). Dato che i primati non-umani rappresentano le specie filogeneticamente più vicine all'uomo, lo studio della loro lateralizzazione manuale potrebbe rappresentare una strategia ottimale al fine di comprendere l'origine evolutiva e il valore adattativo e funzionale della preferenza manuale umana. Tuttavia, studi passati e presenti della preferenza manuale nei primati non-umani avrebbero fornito un quadro eterogeneo della loro lateralizzazione manuale (per *review*: Fitch & Braccini, 2013): infatti, mentre alcuni autori hanno trovato prove circa l'esistenza di una preferenza manuale a livello di popolazione perlomeno in alcune specie di primati non-umani (scimmie antropomorfe: Hopkins, 2007; Hopkins *et al.*, 2011), altri non avrebbero ottenuto risultati tali da supportare l'esistenza di un'asimmetria nell'uso delle mani, riscontrando evidenze di una preferenza manuale a livello individuale ma non a livello di gruppo (es.: McGrew & Marchant, 1997; Smith & Thompson, 2011; Marchant & McGrew, 2013). L'eterogeneità dei risultati trovati sembra essere dovuta a diversi fattori, come la complessità e la tipologia dei compiti considerati (studi differenti si sono concentrati su azioni differenti in termini di abilità cognitive richieste), l'esperienza individuale, legata ad esempio all'età dei soggetti, e il sesso; inoltre, lo studio della preferenza manuale è spesso caratterizzato dall'assenza di una standardizzazione metodologica che riguarda non solo le variabili e le azioni considerate ma anche le metodologie e le procedure utilizzati (per *review*: Cashmore *et al.*, 2008). Svariate teorie cercano di spiegare i risultati trovati circa la preferenza manuale nei primati non-umani: secondo alcuni autori, essa sarebbe associata a fattori posturali (MacNeilage *et al.*, 1987) e alla complessità del compito (Fagot & Vauclair, 1991; Hopkins *et al.*, 2011; Zhao *et al.*, 2012), mentre secondo altri sarebbe dovuta ad esperienza ed apprendimento individuali (Warren *et al.*, 1977; Westergaard & Suomi, 1993; Barker, 2008).

Per mettere ordine alla complessità dei risultati presenti sulla lateralizzazione nei primati non-umani e delineare una possibile evoluzione della lateralizzazione manuale nell'essere umano, sono pertanto necessari altri studi, che tengano conto anche delle carenze e dei limiti dei risultati ottenuti in passato, che considerino un maggior numero di variabili potenzialmente alla base della lateralizzazione manuale delle specie studiate e che indaghino il modo in cui tali variabili manifestano la loro influenza nel corso dell'evoluzione e in contesti diversi.

Pertanto, al fine di aggiungere ulteriori dati per valutare se esista o meno una preferenza manuale nei primati non-umani, correlata a una lateralizzazione delle funzioni cerebrali, questo progetto si propone di valutare la preferenza manuale in diverse specie di primati non-umani (scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe), sia in azioni naturali e spontanee sia in compiti cognitivamente

complessi, in modo da saggiare le diverse ipotesi esistenti sulla lateralizzazione manuale.

Diversi studi fanno parte di questo progetto. La procedura e le categorie comportamentali utilizzate per valutare la preferenza manuale nell'ambito di ciascuno studio sono state le stesse, al fine di ottenere da un lato una standardizzazione metodologica e garantire dall'altro la comparabilità dei dati ottenuti fra specie e tra studi diversi. Nello specifico, gli obiettivi di questo progetto sono

- 1) Valutare la preferenza manuale in azioni semplici e spontanee (*low-level task*), facenti parte del repertorio comportamentale naturale dei primati non-umani, in diversi esemplari di scimmie del Vecchio Mondo e antropomorfe. In particolare, si intende valutare la preferenza manuale in *foraging*, manipolazione e locomozione.
- 2) Confrontare la preferenza manuale in azioni semplici e spontanee fra gruppi filogeneticamente distinti, in particolare fra scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe.
- 3) Stabilire la preferenza manuale in compiti nuovi e cognitivamente complessi, quali risoluzione di apparati sperimentali (*high-level task*) nelle scimmie del Vecchio Mondo e uso di strumenti nelle scimmie antropomorfe.
- 4) Valutare l'influenza di specie, sesso ed età sulla preferenza manuale in azioni semplici e spontanee, come pure in compiti nuovi e più complessi.
- 5) Confrontare la preferenza manuale in una stessa azione, quale recupero del cibo e manipolazione, svolta in un compito semplice (*low-level task*) e durante la risoluzione di un compito complesso (*high-level task* e uso di strumenti).

PREVISIONI

Qualora in questo progetto non dovesse emergere alcuna preferenza per l'una o per l'altra mano, né a livello di gruppo né a livello individuale, si potrebbe concludere che la lateralizzazione manuale dei primati non-umani non sembri essere un'espressione comportamentale della specializzazione emisferica o, in alternativa, essa potrebbe essere sotto il controllo di altre variabili (Warren *et al.*, 1977).

Qualora dovessero essere riscontrate differenze nella preferenza manuale fra specie diverse, le caratteristiche specie-specifiche e legate all'ecologia o al temperamento di ciascuna di esse potrebbero assumere un ruolo decisivo nella determinazione della lateralizzazione manuale (Westergaard *et al.*, 2001). Tuttavia, se tali differenze interessassero gruppi filogeneticamente diversi, come scimmie del Vecchio Mondo e antropomorfe, si potrebbe ipoteticamente individuare un *trend* nell'evoluzione della preferenza manuale dei primati (MacNeilage *et al.*, 2007).

Qualora la preferenza manuale negli *high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo e nell'uso di strumenti delle scimmie antropomorfe fosse più forte di quella riscontrata per le azioni semplici e spontanee osservate nelle stesse specie, si andrebbe a supportare la *task complexity theory*, secondo cui la preferenza manuale emergerebbe in compiti nuovi e cognitivamente complessi (Fagot & Vauclair, 1991).

Qualora venissero riscontrate delle differenze nella preferenza manuale fra femmine e maschi, si potrebbe ipotizzare un'influenza di fattori endogeni, come ad esempio gli ormoni, sullo sviluppo cerebrale e, di conseguenza, sulla preferenza manuale (es.: Geschwind & Galaburda, 1985; Westergaard *et al.* 2000; Meunier *et al.*, 2011).

Nel caso in cui la preferenza manuale variasse con l'età dei soggetti, sarebbe invece ipotizzabile un legame fra tale asimmetria e lo sviluppo ontogenetico e cognitivo dei soggetti (Warren, 1977). In particolare, studi della preferenza manuale nei primati riportano un aumento di quest'ultima con l'età; unitamente al riscontro di una preferenza manuale a livello individuale ma non di gruppo, un risultato di questo tipo, andrebbe a supportare l'ipotesi per cui l'esperienza di ciascun soggetto, la pratica con l'una o con l'altra mano in uno specifico compito e l'apprendimento individuale sarebbero influenti sulla preferenza manuale dei primati non-umani (es.: Barker, 2008; Schmitt *et al.*, 2008; Meguerditchian *et al.*, 2011).

3.

RISULTATI

3.1 LOW-LEVEL TASK: LA PREFERENZA MANUALE IN AZIONI SEMPLICI E SPONTANEE NELLE SCIMMIE DEL VECCHIO MONDO E NELLE SCIMMIE ANTROPOMORFE

Nell'essere umano, l'asimmetria comportamentale più evidente risulta essere la preferenza manuale. Tuttavia, l'eterogeneità dei risultati presenti in letteratura sull'uso delle mani nei primati non-umani (Papademetriou *et al.*, 2005), non consente una piena ed esauriente comprensione della storia evolutiva e del valore adattativo di tale asimmetria. Questa eterogeneità è stata spiegata con diverse motivazioni, che vanno dall'inadeguatezza e disomogeneità delle procedure sperimentali utilizzate (McNeilage *et al.*, 1987) al fatto che la preferenza manuale possa essere associata ad altri fattori, come richieste posturali (MacNeilage *et al.*, 1987; 2007; Chapelain *et al.*, 2006; Blois-Heulin *et al.*, 2007), sesso (es.: Westergaard *et al.*, 2000; Meunier *et al.*, 2011), apprendimento ed esperienza individuali (Warren *et al.*, 1977; Barker, 2008; Schmitt *et al.*, 2008). Questo studio, volto a valutare la lateralizzazione manuale nei primati non-umani, in particolare concentrandosi su diverse specie di scimmie del Vecchio Mondo e antropomorfe, ha come obiettivo principale quello di osservare la preferenza nell'uso delle mani considerando l'influenza di diversi fattori e confrontandola fra i due gruppi filogeneticamente distinti. Tutti i confronti effettuati hanno interessato non solo la preferenza manuale, espressa attraverso l'*H-index*, ma anche la sua forza, rappresentata dai valori assoluti di tale indice (*ABS-HI*) (Hopkins, 1999; 2013). L'analisi è stata effettuata sia a livello dell'intero campione (N = 58) sia nell'ambito di ciascun gruppo (scimmie del Vecchio Mondo: N = 32; scimmie antropomorfe: N = 26).

3.1.1 La preferenza manuale nei primati non-umani studiati

Innanzitutto, al fine di valutare la lateralizzazione manuale generale nel campione di studio, si è andati a valutare tutti i *bout* raccolti per le diverse azioni (150 *bout* per soggetto). L'analisi è stata effettuata sia a livello di gruppo, testando la simmetria della distribuzione degli *H-index* con il *one-sample t-test*, sia a livello individuale, calcolando gli *z-score* attraverso un test binomiale.

Dal grafico di figura 3.1 si vede la distribuzione dei valori degli *H-index* nei soggetti di studio (scimmie del Vecchio Mondo e antropomorfe). Tale distribuzione risulta

essere asimmetrica, presentando un *bias* verso valori positivi e quindi indicando una preferenza manuale per la mano destra (*one sample t-test*: $t = 4.179$; $p = 0.0001$). A livello individuale, il test binomiale ha rivelato che il 43.10% dei soggetti mostra una lateralizzazione manuale significativa; in particolare, il 34.5% risulta essere destrimane ($z\text{-score} > 1.96$).

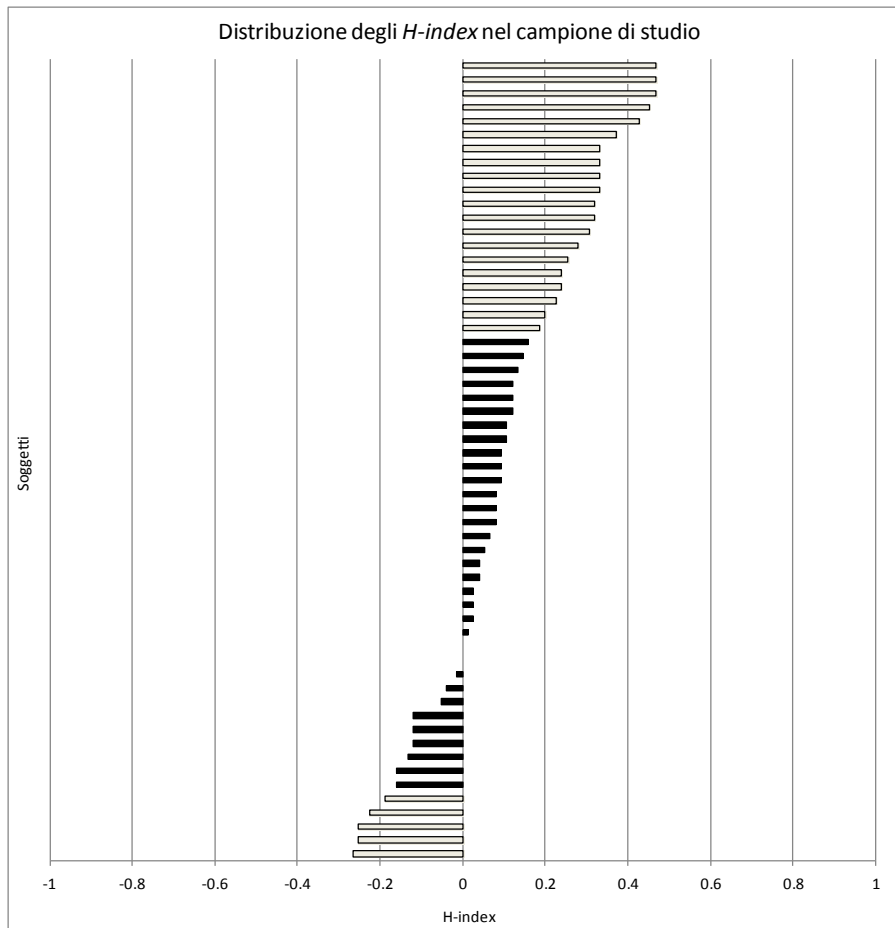


Figura 3.1: distribuzione degli *H-index* nel campione di studio (scimmie del Vecchio Mondo e antropomorfe) ($N = 58$). Le barre grigio chiaro indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa ($z\text{-score} < -1.96$; $z\text{-score} > +1.96$).

3.1.2 La preferenza manuale nelle diverse azioni

Dopo aver valutato la preferenza manuale in generale, ci si è concentrati sulle singole azioni considerate nello studio, cioè *foraging*, locomozione e manipolazione (Fig. 3.2). L'analisi è stata effettuata sia a livello di gruppo, testando la simmetria della distribuzione degli *H-index* con il *one-sample t-test*, sia a livello individuale, calcolando gli $z\text{-score}$ attraverso un test binomiale.

Per quanto riguarda il *foraging*, non è emersa alcuna asimmetria nella distribuzione della preferenza manuale a livello di gruppo (*one-sample t-test*: $t = 1.371$; $p = 0.1759$) (Fig. 3.2A). A livello individuale, il 43.10% dei soggetti risulta avere una lateralizzazione significativa; in particolare, il 29.3% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$).

Per quanto riguarda la manipolazione, è emerso invece un *bias* significativo verso valori positivi nella distribuzione degli *H-index* che suggerisce una preferenza manuale a livello di gruppo per la mano destra (*one-sample t-test*: $t = 3.791$; $p = 0.0004$) (Fig. 3.2B). A livello individuale, il 27.5% dei soggetti risulta avere una lateralizzazione significativa; in particolare, il 25.8% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$).

Nel caso della locomozione, è emerso un *bias* significativo verso valori positivi nella distribuzione degli *H-index* che suggerisce una preferenza manuale a livello di gruppo per la mano destra nel dare inizio alla locomozione quadrupede (*one-sample t-test*: $t = 6.937$; $p < 0.0001$) (Fig. 3.2C). A livello individuale, il 10.3% dei soggetti risulta avere una lateralizzazione significativa e tutti gli individui lateralizzati sono risultati essere significativamente destrimani ($z\text{-score} > 1.96$).

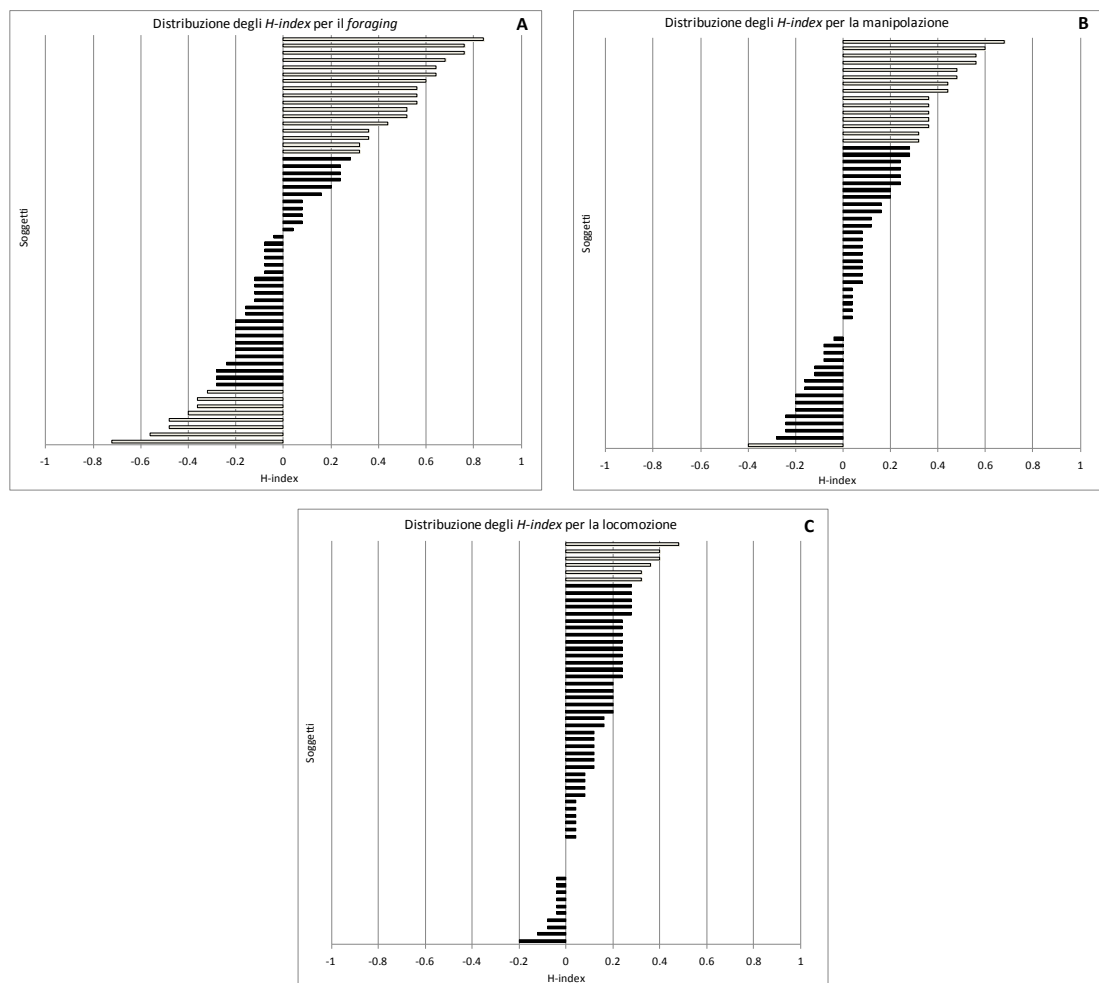


Figura 3.2: distribuzione degli *H-index* nelle diverse azioni nel campione di studio: A) *foraging*; B) manipolazione; C) locomozione (scimmie del Vecchio Mondo e antropomorfe). Le barre grigio chiaro indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa ($z\text{-score} < -1.96$; $z\text{-score} > +1.96$).

Dopo aver valutato la preferenza manuale nell'ambito di ciascuna azione, al fine di comprendere se comportamenti differenti implicano una preferenza manuale diversa, si è andati a confrontare sia gli *H-index* sia gli *ABS-HI*, per ottenere

informazioni sulle variazioni della preferenza manuale e della sua forza, fra *foraging*, locomozione e manipolazione.

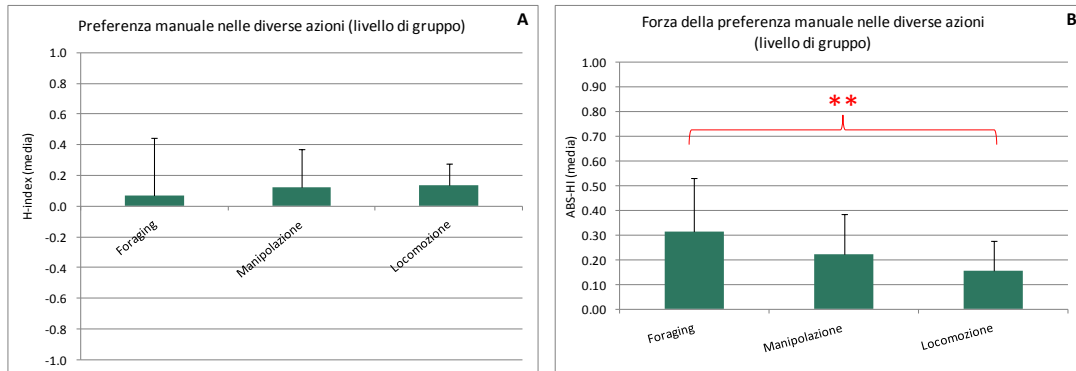


Figura 3.3: media degli *H-index* (A) e degli *ABS-HI* (B) nel campione di studio per ciascuna delle tre azioni considerate. Gli asterischi indicano una differenza significativa fra le azioni nei confronti a due a due. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Nonostante l'azione con un valore medio degli *H-index* più elevato sia la locomozione (0.13 ± 0.15), seguita da manipolazione (0.12 ± 0.25) e *foraging* (0.07 ± 0.38), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative (ANOVA: $F = 0.939$; $p = 0.3932$) (Fig. 3.3A). Per quanto riguarda invece la forza della preferenza manuale, si ha un andamento inverso e la media degli *ABS-HI* per il *foraging* è la più elevata (0.32 ± 0.22), seguita da quella calcolata per manipolazione (0.22 ± 0.16) e infine locomozione (0.16 ± 0.12). L'analisi statistica evidenzia differenze significative (ANOVA: $F = 12.624$; $p < 0.0001$) e, in particolare, il Bonferroni-Dunn *post-hoc* test (significatività per 3 confronti posta a $p < 0.0167$) ha rivelato differenze significative fra *foraging* e locomozione ($p < 0.0001$) e fra *foraging* e manipolazione ($p = 0.0032$), ma non fra locomozione e manipolazione ($p = 0.0475$) (Fig. 3.3B).

3.1.3 Effetto del sesso sulla preferenza manuale

Al fine valutare l'effetto del sesso dei soggetti sulla preferenza manuale, si è andati a confrontare gli *H-index* e gli *ABS-HI* fra femmine e maschi, effettuando l'analisi sia per tutte le azioni assieme (150 *bout* per soggetto) sia nell'ambito di *foraging*, locomozione e manipolazione.

Si va innanzitutto a considerare la preferenza manuale (*H-index*) in femmine e maschi.

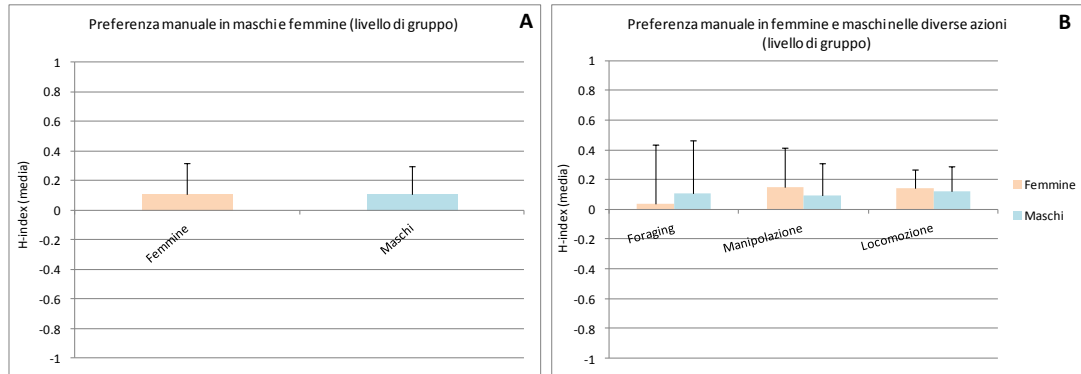


Figura 3.4: media degli *H-index* in maschi e femmine considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente (B). Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, il valore medio degli *H-index* delle femmine (0.11 ± 0.21) non differisce da quello dei maschi (0.11 ± 0.19) e l'analisi statistica non evidenzia infatti differenze significative nella preferenza manuale fra i due sessi (*t*-test: $t = 0.052$; $p = 0.9589$) (Fig. 3.4A). A livello individuale, il 44.1% delle femmine risulta avere una preferenza manuale significativa; in particolare, il 35.3% risulta essere significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$); per quanto riguarda i maschi, invece, in questo caso il 37.5% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 33.3% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$).

Si è andati poi a considerare la preferenza manuale nei due sessi nell'ambito di ciascuna azione. Nonostante il valore medio degli *H-index* sia più alto nelle femmine rispetto che nei maschi in manipolazione (Femmine: 0.15 ± 0.27 ; Maschi: 0.09 ± 0.22) e locomozione (Femmine: 0.14 ± 0.13 ; Maschi: 0.12 ± 0.17), mostrando tuttavia un andamento opposto nel caso del *foraging* (Femmine: 0.04 ± 0.40 ; Maschi: 0.11 ± 0.35), l'analisi statistica non evidenzia alcuna differenza significativa nella preferenza manuale per alcuna delle azioni considerate (*t*-test: *foraging*: $t = -0.701$, $p = 0.4865$; manipolazione: $t = 0.861$, $p = 0.3928$; locomozione: $t = 0.570$, $p = 0.5707$) (Fig. 3.4B).

A livello individuale, per quanto riguarda il *foraging*, nelle femmine il 41.2% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 26.4% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$); nei maschi, la percentuale di soggetti con una preferenza manuale significativa è del 45.8%; in particolare, il 25% è

significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$). Nel caso della manipolazione, il 29.4% delle femmine risulta avere una preferenza manuale significativa; in particolare, il 26.5% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$); nei maschi, invece, il 25% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa e tutti i soggetti in questa percentuale sono significativamente destrimani ($z\text{-score} > 1.96$). Infine, per quanto riguarda la locomozione, l'8.8% delle femmine e il 12.5% dei maschi mostrano una preferenza manuale significativa, tutti per la mano destra ($z\text{-score} > 1.96$).

Si va ora a considerare la forza della preferenza manuale ($ABS\text{-}HI$) in femmine e maschi.

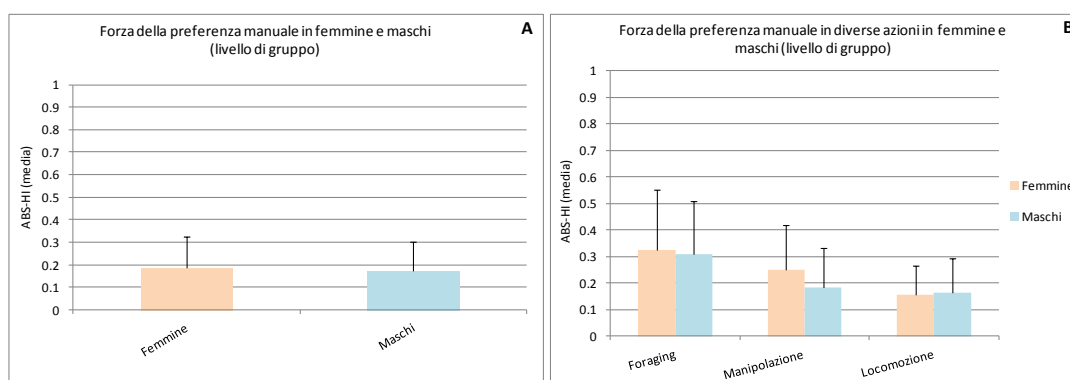


Figura 3.5: media degli $ABS\text{-}HI$ in femmine e maschi considerando tutte le azioni assieme (150 bout) (A) e ciascuna azione singolarmente (B). Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, anche se il valore medio degli $ABS\text{-}HI$ delle femmine (0.19 ± 0.17) è più elevato rispetto a quello dei maschi (0.17 ± 0.13), dall'analisi statistica non sono emerse differenze significative ($t\text{-test}$: $t = 0.310$; $p = 0.7575$) (Fig. 3.5A).

Si è poi andati a considerare la forza della preferenza manuale nei due sessi nell'ambito di ciascuna azione. Seppure il valore medio degli $ABS\text{-}HI$ sia più alto nelle femmine rispetto che nei maschi in *foraging* (Femmine: 0.32 ± 0.23 ; Maschi: 0.31 ± 0.20) e manipolazione (Femmine: 0.25 ± 0.17 ; Maschi: 0.18 ± 0.15), mostrando andamento opposto nel caso della locomozione (Femmine: 0.15 ± 0.11 ; Maschi: 0.16 ± 0.13), l'analisi statistica non ha evidenziato differenze significative ($t\text{-test}$: *foraging*: $t = 0.29$, $p = 0.7727$; manipolazione: $t = 1.494$, $p = 0.1408$; locomozione: $t = 1.494$, $p = 0.1408$) (Fig. 3.5B).

3.1.4 Effetto dell'età sulla preferenza manuale

Per stabilire se la preferenza manuale subisca variazioni a seconda dell'età dei soggetti, si è scelto di valutare la correlazione fra gli $H\text{-index}$ e gli $ABS\text{-}HI$ e l'età dei soggetti, espressa in anni all'epoca della raccolta dati. L'analisi è stata effettuata sia per tutte le azioni assieme (150 bout per soggetto) sia nell'ambito di *foraging*, manipolazione e locomozione.

Si è innanzitutto andati a valutare la correlazione fra preferenza manuale (*H-index*) ed età dei soggetti.

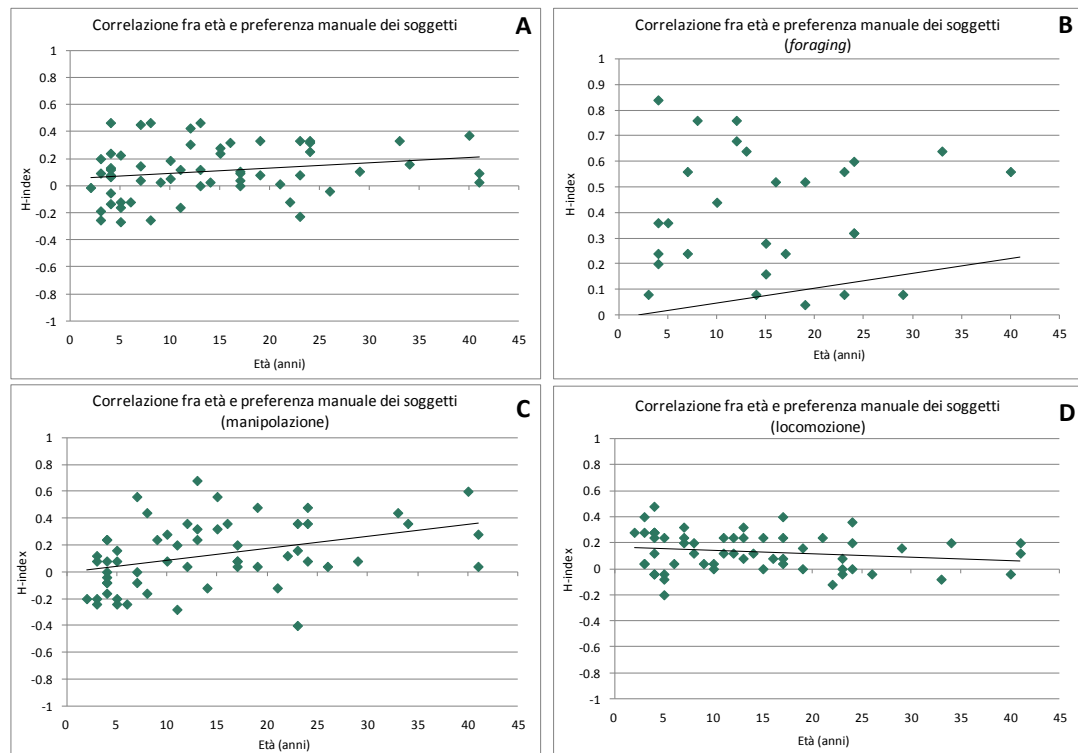


Figura 3.6: correlazione fra i valori degli *H-index* (Y) e l'età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) (X) considerando tutte le azioni (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente: *foraging* (B), manipolazione (C) e locomozione (D).

Considerando la preferenza manuale in tutte le azioni assieme, dall'analisi statistica non risulta alcuna correlazione significativa fra gli *H-index* e l'età dei soggetti (Pearson corr.: $\rho = 0.21$; $p = 0.11$) (Fig. 3.6A).

Andando invece a considerare la preferenza manuale e l'età nell'ambito di ciascuna azione, per quanto riguarda il *foraging* (Fig. 3.6B) e la locomozione (Fig. 3.6D) non emerge una correlazione significativa fra gli *H-index* e l'età dei soggetti espressa in anni (Pearson corr.: *foraging*: $\rho = 0.16$; $p = 0.24$; locomozione: $\rho = -0.18$; $p = 0.17$). Per la manipolazione, invece, emerge una correlazione positiva significativa fra gli *H-index* e l'età dei soggetti (Pearson corr.: $\rho = 0.37$; $p = 0.005$) (Fig. 3.6C).

Si è poi andati a considerare la correlazione fra forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) ed età dei soggetti.

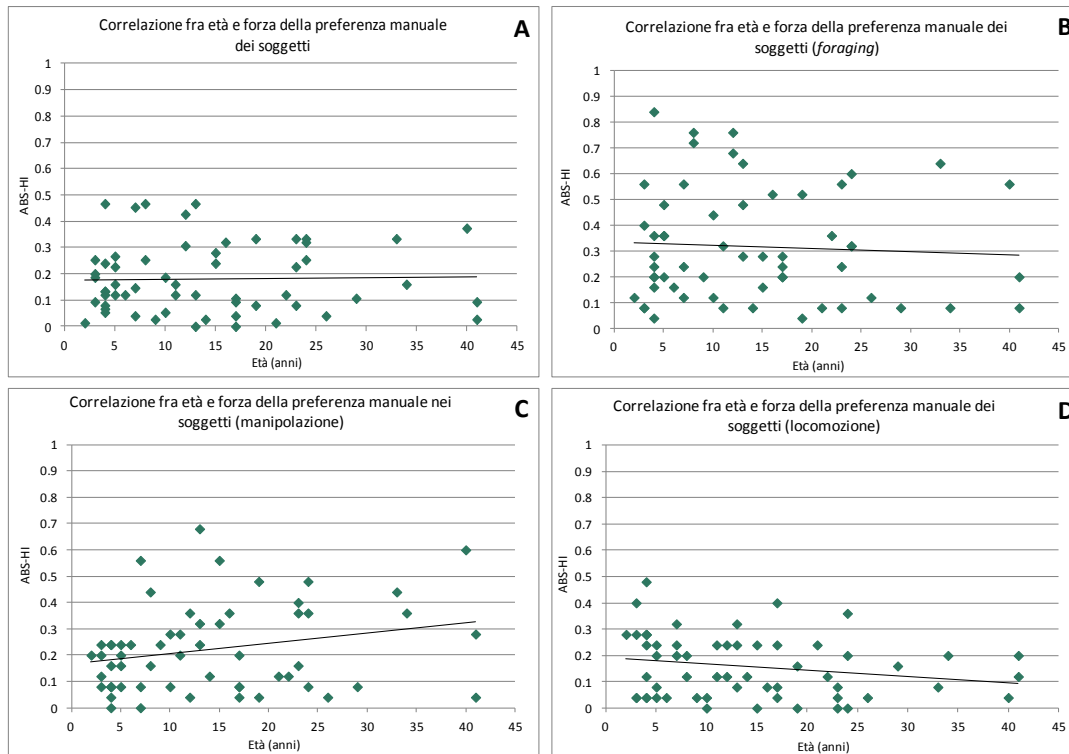


Figura 3.7: correlazione fra i valori degli *ABS-HI* (Y) e l'età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) (X) considerando tutte le azioni (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente: *foraging* (B), manipolazione (C) e locomozione (D).

Considerando tutte le azioni assieme, non emerge alcuna correlazione significativa fra la forza della preferenza manuale e l'età dei soggetti (Pearson corr.: $\rho = 0.02$, $p = 0.88$) (Fig. 3.7A). Andando a considerare la preferenza manuale e l'età nell'ambito di ciascuna azione, per quanto riguarda *foraging* (Fig. 3.7B), manipolazione (Fig. 3.7C) e locomozione (Fig. 3.7D) non emergono correlazioni significative fra forza della preferenza manuale ed età dei soggetti (Pearson corr.: *foraging*: $\rho = -0.06$, $p = 0.68$; manipolazione: $\rho = 0.25$, $p = 0.06$; locomozione: $\rho = -0.21$, $p = 0.12$).

3.1.5 Confronto fra preferenza manuale nelle scimmie del Vecchio Mondo e antropomorfe

Per tentare di delineare l'evoluzione della preferenza manuale nei primati non-umani, si è andati a confrontare i risultati ottenuti fra i due gruppi di specie considerati nello studio, cioè scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe. In particolare, al fine di valutare la presenza di differenze nella preferenza manuale nei due gruppi studiati, si è andati a confrontare gli *H-index* e gli *ABS-HI*, effettuando anche in questo caso l'analisi sia per tutte le azioni assieme (150 *bout* per soggetto) sia nell'ambito di *foraging*, manipolazione e locomozione.

In primo luogo, si è andati a confrontare la preferenza manuale (*H-index*) fra i due gruppi.

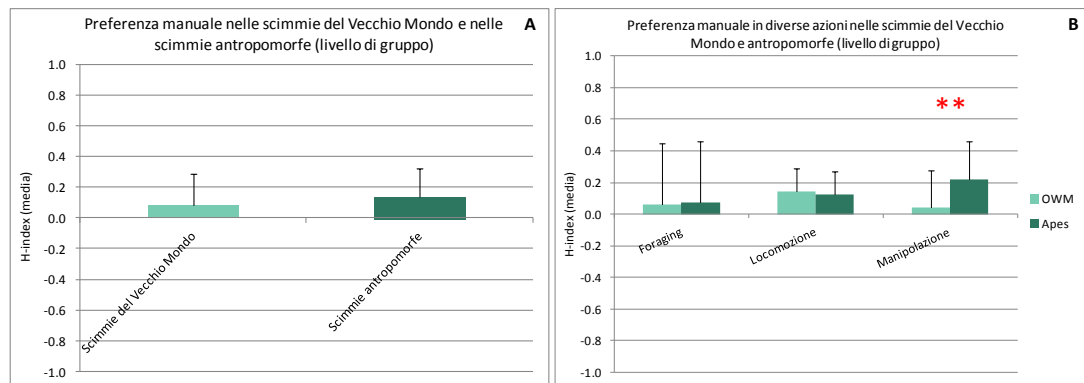


Figura 3.8: media degli *H-index* in scimmie del Vecchio e antropomorfe considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente (B). OWM = scimmie del Vecchio Mondo; Apes = scimmie antropomorfe. Gli asterischi indicano una differenza significativa fra i due gruppi. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, nonostante il valore medio degli *H-index* delle scimmie antropomorfe (0.14 ± 0.19) sia più elevato di quello calcolato per le scimmie del Vecchio Mondo (0.08 ± 0.21), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative (*t*-test: $t = 1.0881$; $p = 0.2814$) (Fig. 3.8A).

Si è andati poi considerare la preferenza manuale nei due gruppi nell'ambito di ciascuna azione. Anche se il valore medio degli *H-index* è più alto nelle scimmie antropomorfe rispetto che in quelle del Vecchio Mondo in *foraging* (Scimmie del Vecchio Mondo: 0.06 ± 0.38 ; scimmie antropomorfe: 0.07 ± 0.38) e manipolazione (Scimmie del Vecchio Mondo: 0.04 ± 0.23 ; scimmie antropomorfe: 0.22 ± 0.24), mentre mostra andamento opposto nel caso della locomozione (Scimmie del Vecchio Mondo: 0.14 ± 0.15 ; scimmie antropomorfe: 0.12 ± 0.15), l'analisi statistica evidenzia differenze significative per la manipolazione (*t*-test: $t = 2.885$; $p = 0.0056$) ma non per il *foraging* (*t*-test: $t = 0.1$; $p = 0.9208$) e la locomozione (*t*-test: $t = -0.468$; $p = 0.6418$) (Fig. 3.8B).

Per i risultati sulla preferenza manuale a livello individuale si rimanda all'analisi nell'ambito di ciascuna specie nei paragrafi 3.1.6.1 (scimmie del Vecchio Mondo) e 3.1.6.2 (scimmie antropomorfe).

Successivamente, si è andati a confrontare la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) fra i due gruppi.

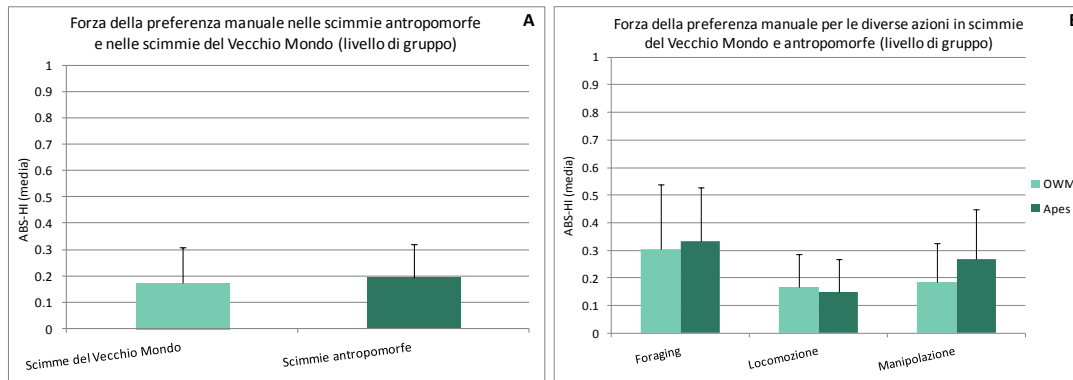


Figura 3.9: media degli *ABS-HI* in scimmie del Vecchio e antropomorfe considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente (B). OWM = scimmie del Vecchio Mondo; Apes = scimmie antropomorfe. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, nonostante il valore medio degli *ABS-HI* delle scimmie antropomorfe (0.19 ± 0.13) sia più elevato di quello calcolato per le scimmie del Vecchio Mondo (0.17 ± 0.14), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative (*t*-test: $t = 0.613$; $p = 0.5422$) (Fig. 3.9A).

Si è andati poi a considerare la forza della preferenza manuale nei due gruppi nell'ambito di ciascuna azione. Seppure il valore medio degli *ABS-HI* sia più alto nelle scimmie antropomorfe rispetto che in quelle del Vecchio Mondo in *foraging* (scimmie del Vecchio Mondo: 0.30 ± 0.23 ; scimmie antropomorfe: 0.33 ± 0.19) e manipolazione (scimmie del Vecchio Mondo: 0.18 ± 0.14 ; scimmie antropomorfe: 0.27 ± 0.18), mentre mostra un andamento opposto nella locomozione (scimmie del Vecchio Mondo: 0.17 ± 0.12 ; scimmie antropomorfe: 0.15 ± 0.12), l'analisi statistica non evidenzia in questo caso differenze significative (*t*-test: *foraging*: $t = 0.498$, $p = 0.6211$; manipolazione: $t = 1.979$, $p = 0.0527$; locomozione: $t = -0.591$, $p = 0.5572$) (Fig. 3.9B).

3.1.6 La preferenza manuale nell'ambito di ciascun gruppo: scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe

Dopo aver valutato la preferenza manuale nell'intero campione di studio, l'analisi si è concentrata nell'ambito di ciascuno dei due gruppi studiati: scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe. Innanzitutto, al fine di valutare la lateralizzazione manuale generale nell'ambito delle scimmie del Vecchio Mondo e antropomorfe studiate, si è andati a valutare tutti i *bout* raccolti per le diverse azioni (150 *bout* per soggetto). Per entrambi i gruppi, l'analisi è stata effettuata sia a livello di gruppo, testando la simmetria della distribuzione degli *H-index* con il *one-sample t-test*, sia a livello individuale, calcolando gli *H-index* e gli *z-score* attraverso un test binomiale. Anche in questo caso, all'interno di ciascun gruppo, sia gli *H-index* (preferenza manuale) sia gli *ABS-HI* (forza della preferenza manuale) sono stati confrontati fra le

diverse azioni, nei due sessi e fra specie differenti; per stabilire, invece, l'effetto dell'età sulla preferenza manuale, si è scelto di calcolare la correlazione fra gli anni e la preferenza manuale (*H-index* e *ABS-HI*) dei soggetti.

3.1.6a La preferenza manuale nelle scimmie del Vecchio Mondo

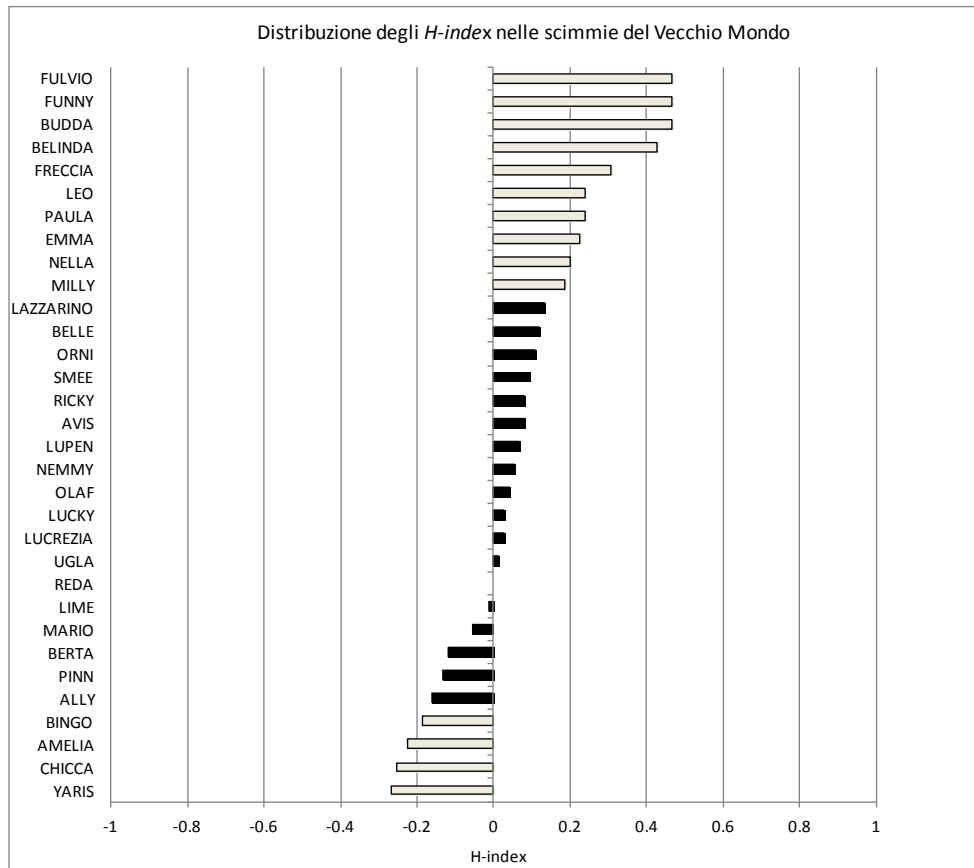


Figura 3.10: distribuzione degli *H-index* nel campione di scimmie del Vecchio (N = 32). Le barre grigio chiaro indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa ($z\text{-score} < -1.96$; $z\text{-score} > +1.96$).

Dal grafico di figura 3.10 si vede la distribuzione dei valori degli *H-index* nei soggetti di scimmie del Vecchio Mondo. Tale distribuzione risulta essere asimmetrica, presentando un *bias* verso valori positivi e quindi indicando una preferenza per la mano destra (*one sample t-test*: $t = 0.083$; $p = 0.0295$).

A livello individuale, il test binomiale ha rivelato che il 43.75% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 31.25% risulta essere significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Tab. XI).

La preferenza manuale nelle diverse azioni delle scimmie del Vecchio Mondo

Dopo aver valutato la preferenza manuale in generale, ci si è concentrati sulle singole azioni considerate nello studio, cioè *foraging*, locomozione e manipolazione (Fig. 3.11). L'analisi statistica è stata effettuata sia a livello di gruppo, testando la

simmetria della distribuzione degli *H-index* con il *one-sample t-test*, sia a livello individuale, calcolando gli *z-score* attraverso un test binomiale.

Per quanto riguarda il *foraging* (Fig. 3.11A), non è emersa alcuna asimmetria nella distribuzione della preferenza manuale a livello di gruppo (*one-sample t-test*: $t = 0.944$; $p = 0.3527$). A livello individuale, il 34.4% dei soggetti risulta avere una preferenza manuale significativa: in particolare, il 25% dei soggetti è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.11A; Tab. XI).

Per quanto riguarda la manipolazione (Fig. 3.11B), la distribuzione degli *H-index* nella popolazione risulta essere simmetrica (*one-sample t-test*: $t = 1.070$; $p = 0.2929$). A livello individuale, il 15.6% dei soggetti risulta avere una preferenza manuale significativa; in particolare, il 12.5% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.11B; Tab. XI).

Infine, nel caso della locomozione (Fig. 3.11C), è emerso un *bias* significativo verso valori positivi nella distribuzione degli *H-index* che suggerisce una preferenza manuale a livello di gruppo per la mano destra nel dare inizio alla locomozione quadrupede (*one-sample t-test*: $t = 5.376$; $p < 0.0001$). A livello individuale, il 6.25% dei soggetti risulta avere una preferenza manuale significativa e tutti gli individui lateralizzati sono risultati essere significativamente destrimani ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.11C; Tab. XI).

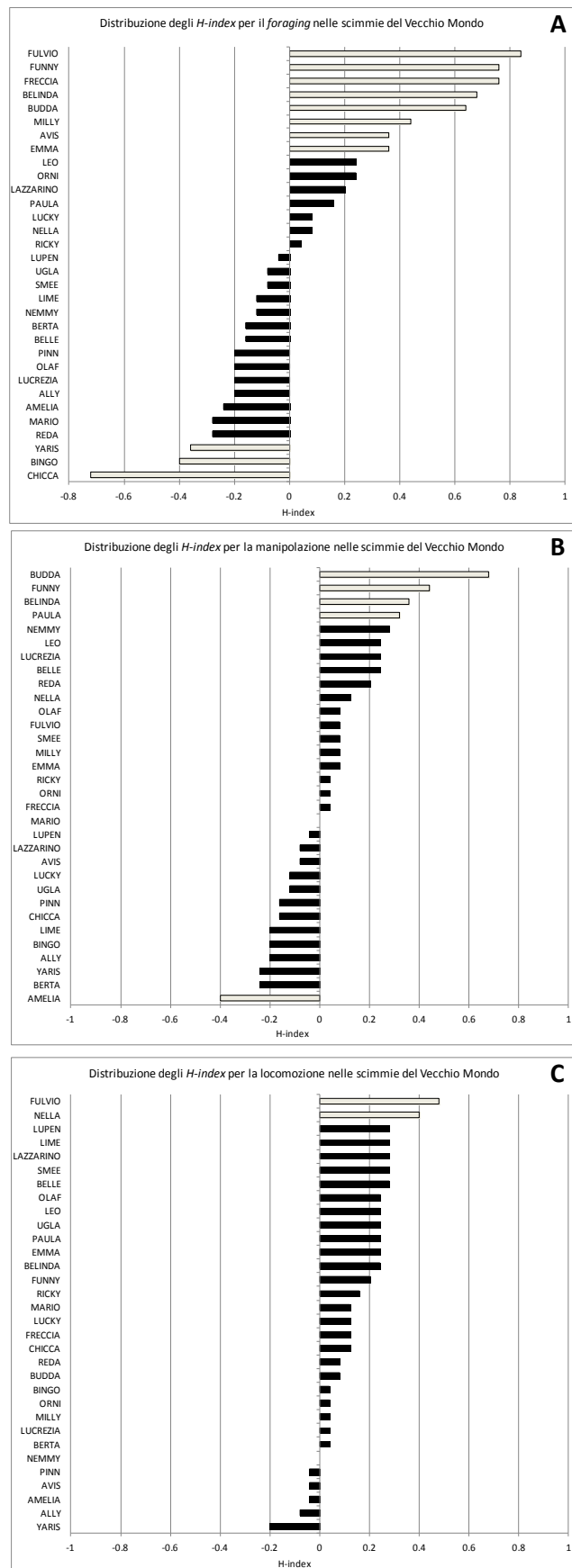


Figura 3.11: distribuzione degli *H-index* nelle diverse azioni nelle scimmie del Vecchio Mondo: A) *foraging*; B) manipolazione; C) locomozione. Le barre grigio chiaro indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa ($z\text{-score} < -1.96$; $z\text{-score} > +1.96$).

Soggetto	Specie	Sesso	Età	Z-SCORE				Handedness Index			
				Tutte le azioni	Foraging	Manipolazione	Locomozione	Tutte le azioni	Foraging	Manipolazione	Locomozione
ALLY	Bertuccia	F	5	-1.88	-1.27	-1.27	-0.42	-0.16	-0.20	-0.20	-0.08
BELINDA	Bertuccia	F	12	5.14	4.67	2.40	1.56	0.43	0.68	0.36	0.24
BELLE	Bertuccia	F	4	1.39	-0.99	1.56	1.84	0.12	-0.16	0.24	0.28
BERTA	Bertuccia	F	6	-1.39	-0.99	-1.56	0.14	-0.12	-0.16	-0.24	0.04
BUDDA	Bertuccia	F	13	5.63	4.38	4.67	0.42	0.47	0.64	0.68	0.08
EMMA	Bertuccia	F	5	2.69	2.40	0.42	1.56	0.23	0.36	0.08	0.24
FUNNY	Bertuccia	F	8	5.63	5.23	2.97	1.27	0.47	0.76	0.44	0.20
LUCREZIA	Bertuccia	F	9	0.24	-1.27	1.56	0.14	0.03	-0.20	0.24	0.04
MILLY	Bertuccia	F	10	2.20	2.97	0.42	0.14	0.19	0.44	0.08	0.04
AVIS	Bertuccia	M	4	0.90	2.40	-0.42	-0.14	0.08	0.36	-0.08	-0.04
FULVIO	Bertuccia	M	4	5.63	5.80	0.42	3.25	0.47	0.84	0.08	0.48
LAZZARINO	Bertuccia	M	4	1.55	1.27	-0.42	1.84	0.13	0.20	-0.08	0.28
LEO	Bertuccia	M	4	2.86	1.56	1.56	1.56	0.24	0.24	0.24	0.24
LIME	Bertuccia	M	2	-0.08	-0.71	-1.27	1.84	-0.01	-0.12	-0.20	0.28
LUCKY	Bertuccia	M	14	0.24	0.42	-0.71	0.71	0.03	0.08	-0.12	0.12
PINN	Bertuccia	M	4	-1.55	-1.27	-0.99	-0.14	-0.13	-0.20	-0.16	-0.04
CHICCA	Cercopiteco grigio-verde	F	8	-3.02	-4.95	-0.99	0.71	-0.25	-0.72	-0.16	0.12
FRECCIA	Cercopiteco grigio-verde	F	12	3.67	5.23	0.14	0.71	0.31	0.76	0.04	0.12
NELLA	Cercopiteco grigio-verde	F	3	2.37	0.42	0.71	2.69	0.20	0.08	0.12	0.40
ORNI	Cercopiteco grigio-verde	F	17	1.22	1.56	0.14	0.14	0.11	0.24	0.04	0.04
SMEE	Cercopiteco grigio-verde	F	3	1.06	-0.42	0.42	1.84	0.09	-0.08	0.08	0.28
BINGO	Cercopiteco grigio-verde	M	3	-2.20	-2.69	-1.27	0.14	-0.19	-0.40	-0.20	0.04
LUPEN	Cercopiteco grigio-verde	M	4	0.73	-0.14	-0.14	1.84	0.07	-0.04	-0.04	0.28
MARIO	Cercopiteco grigio-verde	M	4	-0.57	-1.84	0.00	0.71	-0.05	-0.28	0.00	0.12
YARIS	Cercopiteco grigio-verde	M	5	-3.18	-2.40	-1.56	-1.27	-0.27	-0.36	-0.24	-0.20
AMELIA	Nemestrino	F	23	-2.69	-1.56	-2.69	-0.14	-0.23	-0.24	-0.40	-0.04
NEMMY	Nemestrino	F	10	0.57	-0.71	1.84	0.00	0.05	-0.12	0.28	0.00
PAULA	Nemestrino	F	15	2.86	0.99	2.12	1.56	0.24	0.16	0.32	0.24
REDA	Nemestrino	F	17	0.00	-1.84	1.27	0.42	0.00	-0.28	0.20	0.08
UGLA	Nemestrino	F	21	0.08	-0.42	-0.71	1.56	0.01	-0.08	-0.12	0.24
OLAF	Nemestrino	M	17	0.41	-1.27	0.42	1.56	0.04	-0.20	0.08	0.24
RICKY	Nemestrino	M	19	0.90	0.14	0.14	0.99	0.08	0.04	0.04	0.16

Tabella XI: preferenza manuale nelle scimmie del Vecchio Mondo. La tabella riporta, oltre al nome di ciascun soggetto, la specie di appartenenza, il sesso (F = femmina; M = maschio) e l'età (anni al momento della raccolta dati), sia gli z-score sia gli *H-index* calcolati considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) e ciascuna azione separatamente. In rosso i soggetti con una preferenza manuale significativa (mandini: z-score < -1.96; destrimani: z-score > 1.96).

Dopo aver valutato la preferenza manuale nell'ambito di ciascuna azione nelle scimmie del Vecchio Mondo, al fine di comprendere se la preferenza manuale subisca modificazioni al variare del comportamento manifestato, si è andati a confrontare sia gli *H-index* sia gli *ABS-HI* (forza della preferenza manuale) fra le diverse azioni (*foraging*, manipolazione e locomozione).

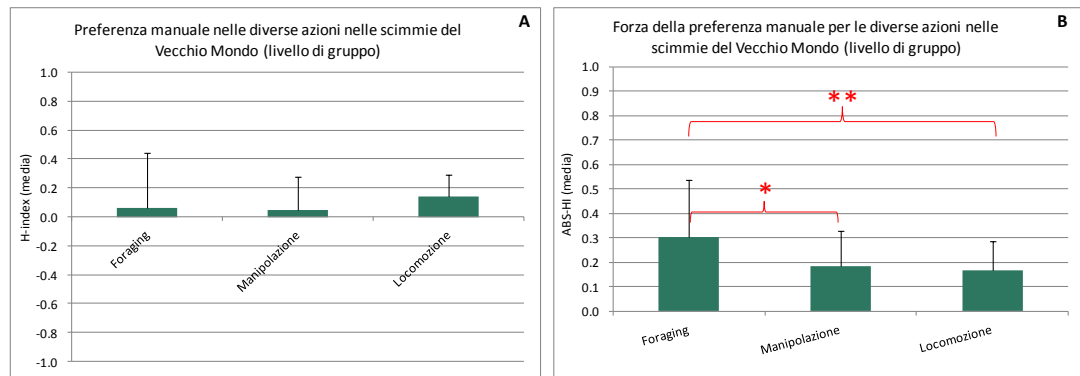


Figura 3.12: media degli *H-index* (A) e degli *ABS-HI* (B) nelle scimmie del Vecchio per ciascuna delle tre azioni considerate. Gli asterischi indicano una differenza significativa fra le azioni nei confronti a due a due. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Nonostante l'azione con un valore medio degli *H-index* più elevato sia la locomozione (0.14 ± 0.15), seguita da *foraging* (0.06 ± 0.38) e manipolazione (0.04 ± 0.23), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative (ANOVA: $F = 1.149$; $p = 0.3215$) (Fig. 3.12A). Per quanto riguarda invece la forza della preferenza manuale, la media degli *ABS-HI* è più elevata nel *foraging* (0.30 ± 0.23) seguito da manipolazione (0.18 ± 0.14) e locomozione (0.17 ± 0.12). L'analisi statistica evidenzia differenze significative (ANOVA: $F = 5.990$; $p = 0.0036$) e, in particolare, il Bonferroni-Dunn *post-hoc test* (significatività per 3 confronti posta a $p < 0.0167$) ha rivelato differenze significative fra *foraging* e locomozione ($p = 0.002$) e fra *foraging* e manipolazione ($p = 0.0067$), ma non fra locomozione e manipolazione ($p = 0.6867$) (Fig. 3.12B).

Effetto del sesso sulla preferenza manuale nelle scimmie del Vecchio Mondo

Al fine di valutare l'effetto del sesso sulla preferenza manuale nelle scimmie del Vecchio Mondo, si è andati a confrontare *H-index* e *ABS-HI* fra femmine e maschi, effettuando l'analisi sia per tutte le azioni assieme (150 *bout*) sia nell'ambito di ciascuna di esse (*foraging*, manipolazione e locomozione).

Innanzitutto, si è andati a valutare la preferenza manuale (*H-index*) in femmine e maschi.

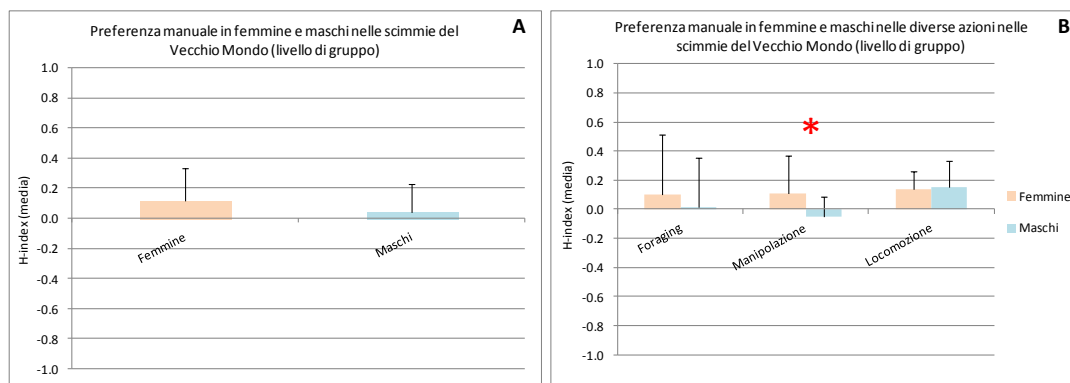


Figura 3.13: media degli *H-index* in femmine e maschi considerando tutte le azioni assieme (150 bout) (A) e ciascuna azione singolarmente (B). Le barre di errore indicano la deviazione standard. Gli asterischi indicano una differenza significativa fra gli *H-index* nei due sessi.

Considerando tutte le azioni assieme, nonostante il valore medio degli *H-index* sia più alto nelle femmine (0.11 ± 0.22) rispetto che nei maschi (0.04 ± 0.19), dall'analisi statistica non emergono differenze significative (Mann-Whitney test: $U = 94$; $p = 0.2574$) (Fig. 3.13A). A livello individuale, il 52.6% delle femmine risulta avere una preferenza manuale significativa; in particolare, il 42.10% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$). Per quanto riguarda i maschi, il 30.8% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 7.7% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$).

Successivamente, si è andati a confrontare la preferenza manuale nei due sessi nell'ambito di ciascuna azione. Anche se il valore medio degli *H-index* è più elevato nelle femmine rispetto che nei maschi in *foraging* (femmine: 0.10 ± 0.41 ; maschi: 0.01 ± 0.34) e manipolazione (femmine: 0.11 ± 0.26 ; maschi: -0.05 ± 0.14), mentre mostra andamento opposto nel caso della locomozione (femmine: 0.13 ± 0.13 ; maschi: 0.15 ± 0.18), dall'analisi statistica emerge una differenza significativa fra femmine e maschi per quanto riguarda la manipolazione (Mann-Whitney test: $U = 70.5$; $p = 0.0413$) ma non per il *foraging* (Mann-Whitney test: $U = 106.5$; $p = 0.5135$) e la locomozione (Mann-Whitney test: $U = 110$; $p = 0.6015$) (Fig. 3.13B).

A livello individuale, per quanto riguarda il *foraging*, il 36.8% delle femmine mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 31.6% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$). Nel caso dei maschi, invece, il 30.8% dei soggetti risulta avere una preferenza manuale significativa; in particolare, il 15.4% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$). Nel caso della manipolazione, dall'analisi a livello individuale è emerso che il 26.3% delle femmine risulta avere una preferenza manuale significativa; in particolare, il 21% è significativamente destrimane. Nel caso dei maschi, invece, nessun soggetto mostra una preferenza manuale significativa per la manipolazione ($-1.96 < z\text{-score} < 1.96$). Infine, per quanto riguarda la locomozione, fra le femmine un solo soggetto (5.2%) mostra una preferenza manuale significativa ed è destrimane ($z\text{-score} > 1.96$); lo stesso risultato è emerso per i maschi, in cui un soggetto (7.7%) è risultato significativamente

destrimane ($z\text{-score} > 1.96$), mentre gli altri non mostrano una preferenza manuale significativa ($-1.96 < z\text{-score} < 1.96$) (Tab. XI).

In seguito, si è andati a valutare la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) in femmine e maschi.

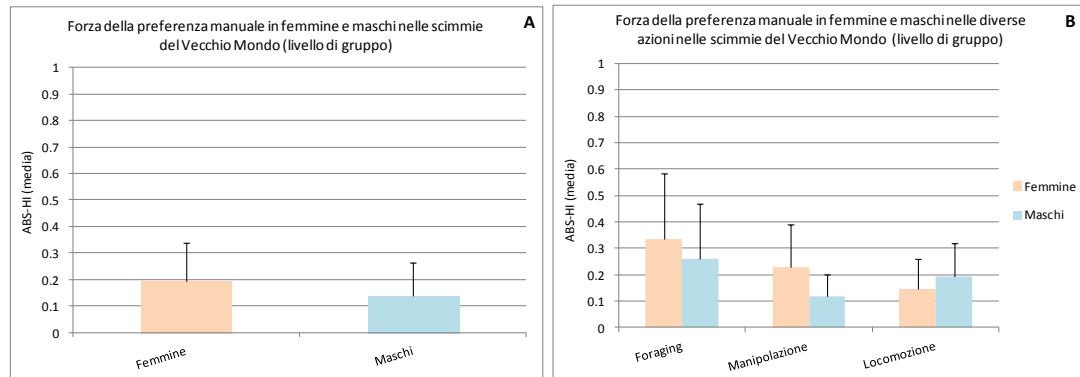


Figura 3.14: media degli *ABS-HI* in femmine e maschi considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente (B). Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, nonostante il valore medio degli *ABS-HI* delle femmine (0.19 ± 0.14) sia più elevato rispetto a quello dei maschi (0.14 ± 0.13), dall'analisi statistica non emergono differenze significative (Mann-Whitney test: $U = 396.5$; $p = 0.8557$) (Fig. 3.14A).

Successivamente, si è andati a considerare la forza della preferenza manuale nei sessi nell'ambito di ciascuna azione. Anche se il valore medio degli *ABS-HI* è più alto nelle femmine rispetto che nei maschi in *foraging* (femmine: 0.33 ± 0.25 ; maschi: 0.26 ± 0.21) e manipolazione (femmine: 0.23 ± 0.16 ; maschi: 0.12 ± 0.08) mentre mostra un andamento opposto nella locomozione (femmine: 0.15 ± 0.11 ; maschi: 0.19 ± 0.13), dall'analisi statistica non sono emerse differenze significative fra i sessi per alcuna delle azioni considerate (Mann Whitney test: *foraging*: $U = 407$, $p = 0.9874$; manipolazione: $U = 311.5$, $p = 0.1254$; locomozione: $U = 298.5$, $p = 0.8797$) (Fig. 3.14B).

Effetto dell'età sulla preferenza manuale delle scimmie del Vecchio Mondo

Per stabilire se la preferenza manuale subisca variazioni a seconda dell'età dei soggetti, si è scelto di valutare la correlazione fra gli *H-index* e gli *ABS-HI* e l'età dei soggetti, espressa in anni al momento della raccolta dati. L'analisi è stata effettuata sia per tutte le azioni assieme (150 *bout*) sia nell'ambito di ciascuna azione (*foraging*, locomozione e manipolazione).

Innanzitutto, si è andati a valutare la correlazione fra preferenza manuale (*H-index*) ed età dei soggetti.

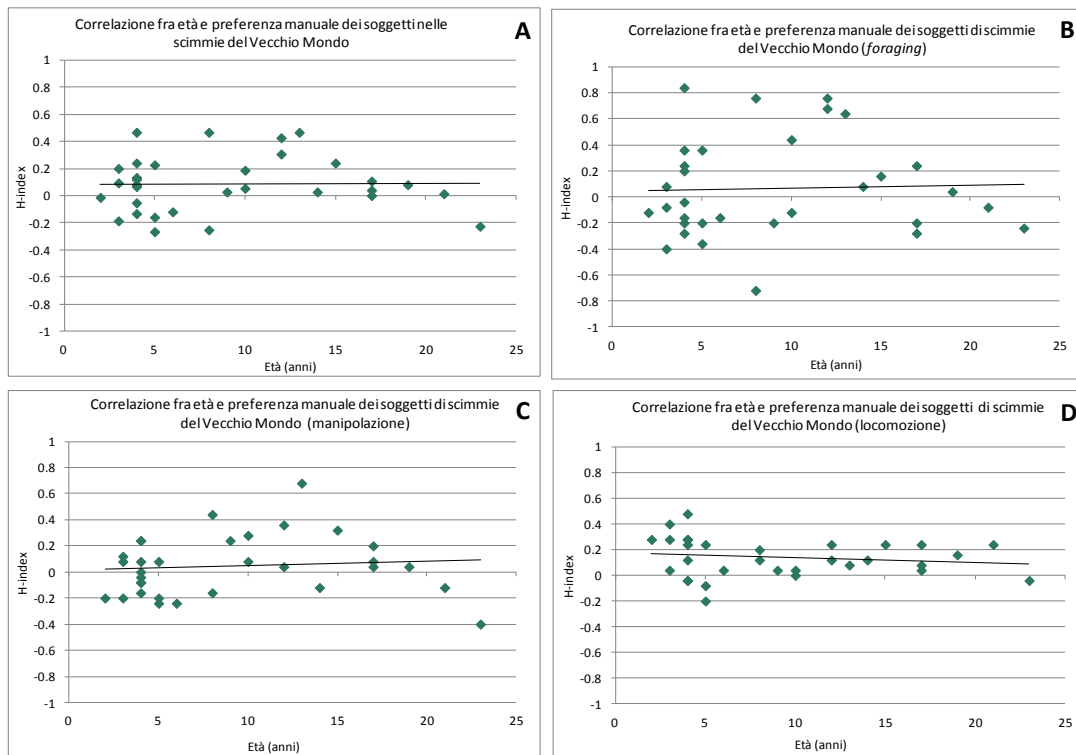


Figura 3.15: correlazione fra i valori degli *H-index* (Y) e l'età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) (X) nelle scimmie del Vecchio Mondo considerando tutte le azioni (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente: *foraging* (B), manipolazione (C) e locomozione (D).

Considerando la preferenza manuale in tutte le azioni assieme, non emerge alcuna correlazione significativa fra gli *H-index* e l'età dei soggetti espressa in anni (Pearson corr.: $\rho = 0.01$; $p = 0.96$) (Fig. 3.15A).

Si è poi andati a considerare la preferenza manuale e l'età nell'ambito di ciascuna azione. Per quanto riguarda tutte le azioni considerate, ovvero *foraging* (Fig. 3.15B), manipolazione (Fig. 3.15C) e locomozione (Fig. 3.15D), non sono emerse correlazioni significative fra gli *H-index* e l'età espressa in anni (Pearson corr.: *foraging*: $\rho = 0.03$, $p = 0.87$; manipolazione: $\rho = 0.09$, $p = 0.63$; locomozione: $\rho = -0.16$, $p = 0.39$).

Successivamente, si è andati a valutare la correlazione fra forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) ed età dei soggetti.

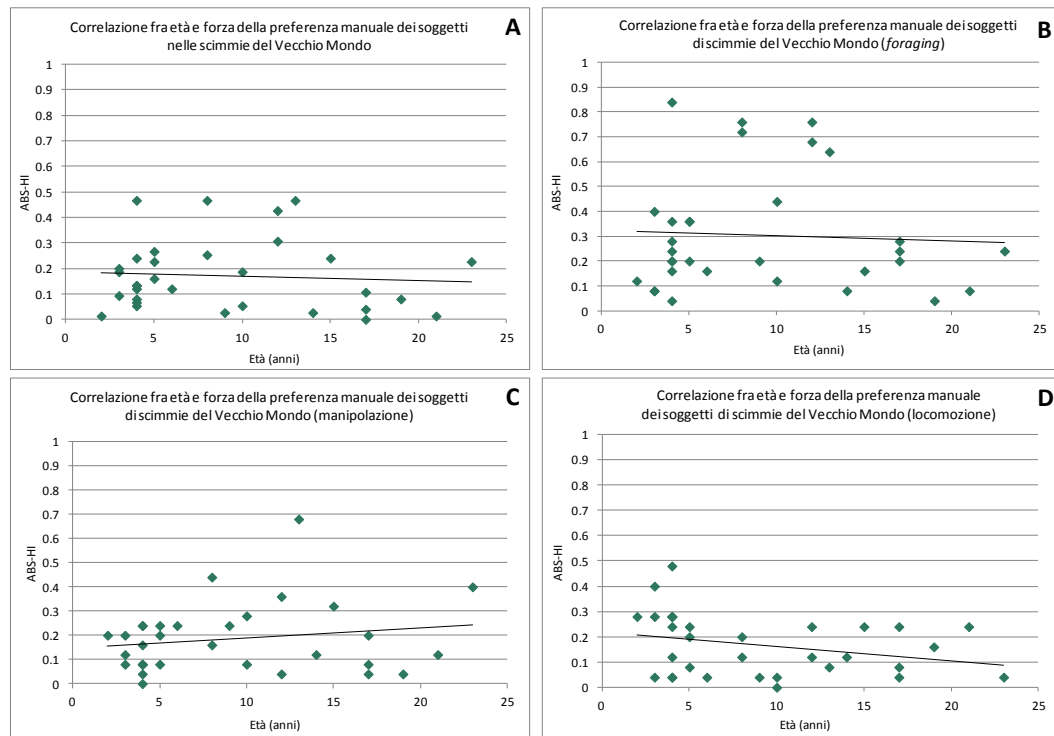


Figura 3.16: correlazione fra i valori degli *ABS-HI* (Y) e l'età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) (X) nelle scimmie del Vecchio Mondo considerando tutte le azioni (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente: *foraging* (B), manipolazione (C) e locomozione (D).

Considerando tutte le azioni assieme, non emerge una correlazione fra gli *ABS-HI* e l'età espressa in anni dei soggetti di scimmie del Vecchio Mondo (Pearson corr.: $\rho = -0.08$; $p = 0.66$) (Fig. 3.16A). Successivamente, è stata considerata la preferenza manuale nell'ambito di ciascuna azione. Per quanto riguarda *foraging* (Fig. 3.16B), manipolazione (Fig. 3.16C) e locomozione (Fig. 3.16D) non emergono correlazioni significative fra la forza della preferenza manuale e l'età dei soggetti di scimmie del Vecchio Mondo (Pearson corr.: *foraging*: $\rho = -0.06$, $p = 0.75$; manipolazione: $\rho = 0.18$, $p = 0.33$; locomozione: $\rho = -0.28$, $p = 0.12$).

La preferenza manuale in diverse specie di scimmie del Vecchio Mondo

Al fine di valutare se fattori quali ecologia, temperamento o altre caratteristiche legate alla biologia della specie possano influenzare la preferenza manuale nei primati non-umani, si è andati a confrontare gli *H-index* e gli *ABS-HI* fra le diverse specie di scimmie del Vecchio Mondo, effettuando ancora una volta l'analisi sia su tutte le azioni assieme (150 *bout* per soggetto) sia nell'ambito di *foraging*, manipolazione e locomozione.

In primo luogo, si è andati a confrontare la preferenza manuale (*H-index*) fra le diverse specie di scimmie del Vecchio Mondo.

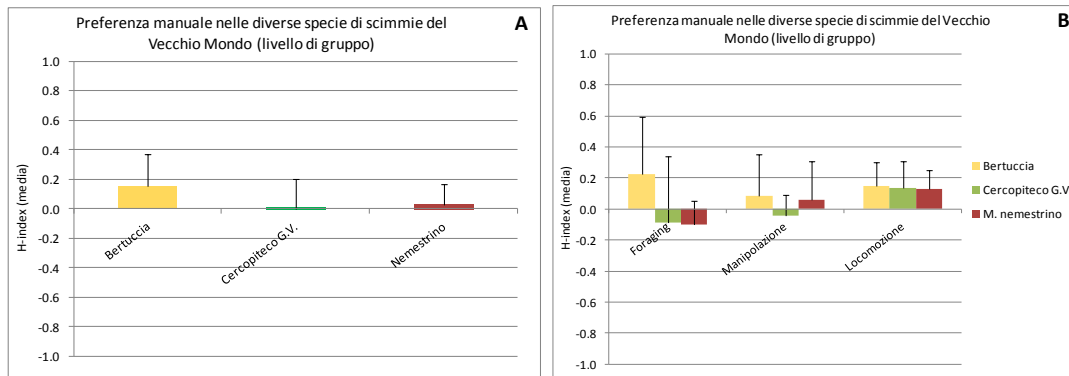


Figura 3.17: media degli *H-index* in diverse specie di scimmie del Vecchio Mondo considerando tutte le azioni assieme (150 bout) (A) e ciascuna azione singolarmente (B). Bertuccia = bertuccia (*Macaca sylvanus*); cercopiteco G.V. = cercopiteco grigio-verde (*Chlorocebus aethiops*); M. nemestrino = macaco nemestrino (*Macaca nemestrina*). Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, nonostante il valore medio degli *H-index* sia più elevato nelle bertucce (0.15 ± 0.22), seguite dai macachi nemestrini (0.03 ± 0.14) e, infine, dai cercopitechi grigio-verde (0.001 ± 0.20), l'analisi statistica non evidenzia alcuna differenza significativa nella preferenza manuale fra le diverse specie (Kruskal-Wallis test: $H = 2.884$; $p = 0.2364$) (Fig. 3.17A).

Successivamente, si è andati a considerare la preferenza manuale nelle diverse specie nell'ambito di ciascuna azione. Per quanto riguarda *foraging* (bertucce: 0.22 ± 0.37 ; cercopitechi grigio-verde: -0.09 ± 0.43 ; macachi nemestrini: -0.10 ± 0.16), manipolazione (bertucce: 0.09 ± 0.26 ; macachi nemestrini: 0.06 ± 0.25 ; cercopitechi grigio-verde: -0.04 ± 0.13) e locomozione (bertucce: 0.15 ± 0.15 ; cercopitechi grigio-verde: 0.13 ± 0.17 ; macachi nemestrini: 0.13 ± 0.12), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative nella preferenza manuale fra le diverse specie (Kruskal-Wallis test: *foraging*: $H = 5.228$, $p = 0.07$; manipolazione: $H = 1.768$, $p = 0.413$ locomozione: $H = 0.122$; $p = 0.9407$) (Fig. 3.17B).

In seguito, si è andati a confrontare la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) fra le diverse specie di scimmie del Vecchio Mondo.

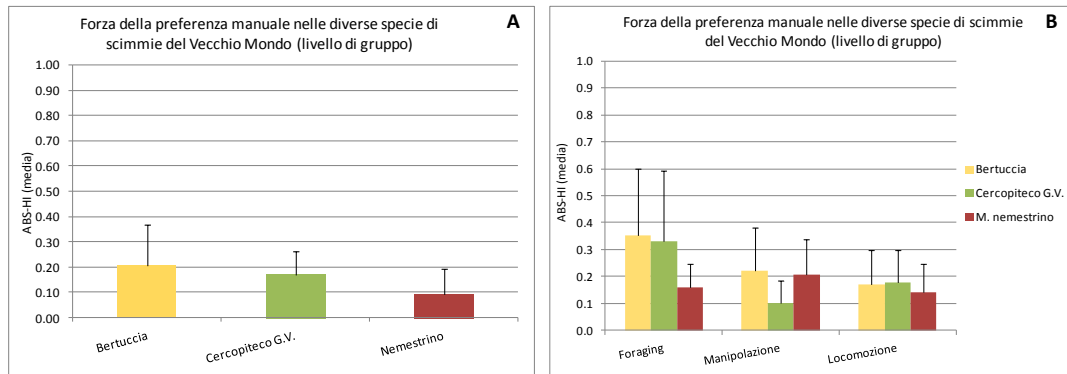


Figura 3.18: media degli *ABS-HI* in diverse specie di scimmie del Vecchio Mondo considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente (B). Bertuccia = bertuccia (*Macaca sylvanus*); cercopiteco G.V. = cercopiteco grigio-verde (*Chlorocebus aethiops*); M. nemestrino = macaco nemestrino (*Macaca nemestrina*). Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, nonostante il valore medio degli *ABS-HI* sia più elevato nelle bertucce (0.21 ± 0.16), seguite da cercopitechi grigio-verde (0.17 ± 0.09) e macachi nemestrini (0.09 ± 0.10), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative nella forza della preferenza manuale nelle diverse specie (Kruskal-Wallis test: $H = 3.501$; $p = 0.1736$) (Fig. 3.18A).

Andando invece a considerare la forza della preferenza manuale nelle diverse specie nell'ambito di ciascuna azione, per quanto riguarda *foraging* (bertucce: 0.35 ± 0.25 ; cercopitechi: 0.33 ± 0.27 ; macachi nemestrini: 0.16 ± 0.09), manipolazione (bertucce: 0.22 ± 0.16 ; macachi nemestrini: 0.21 ± 0.13 ; cercopitechi grigio-verde: 0.10 ± 0.08) e locomozione (cercopitechi grigio-verde: 0.18 ± 0.12 ; bertucce: 0.17 ± 0.13 ; macachi nemestrini: 0.14 ± 0.10), dall'analisi statistica non emergono differenze significative fra le diverse specie (Kruskal-Wallis test: *foraging*: $H = 3.347$, $p = 0.1876$; manipolazione: $H = 5.221$, $p = 0.0735$; locomozione: $H = 0.479$, $p = 0.7869$) (Fig. 3.18B).

3.1.6b La preferenza manuale nelle scimmie antropomorfe

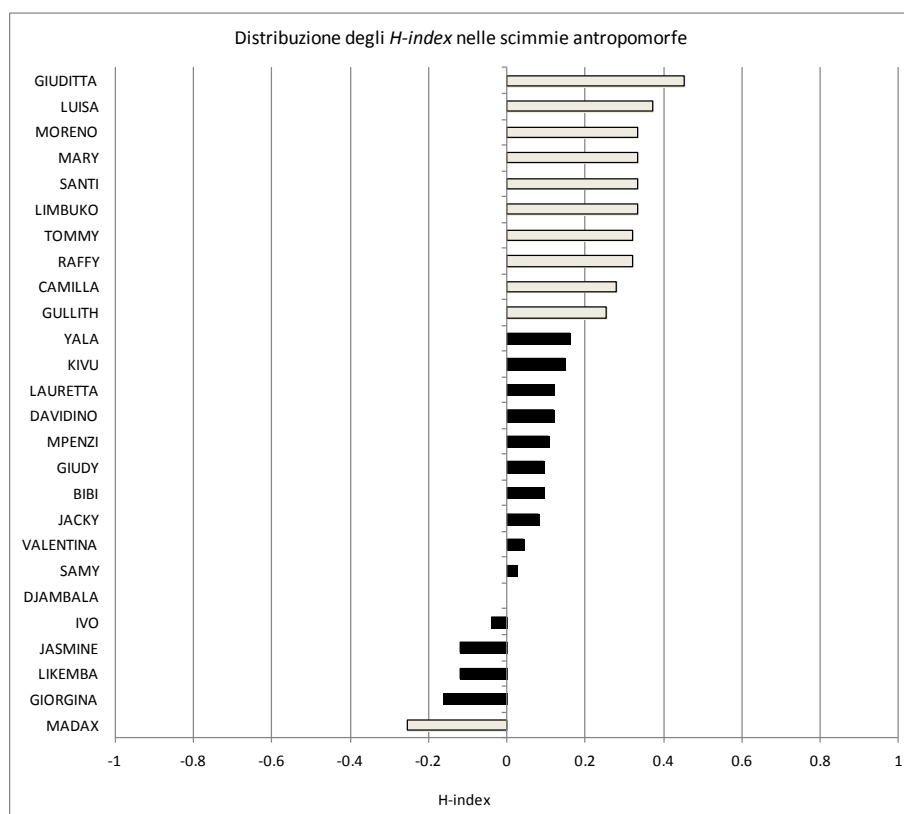


Figura 3.19: distribuzione degli *H-index* nel campione di scimmie antropomorfe ($N = 26$). Le barre grigio chiaro indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa ($z\text{-score} < -1.96$; $z\text{-score} > +1.96$).

Dal grafico di figura 3.19 si vede la distribuzione dei valori degli *H-index* nei soggetti di scimmie antropomorfe. Tale distribuzione risulta essere asimmetrica, presentando un *bias* verso valori positivi e quindi indicando una preferenza per la mano destra (*one sample t-test*: $t = 3.825$; $p = 0.0008$).

A livello individuale, il test binomiale ha rivelato che il 42.3% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 38.5% risulta essere significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Tab. XII).

Soggetto	Specie	Sesso	Età	Z-SCORE				Handedness Index			
				Tutte le azioni	Foraging	Manipolazione	Locomozione	Tutte le azioni	Foraging	Manipolazione	Locomozione
KIVU	Bonobo	M	7	1.71	1.56	0	1.27	0.15	0.24	0.00	0.20
LIKEMBA	Bonobo	F	5	-1.39	-3.25	0.99	-0.14	-0.12	-0.48	0.16	-0.04
LIMBUKO	Bonobo	M	19	4	3.54	3.25	0	0.33	0.52	0.48	0
SANTI	Bonobo	M	33	4	4.38	2.97	-0.42	0.33	0.64	0.44	-0.08
YALA	Bonobo	F	34	1.88	-0.42	2.4	1.27	0.16	-0.08	0.36	0.2
BIBI	Gorilla	F	17	1.06	-1.27	0.42	2.69	0.09	-0.2	0.08	0.4
DJAMBALA	Gorilla	F	13	0	-3.25	1.56	1.56	0.00	-0.48	0.24	0.24
IVO	Gorilla	M	26	-0.41	-0.71	0.14	-0.14	-0.04	-0.12	0.04	-0.04
MPENZI	Gorilla	F	29	1.22	0.42	0.42	0.99	0.11	0.08	0.08	0.16
CAMILLA	Scimpanzè	F	15	3.35	1.84	3.82	0	0.28	0.28	0.56	0
DAVIDINO	Scimpanzè	M	13	1.39	-1.84	2.12	2.12	0.12	-0.28	0.32	0.32
GIORGINA	Scimpanzè	F	11	-1.88	-2.12	-1.84	0.71	-0.16	-0.32	-0.28	0.12
GIUDITTA	Scimpanzè	F	7	5.47	3.82	3.82	1.56	0.45	0.56	0.56	0.24
GUDDY	Scimpanzè	F	41	1.06	-1.27	1.84	1.27	0.09	-0.2	0.28	0.2
GULLITH	Scimpanzè	M	26	3.02	2.12	0.42	2.4	0.25	0.32	0.08	0.36
JACKY	Scimpanzè	M	25	0.9	0.42	0.99	0	0.08	0.08	0.16	0
JASMINE	Scimpanzè	M	24	-1.39	-2.4	0.71	-0.71	-0.12	-0.36	0.12	-0.12
LAURETTA	Scimpanzè	F	11	1.39	-0.42	1.27	1.56	0.12	-0.08	0.2	0.24
LUISA	Scimpanzè	F	40	4.49	3.82	4.1	-0.14	0.37	0.56	0.6	-0.04
MADAX	Scimpanzè	F	3	-3.02	-3.82	-1.56	0.14	-0.25	-0.56	-0.24	0.04
MARY	Scimpanzè	F	23	4	3.82	2.4	0.42	0.33	0.56	0.36	0.08
MORENO	Scimpanzè	M	26	4	2.12	3.25	1.27	0.33	0.32	0.48	0.2
RAFFY	Scimpanzè	M	26	3.84	4.1	2.4	0	0.32	0.6	0.36	0
SAMVY	Scimpanzè	F	41	0.24	-0.42	0.14	0.71	0.03	-0.08	0.04	0.12
TOMMY	Scimpanzè	M	16	3.84	3.54	2.4	0.42	0.32	0.52	0.36	0.08
VALENTINA	Scimpanzè	F	7	0.41	-0.71	-0.42	2.12	0.04	-0.12	-0.08	0.32

Tabella XII: preferenza manuale nelle scimmie antropomorfe. La tabella riporta, oltre al nome di ciascun soggetto, la specie di appartenenza, il sesso (F = femmina; M = maschio) e l'età (anni al momento della raccolta dati), sia gli z-score sia gli *H-index* calcolati considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) e ciascuna azione separatamente. In rosso i soggetti con una preferenza manuale significativa (mancini: z-score < -1.96; destrimani: z-score > 1.96).

La preferenza manuale nelle diverse azioni delle scimmie antropomorfe

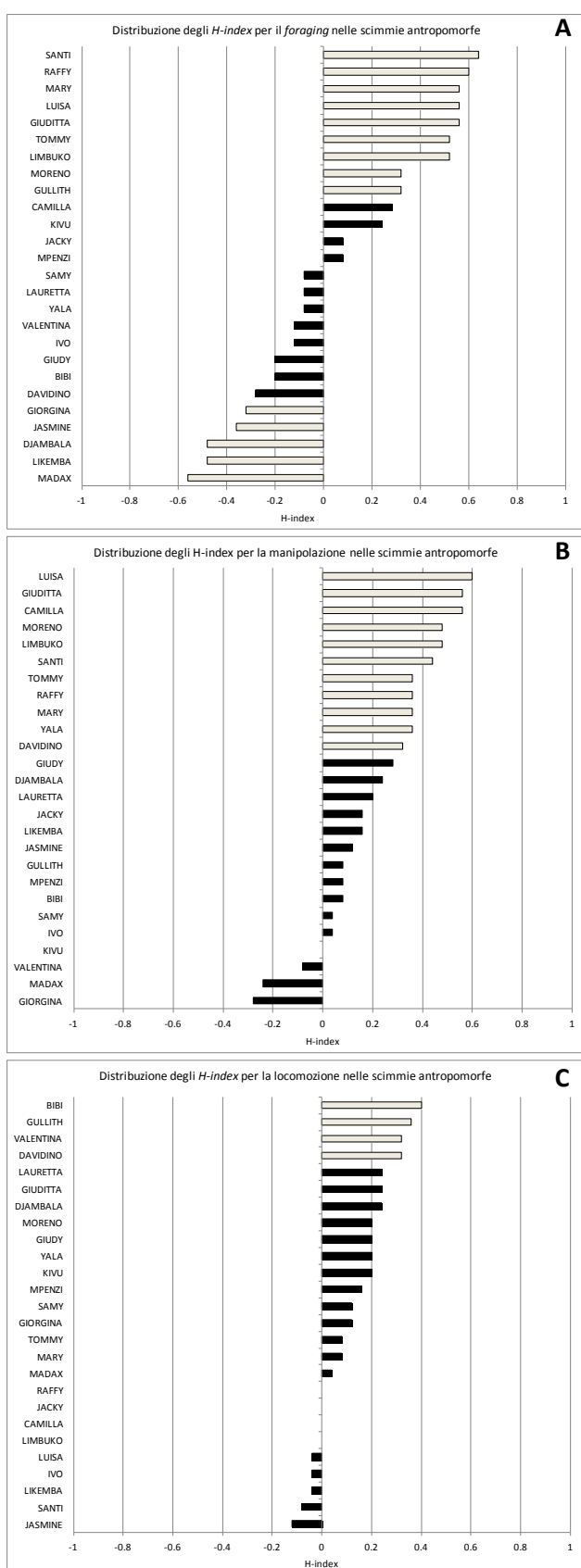


Figura 3.20: distribuzione degli *H-index* nelle diverse azioni nelle scimmie del Vecchio Mondo: A) *foraging*; B) manipolazione; C) locomozione. Le barre grigio chiaro indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa ($z\text{-score} < -1.96$; $z\text{-score} > +1.96$).

Dopo aver valutato la preferenza manuale in generale, ci si è concentrati sulle singole azioni considerate nello studio, cioè *foraging*, manipolazione e locomozione. L'analisi statistica è stata effettuata sia a livello di gruppo, testando la simmetria della distribuzione degli *H-index* con il *one-sample t-test*, sia a livello individuale, calcolando gli *z-score* attraverso il test binomiale (Fig. 3.20; Tab. XII).

Per quanto riguarda il *foraging* (Fig. 3.20A), non è emersa alcuna asimmetria nella distribuzione della preferenza manuale a livello di gruppo (*one-sample t-test*: $t = 0.982$; $p = 0.3355$). A livello individuale, il 53.8% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 34.6% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.20A; Tab. XII).

Nel caso della manipolazione (Fig. 3.20B), invece, è emerso un *bias* significativo verso i valori positivi nella distribuzione degli *H-index* che suggerisce una preferenza a livello di gruppo per la mano destra in questa azione (*one-sample t-test*: $t = 4.786$; $p < 0.0001$). A livello individuale, il 42.3% dei soggetti è risultato avere una preferenza manuale significativa e tutti gli individui lateralizzati sono destrimani ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.20B; Tab. XII).

Per quanto riguarda la locomozione (Fig. 3.20C), infine, anche in questo caso è emerso un *bias* significativo verso i valori positivi nella distribuzione degli *H-index* che suggerisce una preferenza a livello di gruppo nel dare inizio alla locomozione quadrupede con la mano destra (*one-sample t-test*: $t = 4.319$; $p = 0.0002$). A livello individuale, il 15.3% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa e tutti gli individui lateralizzati sono destrimani ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.20C; Tab. XII).

Dopo aver valutato la preferenza manuale nell'ambito di ciascuna azione nelle scimmie antropomorfe, al fine di comprendere se la preferenza manuale in questo gruppo subisca modificazioni al variare del comportamento manifestato, si è andati a confrontare sia gli *H-index* sia gli *ABS-HI* (forza della preferenza manuale) fra *foraging*, manipolazione e locomozione.

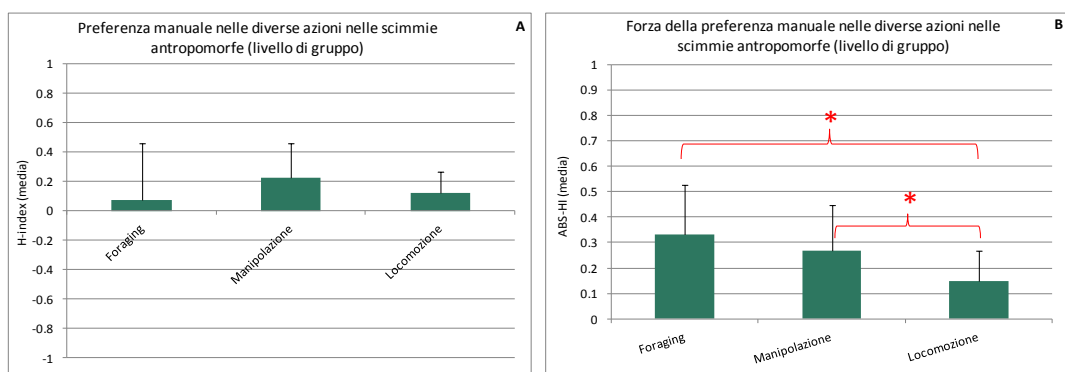


Figura 3.21: media degli *H-index* (A) e degli *ABS-HI* (B) nelle scimmie antropomorfe per ciascuna delle tre azioni considerate. Gli asterischi indicano una differenza significativa fra le azioni nei confronti a due a due. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Nonostante l'azione con il valore medio degli *H-index* più elevato sia la manipolazione (0.22 ± 0.24), seguita da locomozione (0.12 ± 0.24) e *foraging* (0.07 ± 0.38), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative (ANOVA: $F = 1.971$; $p = 0.1465$) (Fig. 3.21A). Per quanto riguarda invece la forza della preferenza

manuale, dall'analisi statistica emergono differenze significative fra *foraging* (0.33 ± 0.19), manipolazione (0.27 ± 0.18) e locomozione (0.15 ± 0.12) (ANOVA: $F = 8.124$; $p = 0.0006$) e, in particolare, il Bonferroni-Dunn *post-hoc* test (significatività per 3 confronti posta a $p < 0.0167$) ha rivelato una differenza significativa fra *foraging* e locomozione ($p = 0.0002$) e fra manipolazione e locomozione ($p = 0.0118$) ma non fra *foraging* e manipolazione ($p = 0.1687$) (Fig. 3.21B).

Effetto del sesso sulla preferenza manuale nelle scimmie antropomorfe

Al fine di valutare l'effetto del sesso sulla preferenza manuale nelle scimmie antropomorfe, si è andati a confrontare *H-index* e *ABS-HI* fra femmine e maschi, effettuando l'analisi sia per tutte le azioni assieme (150 *bout*) sia nell'ambito di ciascuna di esse (*foraging*, manipolazione e locomozione).

Innanzitutto, si è andati a valutare la preferenza manuale (*H-index*) in femmine e maschi di scimmie antropomorfe.

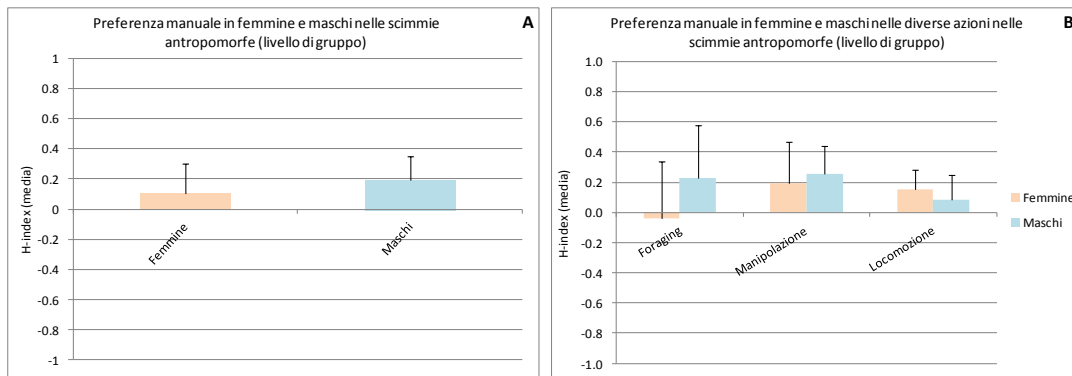


Figura 3.22: media degli *H-index* in femmine e maschi considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente (B) nelle scimmie antropomorfe. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, nonostante il valore medio degli *H-index* sia più elevato nei maschi (0.19 ± 0.16) rispetto che nelle femmine (0.10 ± 0.20), dall'analisi statistica non emergono differenze significative (Mann-Whitney test: $U = 61.5$; $p = 0.2746$) (Fig. 3.22A). A livello individuale, il 33.3% delle femmine mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 26.6% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$). Per quanto riguarda i maschi, il 54.5% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa e tutti gli individui lateralizzati sono destrimani ($z\text{-score} > 1.96$).

Successivamente, si è andati a confrontare la preferenza manuale nei due sessi nell'ambito di ciascuna azione. Seppure il valore medio degli *H-index* sia più elevato nei maschi rispetto che nelle femmine per *foraging* (femmine: -0.04 ± 0.38 ; maschi: 0.23 ± 0.35) e manipolazione (femmine: 0.19 ± 0.27 ; maschi: 0.26 ± 0.18), mentre mostra un andamento opposto nella locomozione (femmine: 0.15 ± 0.13 ; maschi: 0.08 ± 0.16). l'analisi statistica non evidenzia differenze significative fra i sessi

(Mann-Whitney test: *foraging*: $U = 52$, $p = 0.1126$; manipolazione: $U = 73$, $p = 0.6209$; locomozione: $U = 58.5$, $p = 0.2105$) (Fig. 3.22B).

A livello individuale, per quanto riguarda il *foraging*, il 46.6% delle femmine risulta avere una preferenza manuale significativa; in particolare, il 20% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$). Nel caso dei maschi, il 63.6% dei soggetti ha una preferenza manuale significativa; in particolare, il 54.5% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$).

Per quanto riguarda la manipolazione, il 33.5% delle femmine risulta avere una preferenza manuale significativa e tutti gli individui lateralizzati sono destrimani ($z\text{-score} > 1.96$). Nei maschi, invece, il 54.5% dei soggetti ha una preferenza manuale significativa e, anche in questo caso, tutti gli individui lateralizzati sono destrimani ($z\text{-score} > 1.96$).

Infine, per quanto riguarda la locomozione, il 13.3% delle femmine mostra una preferenza manuale significativa e tutti gli individui lateralizzati sono destrimani ($z\text{-score} > 1.96$). Nel caso dei maschi, invece, il 18.2% dei soggetti risulta avere una preferenza manuale significativa e, anche in questo caso, tutti gli individui lateralizzati sono risultati essere destrimani ($z\text{-score} > 1.96$).

In seguito, il confronto ha interessato la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) in femmine e maschi di scimmie antropomorfe.

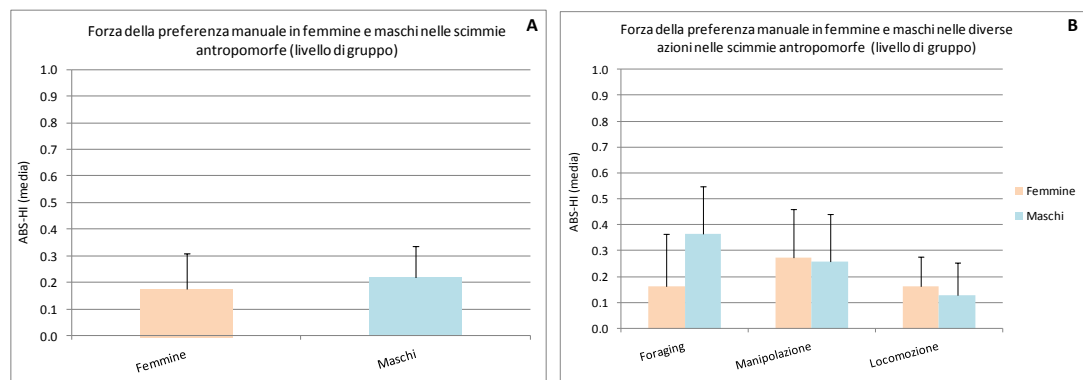


Figura 3.23: media degli *ABS-HI* in femmine e maschi considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente (B) nelle scimmie antropomorfe. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, nonostante il valore medio degli *ABS-HI* dei maschi (0.22 ± 0.12) sia più elevato rispetto che nelle femmine (0.17 ± 0.13), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative (Mann-Whitney test: $U = 65.5$; $p = 0.3756$) (Fig. 3.23A).

Successivamente, si è andati a considerare la forza della preferenza manuale nei sessi nell'ambito di ciascuna azione. Per quanto riguarda *foraging*, (maschi: 0.36 ± 0.19 ; femmine: 0.16 ± 0.20), manipolazione (femmine: 0.27 ± 0.18 ; maschi: 0.26 ± 0.18) e locomozione (femmine: 0.16 ± 0.11 ; maschi: 0.13 ± 0.13), dall'analisi statistica non emergono differenze significative (Mann-Whitney test: *foraging*: $U = 66$, $p = 0.3836$; manipolazione: $U = 79.5$, $p = 0.8757$; locomozione: $U = 64.5$; $p = 0.3466$) (Fig. 3.23B).

Effetto dell'età sulla preferenza manuale nelle scimmie antropomorfe

Per stabilire se la preferenza manuale subisca variazioni a seconda dell'età dei soggetti nelle scimmie antropomorfe, si è scelto di valutare la correlazione fra gli *H-index* e gli *ABS-HI* e l'età dei soggetti, espressa in anni al momento della raccolta dati. L'analisi è stata effettuata sia per tutte le azioni assieme (150 *bout* per soggetto) sia nell'ambito di ciascuna azione (*foraging*, manipolazione e locomozione).

Per prima cosa, è stata valutata la correlazione fra preferenza manuale (*H-index*) ed età nelle scimmie antropomorfe.

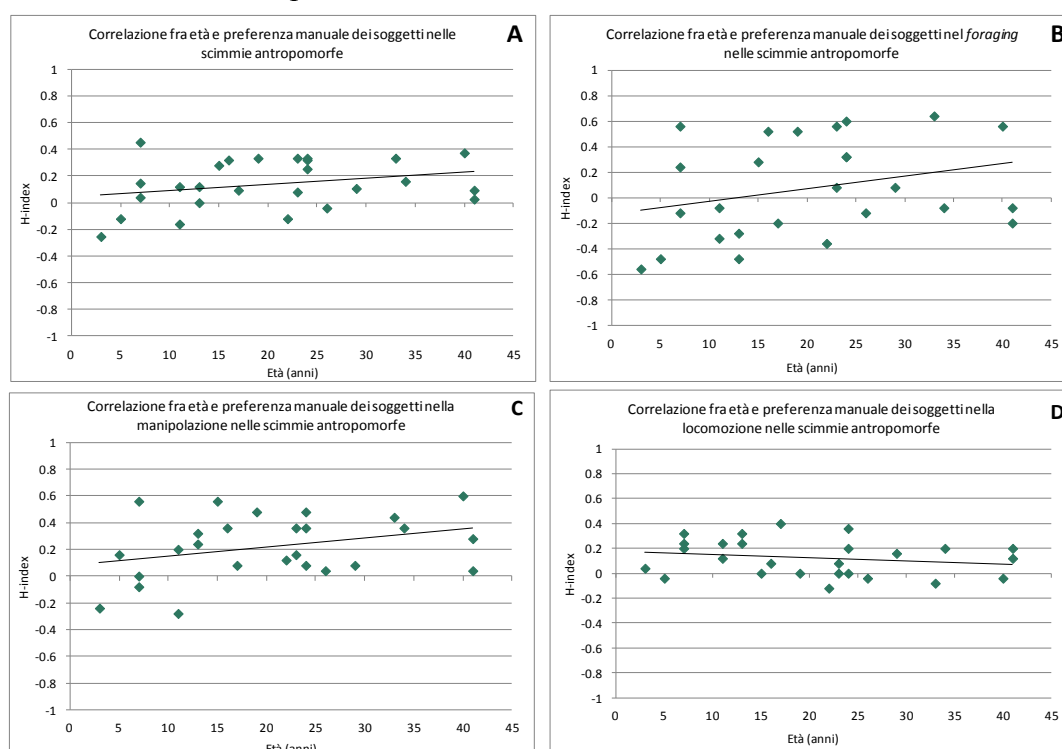


Figura 3.24: correlazione fra i valori degli *H-index* (Y) e l'età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) (X) nelle scimmie antropomorfe considerando tutte le azioni (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente: *foraging* (B), manipolazione (C) e locomozione (D).

Considerando la preferenza manuale in tutte le azioni assieme, non emerge alcuna correlazione fra gli *H-index* e l'età dei soggetti espressa in anni (Pearson corr.: $\rho = 0.28$; $p = 0.16$) (Fig. 3.24A).

Andando a considerare la preferenza manuale e l'età nell'ambito di ciascuna azione, per quanto riguarda *foraging* (Fig. 3.24B), manipolazione (Fig. 3.24C) e locomozione (Fig. 3.24D) non emergono correlazioni significative fra l'età dei soggetti e gli *H-index* (Pearson corr.: *foraging*: $\rho = 0.29$, $p = 0.15$; manipolazione: $\rho = 0.32$, $p = 0.11$; locomozione: $\rho = -0.21$; $p = 0.31$).

Successivamente, è stata valutata la correlazione fra la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) e l'età delle scimmie antropomorfe.

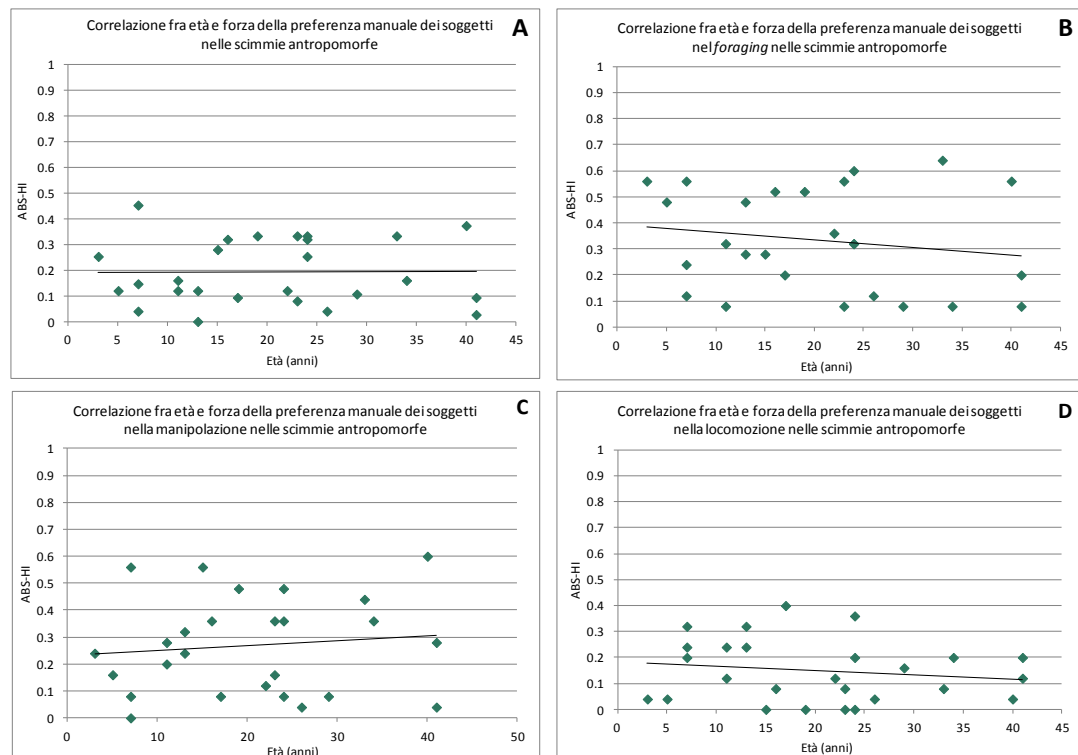


Figura 3.25: correlazione fra i valori degli *ABS-HI* (Y) e l'età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) (X) nelle scimmie antropomorfe considerando tutte le azioni (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente: *foraging* (B), manipolazione (C) e locomozione (D).

Considerando la forza della preferenza manuale in tutte le azioni assieme, non emerge alcuna correlazione significativa fra gli *ABS-HI* e l'età espressa in anni dei soggetti di scimmie antropomorfe (Pearson corr.: $\rho = 0.01$; $p = 0.97$) (Fig. 3.25A). Successivamente, è stata considerata la correlazione fra forza della preferenza manuale ed età nell'ambito di ciascuna azione. Per quanto riguarda *foraging* (Fig. 3.25B), manipolazione (Fig. 3.25C) e locomozione (Fig. 3.25D) non emergono correlazioni significative fra *ABS-HI* ed età dei soggetti (Pearson corr.: *foraging*: $\rho = -0.17$, $p = 0.41$; manipolazione: $\rho = 0.11$, $p = 0.59$; locomozione: $\rho = -0.16$; $p = 0.44$).

La preferenza manuale in diverse specie di scimmie antropomorfe

Al fine di valutare se fattori quali ecologia, temperamento o altre caratteristiche legate alla biologia della specie possano influenzare la preferenza manuale nei primati non-umani, si è andati a confrontare gli *H-index* e gli *ABS-HI* fra le diverse specie di scimmie antropomorfe, effettuando anche in questo caso l'analisi sia su tutte le azioni assieme (150 *bout* per soggetto) sia nell'ambito di *foraging*, manipolazione e locomozione.

Innanzitutto, si è andati a confrontare la preferenza manuale (*H-index*) fra le diverse specie di scimmie antropomorfe.

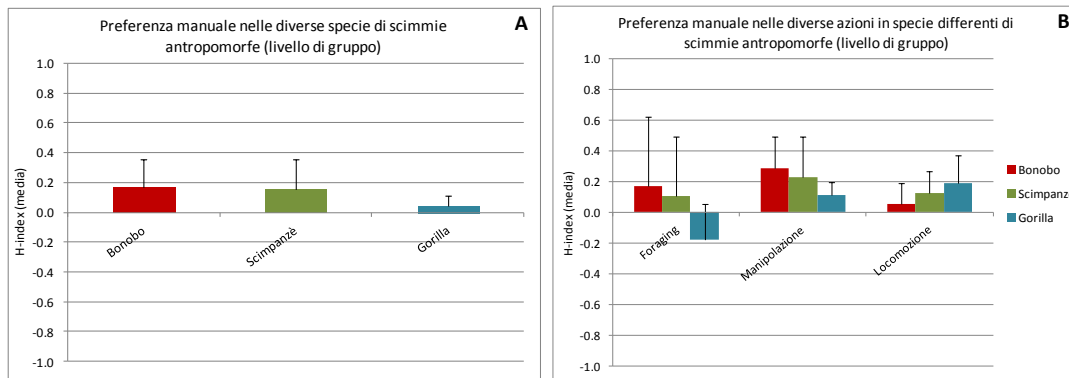


Figura 3.26: media degli *H-index* in diverse specie di scimmie antropomorfe considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente (B). Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, nonostante il valore medio degli *H-index* sia più elevato nei bonobo (0.17 ± 0.19), seguiti dagli scimpanzé (0.15 ± 0.20) e, infine, dai gorilla (0.04 ± 0.07), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative (Kruskal-Wallis test: $H = 2.372$; $p = 0.3054$) (Fig. 3.26A).

Anche andando a considerare la preferenza manuale nelle diverse specie di scimmie antropomorfe nell'ambito di ciascuna azione, dall'analisi statistica non emergono differenze significative per quanto riguarda *foraging* (bonobo: 0.17 ± 0.46 ; gorilla: -0.18 ± 0.23 ; scimpanzé: 0.11 ± 0.38), manipolazione (bonobo: 0.29 ± 0.20 ; gorilla: 0.11 ± 0.09 ; scimpanzé: 0.23 ± 0.27) e locomozione (bonobo: 0.06 ± 0.13 ; gorilla: 0.19 ± 0.18 ; scimpanzé: 0.13 ± 0.14) fra le diverse specie di scimmie antropomorfe (Kruskal-Wallis test: *foraging*: $H = 2.139$, $p = 0.3432$; manipolazione: $H = 1.889$, $p = 0.3889$; locomozione: $H = 1.919$, $p = 0.3830$) (Fig. 3.26B).

Successivamente, il confronto ha interessato la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) fra le diverse specie di scimmie antropomorfe.

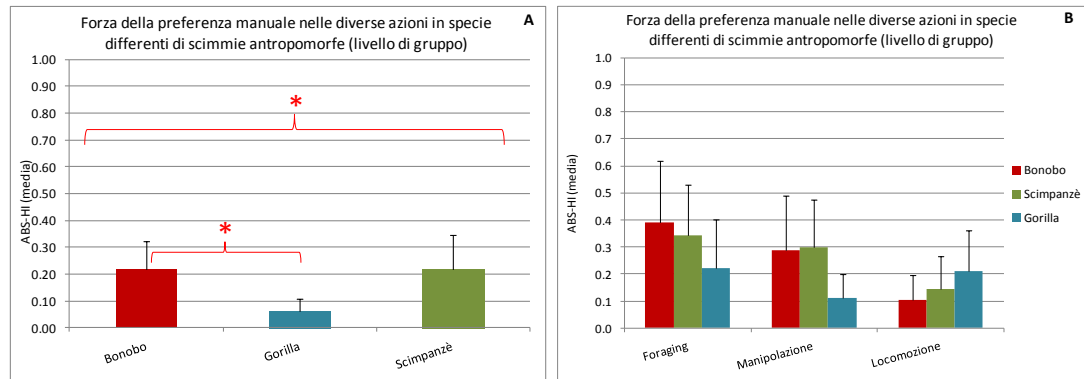


Figura 3.27: media degli *ABS-HI* in diverse specie di scimmie antropomorfe considerando tutte le azioni assieme (150 *bout*) (A) e ciascuna azione singolarmente (B). Gli asterischi indicano una differenza significativa fra le diverse specie. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Considerando tutte le azioni assieme, l'analisi statistica evidenzia differenze significative nella forza della preferenza manuale fra bonobo (0.22 ± 0.11), scimpanzé (0.22 ± 0.13) e gorilla (0.06 ± 0.05) (Kruskal-Wallis test: $H = 6.494$; $p = 0.04$) (Fig. 3.27A). In particolare, il test di Mann-Whitney utilizzato come *post-hoc* previa un Bonferroni *adjust* (significatività per 3 confronti a $p < 0.0167$), ha rivelato una differenza significativa negli *ABS-HI* fra bonobo e gorilla (Mann-Whitney test: $U = 0$; $p = 0.0139$). Successivamente, è stata confrontata la forza della preferenza manuale fra le diverse specie nell'ambito di ciascuna azione. Per quanto riguarda *foraging* (bonobo: 0.39 ± 0.23 ; gorilla: 0.22 ± 0.18 ; scimpanzé: 0.34 ± 0.19), manipolazione (bonobo: 0.29 ± 0.20 ; scimpanzé: 0.30 ± 0.18 ; gorilla: 0.11 ± 0.09) e locomozione (bonobo: 0.10 ± 0.09 ; gorilla: 0.21 ± 0.15 ; scimpanzé: 0.15 ± 0.12), dall'analisi statistica non emergono differenze significative nella forza della preferenza manuale fra le diverse specie (Kruskal-Wallis test: *foraging*: $H = 1.835$, $p = 0.5996$; manipolazione: $H = 4.003$, $p = 0.1351$; locomozione: $H = 1.545$; $p = 0.4618$) (Fig. 3.27B).

3.2 HIGH-LEVEL TASK: PREFERENZA MANUALE IN UN COMPITO COMPLESSO NELLE SCIMMIE DEL VECCHIO MONDO

Una delle principali teorie volte a spiegare la comparsa della preferenza manuale nei primati non-umani è la “*Task Complexity Theory*”, proposta da Fagot & Vauclair (1991). Secondo questi autori, la complessità e la novità del compito svolto, come pure il livello di abilità richiesto in un’azione, sembrano rivestire un ruolo particolarmente importante nella determinazione di una preferenza manuale (MacNeilage *et al.*, 1987; Fagot & Vauclair, 1991; Zhao *et al.*, 2012; Schnoell *et al.*, 2014); in particolare, ciò sembra interessare particolarmente i compiti la cui risoluzione richiede più azioni, come ad esempio quelli bi-manuali, dato che l’uso preferenziale dell’una o dell’altra mano potrebbe esplicarsi in una di esse (Spinozzi & Truppa, 2002). In questo studio, finalizzato a valutare se la complessità del compito possa avere un’influenza sulla preferenza manuale dei primati non-umani, sono stati analizzati i dati raccolti sull’interazione con degli apparati sperimentali, forniti a due specie di scimmie del Vecchio Mondo: bertucce (*Macaca sylvanus*) e cercopitechi grigio-verde (*Chlorocebus aethiops*). Al fine di valutare se la complessità del compito o dell’azione svolta possano influenzare la preferenza manuale, si è scelto da un lato di valutare la distribuzione degli *H-index* nelle diverse azioni compiute durante l’interazione con gli apparati sperimentali, stabilendo l’influenza di fattori quali specie, sesso ed età sulla lateralizzazione manuale, dall’altro di confrontare la preferenza manuale (*H-index*) e la sua forza (*ABS-HI*) fra azioni analoghe effettuate nel *low-level task* e nell’*high-level task*.

3.2.1 La preferenza manuale nelle diverse azioni di un compito complesso (*high-level task*) nelle scimmie del Vecchio Mondo

Innanzitutto, si è andati a valutare la preferenza manuale nelle diverse azioni considerate durante l’interazione con l’apparato nell’*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo. Per ciascuna azione, l’analisi è stata effettuata sia a livello di gruppo, testando la simmetria della distribuzione degli *H-index* con il *one-sample sign test*, sia a livello individuale, calcolando gli *z-score* attraverso un test binomiale.

In primo luogo, è stata valutata la preferenza manuale a livello di gruppo nelle diverse azioni.

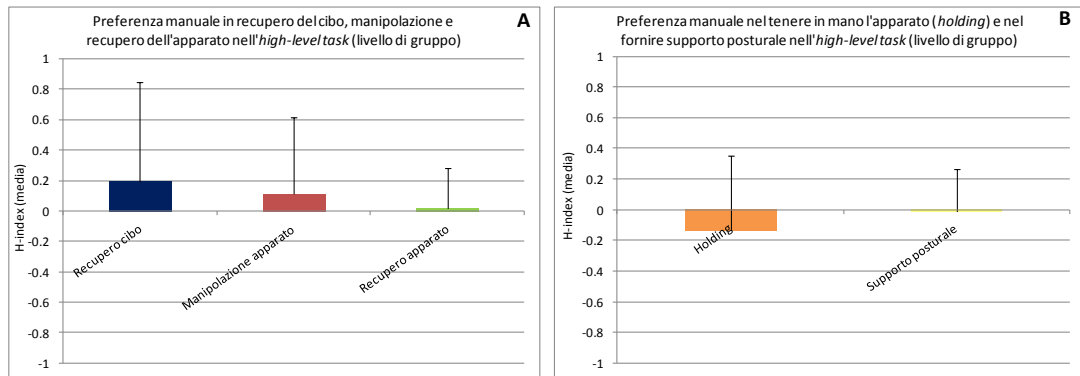


Figura 3.28: media degli *H-index* nelle diverse azioni dell'*high-level task*: A) azioni che si esplicano principalmente con la mano destra; B) azioni che si esplicano principalmente con la mano sinistra. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Nei grafici di figura 3.28 si vede che il recupero del cibo nell'apparato, la manipolazione dell'apparato e il recupero dell'apparato sono caratterizzate da un valore medio positivo degli *H-index* (recupero cibo: 0.19 ± 0.66 ; manipolazione apparato: 0.11 ± 0.51 ; recupero apparato: 0.02 ± 0.27) e sono pertanto le azioni del compito bi-manuale che avvengono maggiormente con la mano destra (Fig. 3.28A); per quanto riguarda invece *holding* e supporto posturale, i valori medi degli *H-index* risultano essere negativi (*holding*: -0.13 ± 0.49 ; supporto posturale: -0.01 ± 0.27), per cui tali azioni del compito bi-manuale si esplicano principalmente con la mano sinistra (Fig. 3.28B).

Nei grafici di figura 3.29 si vedono, invece, le distribuzioni degli *H-index* relativi alle diverse azioni considerate nell'*high-level task* nelle scimmie del Vecchio Mondo. Dall'analisi statistica tali distribuzioni risultano essere simmetriche, per cui non sembra esistere una preferenza manuale a livello di gruppo per alcuna delle azioni considerate (recupero del cibo, *holding*, manipolazione, recupero dell'apparato: *one-sample sign test*: $p > 0.9$; supporto posturale: *one-sample sign test*: $p = 0.6776$).

Successivamente, è stato effettuato un confronto della preferenza manuale fra le azioni del compito bi-manuale fra loro indipendenti. Per quanto riguarda le azioni manifestate principalmente con la mano destra, nonostante il valore degli *H-index* sia più elevato nel recupero del cibo (0.19 ± 0.66), seguito da manipolazione dell'apparato (0.11 ± 0.51) e, infine, recupero dell'apparato (0.02 ± 0.27), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative nella preferenza manuale fra le diverse azioni (Friedman test: $\chi^2 = 1.826$; $p = 0.4013$). Per quanto riguarda *holding* (-0.13 ± 0.49) e supporto posturale (-0.01 ± 0.27), anche se la prima azione ha un valore medio degli *H-index* più elevato rispetto alla seconda, dall'analisi statistica tale differenza non risulta essere significativa (Wilcoxon test: $z = -1.095$; $p = 0.2735$).

Successivamente, si è andati a valutare la preferenza manuale a livello individuale nelle diverse azioni.

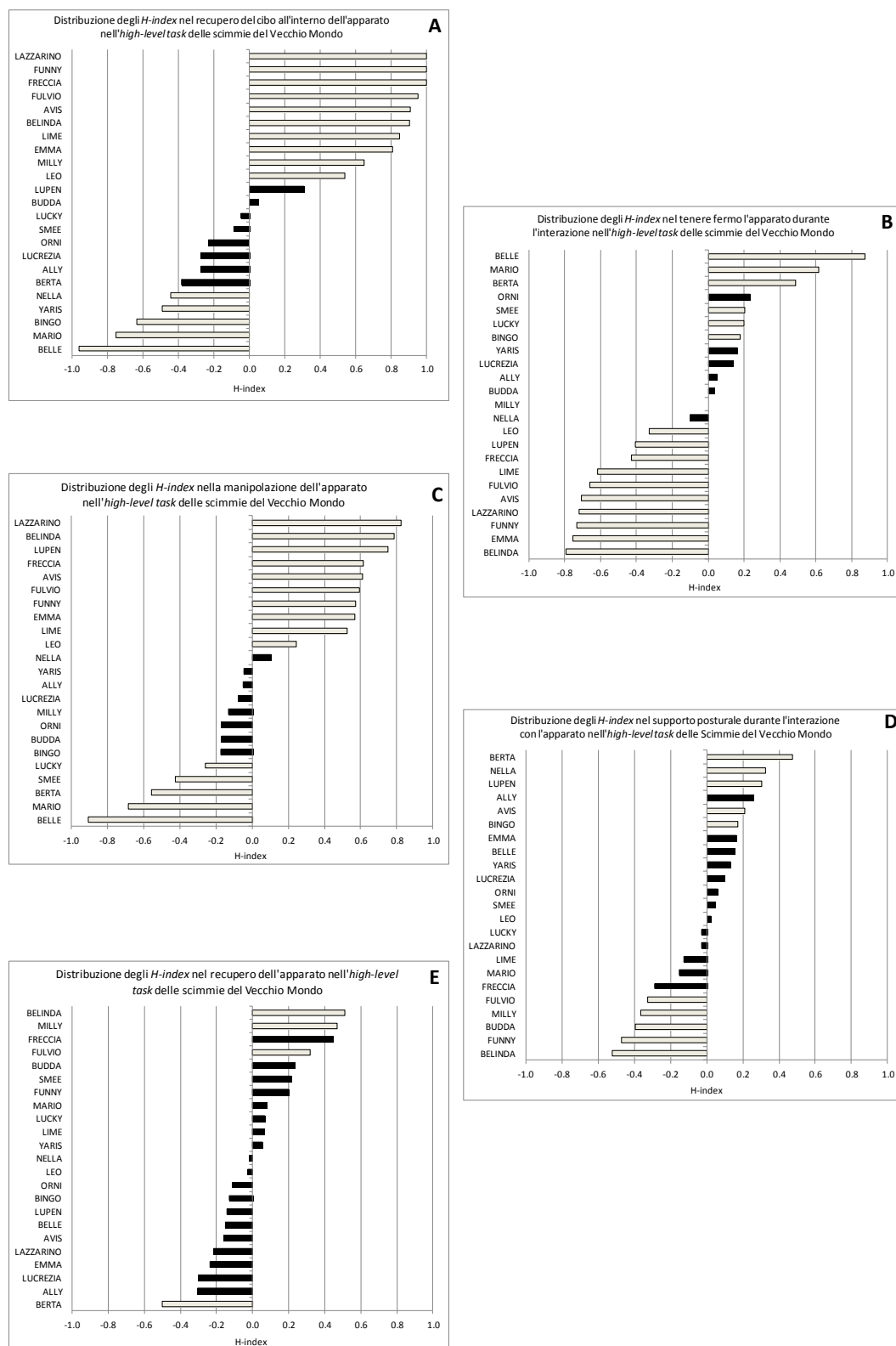


Figura 3.29: distribuzione degli *H-index* nelle diverse azioni dell'*high-level task* nelle scimmie del Vecchio Mondo: A) recupero del cibo; B) *holding* - tenere fermo l'apparato; C) manipolazione; D) supporto posturale durante l'interazione con l'apparato; E) recupero dell'apparato. Le barre grigio chiaro indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa ($z\text{-score} < -1.96$; $z\text{-score} > +1.96$).

Soggetto	Specie	Sesso	Età	Recupero del cibo nell'apparato			Manipolazione dell'apparato			Tenere l'apparato			Supporto posturale			Recupero dell'apparato		
				H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value
Ally	Bertuccia	F	5	-0.27	-0.60	0.55	-0.05	0.00	1.0000	0.05	0.16	0.87	0.26	1.15	0.25	-0.30	-1.25	0.21
Avis	Bertuccia	M	4	0.91	5.88	< 0.0001	0.61	6.25	< 0.0001	-0.71	-9.18	< 0.0001	0.21	2.33	0.02	-0.16	-1.64	0.10
Belinda	Bertuccia	F	12	0.90	3.93	< 0.0001	0.79	5.75	< 0.0001	-0.79	-7.22	< 0.0001	-0.52	-4.69	< 0.0001	0.51	3.12	< 0.01
Belle	Bertuccia	F	4	-0.96	-6.87	< 0.0001	-0.91	-8.24	< 0.0001	0.87	10.90	< 0.0001	0.15	1.42	0.15	-0.15	-1.17	0.24
Berta	Bertuccia	F	6	-0.38	-1.11	0.27	-0.56	-2.12	0.03	0.49	2.88	< 0.01	0.48	2.93	0.00	-0.50	-2.01	0.04
Budda	Bertuccia	F	13	0.05	0.00	1.00	-0.17	-0.83	0.41	0.03	0.13	0.90	-0.40	-2.44	0.01	0.24	1.20	0.23
Emma	Bertuccia	F	5	0.81	4.31	< 0.0001	0.57	3.92	< 0.0001	-0.75	-6.67	< 0.0001	0.16	1.28	0.20	-0.24	-1.62	0.10
Fulvio	Bertuccia	M	4	0.95	5.85	< 0.0001	0.59	6.21	< 0.0001	-0.66	-8.41	< 0.0001	-0.33	-3.39	0.00	0.32	3.15	0.00
Funny	Bertuccia	F	8	1.00	3.88	< 0.0001	0.57	2.83	< 0.01	-0.73	-5.55	< 0.0001	-0.47	-2.57	0.01	0.20	1.01	0.31
Lazzarino	Bertuccia	M	4	1.00	4.48	< 0.0001	0.82	6.09	< 0.0001	-0.72	-6.51	< 0.0001	-0.03	-0.12	0.90	-0.22	-1.40	0.16
Leo	Bertuccia	M	4	0.54	2.55	0.01	0.24	1.98	0.0474	-0.33	-3.29	0.00	0.02	0.00	1.00	-0.03	0.00	1.00
Lime	Bertuccia	M	2	0.85	5.12	< 0.0001	0.53	3.78	< 0.0001	-0.62	-5.88	< 0.0001	-0.13	-0.72	0.47	0.06	0.18	0.86
Lucky	Bertuccia	M	14	-0.05	-0.16	0.87	-0.26	-2.50	0.01	0.20	2.44	0.01	-0.03	-0.20	0.85	0.07	0.53	0.60
Lucrezia	Bertuccia	F	9	-0.27	-0.60	0.55	-0.08	-0.20	0.85	0.14	0.75	0.45	0.10	0.56	0.58	-0.30	-1.12	0.26
Milly	Bertuccia	F	10	0.65	2.43	0.01	-0.13	-0.82	0.41	0.00	0.00	1.09	-0.36	-2.83	< 0.01	0.47	2.37	0.02
Bingo	Cercopiteco grigio-verde	M	3	-0.64	-4.58	< 0.0001	-0.17	-1.26	0.21	0.18	2.15	0.03	0.17	2.27	0.02	-0.13	-1.08	0.28
Freccia	Cercopiteco grigio-verde	F	11	1.00	3.75	< 0.0001	0.62	2.94	< 0.01	-0.43	-3.07	< 0.01	-0.29	-2.00	0.04	0.44	1.65	0.10
Lupen	Cercopiteco grigio-verde	M	4	0.31	1.37	0.17	0.75	3.47	< 0.0001	-0.41	-3.56	< 0.0001	0.31	2.47	0.01	-0.14	-0.68	0.50
Mario	Cercopiteco grigio-verde	M	4	-0.75	-4.07	< 0.0001	-0.68	-5.03	< 0.0001	0.61	6.32	< 0.0001	-0.15	-1.23	0.22	0.08	0.42	0.68
Nella	Cercopiteco grigio-verde	F	3	-0.44	-2.74	0.01	0.10	0.66	0.51	-0.10	-1.10	0.27	0.33	3.34	< 0.0001	-0.02	0.00	1.00
Omi	Cercopiteco grigio-verde	F	17	-0.23	-0.55	0.58	-0.17	-0.29	0.1435	0.23	1.46	0.14	0.06	0.18	0.86	-0.11	-0.24	0.81
Smee	Cercopiteco grigio-verde	F	3	-0.09	-0.44	0.66	-0.43	-4.02	< 0.0001	0.20	2.81	< 0.01	0.05	0.64	0.52	0.21	1.91	0.06
Yaris	Cercopiteco grigio-verde	M	5	-0.49	-3.65	< 0.0001	-0.05	-0.25	0.80	0.16	1.92	0.06	0.13	0.89	0.37	0.05	0.16	0.87

Tabella XIII: preferenza manuale a livello individuale nelle diverse azioni dell'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo. La tabella riporta nome, specie, sesso (F = femmina; M = maschio), età (anni al momento della raccolta dati) dei soggetti e informazioni relative alla preferenza manuale: per ciascuna azione e per ciascun individuo sono riportati *H-index*, *z-score* e relativo *p-value* calcolati con il test binomiale. I valori in rosso indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa in una determinata azione (mancini: *z-score* < -1.96; destrimani: *z-score* > 1.96).

A livello individuale, per quanto riguarda il recupero del cibo e la manipolazione, per ciascuna di queste due azioni il 65.2% dei soggetti risulta avere una preferenza manuale significativa; in particolare, il 43.5% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.29A, C; Tab. XIII). Quando l'azione considerata è l'*holding*, cioè tenere l'apparato con una mano durante l'interazione, il 69.6% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 26% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.29B; Tab. XIII). Per quanto riguarda il supporto posturale durante l'interazione con l'apparato, il 47.8% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 21.7% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.29D; Tab. XIII). Infine, per quanto riguarda il recupero dell'apparato, il 17.4% dei soggetti risulta avere una preferenza manuale significativa; in particolare, il 13% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.29E; Tab. XIII).

3.2.2 Effetto del sesso sulla preferenza manuale nell'*high-level task* nelle scimmie del Vecchio Mondo

Al fine di valutare l'effetto del sesso dei soggetti sulla preferenza manuale in un compito complesso, si è andati anche in questo caso a confrontare gli *H-index* e gli *ABS-HI* fra femmine e maschi, effettuando l'analisi per ciascuna delle azioni considerate nell'*high-level task*.

Per prima cosa, si è andati a confrontare la preferenza manuale (*H-index*) fra femmine e maschi nell'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo.

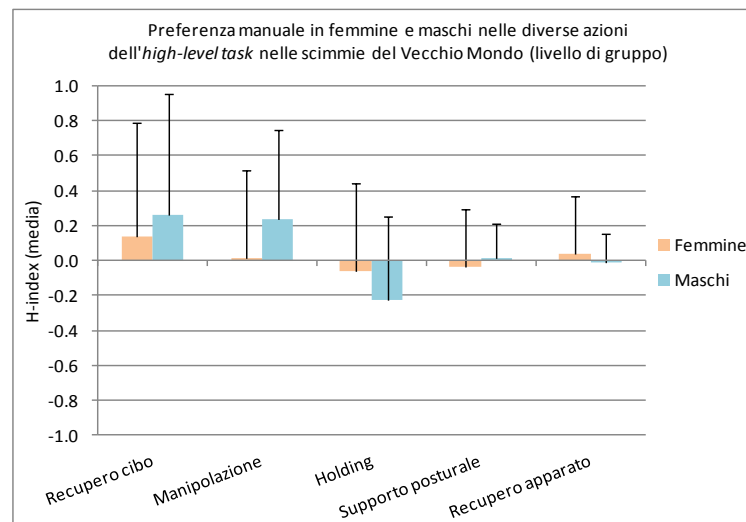


Figura 3.30: valore medio degli *H-index* nelle diverse azioni dell'*high-level task* nelle scimmie del Vecchio Mondo in femmine e maschi. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Nonostante il valore medio degli *H-index* sia più elevato nei maschi rispetto che nelle femmine per quanto riguarda recupero del cibo (femmine: 0.14 ± 0.65 ; maschi: 0.26 ± 0.70), manipolazione (femmine: 0.01 ± 0.50 ; maschi: 0.24 ± 0.51) e supporto posturale (femmine: -0.03 ± 0.33 ; maschi: 0.02 ± 0.19) ma mostri un andamento opposto in *holding* (femmine: -0.06 ± 0.50 ; maschi: -0.23 ± 0.48) e recupero dell'apparato (femmine: 0.03 ± 0.33 ; maschi: -0.1 ± 0.16), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative fra maschi e femmine (Mann-Whitney test: recupero del cibo: $U = 60$, $p = 0.7562$; manipolazione: $U = 49.5$, $p = 0.3357$; *holding*: $U = 59.5$, $p = 0.7330$; supporto posturale: $U = 62$, $p = 0.8524$; recupero dell'apparato: $U = 62$, $p = 0.8524$) (Fig. 3.30).

Successivamente, il confronto ha interessato la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) fra femmine e maschi nell'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo.

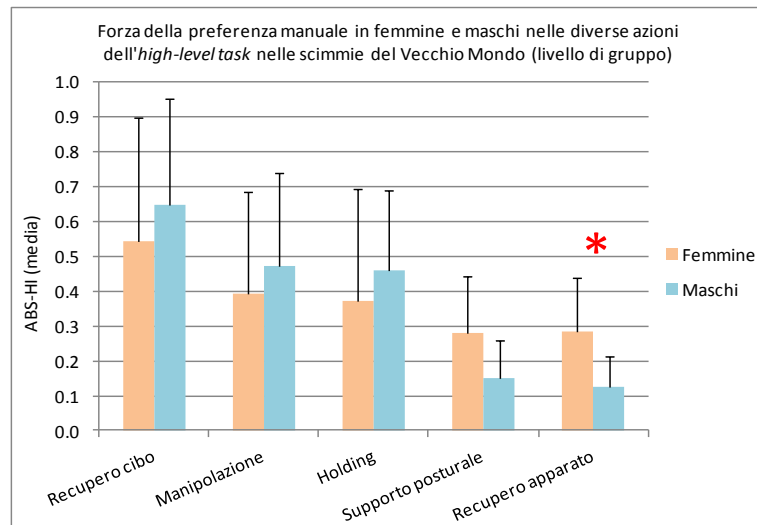


Figura 3.31: valore medio degli *ABS-HI* nelle diverse azioni dell'*high-level task* nelle scimmie del Vecchio Mondo in femmine e maschi. Gli asterischi indicano una differenza significativa fra femmine e maschi. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Seppure il valore medio degli *ABS-HI* sia più elevato nei maschi rispetto che nelle femmine per quanto riguarda recupero del cibo (femmine: 0.54 ± 0.36 ; maschi: 0.65 ± 0.31), manipolazione (femmine: 0.39 ± 0.29 ; maschi: 0.47 ± 0.27) e *holding* (femmine: 0.37 ± 0.32 ; maschi: 0.46 ± 0.23) ma mostri un andamento opposto in supporto posturale (femmine: 0.28 ± 0.16 ; maschi: 0.15 ± 0.11) e recupero dell'apparato (femmine: 0.28 ± 0.16 ; maschi: 0.12 ± 0.09), dall'analisi statistica emergono differenze significative fra maschi e femmine nella forza della preferenza manuale nel recupero dell'apparato (Mann-Whitney test: $U = 26$; $p = 0.0155$) ma non nelle altre azioni considerate (Mann-Whitney test: recupero del cibo: $U = 54.5$, $p = 0.5143$; manipolazione: $U = 51.5$, $p = 0.4018$; *holding*: $U = 55.5$, $p = 0.5557$; supporto posturale: $U = 34$, $p = 0.05$) (Fig. 3.31).

3.2.3 Effetto dell'età sulla preferenza manuale nell'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo

Al fine di stabilire se la preferenza manuale in un compito complesso subisca variazioni a seconda dell'età dei soggetti, si è scelto di valutare la correlazione fra gli *H-index* e gli *ABS-HI* e l'età dei soggetti, espressa in anni al momento della raccolta dati. L'analisi è stata effettuata per ciascuna delle azioni considerate nell'*high-level task*.

Innanzitutto, è stata valutata la correlazione fra preferenza manuale (*H-index*) ed età dei soggetti nell'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo.

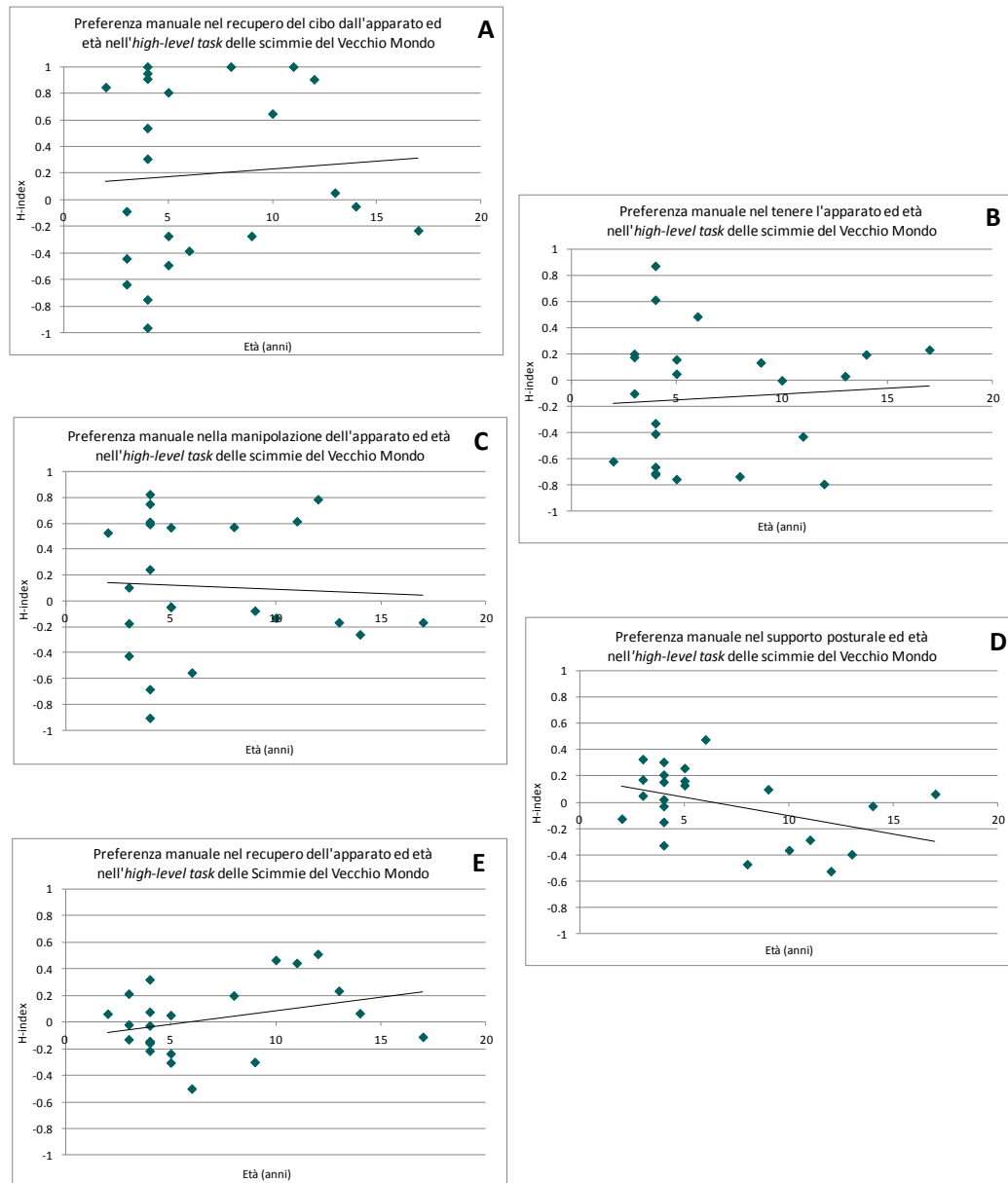


Figura 3.32: correlazione fra i valori degli *H-index* (Y) e l'età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) (X) nelle diverse azioni dell'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo: A) recupero del cibo; B) *holding* - tenere fermo l'apparato; C) manipolazione; D) supporto posturale durante l'interazione con l'apparato; E) recupero dell'apparato.

Per quanto riguarda la preferenza manuale, in tutte le azioni considerate, cioè recupero del cibo (Fig. 3.32A), *holding* (Fig. 3.32B), manipolazione (Fig. 3.32C), supporto posturale (Fig. 3.32D) e, infine, recupero dell'apparato (Fig. 3.32E), non sono emerse correlazioni significative fra i valori degli *H-index* e l'età espressa in anni (Spearman corr.: recupero del cibo: $\rho = 0.164$, $p = 0.4421$; *holding*: $\rho = 0.019$, $p = 0.9287$; manipolare: $\rho = -0.028$, $p = 0.8951$; supporto posturale: $\rho = -0.367$, $p = 0.0856$; recupero dell'apparato: $\rho = 0.203$, $p = 0.3414$).

Successivamente, si è andati a valutare la correlazione fra la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) e l'età dei soggetti nell'*high-level task*.

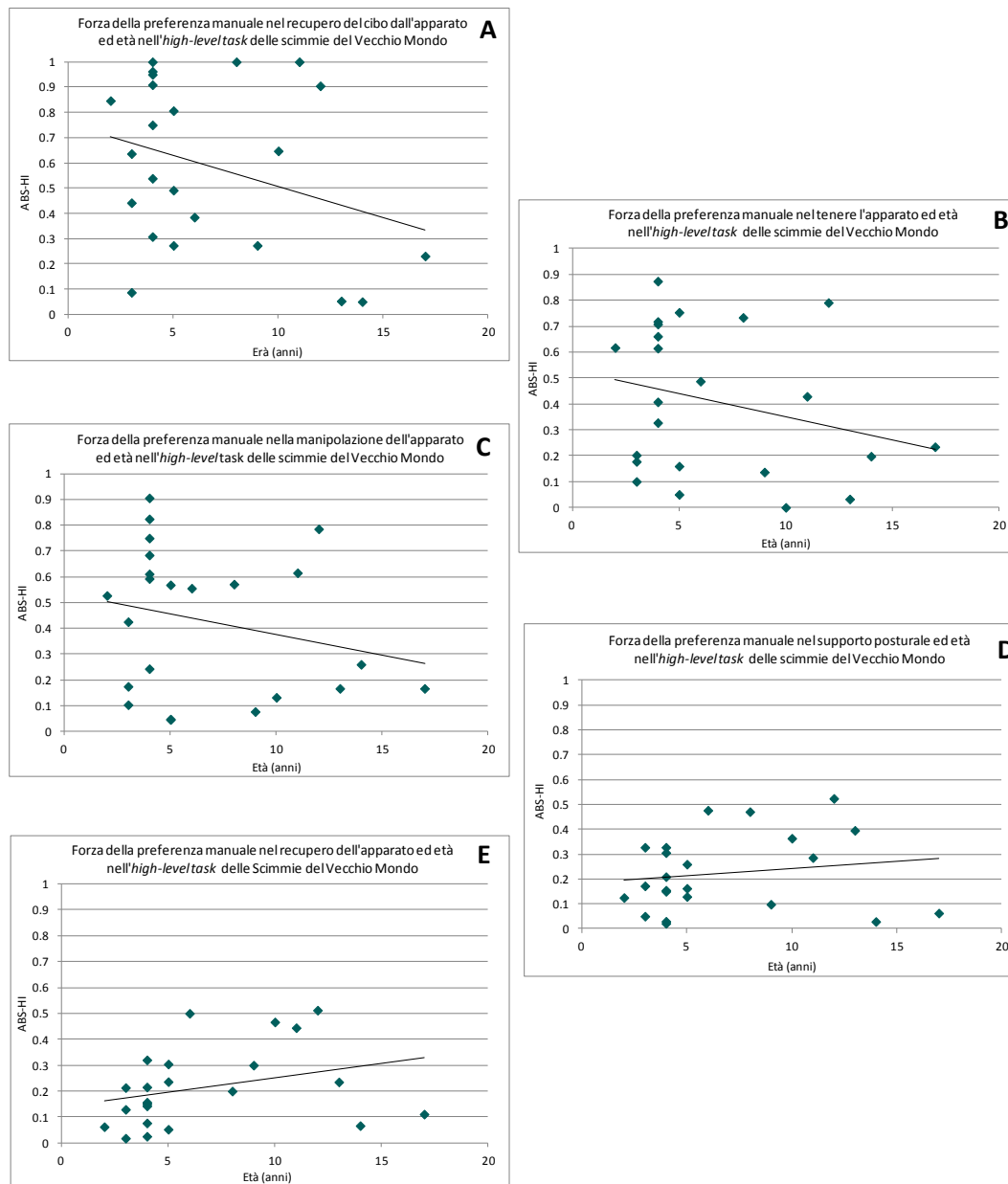


Figura 3.33: correlazione fra i valori degli *ABS-HI* (Y) e l'età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) (X) nelle diverse azioni dell'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo: A) recupero del cibo; B) *holding* - tenere fermo l'apparato; C) manipolazione; D) supporto posturale durante l'interazione con l'apparato; E) recupero dell'apparato

Andando a considerare la forza della preferenza manuale, per tutte le azioni considerate, cioè recupero del cibo (Fig. 3.33A), *holding* (Fig. 3.33B), manipolazione (Fig. 3.33C), supporto posturale (Fig. 3.33D) e, infine, recupero dell'apparato (Fig. 3.33E), non sono emerse correlazioni significative fra *ABS-HI* ed età dei soggetti (Spearman corr.: recupero del cibo: $\rho = -0.227$, $p = 0.2865$; *holding*: $\rho = -0.159$, $p = 0.4568$; manipolazione: $\rho = -0.159$, $p = 0.4567$; supporto posturale: $\rho = 0.218$, $p = 0.3068$; recupero dell'apparato: $\rho = 0.424$, $p = 0.05$).

3.2.4 La preferenza manuale nelle diverse specie di scimmie del Vecchio Mondo coinvolte nell'*high-level task*

Per valutare se fattori quali ecologia, temperamento e altre caratteristiche legate alla biologia della specie possano influenzare la preferenza manuale in compiti complessi nei primati non-umani, si è andati a confrontare gli *H-index* e gli *ABS-HI* fra le due specie di scimmie del Vecchio Mondo coinvolte nell'*high-level task*. Anche in questo caso, l'analisi è stata effettuata per ciascuna delle azioni considerate nell'*high-level task*.

Per prima cosa, è stata confrontata la preferenza manuale (*H-index*) in bertucce e cercopitechi grigio-verde nelle diverse azioni dell'*high-level task*.

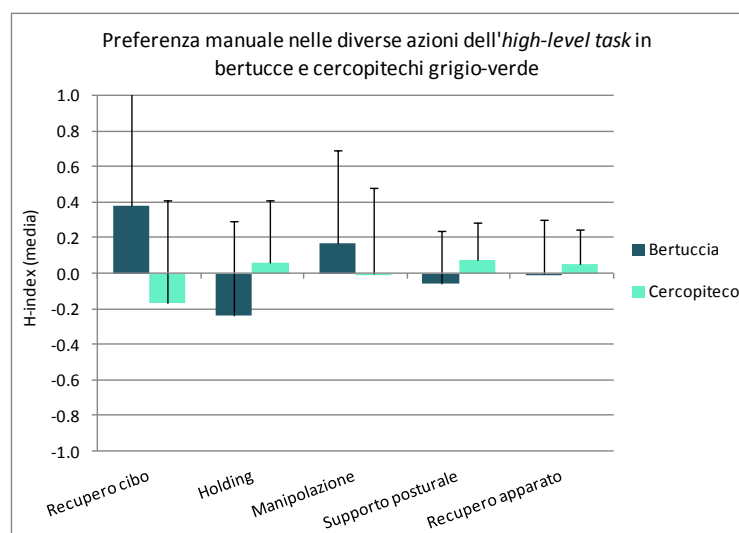


Figura 3.34: valore medio degli *H-index* nelle diverse azioni dell'*high-level task* in bertucce e cercopitechi grigio-verde. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Nonostante il valore medio degli *H-index* sia più elevato nelle bertucce rispetto che nei cercopitechi grigio-verde nel recupero del cibo (bertucce: 0.38 ± 0.64 ; cercopitechi G.V.: -0.17 ± 0.58) e nella manipolazione (bertucce: 0.17 ± 0.52 ; cercopitechi G.V.: -0.003 ± 0.49), mentre mostra un andamento opposto nell'*holding* (bertucce: -0.24 ± 0.53 ; cercopitechi G.V.: 0.06 ± 0.35), nel supporto posturale (bertucce: -0.06 ± 0.30 ; cercopitechi G.V.: 0.08 ± 0.21) e nel recupero dell'apparato (bertucce: 0.002 ± 0.30 ; cercopitechi G.V.: 0.05 ± 0.20), dall'analisi statistica non emergono differenze significative nella preferenza manuale fra le diverse specie (Mann-Whitney test: recupero del cibo: $U = 32$, $p = 0.07$; *holding*: $U = 49.5$, $p = 0.4975$; manipolazione: $U = 34.5$, $p = 0.0997$; supporto posturale: $U = 42$, $p = 0.2452$; recupero dell'apparato: $U = 49$, $p = 0.4776$) (Fig. 3.34).

In seguito, il confronto ha interessato la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) in bertucce e cercopitechi grigio-verde nelle diverse azioni dell'*high-level task*.

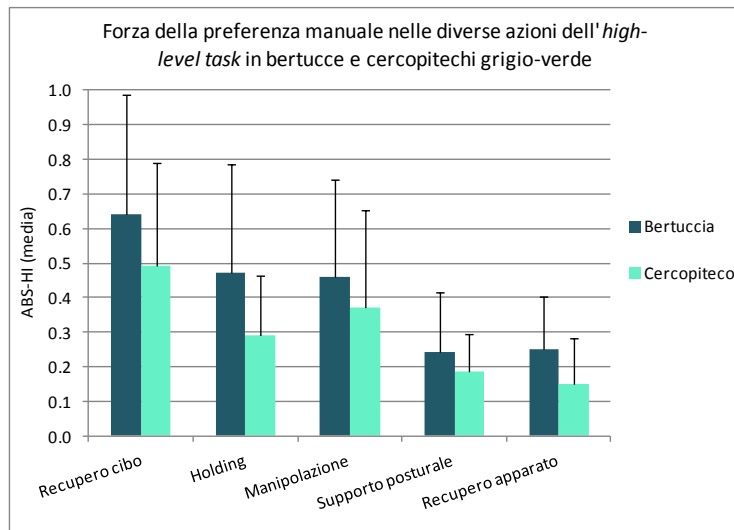


Figura 3.35: valore medio degli *ABS-HI* nelle diverse azioni dell'*high-level task* nelle scimmie del Vecchio Mondo in bertucce e cercopitechi grigio-verde. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Nonostante il valore medio degli *ABS-HI* sia più elevato nelle bertucce rispetto che nei cercopitechi grigio-verde in tutte le azioni dell'*high-level task*, ovvero nel recupero del cibo (bertucce: 0.64 ± 0.35 ; cercopitechi G.V.: 0.49 ± 0.30), nell'*holding* (bertucce: 0.47 ± 0.31 ; cercopitechi G.V.: 0.29 ± 0.18), nella manipolazione (bertucce: 0.46 ± 0.28 ; cercopitechi G.V.: 0.37 ± 0.28), nel supporto posturale (bertucce: 0.24 ± 0.17 ; cercopitechi G.V.: 0.19 ± 0.11) e nel recupero dell'apparato (bertucce: 0.25 ± 0.15 ; cercopitechi G.V.: 0.15 ± 0.13), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative nella forza della preferenza manuale fra le diverse specie (Mann-Whitney test: recupero del cibo: $U = 45$, $p = 0.3322$; *holding*: $U = 51.5$, $p = 0.5827$; manipolazione: $U = 38.5$, $p = 0.1856$; supporto posturale: $U = 50.5$, $p = 0.5393$; recupero dell'apparato: $U = 31$, $p = 0.0611$) (Fig. 3.35).

3.2.5 La preferenza manuale in compiti semplici e complessi: *low-level* vs *high-level task* nelle scimmie del Vecchio Mondo

Al fine di comprendere se la complessità del compito influenzi in qualche modo la preferenza manuale dei soggetti di scimmie del Vecchio Mondo studiati, si è scelto di confrontare gli *H-index* e gli *ABS-HI* fra *low-level* e *high-level task*, comparando i dati raccolti sulle stesse azioni fra i due diversi studi. Nello specifico, si è andati a confrontare la preferenza manuale nel recupero del cibo e nella manipolazione, azioni per le quali sono stati raccolti *bout* in entrambi gli studi: da un lato, sono stati confrontati fra loro gli *H-index* e gli *ABS-HI* relativi al *foraging* (*low-level task*) e quelli relativi al recupero del cibo nell'apparato (*high-level task*); dall'altro lato, il confronto ha interessato *H-index* e *ABS-HI* relativi alla manipolazione spontanea (*low-level task*) e alla manipolazione dell'apparato (*high-level task*). Dopo aver valutato le differenze nella preferenza manuale e nella sua forza a livello di gruppo, si è andati a considerare la lateralizzazione manuale dei soggetti a livello individuale, confrontando la percentuale di soggetti lateralizzati per ciascuna azione (recupero del cibo e manipolazione) nei due diversi *task*.

Innanzitutto, è stato effettuato un confronto della preferenza manuale per il recupero del cibo fra *low-level* e *high-level task*.

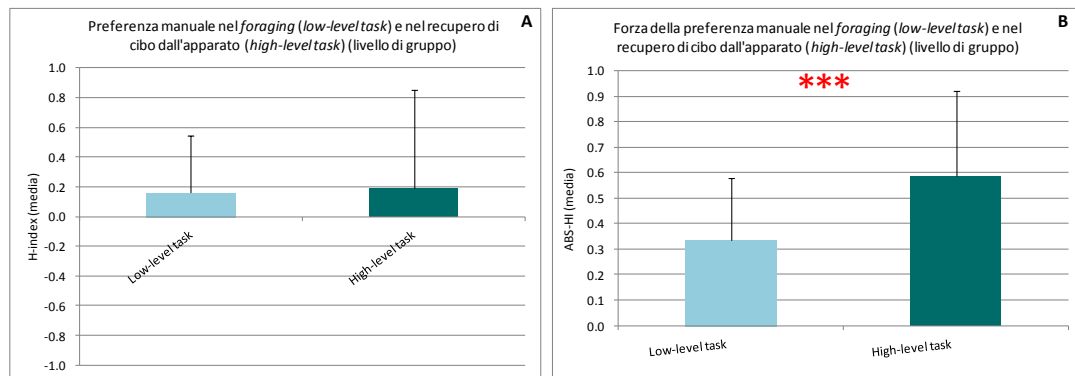


Figura 3.36: media degli *H-index* (A) e degli *ABS-HI* (B) in *foraging* (*low-level task*) e recupero del cibo dall'apparato (*high-level task*). Gli asterischi indicano una differenza significativa fra i due diversi *task*. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Seppure il valore medio degli *H-index* sia più elevato nel recupero del cibo dall'apparato (*high-level task*) (0.19 ± 0.66) rispetto che nel *foraging* (*low-level task*) (0.16 ± 0.39), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative fra *low-level* e *high-level task* (Wilcoxon test: $z = -0.274$; $p = 0.7842$) (Fig. 3.36A). Per quanto riguarda la forza della preferenza manuale, si ha lo stesso andamento e il valore medio degli *ABS-HI* è più elevato nel recupero del cibo dall'apparato (*high-level task*) (0.59 ± 0.33) rispetto che nel *foraging* (*low-level task*) (0.33 ± 0.24); dall'analisi statistica tale differenza fra *low-level* e *high-level task* risulta essere significativa (Wilcoxon test: $z = -3.454$; $p = 0.0006$) (Fig. 3.36B).

A livello individuale, per quanto riguarda il recupero del cibo, dalla tabella XIV si può vedere che, nel caso del *foraging* (*low-level task*), il 43.5% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 34.8% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$). Nel caso del recupero del cibo dall'apparato (*high-level task*), invece, sempre dalla tabella XIV, si può vedere che il 65.2% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 43.5% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$).

Successivamente, il confronto ha interessato la preferenza manuale per la manipolazione fra *low-level* e *high-level task*.

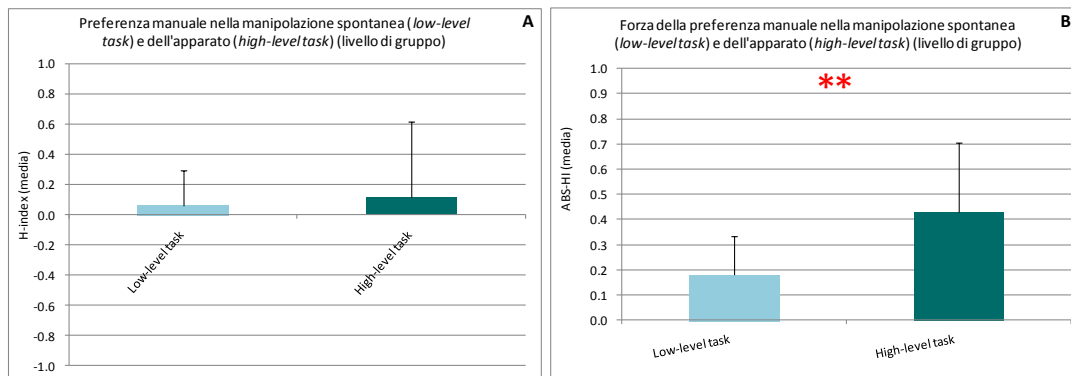


Figura 3.37: media degli *H-index* (A) e degli *ABS-HI* (B) in manipolazione spontanea (*low-level task*) e manipolazione dell'apparato (*high-level task*). Gli asterischi indicano una differenza significativa fra i due diversi *task*. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Seppure il valore medio degli *H-index* sia più elevato nella manipolazione dell'apparato (*high-level task*) (0.11 ± 0.51) rispetto che nella manipolazione spontanea (*low-level task*) (0.06 ± 0.23), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative fra *low-level* e *high-level task* nella manipolazione (Wilcoxon test: $z = -0.520$; $p = 0.6034$) (Fig. 3.37A). Per quanto riguarda la forza della preferenza manuale, si ha lo stesso andamento e il valore medio degli *ABS-HI* è più elevato nella manipolazione dell'apparato (*high-level task*) (0.43 ± 0.28) rispetto che nella manipolazione spontanea (*low-level task*) (0.18 ± 0.15). Dall'analisi statistica tale differenza nella forza della preferenza manuale fra *low-level* e *high-level task* nella manipolazione risulta essere significativa (Wilcoxon test: $z = -2.727$; $p = 0.0064$) (Fig. 3.37B).

A livello individuale, per quanto riguarda la manipolazione, dalla tabella XIV, si può notare che, nel caso della manipolazione spontanea (*low-level task*), il 13% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa e tutti gli individui lateralizzati sono destrimani ($z\text{-score} > 1.96$). Nel caso della manipolazione dell'apparato (*high-level task*), invece, il 65.2% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 43.5% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$).

Recupero del cibo							Manipolazione					
Soggetti	Low-level task (foraging)			High-level task (recupero nell'apparato)			Low-level task (manipolazione spontanea)			High-level task (manipolazione apparato)		
	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value
Ally	-0.20	-1.27	0.20	-0.27	-0.60	0.55	-0.20	-1.27	0.20	-0.05	0.00	1.0000
Avis	0.36	2.40	0.02	0.91	5.88	< 0.0001	-0.08	-0.42	0.67	0.61	6.25	< 0.0001
Belinda	0.68	4.67	< 0.0001	0.90	3.93	< 0.0001	0.36	2.40	0.02	0.79	5.75	< 0.0001
Belle	-0.16	-0.99	0.32	-0.96	-6.87	< 0.0001	0.24	1.56	0.12	-0.91	-8.24	< 0.0001
Berta	-0.16	-0.99	0.32	-0.38	-1.11	0.27	-0.24	-1.56	0.12	-0.56	-2.12	0.03
Bingo	-0.40	-2.69	0.01	-0.64	-4.58	< 0.0001	-0.20	-1.27	0.20	-0.17	-1.26	0.21
Budda	0.64	4.38	< 0.0001	0.05	0.00	1.00	0.68	4.67	< 0.0001	-0.17	-0.83	0.41
Emma	0.36	2.40	0.02	0.81	4.31	< 0.0001	0.08	0.42	0.67	0.57	3.92	< 0.0001
Freccia	0.76	5.23	< 0.0001	1.00	3.75	< 0.0001	0.04	0.14	0.89	0.62	2.94	0.00
Fulvio	0.84	5.80	< 0.0001	0.95	5.85	< 0.0001	0.08	0.42	0.67	0.59	6.21	< 0.0001
Funny	0.76	5.23	< 0.0001	1.00	3.88	< 0.0001	0.44	2.97	< 0.01	0.57	2.83	0.00
Lazzarino	0.20	1.27	0.20	1.00	4.48	< 0.0001	-0.08	-0.42	0.67	0.82	6.09	< 0.0001
Leo	0.24	1.56	0.12	0.54	2.55	0.01	0.24	1.56	0.12	0.24	1.98	0.05
Lime	-0.12	-0.71	0.48	0.85	5.12	< 0.0001	-0.20	-1.27	0.20	0.53	3.78	0.00
Lucky	0.08	0.42	0.67	-0.05	-0.16	0.87	-0.12	-0.71	0.48	-0.26	-2.50	0.01
Lucrezia	-0.20	-1.27	0.20	-0.27	-0.60	0.55	0.24	1.56	0.12	-0.08	-0.20	0.85
Lupen	-0.04	-0.14	0.89	0.31	1.37	0.17	-0.04	-0.14	0.89	0.75	3.47	0.00
Mario	-0.28	-1.84	0.06	-0.75	-4.07	< 0.0001	0.00	0.00	1.11	-0.68	-5.03	< 0.0001
Milly	0.44	2.97	< 0.01	0.65	2.43	0.01	0.08	0.42	0.67	-0.13	-0.82	0.41
Nella	0.08	0.42	0.67	-0.44	-2.74	0.01	0.12	0.71	0.48	0.10	0.66	0.51
Orni	0.24	1.56	0.12	-0.23	-0.55	0.58	0.04	0.14	0.89	-0.17	-0.29	0.14
Smee	-0.08	-0.42	0.67	-0.09	-0.44	0.66	0.08	0.42	0.67	-0.43	-4.02	< 0.0001
Yaris	-0.36	-2.40	0.02	-0.49	-3.65	0.00	-0.24	-1.56	0.12	-0.05	-0.25	0.80

Tabella XIV: preferenza manuale a livello individuale nel recupero del cibo e nella manipolazione: vengono riportate la preferenza manuale nel *foraging* (*low-level task*) e nel recupero del cibo dall'apparato (*high-level task*) e nella manipolazione spontanea (*low-level task*) e manipolazione dell'apparato (*high-level task*). La tabella riporta il nome dei soggetti e informazioni relative alla preferenza manuale: per ciascuna azione e per ciascun individuo sono riportati *H-index*, *z-score* e relativo *p-value* calcolati con il test binomiale. I valori in rosso indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa in una determinata azione (mancini: *z-score* < -1.96; destrimani: *z-score* > 1.96).

3.3. TOOL-USE TASK: PREFERENZA MANUALE IN UN COMPITO COMPLESSO NEGLI SCIMPANZÉ

Nell'ambito della "*Task Complexity Theory*", una delle azioni ritenute potenzialmente in grado di evocare una preferenza manuale per la sua complessità sia dal punto di vista cognitivo sia da quello motorio è l'uso di strumenti. Per quanto riguarda la letteratura circa la preferenza manuale nell'uso di strumenti nei primati non-umani, alcuni autori avrebbero riportato una lateralizzazione molto forte ma presente unicamente a livello individuale (es.: Marchant & McGrew, 1996; McGrew & Marchant, 1999; Lonsdorf & Hopkins, 2005), mentre in altri studi sarebbe stata riscontrata una preferenza manuale estesa a livello di popolazione per questa azione (Lonsdorf & Hopkins, 2005; Bogart *et al.*, 2012).

In questo studio, si è andati a valutare se la complessità del compito e, nello specifico l'uso di strumenti, possa influenzare la preferenza manuale nelle scimmie antropomorfe, in cui questa attività sembra essere ampiamente diffusa (Tomasello & Call, 1997). A tale scopo, sono stati raccolti dati sull'uso delle mani in due gruppi di scimpanzé durante l'interazione con degli apparati sperimentali, che poteva avvenire sia attraverso l'uso di strumenti, sia utilizzando le mani (*tool-use task*). Innanzitutto, è stata valutata la preferenza manuale nelle diverse azioni compiute durante l'interazione con gli apparati sperimentali, valutando la simmetria della distribuzione degli *H-index* e l'influenza di fattori quali sesso ed età sulla lateralizzazione manuale in un compito complesso. Successivamente, si è andati a confrontare la preferenza manuale (*H-index*) e la sua forza (*ABS-HI*) fra azioni analoghe effettuate nel *low-level task* e nel *tool-use task*.

3.3.1 La preferenza manuale nelle diverse azioni di un compito complesso (*tool-use task*) negli scimpanzé

Innanzitutto, si è andati a valutare la preferenza manuale nelle diverse azioni considerate durante l'interazione con l'apparato nel *tool-use task* negli scimpanzé. Per ciascuna azione, l'analisi è stata effettuata sia a livello di gruppo, testando la simmetria della distribuzione degli *H-index* con il *one-sample-sign test*, sia a livello individuale, calcolando gli *z-score* attraverso un test binomiale.

In primo luogo, è stata valutata la preferenza manuale a livello di gruppo nelle diverse azioni del *tool-use task*.

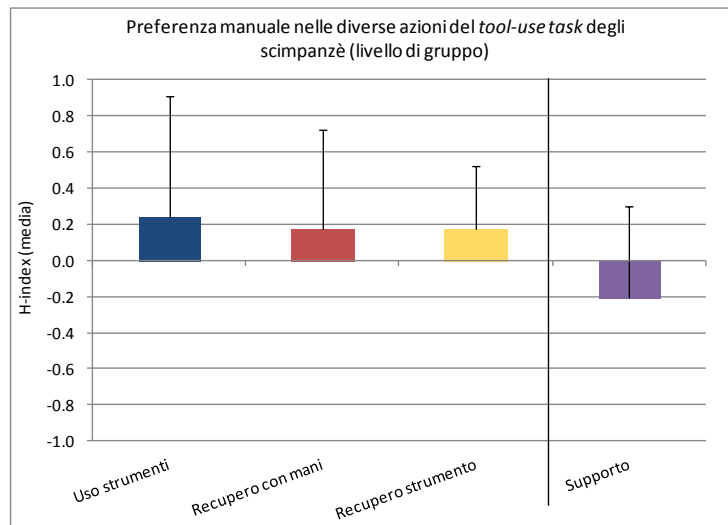


Figura 3.38: media degli *H-index* nelle diverse azioni del *tool-use task*: a sinistra le azioni che si esplicano principalmente con la mano destra (uso di strumenti; recupero con mani e recupero strumento); a destra quelle che si esplicano principalmente con la mano sinistra (supporto posturale). Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Nel grafico di figura 3.38 si vede che l'uso di strumenti, il recupero con mani e il recupero dello strumento sono azioni caratterizzate da un valore medio positivo degli *H-index* (uso di strumenti: 0.24 ± 0.67 ; recupero con mani: 0.18 ± 0.53 ; recupero strumento: 0.17 ± 0.35) e sono pertanto le azioni del compito bi-manuale che avvengono maggiormente con la mano destra; per quanto riguarda invece il supporto posturale, il valore medio degli *H-index* risulta essere negativo (-0.21 ± 0.50), per cui tale azione del compito bi-manuale si esplica principalmente con la mano sinistra. Successivamente, è stato effettuato un confronto della preferenza manuale fra le azioni del compito bi-manuale fra loro indipendenti, cioè uso di strumenti, recupero con mani e recupero dello strumento. Nonostante il valore degli *H-index* sia più elevato nell'uso di strumenti (0.24 ± 0.67), seguito da recupero con mani (0.18 ± 0.55) e, infine, recupero dello strumento (0.17 ± 0.35), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative nella preferenza manuale fra le diverse azioni (Friedman test: $\chi^2 = 2.235$; $p = 0.3270$).

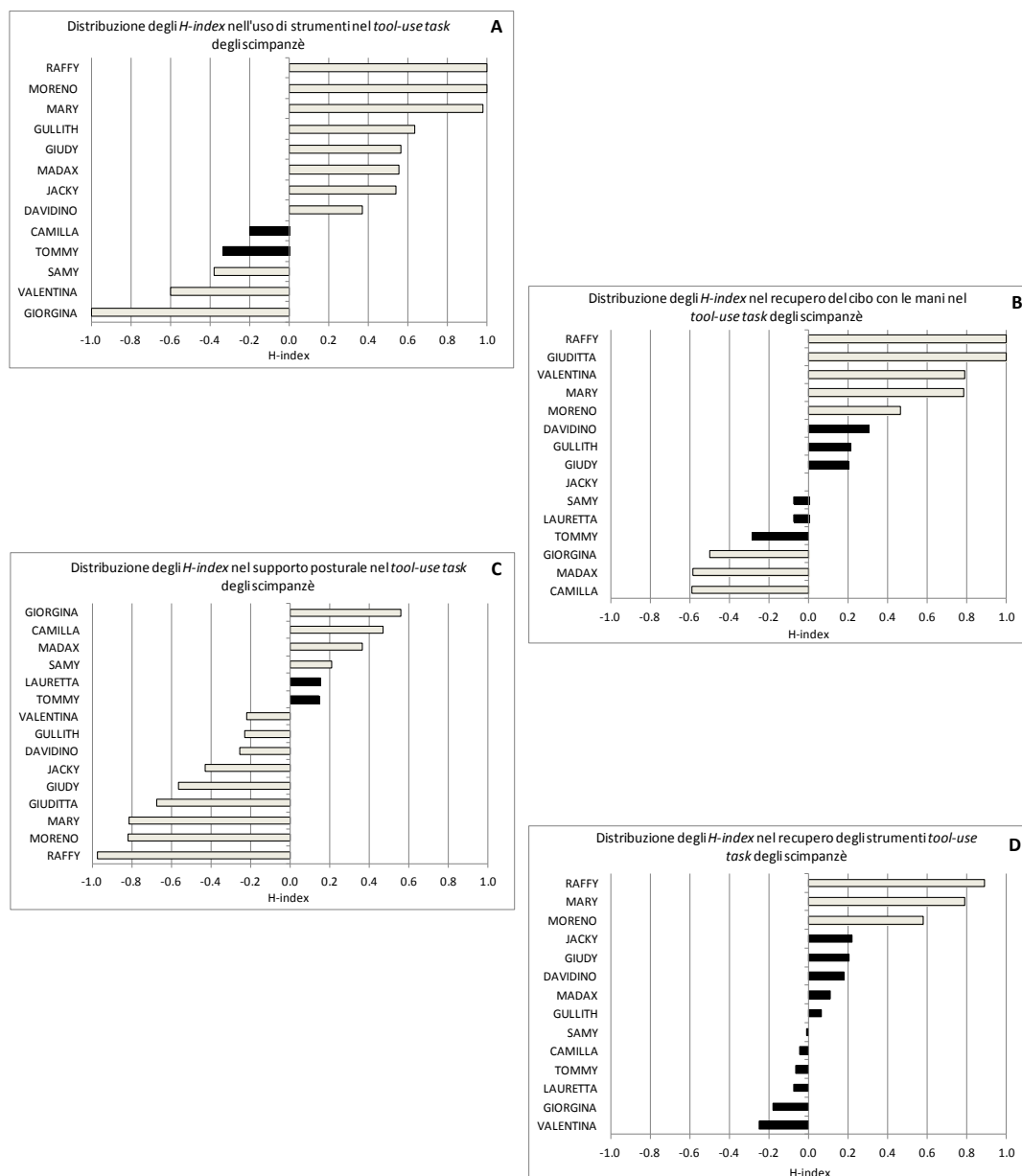


Figura 3.39: distribuzione degli *H-index* nelle diverse azioni del *tool-use task* negli scimpanzé: A) uso di strumenti; B) supporto posturale; C) recupero con mani; D) recupero dello strumento. Le barre grigio chiaro indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa ($z\text{-score} < -1.96$; $z\text{-score} > +1.96$).

Nei grafici di figura 3.39 si vedono le distribuzioni degli *H-index* relativi alle diverse azioni considerate nel *tool-use task* negli scimpanzé. Dall'analisi statistica tali distribuzioni risultano essere simmetriche, per cui non sembra esistere una preferenza manuale a livello di gruppo per alcuna delle azioni considerate (*one-sample sign test*: uso di strumenti: $p = 0.5811$; recupero con mani: $p = 0.7905$; supporto posturale: $p = 0.6072$; recupero strumento: $p = 0.7905$).

Soggetto	Sesso	età	Rearing	Uso di strumenti			Recupero con mani			Supporto posturale			Recupero strumento		
				H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value
Camilla	F	15	Hand	-0.20	-0.32	0.75	-0.59	-4.54	< 0.0001	0.47	4.29	< 0.0001	-0.04	0.00	1.00
Davidino	M	13	Hand	0.37	2.03	0.04	0.30	1.25	0.21	-0.25	-2.08	0.04	0.18	0.64	0.52
Giorgina	F	11	Parent	-1.00	-4.90	< 0.0001	-0.50	-2.25	0.02	0.56	4.68	< 0.0001	-0.18	-0.64	0.52
Giuditta	F	7	Hand	-	-	-	1.00	7.14	< 0.0001	-0.67	-5.38	< 0.0001	-	-	-
Giudy	F	41	Parent	0.56	7.23	< 0.0001	0.20	1.42	0.16	-0.56	-8.68	< 0.0001	0.21	1.58	0.11
Gullith	M	26	Hand	0.64	2.77	< 0.01	0.21	1.14	0.26	-0.23	-1.98	0.05	0.07	0.00	1.00
Jacky	M	25	Hand	0.54	4.22	< 0.0001	0.00	0.00	1.10	-0.43	-2.86	0.00	0.22	1.17	0.24
Lauretta	F	11	Hand	-	-	-	-0.08	-0.50	0.62	0.15	1.23	0.22	-0.08	0.00	1.00
Madax	F	3	Parent	0.56	2.12	0.03	-0.58	-5.92	< 0.0001	0.36	4.17	< 0.0001	0.11	0.24	0.81
Mary	F	23	Hand	0.98	9.80	< 0.0001	0.79	8.91	< 0.0001	-0.81	-14.03	< 0.0001	0.79	6.77	< 0.0001
Moreno	M	26	Hand	1.00	12.08	< 0.0001	0.46	4.72	< 0.0001	-0.82	-12.19	< 0.0001	0.58	5.11	< 0.0001
Raffy	M	26	Hand	1.00	10.86	< 0.0001	1.00	9.06	< 0.0001	-0.98	-15.04	< 0.0001	0.89	6.40	< 0.0001
Samy	F	41	Parent	-0.38	-4.62	< 0.0001	-0.07	-0.49	0.63	0.21	2.76	0.01	-0.01	0.00	1.00
Tommy	M	16	Hand	-0.33	-1.18	0.24	-0.29	-1.70	0.09	0.14	1.14	0.25	-0.07	-0.18	0.86
Valentina	F	7	Parent	-0.60	-4.10	< 0.0001	0.79	8.28	< 0.0001	-0.22	-2.97	< 0.01	-0.25	-1.24	0.22

Tabella XV: preferenza manuale a livello individuale nelle diverse azioni del *tool-use task* negli scimpanzè. La tabella riporta nome, specie, sesso (F = femmina; M = maschio), età (anni al momento della raccolta dati) e tipo di allevamento (*rearing*) (*hand* = allevato a mano; *parent* = allevato dai genitori naturali) dei soggetti e informazioni relative alla preferenza manuale: per ciascuna azione e per ciascun individuo sono riportati *H-index*, gli *z-score* e i relativi *p-value* calcolati con il test binomiale. I valori in rosso indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa in una determinata azione (mancini: *z-score* < -1.96; destrimani: *z-score* > 1.96).

Successivamente, si è andati a valutare la preferenza manuale a livello individuale nelle diverse azioni del *tool-use task*. Per quanto riguarda l'uso di strumenti, l'84.6% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 61.5% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.39A; Tab. XV). Quando il recupero del cibo dall'apparato avviene con le mani (recupero con mani), il 53.3% dei soggetti risulta avere una preferenza manuale significativa; in particolare, il 33.3% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.39B; Tab. XV). Nel caso del supporto posturale durante l'interazione con gli apparati, l'86.6% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 26.6% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.39C; Tab. XV). Per quanto riguarda, infine, il recupero degli strumenti, il 20% dei soggetti risulta avere una preferenza manuale significativa e tutti gli individui lateralizzati sono significativamente destrimani ($z\text{-score} > 1.96$) (Fig. 3.39D; Tab. XV).

3.3.2 Effetto del sesso sulla preferenza manuale nel *tool-use task* negli scimpanzé

Per valutare l'influenza del sesso dei soggetti sulla loro preferenza manuale in un compito complesso, si è andati a confrontare sia gli *H-index* sia gli *ABS-HI* fra femmine e maschi, effettuando l'analisi per ciascuna delle azioni considerate nel *tool-use task*.

In primo luogo, si è andati a confrontare la preferenza manuale (*H-index*) in femmine e maschi nel *tool-use task* degli scimpanzé.

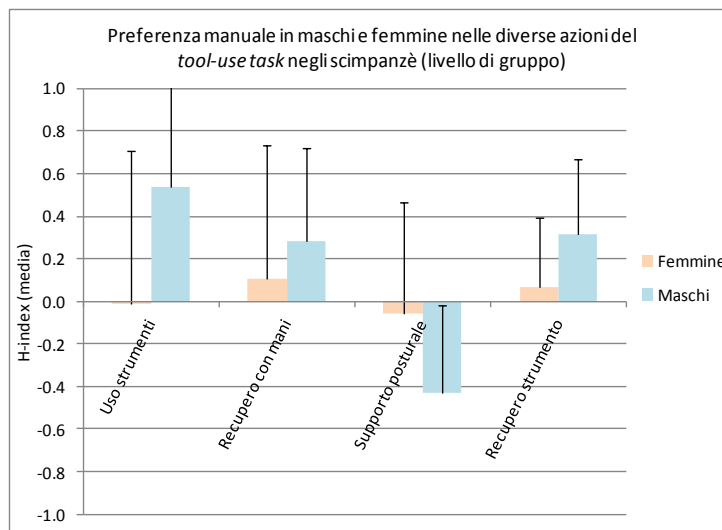


Figura 3.40: valore medio degli *H-index* nelle diverse azioni del *tool-use task* in femmine e maschi di scimpanzé. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Nonostante il valore medio degli *H-index* sia più elevato nei maschi rispetto che nelle femmine per quanto riguarda uso di strumenti (femmine: -0.01 ± 0.72 ; maschi: 0.54 ± 0.49), recupero con mani (femmine: 0.11 ± 0.63 ; maschi: 0.28 ± 0.44) e recupero dello strumento (femmine: 0.07 ± 0.33 ; maschi: 0.31 ± 0.36), mentre mostra un andamento opposto nel supporto posturale (femmine: -0.06 ± 0.52 ; maschi: $-0.43 \pm$

0.41), dall'analisi statistica non emergono differenze significative nella preferenza manuale fra femmine e maschi (Mann-Whitney test: uso di strumenti: $U = 11$, $p = 0.1520$; recupero con mani: $U = 19.5$, $p = 0.3759$; supporto posturale: $U = 13$, $p = 0.0990$; recupero strumento: $U = 23$, $p = 0.8973$) (Fig. 3.40).

Successivamente, il confronto ha interessato la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) in femmine e maschi nel *tool-use task* degli scimpanzé.

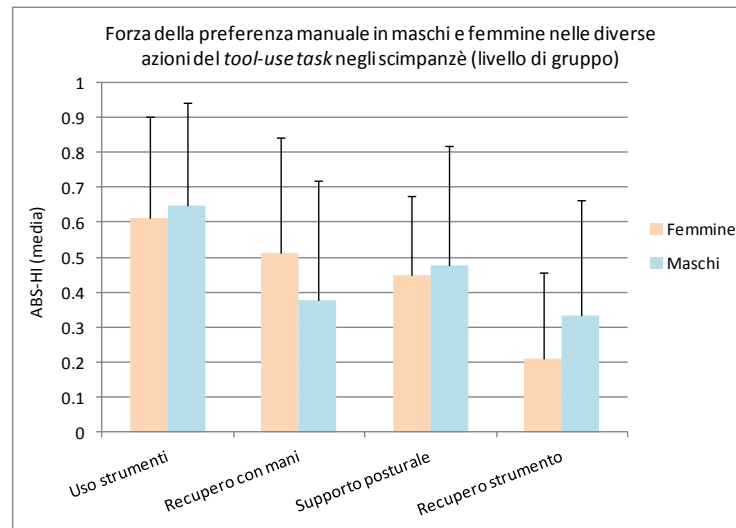


Figura 3.41: valore medio degli *ABS-HI* nelle diverse azioni del *tool-use task* in femmine e maschi di scimpanzé. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Per quanto riguarda la forza della preferenza manuale, nonostante il valore medio degli *ABS-HI* sia più elevato nei maschi rispetto che nelle femmine per quanto riguarda uso di strumenti (femmine: 0.61 ± 0.29 ; maschi: 0.65 ± 0.30), supporto posturale (femmine: 0.45 ± 0.23 ; maschi: 0.47 ± 0.34) e recupero dello strumento (femmine: 0.21 ± 0.25 ; maschi: 0.33 ± 0.33), mentre mostra un andamento opposto nel recupero con mani (femmine: 0.51 ± 0.33 ; maschi: 0.38 ± 0.34), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative fra femmine e maschi nella forza della preferenza manuale (Mann-Whitney test: uso di strumenti: $U = 20$, $p = 0.8858$; recupero con mani: $U = 20.5$, $p = 0.4432$; supporto posturale: $U = 26$, $p = 0.9062$; recupero strumento: $U = 18.5$, $p = 0.4767$) (Fig. 3.41).

3.3.3 Effetto dell'età sulla preferenza manuale nel *tool-use task* degli scimpanzé

Al fine di stabilire se la preferenza manuale in un compito complesso subisca variazioni a seconda dell'età dei soggetti, si è scelto di valutare la correlazione fra gli *H-index* e gli *ABS-HI* e l'età dei soggetti, espressa in anni al momento della raccolta dati. L'analisi è stata effettuata per ciascuna delle azioni considerate nel *tool-use task*.

Innanzitutto, è stata valutata la correlazione fra preferenza manuale (*H-index*) ed età dei soggetti nel *tool-use task* degli scimpanzé.

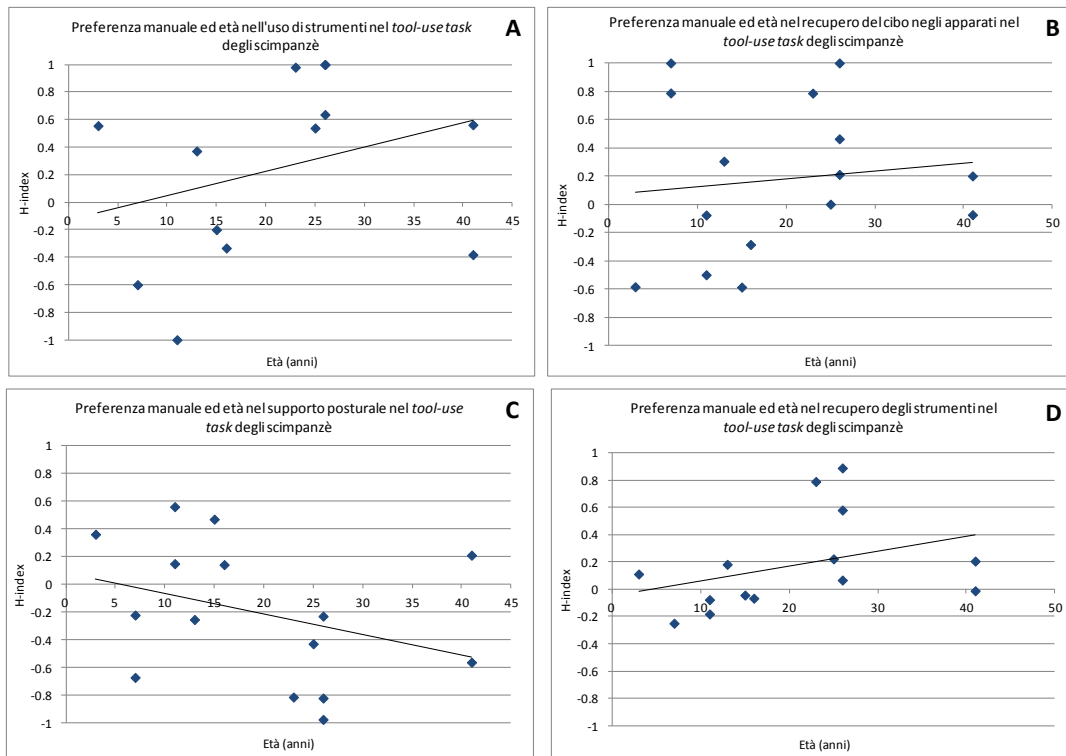


Figura 3.42: correlazione fra i valori degli *H-index* (Y) e l'età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) (X) nelle diverse azioni del *tool-use task* degli scimpanzé.

Per quanto riguarda la preferenza manuale in tutte le azioni considerate, ovvero uso di strumenti (Fig. 3.42A), recupero con mani (Fig. 3.42B), supporto posturale (Fig. 3.42C) e recupero dello strumento (Fig. 3.42D) non sono emerse correlazioni significative fra *H-index* ed età espressa in anni (Spearman corr.: uso di strumenti: $\rho = 0.434$, $p = 0.1326$; recupero con mani: $\rho = 0.158$, $p = 0.5534$; supporto posturale: $\rho = -0.403$, $p = 0.1320$; recupero strumento: $\rho = 0.553$, $p = 0.05$).

Successivamente, è stata valutata la correlazione fra la forza della preferenza manuale (*ABS-HI*) e l'età dei soggetti nel *tool-use task* degli scimpanzé.

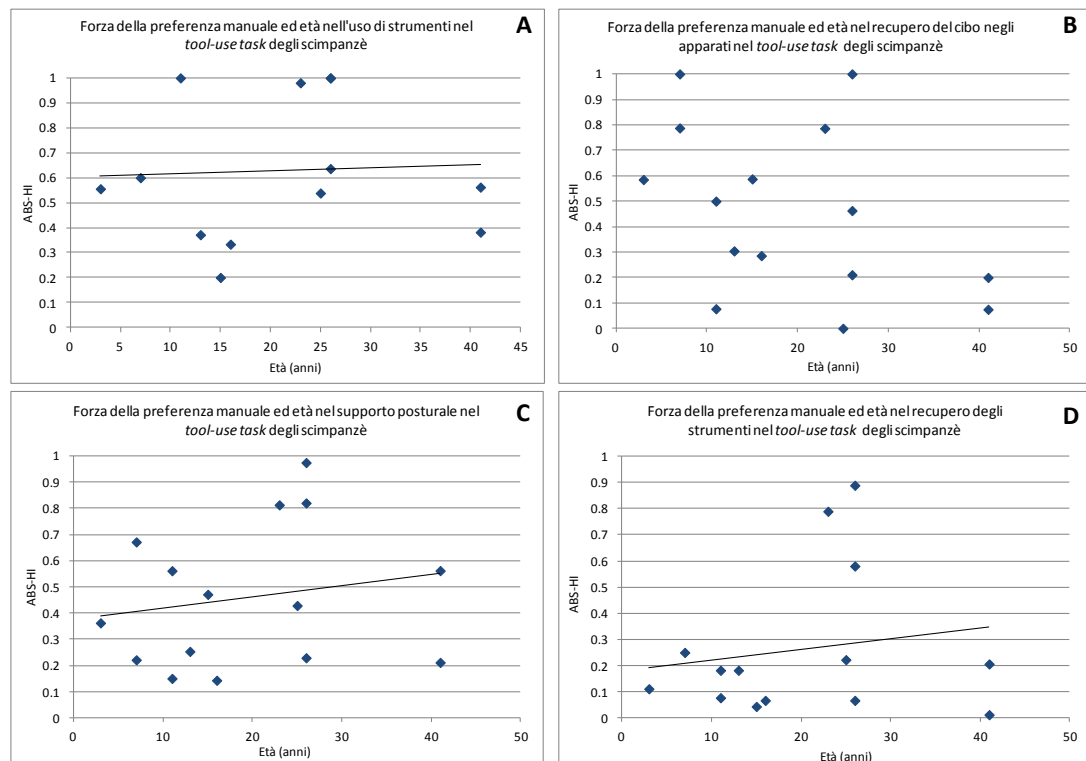


Figura 3.43: correlazione fra i valori degli *ABS-HI* (Y) e l'età dei soggetti (anni al momento della raccolta dati) (X) nelle diverse azioni del *tool-use task* degli scimpanzé.

Andando a considerare la forza della preferenza manuale, per tutte le azioni considerate, ovvero uso di strumenti (Fig. 3.43A), recupero con mani (Fig. 3.43B), supporto posturale (Fig. 3.43C) e recupero dello strumento (Fig. 3.43D) non sono emerse correlazioni significative fra *ABS-HI* ed età dei soggetti (Spearman corr.: uso di strumenti: $\rho = 0.153$, $p = 0.5961$; recupero con mani: $\rho = -0.451$, $p = 0.0918$; supporto posturale: $\rho = 0.201$, $p = 0.4514$; recupero strumento: $\rho = 0.052$, $p = 0.8510$).

3.3.4 La preferenza manuale in compiti semplici e complessi: *low-level task* vs *tool-use task* negli scimpanzé

Al fine di comprendere se la complessità del compito influenzi in qualche modo la preferenza manuale degli scimpanzé studiati, si è scelto di confrontare gli *H-index* e gli *ABS-HI* fra *low-level task* e *tool-use task*, comparando i dati raccolti per azioni analoghe fra i due diversi studi. Nello specifico, è stato effettuato un confronto fra la preferenza manuale nel recupero del cibo e nella manipolazione: da un lato, sono stati confrontati fra loro gli *H-index* e gli *ABS-HI* relativi al *foraging* (*low-level task*) e al recupero del cibo con mani nell'apparato (*tool-use task*); dall'altro lato, il confronto ha interessato *H-index* e *ABS-HI* relativi alla manipolazione spontanea (*low-level task*) e all'uso di strumenti (*tool-use task*). Dopo aver valutato le differenze nella preferenza manuale e nella sua forza a livello di gruppo, si è andati a

considerare la lateralizzazione manuale dei soggetti a livello individuale, confrontando la percentuale di individui lateralizzati per ciascuna azione (recupero del cibo e manipolazione) nei due diversi *task*.

In primo luogo, si è andati a confrontare la preferenza manuale per il recupero del cibo fra *low-level task* e *tool-use task*.

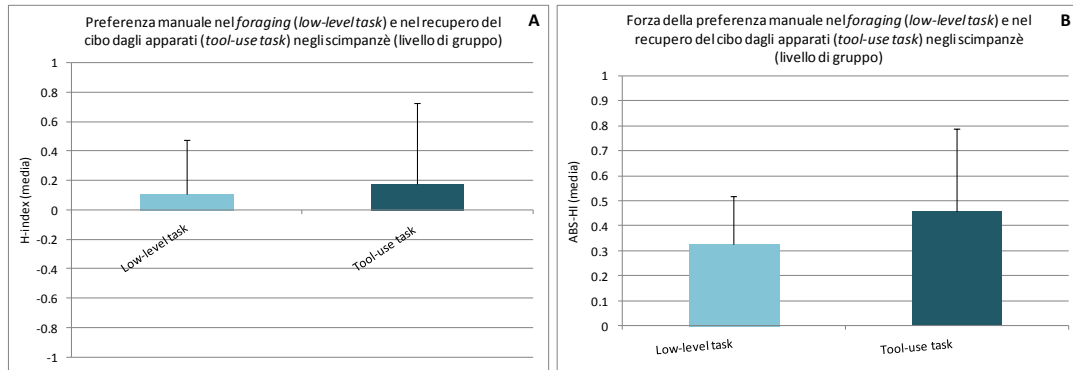


Figura 3.44: media degli *H-index* (A) e degli *ABS-HI* (B) in *foraging* (*low-level task*) e recupero del cibo con le mani dall'apparato (*tool-use task*). Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Nonostante il valore medio degli *H-index* sia più elevato nel recupero del cibo con mani dall'apparato (*tool-use task*) (0.18 ± 0.55) rispetto che nel *foraging* (*low-level task*) (0.11 ± 0.37), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative fra *low-level* e *tool-use task* nel recupero del cibo (Wilcoxon test: $z = -0.785$; $p = 0.4325$) (Fig. 3.44A).

Per quanto riguarda la forza della preferenza manuale, si ha lo stesso andamento e il valore medio degli *ABS-HI* è più elevato nel recupero del cibo con mani (*tool-use task*) (0.46 ± 0.33) rispetto che nel *foraging* (*low-level task*) (0.33 ± 0.19). Tuttavia, anche in questo caso dall'analisi statistica non sono emerse differenze significative fra *low-level* e *high-level task* nel recupero del cibo (Wilcoxon test: $z = -1.888$; $p = 0.06$) (Fig. 3.44B).

A livello individuale, per quanto riguarda il recupero del cibo, dalla tabella XVI si può vedere che, nel caso del *foraging* (*low-level task*), il 53.3% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 40% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$). Nel caso del recupero del cibo con mani dall'apparato (*tool-use task*), invece, sempre dalla tabella XVI, si può vedere che il 53.3% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 33.3% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$).

Successivamente, si è andati a confrontare la preferenza manuale nella manipolazione fra *low-level task* e *tool-use task*.

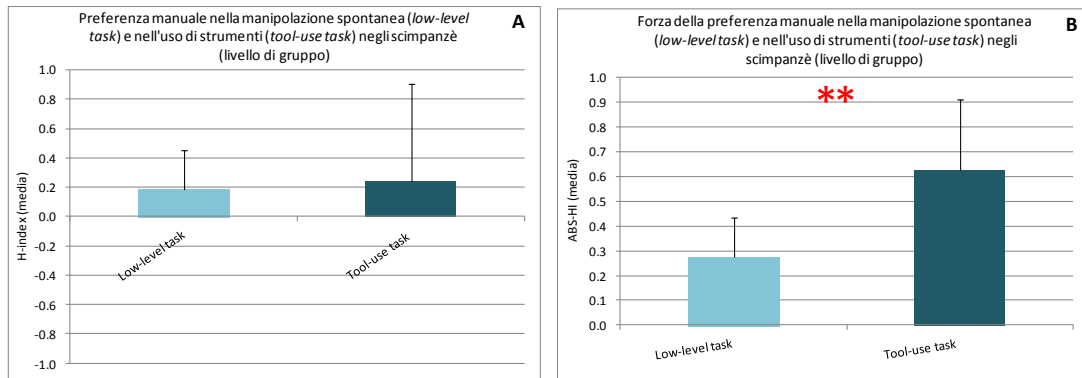


Figura 3.45: media degli *H-index* (A) e degli *ABS-HI* (B) in manipolazione spontanea (*low-level task*) e uso di strumenti (*tool-use task*). Gli asterischi indicano una differenza significativa fra i due compiti. Le barre di errore indicano la deviazione standard.

Seppure il valore medio degli *H-index* sia più elevato nell'uso di strumenti (*tool-use task*) (0.24 ± 0.67) rispetto che nella manipolazione spontanea (*low-level task*) (0.18 ± 0.27), l'analisi statistica non evidenzia differenze significative fra *low-level* e *tool-use task* (Wilcoxon test: $z = -0.210$; $p = 0.8339$) (Fig. 3.45A).

Per quanto riguarda la forza della preferenza manuale, si ha lo stesso andamento e il valore medio degli *ABS-HI* è più elevato nell'uso di strumenti (*tool-use task*) (0.63 ± 0.28) rispetto che nella manipolazione spontanea (*low-level task*) (0.28 ± 0.16). L'analisi statistica evidenzia differenze significative nella forza della preferenza manuale fra *low-level* e *tool-use task* nella manipolazione (Wilcoxon test: $z = -2.691$; $p = 0.0071$) (Fig. 3.45B).

A livello individuale, per quanto riguarda la manipolazione, dalla tabella XVI si può vedere che, nel caso della manipolazione spontanea (*low-level task*), il 30.8% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa e tutti gli individui lateralizzati sono significativamente destrimani ($z\text{-score} > 1.96$). Nel caso dell'uso di strumenti (*tool-use task*), invece, sempre dalla tabella XVI, si può vedere che l'84.6% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa; in particolare, il 61.5% è significativamente destrimane ($z\text{-score} > 1.96$).

Soggetti	Low-level task (foraging)			Apparato sperimentale (recupero con mani)			Low-level task (manipolazione spontanea)			Apparato sperimentale (uso di strumenti)		
	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value	H-index	z-score	p-value
Camilla	0.28	1.84	0.06	-0.59	-4.54	< 0.0001	0.56	3.82	< 0.0001	-0.20	-0.32	0.75
Davidino	-0.28	-1.84	0.06	0.30	1.25	0.21	0.32	2.12	0.03	0.37	2.03	0.04
Giorgina	-0.32	-2.12	0.03	-0.50	-2.25	0.02	-0.28	-1.84	0.06	-1.00	-4.90	< 0.0001
Giuditta	0.56	3.82	< 0.0001	1.00	7.14	< 0.0001	0.56	3.82	< 0.0001	-	-	-
Giudy	-0.20	-1.27	0.20	0.20	1.42	0.16	0.28	1.84	0.06	0.56	7.23	< 0.0001
Gullith	0.32	2.12	0.03	0.21	1.14	0.26	0.08	0.42	0.67	0.64	2.77	< 0.01
Jacky	0.08	0.42	0.67	0.00	0.00	1.10	0.16	0.99	0.32	0.54	4.22	< 0.0001
Lauretta	-0.08	-0.42	0.67	-0.08	-0.50	0.62	0.2	1.27	0.20	-	-	-
Madax	-0.56	-3.82	< 0.0001	-0.58	-5.92	< 0.0001	-0.24	-1.56	0.12	0.56	2.12	0.03
Mary	0.56	3.82	< 0.0001	0.79	8.91	< 0.0001	0.36	2.4	0.02	0.98	9.80	< 0.0001
Moreno	0.32	2.12	0.03	0.46	4.72	< 0.0001	0.48	3.25	< 0.001	1.00	12.08	< 0.0001
Raffy	0.60	4.10	< 0.0001	1.00	9.06	< 0.0001	0.36	2.4	0.02	1.00	10.86	< 0.0001
Samy	-0.08	-0.42	0.67	-0.07	-0.49	0.63	0.04	0.14	0.89	-0.38	-4.62	< 0.0001
Tommy	0.52	3.54	< 0.01	-0.29	-1.70	0.09	0.36	2.4	0.02	-0.33	-1.18	0.24
Valentina	-0.12	-0.71	0.48	0.79	8.28	< 0.0001	-0.08	-0.42	0.67	-0.60	-4.10	< 0.0001

Tabella XVI: preferenza manuale a livello individuale nel recupero del cibo e nella manipolazione: vengono riportate la preferenza manuale nel *foraging* (*low-level task*) e nel recupero del cibo dall'apparato (*tool-use task*) e nella manipolazione spontanea (*low-level task*) e manipolazione dell'apparato (*tool-use task*). La tabella riporta il nome dei soggetti e informazioni relative alla preferenza manuale: per ciascuna azione e per ciascun individuo sono riportati *H-index*, *z-score* e relativi valori del *p-value* calcolati con il test binomiale. I valori in rosso indicano i soggetti con una preferenza manuale significativa in una determinata azione (mancini: *z-score* < -1.96; destrimani: *z-score* > 1.96).

4.

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Le asimmetrie comportamentali sono ampiamente diffuse nel regno animale, sono state riscontrate in un grande numero di *taxa* viventi, dagli invertebrati ai vertebrati e sembrano essere correlate a una lateralizzazione delle funzioni cerebrali (per *review*: Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013). Nell'uomo, l'asimmetria comportamentale più evidente è la preferenza manuale, dato che fra il 70% e il 90% degli esseri umani mostra una preferenza per la mano destra in azioni diverse, che sembra permanere invariata in culture ed epoche differenti (McManus, 2002; Annett, 2006; Corballis, 2009). Sapere se anche nelle altre specie viventi e in particolare nei primati non-umani, filogeneticamente più vicini all'uomo, esista o meno una preferenza manuale può essere di estrema utilità per comprendere il valore adattativo e l'evoluzione di questa asimmetria così pronunciata nell'essere umano. Per quanto riguarda i primati non-umani, lo studio della preferenza manuale non fornisce risultati omogenei, in quanto mentre alcuni autori non avrebbero riportato alcuna tendenza all'uso dell'una o dell'altra mano a livello di popolazione (McGrew & Marchant, 1997; Papademetriou *et al.* 2005), altri l'avrebbero invece riscontrata in alcune specie, in particolare nelle scimmie antropomorfe (per *review*: Hopkins, 2006; 2007). In base ai risultati presenti in letteratura circa la preferenza manuale nei primati non-umani, in passato sono state formulate alcune teorie volte a spiegare l'evoluzione della lateralizzazione manuale nell'uomo: secondo alcuni autori, la preferenza manuale nei primati non-umani sarebbe associata a fattori come postura (MacNeilage *et al.*, 1987) e complessità del compito (Fagot & Vauclair, 1991), mentre secondo altri sarebbe dovuta ad esperienza ed apprendimento individuale (Warren *et al.*, 1977).

Per quanto riguarda la postura, una delle principali teorie presenti in letteratura circa l'evoluzione della preferenza manuale dei primati non-umani è la *Postural Origin Theory*, che lega la comparsa di questa asimmetria alla necessità di fornire supporto posturale durante la predazione in ambiente arboricolo, che avrebbe spinto i primati ancestrali (es.: proscimmie) a utilizzare la mano destra per restare aggrappati agli alberi, mentre la sinistra si specializzava nella cattura degli insetti. Nel corso dell'evoluzione, il passaggio a uno stile di vita più terrestre avrebbe svincolato la mano destra dall'onere del supporto posturale, consentendole di specializzarsi in altre azioni più precise, come ad esempio la manipolazione, fino ad arrivare all'uomo, in cui si specializza in una gamma di azioni complesse sempre più ampia (MacNeilage *et al.*, 1987) (Cap. 1, Par. 1.5.1).

Un'ulteriore teoria volta a spiegare la preferenza manuale dei primati è la *Task Complexity Theory*, secondo cui la preferenza manuale comparirebbe in compiti nuovi e complessi da un punto di vista motorio e cognitivo (*high-level task*), ma non si esprimerebbe in azioni semplici e spontanee, facenti parte del repertorio

comportamentale quotidiano dei soggetti (*low-level task*) (Fagot & Vauclair, 1991) (Cap. 1, Par. 1.5.3).

Fra i fattori che possono influenzare la preferenza manuale degli individui, e che vanno pertanto considerati per ottenere risultati più chiari, si annoverano sesso ed età dei soggetti, dato che sia fattori endogeni, come ad esempio gli ormoni sessuali, sia l'esperienza e l'apprendimento individuali sembrano influenzare lo sviluppo cerebrale e quindi la lateralizzazione dei soggetti (es.: Geschwind & Galaburda, 1985; Westergaard *et al.*, 2004; Meunier *et al.*, 2011; Schmitt *et al.*, 2008; Meguerditchian *et al.*, 2011). Per rendere più consistenti i risultati ottenuti, si è scelto di valutare anche l'influenza del sesso e dell'età dei soggetti sulla loro preferenza manuale; inoltre, poiché aspetti legati a ecologia, biologia e temperamento di una determinata specie sembrano alla base di variazioni nella preferenza manuale dei primati non-umani (Westergaard *et al.*, 2001), si è andati a confrontare tale asimmetria non solo fra i diversi gruppi (scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe), ma anche fra le singole specie che li compongono.

4.1 La preferenza manuale in azioni semplici e spontanee (*low-level task*)

Un primo obiettivo di questo studio è stato valutare la preferenza manuale in azioni semplici e spontanee (*low-level task*), ovvero facenti parte del repertorio comportamentale naturale dei primati non-umani, nel campione studiato, composto da scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe. Nello specifico, le azioni considerate sono state *foraging*, manipolazione e locomozione.

Dai risultati di questo studio, considerando tutte le azioni assieme, è emerso innanzitutto un *bias* verso valori positivi nella distribuzione degli *H-index*, che suggerisce una preferenza a livello di gruppo per la mano destra. Questo risultato sembra in accordo con quanto riportato in letteratura da alcuni autori (per *review*: Hopkins, 2006; 2007). Nonostante il riscontro di una preferenza manuale a livello di gruppo, la ridotta percentuale di soggetti destrimani (35%) e l'elevata percentuale di soggetti ambidestri emersa dall'analisi a livello individuale (oltre il 50% degli individui non mostrano una preferenza manuale significativa) spinge ad escludere evidenti similitudine fra la lateralizzazione manuale dei primati non-umani e quella dell'uomo, in cui fra 70% e 90% dei soggetti sembra essere destrimane (McManus, 2002; Corballis, 2009). Tuttavia, alcuni studi della preferenza manuale in azioni naturali nell'essere umano condotti in popolazioni pre-letterate sembrano suggerire che, pur essendoci una dominanza della mano destra costante, essa risulta più debole (45:55, sinistra su destra) rispetto a quella delle popolazioni letterate studiate più di frequente (Marchant *et al.*, 1995). Pertanto, al fine di tracciare l'evoluzione della lateralizzazione manuale nei primati, ulteriori studi dovrebbero considerare l'uso delle mani nell'uomo, concentrandosi su azioni semplici e naturali, comparabili con quelle di altre specie di primati, possibilmente in popolazioni pre-litterate o in soggetti giovani, in età prescolare.

Alla luce del ridotto numero di soggetti lateralizzati a livello individuale, poiché la specializzazione emisferica sembra essere vantaggiosa a prescindere dalla direzione

della lateralizzazione che ne consegue, il riscontro di una preferenza manuale a livello di gruppo potrebbe supportare la recente ipotesi secondo cui la lateralizzazione comparirebbe come strategia evolutivamente stabile (ESS). In particolare, nelle specie sociali potrebbero esserci dei vincoli legati alla socialità che spingono gli individui ad uniformare o meno le loro asimmetrie con quelle di altri individui nel gruppo (Vallortigara & Rogers, 2005; Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013). In alternativa, la lateralizzazione manuale potrebbe essere un prodotto secondario derivante da altre forme di lateralizzazione che si sarebbero evolute come strategie evolutivamente stabili: è cioè possibile che quando un'asimmetria si uniforma nella popolazione producendo un *bias* in una specifica direzione, anche altre asimmetrie irrilevanti nelle interazioni sociali subiscano lo stesso processo, a causa dell'organizzazione a livello emisferico che può "lateralizzare" altri comportamenti o strutture (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).

Per quanto riguarda la preferenza manuale nell'ambito di ciascuna azione, seppure non sia emersa alcuna preferenza manuale a livello di gruppo per il *foraging*, sia la distribuzione degli *H-index* relativi alla manipolazione sia quella relativa alla locomozione mostrano un *bias* significativo verso valori positivi, suggerendo una preferenza per la mano destra a livello di gruppo nel manipolare oggetti e nel dare inizio alla locomozione quadrupede. Inoltre, la significatività nell'ambito della locomozione è stata riscontrata non solo a livello dell'intero campione ($N = 58$), ma anche nell'ambito di ciascun gruppo (scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe), suggerendo che la preferenza per la mano destra caratterizzi l'inizio della locomozione quadrupede in gruppi filogeneticamente distinti. Il riscontro di un *bias* nel dare inizio al movimento con la mano destra spinge a ipotizzare un'implicazione della postura nella comparsa della preferenza manuale. In particolare, questo risultato sembra supportare altri studi presenti in letteratura nei quali è stata riscontrata una preferenza per la mano destra a livello di gruppo nel dare inizio alla locomozione quadrupede nelle scimmie antropomorfe (orangi: Cunningham *et al.*, 1989; Redmond & Lamperez, 2004; Peters & Rogers, 2007; gorilla e scimpanzé: Heestand, 1986; bonobo: Hopkins & de Waal, 1995; scimpanzé: Morcillo *et al.*, 2006; Hopkins, 2008). In base alla letteratura, in una possibile spiegazione di questo risultato si ipotizza che la mano usata nel dare inizio alla locomozione quadrupede sia opposta a quella che regge il peso corporeo, ipotizzando un'implicazione del lato sinistro del corpo nel supporto posturale. Questa interpretazione nasce ed è supportata da 1) il riscontro di una preferenza a livello di gruppo per il lato sinistro del corpo nella distribuzione del peso corporeo nell'essere umano (Seltzer *et al.*, 1990); 2) il riscontro di una preferenza a livello di gruppo per la mano sinistra nel rimanere appesi verticalmente e nell'iniziare locomozione discendente: scendere da una superficie rialzata potrebbe richiedere inizialmente un assestamento della postura, per cui il peso corporeo viene temporaneamente trasferito al braccio adibito al supporto posturale, prima che abbia inizio la locomozione vera e propria, che partirebbe con il braccio destro, come nel caso della locomozione quadrupede (Morcillo *et al.*, 2006; Hopkins, 2008). Nonostante rappresenti una delle

funzioni primarie degli arti, pochi studi hanno considerato la preferenza manuale nella postura in sé nei primati non-umani; da questo studio emerge l'importanza di investigare la preferenza manuale nel supporto posturale e in diverse tipologie di locomozione, al fine di comprendere il ruolo di un comportamento tanto importante nell'evoluzione della lateralizzazione manuale dei primati.

Per quanto riguarda la manipolazione, la significatività a livello di gruppo è stata riscontrata a livello dell'intero campione ($N = 58$) e nelle scimmie antropomorfe, ma non nelle scimmie del Vecchio Mondo. Il riscontro di un *bias* verso l'uso della mano destra a livello dell'intero campione per tale azione sembra in parte supportare la *Task Complexity Theory*: infatti, la manipolazione potrebbe essere caratterizzata da richieste cognitive e motorie più complesse rispetto al recupero del cibo o altre azioni spontanee (Fagot & Vauclair, 1991).

4.2 La preferenza manuale in scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe

Un secondo obiettivo di questo studio è stato confrontare la preferenza manuale in azioni semplici e spontanee fra gruppi filogeneticamente distinti, in particolare fra scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe.

In generale, considerando tutte le azioni assieme, non sono emerse differenze né nella preferenza manuale né nella sua forza. Tuttavia, andando a considerare la preferenza manuale nell'ambito di ciascuna azione, seppure non siano emerse differenze significative nelle distribuzioni degli *H-index* relativi a *foraging* e locomozione fra scimmie del Vecchio Mondo e scimmie antropomorfe, è stata riscontrata una differenza in tali valori per quanto riguarda la manipolazione. Nello specifico, poiché i valori dell'*H-index* sono risultati essere più elevati nelle scimmie antropomorfe rispetto che nelle scimmie del Vecchio Mondo, sembra che le prime tendano a utilizzare la mano destra maggiormente rispetto alle seconde per manipolare gli oggetti o l'ambiente. Questo risultato, unitamente al riscontro della preferenza manuale per la mano destra nella locomozione, presumibilmente dovuto a una specializzazione del lato sinistro del corpo per il supporto posturale, sembra in accordo con la *Postural Origin Theory* (POT). In base a questa teoria, proposta da MacNeilage e collaboratori (1987), nel corso dell'evoluzione, con il passaggio a una vita terrestre, la mano destra, svincolata dal supporto posturale, si specializza sempre più in azioni precise e complesse, come ad esempio la manipolazione. Quindi, secondo la POT, nelle scimmie del Vecchio Mondo dovrebbe comparire una tendenza all'uso della mano destra in tali azioni, assente invece nelle proscimmie e che diventa più evidente nelle scimmie antropomorfe, considerate con una preferenza manuale intermedia fra le scimmie e l'uomo. In particolare, questo studio sembra in linea con la POT poiché da un lato il *bias* a livello di gruppo verso l'uso della mano destra nella locomozione sembra sottolineare un'implicazione della mano sinistra nel supporto posturale (Hopkins, 2008); dall'altro, la preferenza per la mano destra a livello di gruppo nell'intero campione e nell'ambito delle scimmie antropomorfe sembra evidenziare una specializzazione di tale mano nella manipolazione che si

afferma sempre di più nel corso dell'evoluzione (MacNeilage *et al.*, 1987; MacNeilage, 2007). Tuttavia, per poter supportare appieno la POT sono necessari ulteriori studi volti a investigare la preferenza manuale nelle proscimmie, gruppo di primati non-umani più simili ai primati ancestrali, e in un campione più ampio di scimmie non antropomorfe e antropomorfe.

Dall'analisi a livello individuale sembrano essere confermate le differenze nella preferenza manuale fra i due gruppi: infatti, la percentuale di soggetti con una preferenza manuale significativa e, in particolare, la percentuale di soggetti destrimani è maggiore nelle scimmie antropomorfe rispetto che nelle scimmie del Vecchio Mondo in tutte le azioni considerate, supportando in parte i risultati ottenuti a livello di gruppo, pur trattandosi in questo caso di un'analisi puramente descrittiva. In particolare, per quanto riguarda la manipolazione, nelle scimmie del Vecchio Mondo il 16% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa e il 12.5% è significativamente destrimane; nelle scimmie antropomorfe, invece, il 42% degli individui mostra una preferenza manuale significativa e tutti i soggetti lateralizzati sono risultati essere destrimani.

4.3 Preferenza manuale e complessità del compito

Un ulteriore scopo di questo progetto è stato valutare la preferenza manuale in compiti nuovi e complessi da un punto di vista cognitivo e motorio, quali la risoluzione di apparati sperimentali nelle scimmie del Vecchio Mondo (*high-level task*) e l'uso di strumenti negli scimpanzé (*tool-use task*).

4.3.1 *High-level task* nelle scimmie del Vecchio Mondo

L'analisi delle distribuzioni degli *H-index* per tutte le azioni considerate (recupero del cibo dall'apparato, manipolazione dell'apparato, tenere in mano l'apparato, supporto posturale durante interazione con l'apparato e recupero dell'apparato) nell'*high-level task* non ha rivelato alcuna preferenza manuale a livello di gruppo. Le azioni che sembrano avvenire principalmente con la mano destra sono recupero del cibo dall'apparato, manipolazione dell'apparato e recupero dell'apparato, mentre la mano che tiene fermo l'apparato e che fornisce supporto posturale durante l'interazione sembra essere principalmente la sinistra.

A livello individuale, ad eccezione del recupero dell'apparato in cui il 18% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa (e il 13% è destrimane), per tutte le altre azioni del compito bi-manuale la percentuale di soggetti con una lateralizzazione significativa varia fra il 48% e oltre il 69%, mentre gli individui significativamente destrimani sono fra il 22% e il 44% del totale. Pertanto, anche se la maggior parte dei soggetti risulta essere lateralizzata perlomeno in alcune azioni, il numero di soggetti destrimani e mancini sembra essere equamente rappresentato.

4.3.2 *Tool-use task* nelle scimmie antropomorfe

I risultati emersi nel *tool-use task* sono analoghi a quelli riscontrati nell'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo. L'analisi delle distribuzioni degli *H-index* per tutte le azioni considerate (uso di strumenti, recupero del cibo dall'apparato con le mani, supporto posturale durante l'interazione con l'apparato e recupero dello strumento) nel *tool-use task* non ha rivelato alcuna preferenza manuale a livello di gruppo. In questo caso, le azioni che sembrano avvenire principalmente con la mano destra sono uso di strumenti, recupero del cibo con le mani e recupero dello strumento, mentre il supporto posturale sembra avvenire principalmente con la mano sinistra.

A livello individuale, ad eccezione del recupero dello strumento in cui il 20% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa (tutti i soggetti lateralizzati sono destrimani), per tutte le altre azioni del compito bi-manuale la percentuale di soggetti con una lateralizzazione significativa varia fra 53% e oltre l'86%, anche se gli individui significativamente destrimani sono fra il 26% e il 61% del totale. Pertanto, anche se la maggior parte dei soggetti risulta essere lateralizzata perlomeno in alcune azioni, il numero di soggetti destrimani e mancini sembra anche in questo caso essere equamente rappresentato.

Sia per l'*high-level task* delle scimmie del Vecchio Mondo sia per il *tool-use task* delle scimmie antropomorfe, il riscontro di una preferenza manuale in molti casi piuttosto forte (test binomiale: $p < 0.01$) a livello individuale, ma non a quello di gruppo, potrebbe essere legato al fatto che le modalità sensoriali, i processi cognitivi e la storia familiare di un soggetto ne influenzino in qualche modo la direzione di un'asimmetria durante lo svolgimento di un compito, come dimostrato nell'essere umano (Nachson & Carmon, 1975; Varney & Benton, 1975; Matoba *et al.*, 1991; Hook-Costigan & Rogers, 1996). In alternativa, una coordinazione asimmetrica efficiente delle mani nel compiere manipolazioni complesse non sarebbe la condizione alla base della comparsa di una preferenza manuale a livello di popolazione (Vallortigara & Rogers, 2005; Hopkins, 2007), ma fornirebbe piuttosto le funzioni adattative necessarie al singolo individuo, senza la necessità che tutti siano lateralizzati in una stessa direzione nel risolvere un compito (Meguerditchian *et al.*, 2010).

In particolare, sia nelle scimmie del Vecchio Mondo sia negli scimpanzé le azioni che sembrano avvenire principalmente con la mano destra sono recupero del cibo (con mani o strumenti), manipolazione e recupero dell'apparato o dello strumento, mentre azioni come supporto posturale e tenere l'apparato avverrebbero principalmente con la mano sinistra; questo risultato sembra suggerire che la mano destra rappresenti in entrambi i gruppi quella attiva nel compito bi-manuale e sembra in parte in accordo con quanto riscontrato nell'essere umano, in cui la mano sinistra nei soggetti destrimani viene solitamente impiegata nel supporto posturale o in azioni passive (Guiard, 1987), questo risultato è stato riportato anche in altre specie di primati (per review: Hopkins, 2006; 2007). Tuttavia, il mancato riscontro di una

preferenza manuale a livello di gruppo per le azioni considerate non consente di sostenere totalmente questa ipotesi; ulteriori studi sono necessari al fine di incrementare il numero di individui coinvolti nell'interazione con gli apparati.

4.4 Effetto di specie di appartenenza, sesso ed età sulla preferenza manuale

Un altro degli scopi di questo progetto è stato tenere in considerazione e valutare l'effetto di specie, sesso ed età sulla preferenza manuale dei primati non-umani sia in compiti semplici sia in altri più complessi.

4.4.1 Preferenza manuale nelle diverse specie

Per quanto riguarda le scimmie del Vecchio Mondo, il confronto delle distribuzioni degli *H-index* e degli *ABS-HI* in generale e per le diverse azioni fra le varie specie non ha rivelato alcuna differenza significativa. Questo risultato non sembra essere in accordo con alcuni studi presenti in letteratura, secondo cui le strategie di alimentazione, la nicchia ecologica e il temperamento influenzerebbero la preferenza manuale di una specie (Westergaard *et al.*, 1996; Sfar *et al.*, 2014). Per quanto riguarda invece le scimmie antropomorfe, anche se non sono in alcun caso emerse differenze significative fra le distribuzioni degli *H-index* fra scimpanzé, bonobo e gorilla, la distribuzione degli *ABS-HI* in generale (considerando tutte le azioni assieme) ovvero la forza della preferenza manuale, sembra differire nelle tre specie studiate. Nello specifico, in questo studio è emerso che la forza della preferenza manuale è la stessa in bonobo e scimpanzé (in cui il valore medio dell'*ABS-HI* è 0.22), ma è significativamente minore nei gorilla (in cui il valore medio dell'*ABS-HI* è 0.06) rispetto alle altre due specie. Questo risultato è in accordo con alcuni studi presenti in letteratura, in cui sembra che scimpanzé e bonobo mostrino una preferenza manuale a livello di gruppo che non è tuttavia presente nei gorilla e negli oranghi (Hopkins, 2006; Hopkins, 2008). Questa discrepanza potrebbe risultare da fattori ecologici e biomeccanici che avrebbero portato alla selezione di una diversa espressione della preferenza manuale nelle tre specie: da un punto di vista ecologico i generi *Pongo*, *Gorilla* e *Pan* sono molto diversi in termini di locomozione e postura, dieta e strategie di *foraging*, tutti fattori che possono influenzare la preferenza manuale (Tuttle, 1986; Hopkins, 2007). Infatti, da molti studi è emerso che postura e comportamenti ad essa correlati sembrano avere un'influenza notevole sulla preferenza manuale delle scimmie antropomorfe (Hopkins, 1993; Olson, Ellis & Nadler, 1990; Peters, 2005), così come le differenze nelle strategie di ottenimento del cibo, alla base di un uso differenziale degli arti fra le diverse specie (Byrne & Byrne, 1991; Remis, 1999; Parnell, 2001). In alternativa, la preferenza a livello di popolazione per la mano destra potrebbe essersi evoluta di recente ed essere unica del genere *Pan*, in confronto a *Gorilla* e *Pongo* (Hopkins *et al.*, 2003; Hopkins, 2008).

Tuttavia, ulteriori studi dovrebbero valutare la preferenza manuale in diverse specie di primati non-umani, considerando da un lato un maggior numero di soggetti per

specie, dall'altro specie che differiscano maggiormente nella loro ecologia e biologia, come ad esempio primati strettamente arboricoli e terrestri.

4.4.2 Preferenza manuale in femmine e maschi

Il confronto della preferenza manuale fra i due sessi ha rivelato che, sia considerando tutte le azioni assieme sia nell'ambito di *foraging*, manipolazione e locomozione, a livello dell'intero campione ($N = 58$) non è emersa alcuna differenza significativa fra le distribuzioni di *H-index* e *ABS-HI*. Tuttavia, andando a considerare la preferenza manuale in femmine e maschi nell'ambito di ciascun gruppo, nelle scimmie del Vecchio Mondo in *foraging* e locomozione non è emersa alcuna differenza fra i sessi né dal confronto degli *H-index* né da quello degli *ABS-HI*, mentre la preferenza manuale per la manipolazione sembra essere influenzata dal sesso: in particolare, i valori degli *H-index* sono risultati essere più elevati nelle femmine rispetto ai maschi, suggerendo che i soggetti di sesso femminile siano più destrimani nel manipolare rispetto a quelli di sesso maschile. A livello individuale, si ha che la percentuale di soggetti lateralizzati e in particolare quella dei soggetti destrimani è maggiore nelle femmine rispetto ai maschi. In particolare, considerando tutte le azioni assieme, il 44% delle femmine ha una preferenza manuale significativa (il 35% è destrimane), mentre il 38% dei maschi è lateralizzato (il 33% è destrimane). Nel *foraging*, il 53% delle femmine è lateralizzata (il 42% è destrimane), mentre i maschi con una lateralizzazione manuale significativa sono il 31% (l'8% è destrimane); nella locomozione, invece, una sola femmina e un solo maschio hanno una preferenza manuale significativa che, in entrambi i casi, è per la mano destra; nel caso della manipolazione, infine, il 26% delle femmine ha una lateralizzazione significativa (il 21% è destrimane), mentre nessun maschio mostra una preferenza manuale significativa, confermando quanto emerso dall'analisi a livello di gruppo. La differenza nella preferenza manuale fra i due sessi, anche se limitata alla manipolazione, sembra supportare gli studi in letteratura secondo cui le femmine risulterebbero maggiormente destrimani rispetto ai maschi (Ward *et al.*, 1990; Rogers & Kaplan, 1996; Corp & Byrne, 2004; Schweitzer *et al.*, 2007; Meunier & Vauclair, 2007; Phillips & Sherwood, 2007; Meguerditchian *et al.*, 2010; Meunier *et al.*, 2011) fornendo ulteriori evidenze che potrebbe esistere una relazione fra fattori endogeni, quali ormoni sessuali, e lateralizzazione (Geschwind & Galaburda, 1985; Westergaard *et al.*, 2000). Per quanto riguarda l'essere umano, le differenze riscontrate fra i sessi nella lateralizzazione manuale (Sommer *et al.*, 2008) e in altre funzioni cognitive (Voyer, 1996) sono spesso piccole e non sempre confermate (Pfannkuche *et al.*, 2009). Tuttavia, secondo alcuni autori la differenza nella preferenza manuale fra femmine e maschi sarebbe dovuta all'influenza del testosterone che, nel sesso maschile, avrebbe effetto inibitorio sullo sviluppo dell'emisfero sinistro: sotto l'effetto del testosterone, quelle funzioni normalmente controllate dall'emisfero sinistro, come la preferenza manuale nei soggetti destrimani e il linguaggio, diventerebbero lateralizzate con minor forza o addirittura passerebbero sotto il controllo dell'emisfero destro (Geschwind & Galaburda, 1985).

Questa ipotesi è stata utilizzata nell'interpretazione dei risultati ottenuti sulla preferenza manuale dei primati non-umani, per spiegare il fatto che le femmine siano maggiormente destrimani o abbiano una preferenza per la mano destra più forte rispetto ai maschi (Ward *et al.*, 1990; Spinozzi & Truppa, 1998). Tuttavia, il mancato riscontro di differenze fra i sessi anche nelle altre azioni considerate e nella forza della preferenza manuale non consentono il pieno sostegno di questa ipotesi. Inoltre, visto che la maggior parte dei maschi di scimmie del Vecchio Mondo studiati sono in genere giovani (il 77% ha meno 6 anni), qualora l'esperienza e l'apprendimento individuali si rivelino influenti sulla preferenza manuale, il valore di *H-index* più basso rispetto a quello delle femmine (il 26% di queste ha meno di 6 anni) potrebbe essere dovuto all'età. Secondo alcuni autori, infatti, la preferenza manuale dei primati non-umani sarebbe correlata alle esperienze vissute dal singolo individuo e potrebbe pertanto aumentare o affermarsi al crescere dell'età (Warren, 1977; Ward *et al.*, 1990; Schmitt *et al.*, 2008; Meguerditchian *et al.*, 2011). Per questo motivo, il valore più basso dell'*H-index* riscontrato nei maschi potrebbe essere dovuto alla loro preferenza manuale poco evidente in quanto ancora non influenzata da esperienze e apprendimento, come quella degli adulti. Ulteriori studi sono necessari al fine di chiarire il ruolo di sesso ed età nella determinazione della preferenza manuale.

Per quanto riguarda le scimmie antropomorfe, nell'ambito di questo gruppo non sono emerse differenze significative fra femmine e maschi a livello di gruppo. A livello individuale, in genere, sia la percentuale di individui lateralizzati sia quella di soggetti destrimani è più elevata nei maschi rispetto alle femmine, contrariamente a quanto riscontrato nelle scimmie del Vecchio Mondo. In particolare, considerando tutte le azioni assieme, il 33% delle femmine ha una preferenza manuale significativa (il 27% è destrimane), mentre il 55% dei maschi è lateralizzato e tutti gli individui in questa percentuale sono destrimani. Nell'ambito di ciascuna azione, la percentuale di soggetti lateralizzati nelle femmine varia fra 13% nella locomozione e 47% nel *foraging*, mentre gli individui destrimani, pur essendo la maggior parte di quelli lateralizzati, non superano il 34%; nei maschi, invece, la percentuale di soggetti con una lateralizzazione significativa varia fra 18% nella locomozione e 63% nel *foraging*, mentre la percentuale di individui destrimani va dal 18% (locomozione) al 55% (*foraging* e manipolazione). Poiché nelle scimmie antropomorfe studiate la maggior parte dei maschi (l'82%) risulta essere allevata dall'uomo, mentre le femmine sono state principalmente cresciute dai genitori naturali (solo un terzo, il 33%, è stato allevato dall'uomo), è possibile ipotizzare un'influenza della modalità di allevamento e del contatto con l'uomo sulla preferenza manuale dei soggetti. Questo risultato sembra in accordo con alcuni autori secondo cui l'ambiente in cui avviene lo sviluppo delle scimmie antropomorfe può influenzarne la preferenza manuale (McGrew & Marchant, 1997; Palmer, 2003). Le scimmie antropomorfe potrebbero modellare la loro preferenza manuale in funzione dei comportamenti lateralizzati che percepiscono attorno a loro: l'apprendimento sociale della preferenza per l'uso degli arti è stato dimostrato ad esempio nei ratti (Collins, 1988) e secondo alcuni autori, l'osservazione dell'uomo da parte delle scimmie antropomorfe potrebbe indurle ad apprendere l'uso della mano destra in molte azioni, spiegando in parte i risultati in

favore di una preferenza a livello di popolazione per tale mano nelle scimmie antropomorfe in cattività (McGrew & Marchant, 1997). Tuttavia, l'assenza di una differenza significativa nella preferenza manuale fra femmine e maschi a livello di gruppo rendono difficile il pieno supporto di questa ipotesi, anche se la non significatività riscontrata potrebbe essere dovuta alla ridotta numerosità del campione (Hopkins, 2007), in termini di numero di soggetti allevati dall'uomo e dai genitori naturali. Ulteriori studi sono quindi necessari al fine di valutare l'influenza della tipologia di allevamento e dell'interazione con l'uomo sulla preferenza manuale delle scimmie antropomorfe, come pure di altre specie di primati non-umani.

Per quanto concerne la differenza nella preferenza manuale fra i sessi nelle scimmie del Vecchio Mondo in un compito complesso, a eccezione del recupero dell'apparato che sembra avvenire con forza maggiore nelle femmine rispetto che nei maschi, non emergono in genere differenze significative. Nel caso delle scimmie antropomorfe, non è emersa alcuna differenza significativa fra femmine e maschi in alcuna delle azioni del *tool-use task*. Da un lato, la preferenza manuale più forte nel recupero dell'apparato riscontrata nelle femmine di scimmie del Vecchio Mondo sembra in parte supportare i risultati emersi nel *low-level task*; dall'altro lato, il mancato riscontro di differenze fra i sessi nella risoluzione di un apparato e nell'uso di strumenti spingono a ipotizzare che, di fronte a un compito complesso, i fattori endogeni, come il testosterone, non sembrano influenzare la lateralizzazione degli individui. Le richieste cognitive e le proprietà intrinseche del compito svolto, o comunque fattori ed esperienze individuali a esso correlati, sembrano pertanto avere il sopravvento nel determinare la preferenza manuale in azioni che implicino un buon livello di coordinazione bi-manuale e una certa difficoltà di risoluzione; vista la sua relativa semplicità, il recupero dell'apparato non sarebbe in grado di evocare una preferenza manuale al pari delle altre azioni dell'*high-level task*.

Ulteriori studi sono necessari al fine di valutare da una parte l'influenza dell'esperienza individuale sulla preferenza manuale in compiti semplici e complessi, dall'altro la relazione fra *performance* dei soggetti nella risoluzione di un compito e loro preferenza manuale.

4.4.3 Preferenza manuale ed età

La correlazione fra età espressa in anni al momento della raccolta dati e *H-index/ABS-HI* dei soggetti non ha rivelato differenze nella preferenza manuale e nella sua forza in giovani e adulti né considerando tutte le azioni assieme, né nell'ambito di *foraging* e locomozione. Tuttavia, per quanto riguarda la manipolazione, è emersa una correlazione positiva significativa fra età dei soggetti e valori dell'*H-index*, suggerendo che la preferenza manuale nel manipolare diventi più evidente all'aumentare dell'età dei soggetti. Questo risultato sembra in parte essere in accordo con altri studi presenti in letteratura; nelle bertucce, per esempio, è stato riscontrato un aumento della forza della preferenza manuale con l'età nel recupero del cibo e, secondo gli autori, esisterebbe un meccanismo di *feed-forward* per cui l'aumento della pratica con una mano incrementerebbe l'utilizzo della stessa (Schmitt *et al.*,

2008); risultati analoghi sono stati riscontrati nella comunicazione gestuale nei babuini (Meguerditchian *et al.*, 2011), nella brachiazione dei gibboni (Barker, 2008) e in altre azioni di varie specie di primati non-umani (Mason *et al.*, 1995; Toonoka & Matsusawa, 1995; Westergaard *et al.*, 1997). Questi studi sembrano supportare l'ipotesi di Warren (1977), secondo cui la preferenza manuale dei primati non-umani dipenderebbe sia delle esperienze specifiche vissute dal singolo individuo sia dal tipo di compito svolto; secondo questa ipotesi non dovrebbe esistere un'asimmetria nella lateralizzazione manuale a livello di popolazione, a meno che essa non risulti da una stessa esperienza vissuta da tutti i membri di tale popolazione. L'esperienza sembra quindi giocare un ruolo rilevante per la lateralizzazione dei primati non-umani come per l'essere umano: sebbene i geni siano alla base della lateralizzazione cerebrale, le esperienze vissute possono modificarla, consentendo agli individui di adattarsi ai cambiamenti dell'ambiente in cui vivono; in alcuni contesti sociali, ad esempio, può essere vantaggioso essere lateralizzati, ma può rappresentare un limite in altri. Pertanto, anche se la lateralizzazione cerebrale è forte, questa caratteristica si integra con l'esperienza in modo che le funzioni del cervello si adattino ad ambienti specifici: alcuni processi possono quindi essere lateralizzati o meno, oppure possono differire nel grado di lateralizzazione a seconda di come l'organismo si sviluppa e si adatta alle esperienze che lo plasmano (Rogers, Vallortigara & Andrew, 2013).

Per quanto riguarda la relazione fra la preferenza manuale e l'età nell'ambito di ciascun gruppo non è emersa alcuna correlazione significativa né per quanto riguarda gli *H-index* né gli *ABS-HI*. Gli stessi risultati sono emersi nell'analisi della preferenza manuale in un compito complesso, per quanto concerne sia *high-level task*, sia *tool-use task*.

Il mancato riscontro di una correlazione nell'ambito di ciascun gruppo come pure nei compiti complessi (*high-level task* e *tool-use task*) potrebbe essere dovuto alla riduzione del numero di soggetti che caratterizza queste analisi (Hopkins, 2007). Tuttavia, nel caso del compito complesso, non è da escludere che l'assenza di correlazione fra *H-index/ABS-HI* ed età sia legata alle proprietà del compito in sé: in circostanze in cui siano richieste capacità cognitive superiori e una certa coordinazione manuale, come la risoluzione di un apparato o l'uso di strumenti, la lateralizzazione cerebrale potrebbe non subire più l'influenza di esperienze estrinseche; in altri termini, l'attivazione di aree specifiche nell'uno o nell'altro emisfero durante un compito complesso potrebbero essere alla base della preferenza manuale dei soggetti (Fagot & Vauclair, 1991).

4.5 Preferenza manuale in azioni semplici e complesse: recupero del cibo e manipolazione

Un ultimo obiettivo di questo studio è stato confrontare la preferenza manuale in una stessa azione, ovvero recupero del cibo e manipolazione, svolta in un compito semplice (*low-level-task*) e durante la risoluzione di un compito complesso (*high-level task* nelle scimmie del Vecchio Mondo e *tool-use task* negli scimpanzé).

4.5.1 Preferenza manuale nel recupero del cibo: *foraging* vs recupero dall'apparato

Per quanto riguarda le scimmie del Vecchio Mondo, anche se l'analisi degli *H-index* non ha evidenziato alcun risultato significativo, dal confronto degli *ABS-HI* relativi al *foraging* (*low-level task*) con quelli relativi al recupero del cibo nell'apparato (*high-level task*) è emersa una differenza significativa: in particolare, la forza della preferenza manuale è più elevata nell'*high-level task* rispetto che nel *low-level task*. A livello individuale, nel *foraging* il 44% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa, mentre nel recupero del cibo dall'apparato la percentuale di individui lateralizzati è del 65%. Pertanto, passando da un compito semplice a uno complesso si assiste da una parte a un aumento della forza della preferenza manuale, dall'altra a un incremento del numero di soggetti con una lateralizzazione manuale significativa. L'aumento della forza della preferenza manuale spinge a supportare ancora una volta la *Task Complexity Theory*, secondo cui solo gli *high-level task*, compiti nuovi e complessi, sarebbero in grado di evocare una preferenza manuale nei primati non-umani (Fagot & Vauclair, 1991). Inoltre, in uno studio dei lemuri dalla fronte rossa (*Eulemur rufifrons*) condotto in natura (Schnoell *et al.*, 2014) in cui si è valutata la preferenza manuale in azioni spontanee e in una condizione sperimentale è stato riscontrato, a livello individuale, un aumento sia della forza di tale asimmetria sia della sua frequenza; secondo gli autori la differenza osservata nella forza fra condizione sperimentale e azioni spontanee sarebbe dovuta a fattori legati alla situazione in cui avviene l'uso della mano: nelle azioni spontanee gli animali sarebbero vincolati nella scelta dalla loro posizione su un supporto o da quella del *target* da recuperare; nella condizione sperimentale, invece, la presentazione degli apparati risulta simmetrica e tale per cui gli animali sono liberi di scegliere che mano utilizzare (Schnoell *et al.*, 2014). Questa interpretazione sembra adeguata anche per i nostri risultati: nel *foraging*, la posizione del cibo trovato nel reparto può influenzare la preferenza manuale dei soggetti mentre il recupero del cibo dall'apparato, rappresentato da un tubo rigido, eliminerebbe l'effetto della lateralità del *target* e altri fattori situazionali (Hopkins, 1995). L'effetto della posizione del *target* sulla preferenza manuale è stato riscontrato anche in altri studi sui primati non-umani (Stafford *et al.*, 1993; Chapelain *et al.*, 2012; Zhao *et al.*, 2012).

Per quanto riguarda le scimmie antropomorfe, non è emersa alcuna differenza significativa né dal confronto degli *H-index* né da quello degli *ABS-HI* fra *low-level task* e *tool-use task*. A livello individuale, la percentuale di soggetti con una lateralizzazione manuale significativa resta attorno al 53% sia nel *foraging* sia nel recupero di cibo con le mani dagli apparati sperimentali utilizzati nel *tool-use task*. Pertanto, la complessità del compito non sembra influenzare la preferenza manuale nel recupero del cibo con mani nel caso degli scimpanzé. Una possibile spiegazione potrebbe risiedere nel fatto che, a differenza dell'apparato proposto alle scimmie del Vecchio Modo, in questo caso la posizione del *target* rispetto al soggetto poteva influenzarne la scelta manuale, fattore che, come discusso in precedenza, sembra determinante nella preferenza manuale dei primati non umani, (Stafford *et al.*, 1993;

Chapelain *et al.*, 2012; Zhao *et al.*, 2012). Infatti, gli scimpanzé potevano trovarsi il buco dell'apparato contenente i bicchieri con le ricompense alla loro destra o alla loro sinistra; inoltre, nel tentare di recuperare il cibo con le mani, gli scimpanzé non effettuavano movimenti coordinati, ma infilavano spesso a turno l'una o l'altra mano cercando di raggiungere il cibo, prima di passare in molti casi all'uso di strumenti.

4.5.2 Preferenza manuale nella manipolazione: manipolazione spontanea, manipolazione dell'apparato e uso di strumenti

Per quanto riguarda le scimmie del Vecchio Mondo, i risultati ottenuti circa la manipolazione in compiti a complessità differente sono analoghi a quelli riscontrati nel recupero del cibo. Infatti, anche in questo caso l'analisi degli *H-index* non ha evidenziato alcun risultato significativo, ma dal confronto degli *ABS-HI* relativi a manipolazione spontanea (*low-level task*) con quelli relativi alla manipolazione dell'apparato (*high-level task*) è emersa una differenza significativa: in particolare, la forza della preferenza manuale è più elevata nell'*high-level task* rispetto che nel *low-level task*. A livello individuale, nella manipolazione spontanea il 13% dei soggetti mostra una preferenza manuale significativa, mentre nella manipolazione dell'apparato la percentuale di individui lateralizzati diventa del 65%. Pertanto, anche in questo caso, passando da un compito semplice a uno complesso si assiste da una parte un aumento della forza della preferenza manuale, dall'altra a un incremento del numero di soggetti con una lateralizzazione manuale significativa. Questo risultato sembra supportare ancora una volta la *Task Complexity Theory* (Fagot & Vauclair, 1991) ed è in linea con la discussione dei risultati ottenuti circa il recupero del cibo nei due compiti, *low-level task* e *high-level task*, nelle scimmie del Vecchio Mondo (par. 4.5.1).

Per quanto riguarda le scimmie antropomorfe, in questo caso anche se l'analisi degli *H-index* non ha rivelato risultati significativi, è emersa una differenza significativa fra gli *ABS-HI* relativa a manipolazione spontanea (*low-level task*) e quelli relativi all'uso di strumenti (*tool-use task*). A livello individuale, la percentuale di soggetti con una lateralizzazione manuale significativa è attorno al 46% nella manipolazione spontanea, mentre passa all'85% nell'uso di strumenti. Pertanto, a differenza di quanto riscontrato nel recupero del cibo, la complessità del compito sembra in questo caso influenzare la preferenza manuale degli scimpanzé. Questo risultato è in accordo con altri studi presenti in letteratura, secondo cui l'uso di strumenti, per la sua complessità dal punto di vista sia cognitivo sia motorio, sarebbe in grado di evocare una preferenza manuale, anche se solo a livello individuale (Boesch, 1991; Sugiyama *et al.*, 1993; McGrew & Marchant, 1999; Marchant & McGrew, 1996; Matsuzawa *et al.*, 2001; Lonsdorf & Hopkins, 2005).

Ancora una volta, questo studio sembra fornire prove in favore della *Task Complexity Theory*, per cui la complessità del compito sembra rivestire un ruolo importante nella comparsa o affermazione di una preferenza manuale (Fagot & Vauclair, 1991), anche se non necessariamente a livello di popolazione.

Questo progetto sottolinea l'importanza di adottare una stessa procedura e considerare le stesse categorie comportamentali nello studio della lateralizzazione manuale in diverse specie di primati non-umani, ottenendo allo stesso tempo una standardizzazione metodologica e un campione di numerosità adeguata. Il confronto della preferenza manuale fra le diverse specie e soprattutto fra gruppi filogeneticamente distinti sembra rappresentare un metodo ottimale per delineare l'evoluzione di tale asimmetria nell'essere umano. Dai diversi studi di questo progetto emerge che, seppure alcune azioni sembrano implicare una lateralizzazione a livello di gruppo verso l'uso della mano destra, la preferenza manuale dei primati non-umani sembra differire da quella riscontrata nell'essere umano. Tuttavia, lo studio della preferenza manuale in compiti complessi sembra evidenziare che questa asimmetria sia presente e ben affermata nelle scimmie del Vecchio Mondo e nelle scimmie antropomorfe, anche se solo a livello del singolo individuo.

Molteplici fattori sembrano concorrere alla determinazione della preferenza manuale dei primati non-umani e la priorità di un fattore sull'altro nella determinazione dell'asimmetria nell'uso delle mani sembra variare a seconda del contesto e del compito in cui un'azione viene svolta. Tuttavia, i fattori più influenti e che potrebbero avere un ruolo decisivo nell'evoluzione della preferenza manuale dell'uomo sembrano essere postura e complessità del compito, come peraltro ipotizzato da alcune delle principali teorie presenti in letteratura (MacNeilage *et al.*, 1987; Fagot & Vauclair, 1991).

Ulteriori studi sono necessari al fine di approfondire al meglio il ruolo della postura nella determinazione della preferenza manuale, come pure per valutare l'influenza di fattori come il contesto sociale sull'emergenza di tale asimmetria.

ALLEGATO 1

LE SPECIE DI STUDIO

BERTUCCIA (*Macaca sylvanus*)

Regno: *Animalia*

Phylum: *Chordata*

Classe: *Mammalia*

Ordine: *Primates*

Famiglia: *Cercopithecidae*

Genere: *Macaca*

Specie: *Macaca sylvanus*

(Fig. A1.1)

Distribuzione geografica: è distribuita in Marocco, Algeria e Gibilterra (Mittermeier & Rylands, 2009).

Habitat: vive principalmente in foreste di cedri, ma anche in querceti, boschi misti di cedri e querce, lecci, affioramenti rocciosi arbustivi costieri e talvolta praterie a basse altitudini; si può incontrare fino a 2600 m di quota (Fa, 1982; Rowe, 1996; Ménard & Vallet, 1997; Mittermeier & Rylands, 2009).

Dieta: in primavera ed estate la bertuccia si sposta al suolo in cerca di frutta, semi, radici e funghi, come pure piccoli vertebrati e insetti. Durante l'inverno si sposta sugli alberi dove si nutre di foglie, semi e corteccia. Quando presenti, può nutrirsi di ghiande per oltre metà dell'anno. (Rowe, 1996; Ménard & Vallet, 1997).

Altezza: 550-600 mm (maschi), 450 mm (femmine) (Rowe, 1996; Mittermeier & Rylands, 2009).

Peso: circa 16 kg (maschi), circa 11 kg (femmine) (Rowe, 1996; Mittermeier & Rylands, 2009).

Abitudini: in inverno è principalmente arboricola, per spostarsi al suolo durante l'estate (Fa, 1982; Rowe, 1996; Ménard & Vallet, 1997; Mittermeier & Rylands, 2009).

Speranza di vita: circa 22 anni in natura (Kuester & Paul, 1999), fino a 30 anni in condizioni di semi *free-ranging* (Fooden, 2007).

Maturità sessuale: in genere raggiunge la maturità sessuale a circa 4 anni (Rowe, 1996; Ménard *et al.*, 2001; Thierry, 2004; Bowman & Lee, 2005).

Stato di conservazione: *Endangered (IUCN Red List)*.

Comportamento sociale e riproduttivo:

La bertuccia vive in gruppi sociali composti mediamente da 24 individui, ma che possono contare fino a una sessantina di soggetti; il gruppo è composto da individui di entrambi i sessi con un rapporto 1:1. La gerarchia femminile è generalmente stabile e matrilineare e ogni femmina detiene un rango specifico: le figlie appena nate ereditano la posizione nella gerarchia subito al di sotto di quella della madre ma superiore a quella delle loro sorelle maggiori. I maschi presentano una gerarchia di dominanza più flessibile e sono meno aggressivi verso gli altri individui (Rowe, 1996; Kuester & Paul, 1999; Thierry, 2004; Shutt *et al.*, 2007).

Il sistema nuziale è promiscuo, per cui maschi e femmine si accoppiano con più individui. Le femmine stabiliscono l'inizio e la fine dell'accoppiamento e competono fra loro per i partner sessuali interferendo con la copula fra altri soggetti. Il rango del maschio influenza minimamente la scelta del partner sessuale da parte della femmina: al termine dell'estro, una femmina può essersi accoppiata con tutti i maschi presenti nella colonia o con buona parte di essi. La promiscuità femminile è una strategia per mascherare la vera identità del padre di un piccolo con conseguente sostegno paterno da più di un maschio (Kuester & Paul, 1996; Rowe, 1996; Brauch *et al.*, 2007). Anche se i maschi hanno poca influenza sulla scelta da parte delle femmine, gli individui dominanti si accoppiano in genere più spesso di quelli subordinati e tendono a prediligere le femmine dominanti. Una volta che i piccoli sono nati, l'intera colonia partecipa al loro allevamento (Rowe, 1996; Kuester & Paul, 1996; Brauch, *et al.*, 2007): le femmine si prendono cura dei piccoli altrui e i maschi, sia giovani sia adulti, tendono a sviluppare con loro forti legami. Le femmine sembrano accoppiarsi preferenzialmente con maschi che forniscono più cure parentali alla loro prole (Paul & Kuester, 1996; Rowe, 1996; Chapais, 2004; Thierry, 2004).

La stagione degli accoppiamenti inizia a novembre e termina a dicembre. La madre di solito partorisce un solo piccolo, dopo un periodo di gestazione che dura in media 5.5 mesi, per cui i piccoli nascono tra aprile e giugno. Le femmine rimangono in estro per circa un mese e hanno il loro primo figlio a circa 5 anni di età. L'intervallo tra due parti consecutivi varia fra i 13 e i 36 mesi. A seconda delle condizioni ambientali e dell'abbondanza di risorse, lo svezzamento può avvenire tra i 200 e i 362 giorni (Paul & Kuester, 1996; Rowe, 1996; Ménard *et al.*, 2001; Thierry, 2004; Bowman & Lee, 2005).

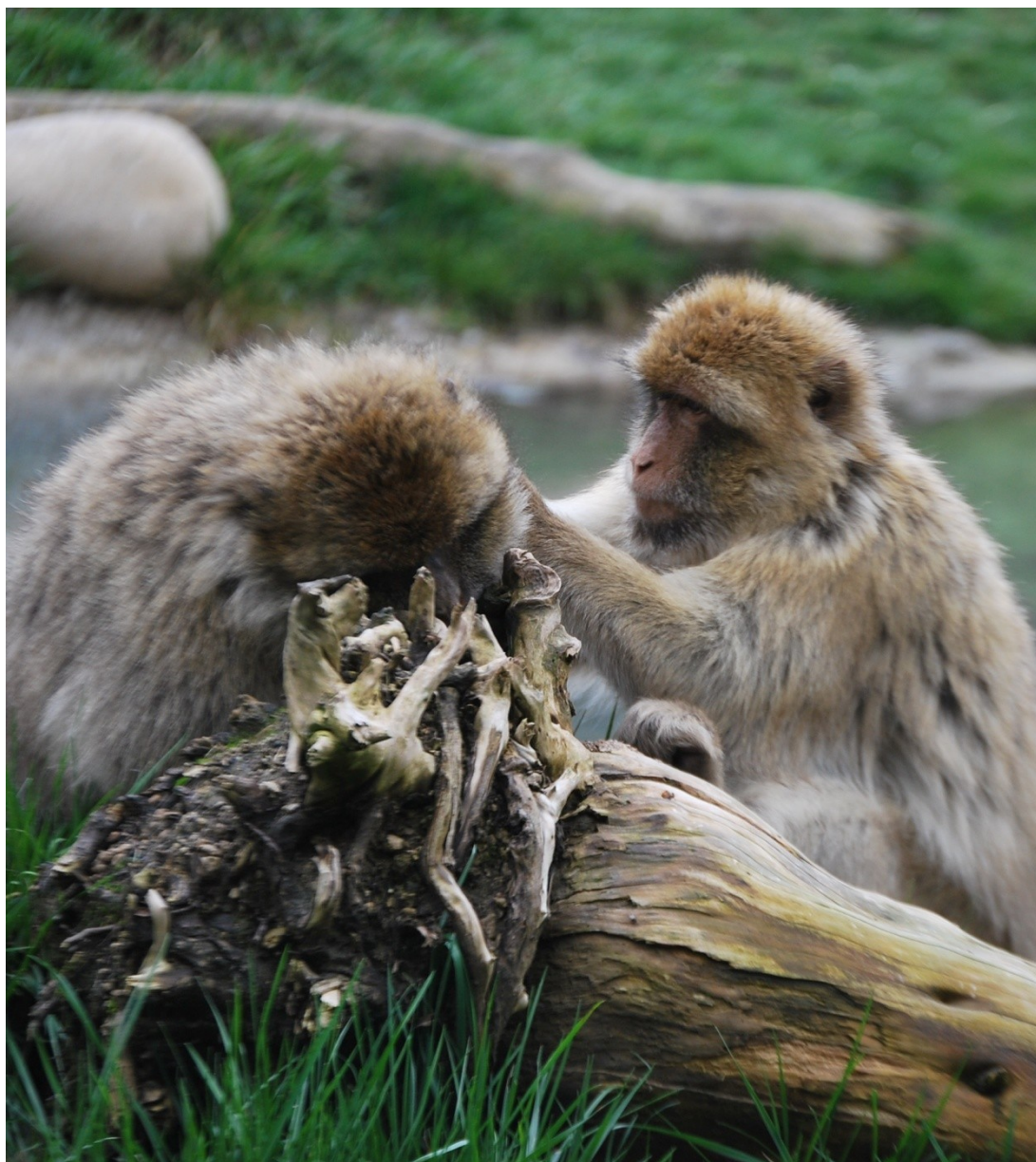


Figura A1.1: due femmine di bertuccia (*Macaca sylvanus*) intente nel *grooming* sociale presso il Parco Natura Viva. Foto di Barbara Regaiolli.

BONOBO (*Pan paniscus*)

Regno: *Animalia*

Phylum: *Chordata*

Classe: *Mammalia*

Ordine: *Primates*

Famiglia: *Hominidae*

Genere: *Pan*

Specie: *Pan paniscus*

(Fig. A1.2)

Distribuzione geografica: vive nella Repubblica democratica del Congo, all'interno di un territorio delimitato dal fiume Congo, dal fiume Lualaba e, a nord, dal fiume Kasai (Thompson *et al.*, 2003).

Habitat: vive in foreste pluviali tropicali sia primarie sia secondarie, ma si ritrova anche nelle foreste palustri, ai bordi dei fiumi e dei laghi e nelle zone in via di rimboschimento e in aree meno fitte di vegetazione, tra i 300 e i 700 m di altitudine (Myers Thompson 2002).

Dieta: la si nutre principalmente di frutta, semi, germogli, foglie, fiori, corteccia, essudati, radici e funghi. Può opportunisticamente mangiare piccoli mammiferi, larve di insetti, lombrichi, miele, uova e terra (Kano, 1992; Bermejo *et al.*, 1994; White, 1996).

Altezza: 730-830 mm (maschi); circa 700-760 mm (femmine) (Rowe, 1996).

Peso: circa 39 kg (maschi); circa 31 kg (femmine) (Rowe, 1996).

Abitudini: è una specie terrestre e arboricola, per cui si sposta sia tramite locomozione quadrupede sia attraverso la brachiazione; inoltre, sembra mostrare una maggior predisposizione per l'andatura bipede rispetto ad altri primati non-umani (Myers Thompson, 2002).

Speranza di vita: 40 anni in cattività (Rowe, 1996), non ci sono dati certi in natura, ma è stimata intorno ai 45-50 anni (Furuichi, 1989; Furuichi *et al.*, 1998).

Maturità sessuale: circa 9 anni (maschi) (Kuroda, 1989); 6-11 anni (femmine) (Vervaecke *et al.*, 1999).

Stato di conservazione: *Endangered (IUCN Red List)*.

Comportamento sociale e riproduttivo:

I bonobo vivono in società *fission-fusion*, in cui è presente una grande comunità di individui, che si dividono frequentemente in gruppi più piccoli, di dimensione e composizione variabili. Questi gruppi possono comprendere singoli individui o superare i 20 bonobo (White, 1996). Le società dei bonobo sono patrilineari e composte da più maschi e più femmine, anche se il rapporto tra i sessi è variabile. Tra i 7 e i 9 anni, le femmine migrano dal gruppo natale in un altro gruppo dove trascorrono molto tempo cercando di stabilire interazioni sociali con femmine dominanti adulte (Furuichi, 1989). A differenza degli scimpanzé, le femmine tendono ad avere più coesione con le altre femmine che con i maschi, anche se al crescere della dimensione del gruppo, la coesione tra maschi e femmine aumenta (White, 1996). La durata e l'intensità delle relazioni che si sviluppano tra bonobo maschi e femmine non si basano semplicemente sull'attrazione sessuale: la parentela e l'acquisizione di rango guidano in genere la formazione delle alleanze (White, 1996; Hohmann *et al.*, 1999). Le femmine che hanno legami forti tengono i maschi lontano dal cibo e spesso possono attaccarli violentemente (de Waal, 1997). Se un maschio vuole raggiungere lo stato *alpha* in un gruppo di bonobo, deve essere accettato dalla femmina *alpha*.

Il sistema nuziale è di tipo promiscuo in cui le femmine possono essere avvicinate e accoppiarsi con tutti i maschi del gruppo tranne i loro figli (Kano, 1992).

Uno degli aspetti più significativi che caratterizzano la società dei bonobo è il comportamento sessuale: il sesso serve anche per scopi diversi dalla riproduzione, come piacere, affetto, definire lo status sociale, riconciliazione, eccitazione e riduzione dello stress (de Waal, 1997). Può avvenire fra maschi e femmine ma anche fra individui dello stesso sesso e in molteplici posizioni; facilita e rafforza il legame tra le femmine ed è utilizzato da queste nell'ambito del *food-sharing* (Blount, 1990). Per evitare la consanguineità, le femmine adolescenti migrano dal loro gruppo natale a circa 7 anni di età, per unirsi ad un altro gruppo; avranno il primo figlio all'età di 13-14 anni (Rowe, 1996; de Waal, 1997). L'intervallo tra un parto e l'altro varia fra i 4 e i 6 anni (Kano, 1992; Rowe, 1996; de Waal, 1997).

Le nascite avvengono durante la stagione delle piogge, tra marzo e maggio (Furuichi *et al.*, 1998). La gestazione è di circa 8 mesi e nasce in genere un solo piccolo. Data l'incertezza della paternità, i maschi lasciano la totalità delle cure parentali a carico dalla madre, non risultano essere aggressivi verso i piccoli e non sembra diffuso l'infanticidio (de Waal, 1997). I bonobo, rispetto agli scimpanzé, hanno uno sviluppo particolarmente lento e lo svezzamento non è completo fino a 4 o 5 anni di età. L'entità del legame tra madre e figlio dipende dal sesso: le femmine sub-adulte cominciano ad allontanarsi dalla madre a 6 o 7 anni, anche se possono restare nel gruppo natale per un ulteriore periodo prima di migrare (Kuroda, 1989). I maschi invece restano vicini alla madre fino all'età adulta e il rango materno determina quello del figlio (Kuroda, 1989; White, 1996).



Figura A1.2: il bonobo (*Pan paniscus*) Limbuko, ospitato nella colonia dello Zoologischer Garten di Berlino. Foto di Barbara Regaiolli.

CERCOPITECO GRIGIO-VERDE (*Chlorocebus aethiops*)

Regno: *Animalia*

Phylum: *Chordata*

Classe: *Mammalia*

Ordine: *Primates*

Famiglia: *Cercopithecidae*

Genere: *Chlorocebus*

Specie: *Chlorocebus aethiops*

(Fig. A1.3)

Distribuzione geografica: è distribuito in gran parte dell'Africa sub-sahariana, in particolare Sudan, Etiopia, Eritrea (Wolfheim, 1983).

Habitat: può vivere in una vasta gamma di habitat, fra cui foreste pluviali umide, ambienti semi-desertici, paludi e altopiani, dal livello del mare fino a 4500 m di altitudine; tuttavia, questa specie è notevolmente vincolata dalla presenza di fonti d'acqua (Chapman & Fedigan 1984; Fedigan & Fedigan 1988).

Dieta: comprende foglie, gomma, semi, noci, erbe, funghi, frutta, bacche, fiori, germogli, invertebrati, uova, uccelli, lucertole, roditori e altri piccoli vertebrati. È presente una forte preferenza per frutta e fiori anche se la dieta varia enormemente in base alla disponibilità di cibo (Fedigan & Fedigan, 1988).

Altezza: 420-600 mm (maschi), 300-495 mm (femmine) (Skinner & Smithers, 1990).

Peso: 3.9-8.0 kg (maschi), 3.4-5.3 kg (femmine) (Skinner & Smithers, 1990).

Abitudini: è una specie sia terrestre con locomozione quadrupede, sia arboricola (soprattutto durante la notte) (Fedigan & Fedigan, 1988).

Speranza di vita: circa 12 anni in natura, 11-13 anni in cattività (Fairbanks & McGuire, 1986).

Maturità sessuale: attorno ai 5 anni (maschi) (Eley *et al.*, 1986; Andelman, 1987); attorno ai 4 anni (femmine) (Cheney *et al.*, 1988).

Stato di conservazione: *Least concern* (IUCN Red List).

Comportamento sociale e riproduttivo:

Vive in gruppi formati da più maschi e più femmine (Struhsaker 1967). La colonia di può essere costituita da 7 fino a 76 soggetti (Fedigan & Fedigan, 1988; Isbell *et al.*, 1991), solitamente con una *sex-ratio* di 1.5/1 (femmine/maschi). Le femmine rimangono nel gruppo natale per tutta la vita e presentano una gerarchia di dominanza lineare: in genere quando una femmina di rango superiore si avvicina a una di rango inferiore, questa si allontana (Isbell *et al.*, 1999), ma possono definire la gerarchia anche con la forza (Isbell, 1995). Come le femmine, i maschi hanno una gerarchia di dominanza lineare e quando raggiungono lo stato *alpha* all'interno del gruppo, mantengono questa posizione tra i 3 e i 5 anni (Fairbanks & McGuire, 1986). Tra i maschi, i fratelli maggiori sono dominanti sui fratelli più giovani e anche sui maschi più giovani non imparentati (Lee, 1987); tra le femmine, invece, le sorelle minori sono dominanti rispetto a quelle maggiori. Il rango tra le giovani femmine non imparentate è stabilito tramite il rango sociale della madre: le figlie di femmine di alto rango sono dominanti rispetto a quelle di basso rango (Fairbanks & McGuire, 1985; Lee, 1987).

Il sistema nuziale è poligamo: anche se le femmine di solito hanno pochi compagni nel corso della loro vita, alcuni maschi possono averne molte. Al fine di evitare l'accoppiamento con le figlie sessualmente mature, i maschi migrano dal loro gruppo natale quando raggiungono la maturità sessuale e possono cambiare gruppo sociale più volte nel corso della vita (Cheney & Seyfarth, 1990). L'età in cui migrano dal gruppo la prima volta è di circa 5 anni. I giovani cercopitechi di solito migrano in gruppi vicini per diminuire il tempo in cui restano isolati evitando così il rischio di predazione e scelgono il nuovo gruppo in base alla presenza di individui maschi a loro imparentati (Cheney & Seyfarth, 1983). La maggior parte delle migrazioni si verifica durante la stagione riproduttiva, quando le femmine sono più propense ad accettare un nuovo maschio nel gruppo perché sessualmente ricettive (Cheney *et al.*, 1988). Una volta integrati nel nuovo gruppo, i maschi occupano il rango più basso.

Il periodo riproduttivo si protrae per pochi mesi all'anno in modo che i piccoli nascano durante i periodi di abbondanza di cibo, dopo la stagione delle piogge (Baldellou & Adan, 1997). L'intervallo tra due parti consecutivi varia tra uno e due anni, a seconda che il piccolo della precedente stagione riproduttiva sia sopravvissuto o meno (Lee, 1984; Cheney *et al.*, 1988).

La gestazione dura circa 5.5 mesi (Andelman, 1987) e di solito la madre dà alla luce un solo piccolo che, durante i primi 3 mesi di vita, non si allontana quasi mai dalla madre (Lee, 1987). Tuttavia, tutti i membri del gruppo, soprattutto fratelli e sorelle, sono attratti dai nuovi nati, particolarmente se sono di alto rango; i maschi in quanto tentano di ottenere l'accesso alle femmine di alto rango, mentre le femmine subordinate tentano di diminuire l'aggressione da parte di quelle dominanti (Lee, 1987). Lo stretto legame tra fratelli può anche portare ad alleanze e sostegno durante le interazioni agonistiche. Queste alleanze sono mantenute anche con l'età e i maschi che rimangono vicino ai loro fratelli spesso lasciano il gruppo natale insieme a loro (Cheney & Seyfarth, 1983; Lee, 1987).



Figura A1.3: madre e piccolo di cercopiteco grigio-verde (*Chlorocebus aethiops*) ospitati al Parco Natura Viva. Foto di Barbara Regaiolli.

GORILLA (*Gorilla gorilla*)

Regno: *Animalia*

Phylum: *Chordata*

Classe: *Mammalia*

Ordine: *Primates*

Famiglia: *Hominidae*

Genere: *Gorilla*

Specie: *Gorilla gorilla*

Sottospecie: Gorilla gorilla gorilla

Gorilla gorilla diehli

(Fig. A1.4)

Distribuzione geografica: è distribuito in Africa equatoriale, in particolare in Nigeria, Camerun, Repubblica Centrafricana, Guinea Equatoriale, Gabon, Angola e Repubblica democratica del Congo (Nowak, 1999; Butynski, 2001; Sarmiento, 2003).

Habitat: il gorilla di pianura abita ambienti forestali di vario tipo, dal livello del mare fino a 1600 m di altitudine (Sarmiento, 2003; Poulsen & Clark, 2004).

Dieta: la frutta costituisce la componente centrale della dieta, soprattutto durante i periodi in cui è abbondante, ma si nutre anche di foglie, bacche, essudati, corteccia, germogli, vegetazione erbacea, termiti e formiche (Yamagiwa *et al.*, 1994).

Altezza: circa 1700 mm (maschi), circa 1500 mm (femmine) (Rowe, 1996).

Peso: fino a 181 kg (maschi); 72-98 kg (femmine) (Rowe, 1996).

Abitudini: è una specie terrestre con locomozione quadrupede e occasionalmente bipede (Tutin *et al.*, 1995; Rowe, 1996).

Speranza di vita: 30-40 anni in natura, fino a 50 in cattività (Stoinski *et al.*, 2013).

Maturità sessuale: circa 15 anni (maschi); circa 10 anni (femmine) (Czekala & Robbins, 2001).

Stato di conservazione: *Critically endangered* (IUCN Red List).

Comportamento sociale e riproduttivo:

I gorilla vivono in gruppi composti dai 5 ai 15 individui: un gruppo di solito è costituito da un maschio dominante e molte femmine adulte con i loro piccoli. In alcuni casi, può esserci un gruppetto più piccolo di maschi meno dominanti alla periferia del gruppo principale. Il maschio dominante, conosciuto come *silverback* a causa del pelo grigio sulla schiena correlato all'età, rimane dominante fino a quando un altro maschio non prende il suo posto; i *silverback* spodestati in genere conducono una vita solitaria. Il combattimento gioca un ruolo importante nella gerarchia di gruppo. È comune il fatto che il nuovo maschio dominante, dopo aver spodestato quello precedente, uccida i piccoli nel gruppo, così tutte le femmine in allattamento possono tornare ad essere ricettive. In questo modo, il maschio aumenta la sua possibilità di riprodursi. Il *grooming* reciproco non è così comune nei gorilla come in altre specie di primati (MacDonald, 1987; Walker, 1975).

Il gorilla presenta un sistema nuziale poligamo, in cui il maschio dominante si accoppia con le femmine presenti nel gruppo e grazie alla sua abilità nel combattimento e alla capacità di proteggere meglio le femmine e i loro figli è preferito rispetto agli altri maschi (MacDonald, 1987).

Nelle femmine il menarca si verifica a circa 6 anni ed è seguito da un periodo di sterilità adolescenziale che di solito dura 2 anni (Czekala & Robbins, 2001); i segnali esteriori che caratterizzano l'ovulazione sono quasi assenti. L'età media al primo parto è di 10 anni e l'intervallo tra un parto e l'altro è di 4 anni (Czekala & Robbins, 2001). È più difficile valutare la maturità riproduttiva maschile perché i maschi possono essere fertili prima di presentare caratteri sessuali secondari (la sella d'argento che caratterizza i maschi adulti) ma in genere, a causa della competizione con i conspecifici per le femmine, solo raramente si riproducono prima dei 15 anni (MacDonald, 1987; Walker, 1975).

Non c'è stagionalità delle nascite e l'accoppiamento avviene tutto l'anno (Watts, 1991; Watts, 1998). La gestazione è di circa 8.5 mesi e normalmente una femmina partorisce un solo piccolo. Dal momento che la mortalità è alta, 38% durante il periodo di infanzia (dalla nascita a 3 anni), i genitori, soprattutto le femmine, rivestono un ruolo importante per la sopravvivenza dei piccoli a causa del loro lungo periodo di sviluppo, occupandosi di loro anche per anni (Watts, 1989); i maschi invece svolgono un ruolo importante nella loro socializzazione (Stewart, 2001). Il *silverback* rappresenta una figura di attaccamento durante il periodo di svezzamento e protegge i giovani gorilla dalle aggressioni, intervenendo nelle controversie che coinvolgono individui più dominanti (Stewart, 2001). Per i primi 5 mesi di vita i piccoli rimangono in costante contatto con la madre e le altre femmine, che cercano la vicinanza col *silverback* per ricevere protezione (Stewart, 2001).

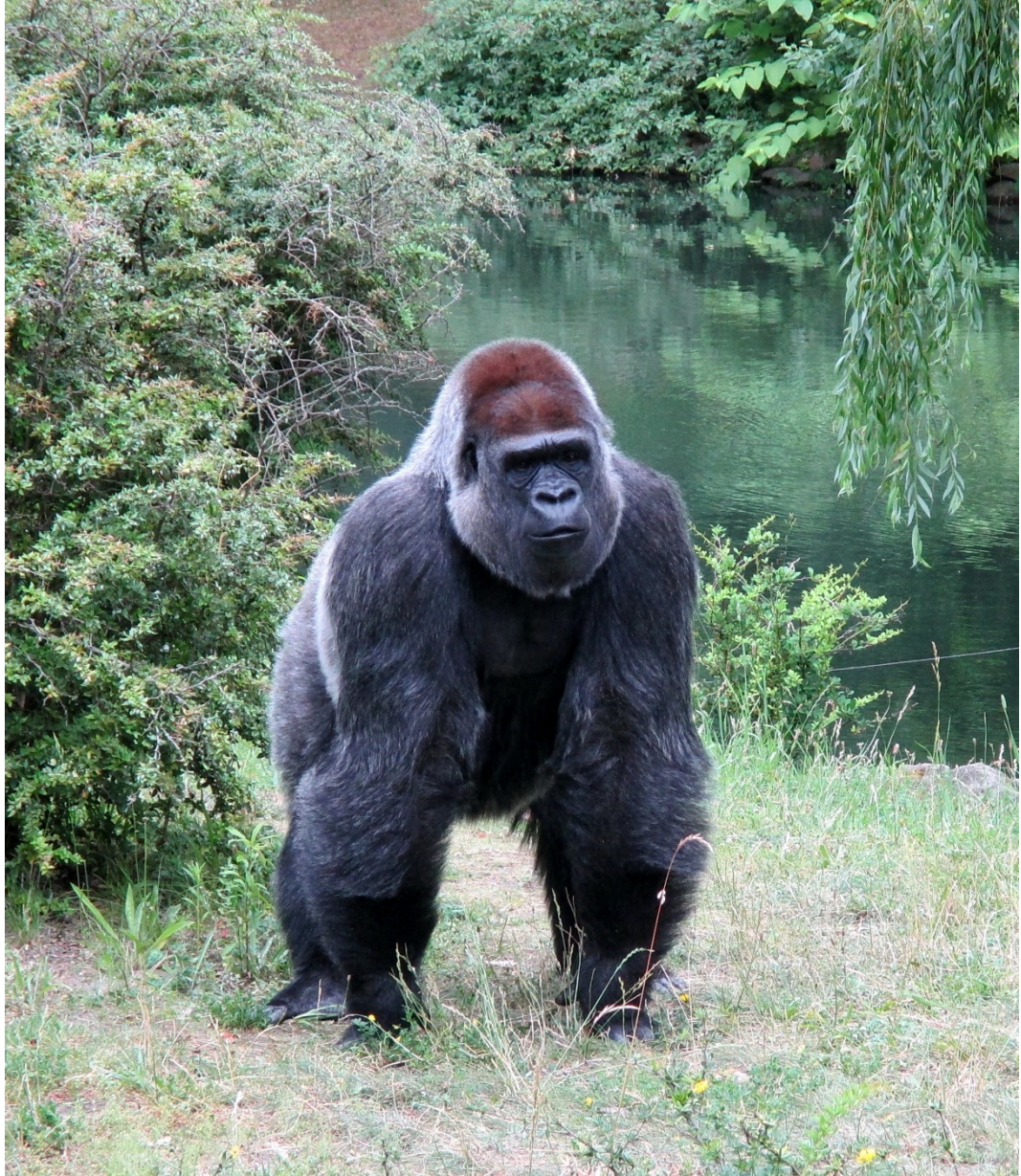


Figura A1.4: la femmina di gorilla di pianura (*Gorilla gorilla gorilla*) Mpenzi, ospitata presso lo Zoologischer Garten di Berlino. Foto di Barbara Regaiolli.

MACACO NEMESTRINO (*Macaca nemestrina*)

Regno: *Animalia*

Phylum: *Chordata*

Classe: *Mammalia*

Ordine: *Primates*

Famiglia: *Cercopithecidae*

Genere: *Macaca*

Specie: *Macaca nemestrina*

(Fig. A1.5)

Distribuzione geografica: è distribuito in tutto il Sud Est asiatico: nord-est dell'India, Cina meridionale, Indonesia, Borneo, Sumatra, Bangladesh orientale, Birmania, Thailandia, Laos, Cambogia, Vietnam, Malesia (Feeroz *et al.*, 1994; Groves, 2001; Choudhury, 2003).

Habitat: foreste pluviali con clima caldo e umido, con temperature fra i 18 ei 30° C e oltre 2500 mm di pioggia ogni anno (Supriatna *et al.*, 1996). La distribuzione altitudinale va dal livello del mare fino a oltre 2000 m (Srivastava & Mohnot, 2001; Choudhury, 2003).

Dieta: il 74% della dieta è composto da frutta, ma include anche insetti, semi, foglie e funghi (Crockett & Wilson, 1980; Caldecott, 1986).

Altezza: 495-564 mm (maschi), 467-564 mm (femmine) (Fa, 1989).

Peso: 6,2-14,5 kg (maschi), 4,7-10,9 kg (femmine) (Fa, 1989).

Abitudini: la locomozione è quadrupede e occasionalmente arboricola (Rowe, 1996).

Speranza di vita: circa 26 anni in natura, circa 35 anni in cattività (Sponsel *et al.*, 2002).

Maturità sessuale: 3-4.5 anni (maschi); 3 anni (femmine) (Choudhury, 2003).

Stato di conservazione: *Vulnerable* (IUCN Red List).

Comportamento sociale e riproduttivo:

Il gruppo è composto da più maschi e più femmine e può raggiungere fino a 81 individui (Oi, 1990a); il rapporto tra i sessi è sbilanciato verso le femmine, che rimangono nel gruppo natale tutta la vita (Caldecott, 1986; Oi, 1990a), mentre i maschi migrano invece da esso tra i 5 e i 6 anni di età (Oi, 1990a). I maschi sono dominanti sulle femmine, anche se gruppi di femmine sono in grado di attaccare maschi adulti e singole femmine a volte possono attaccare maschi di rango inferiore con l'aiuto di altre femmine imparentate (Oi 1990b). Uno dei motivi di questa aggressione è dato dal fatto che le femmine possono vedere i maschi di basso rango non come potenziali compagni, ma come concorrenti per le risorse alimentari. I comportamenti aggressivi tra maschi di alto rango verso quelli di basso rango sono ancora più violenti. In un gruppo di macachi, le femmine di rango più alto sono probabilmente sorelle, condividono lo stesso rango e sono molto tolleranti le une verso le altre (Oi, 1990b). C'è una gerarchia di dominanza lineare all'interno di ogni sesso (Dittus, 2004).

L'accoppiamento avviene durante tutto l'anno (Crockett & Wilson, 1980; Rowe, 1996). Il sistema nuziale è di tipo promiscuo: le femmine durante l'estro si accoppiano con più maschi, sia adolescenti sia adulti, indipendentemente dalla posizione gerarchica (Oi, 1996); tuttavia se un maschio di basso rango tenta di accoppiarsi con una femmina, il maschio *alpha* può interferire ed agire in modo aggressivo verso entrambi. I maschi di rango superiore hanno difficoltà a monopolizzare le femmine in estro se nel gruppo ce ne sono più di 2 ed in questo caso i maschi di rango inferiore hanno più possibilità di accoppiarsi (Oi, 1996). Le figlie nate da femmine di rango superiore formano con parenti di sesso femminile coalizioni di gruppo per mantenere la dominanza, mentre di solito le figlie nate da femmine di basso rango sono suscettibili di essere oggetto di aggressione da parte di altre femmine. I figli maschi invece lasceranno il gruppo e avranno la possibilità di raggiungere un rango più elevato di quanto sarebbe possibile se rimanessero nel gruppo natale (Maestripieri, 2004). L'intervallo di tempo che intercorre tra un parto e l'altro è di solito tra 18 e 24 mesi, a seconda della disponibilità di risorse (Oi, 1996).

La madre dà alla luce di solito un unico piccolo dopo una gestazione di circa 5.6 mesi e se ne occupa senza o con poco aiuto degli altri individui; anche se le cure parentali si verificano soprattutto nel primo anno di vita, la madre supporta dal punto di vista sociale la prole per tutta la vita nel caso delle figlie femmine o finché non lasceranno il gruppo natale nel caso dei figli maschi (Maestripieri, 2004). Durante il primo mese di vita il piccolo raramente si allontana dalla madre, ma man mano che cresce inizia ad allontanarsi per esplorare l'ambiente (Maestripieri, 1994). Tutte le femmine del gruppo mostrano interesse verso i piccoli, soprattutto quelle di rango superiore verso il piccolo delle femmine di rango più basso, se questo si allontana dalla madre (Maestripieri & Wallen, 1995).



Figura A1.5: Uгла, femmina di macaco nemestrino (*Macaca nemestrina*) ospitata presso il Parco Natura Viva. Foto di Barbara Regaiolli.

SCIMPANZÈ (*Pan troglodytes*)

Regno: *Animalia*

Phylum: *Chordata*

Classe: *Mammalia*

Ordine: *Primates*

Famiglia: *Hominidae*

Genere: *Pan*

Specie: *Pan troglodytes*

(Fig. A1.6)

Distribuzione geografica: è ampiamente distribuito in tutta l'Africa equatoriale; il *range* di distribuzione comprende 22 paesi: Angola, Burkina Faso, Burundi, Camerun, Repubblica Centrafricana, Congo, Costa d'Avorio, Repubblica Democratica del Congo, Guinea Equatoriale, Gabon, Ghana, Guinea, Guinea Bissau, Liberia, Mali, Nigeria, Ruanda, Senegal, Sierra Leone, Sudan, Tanzania e Uganda (Butynski, 2001; Nishida *et al.*, 2001), anche se la maggior parte della popolazione totale stimata (circa il 77%) può essere trovata solo in Gabon e Congo (Cowlishaw & Dunbar, 2000).

Habitat: vive in una grande varietà di habitat, fra cui savane secche, foreste pluviali sempreverdi, foreste montane e foreste palustri (Goodall, 1986; Poulsen & Clark, 2004).

Dieta: si nutre principalmente di frutta, ma può consumare anche foglie, boccioli, semi, fiori, steli, essudati e corteccia. La dieta è prevalentemente vegetariana ma viene integrata con insetti, uccelli, uova, miele, terra e mammiferi di medie dimensioni (Goodall, 1986; Boesch & Boesch-Achermann, 2000).

Altezza: 816 mm (maschi e femmine) (Rowe 1996).

Peso: 40-60 kg (maschi), 32-47 kg (femmine) (Rowe 1996).

Abitudini: è una specie sia terrestre sia arboricola, con locomozione quadrupede e occasionalmente bipede (Doran, 1996).

Speranza di vita: 40-45 anni in natura, oltre i 60 in cattività (Macdonald, 2001).

Maturità sessuale: attorno ai 16 anni (maschi); attorno ai 13-14 anni (femmine) (Goodall, 1986).

Stato di conservazione: *Endangered (IUCN Red List)*.

Comportamento sociale e riproduttivo:

Gli scimpanzé vivono in società *fission-fusion*, in cui è presente una grande comunità di individui, che si dividono frequentemente in gruppi più piccoli, di dimensione e composizione variabili (Goodall, 1986; Boesch, 1996). Le dimensioni del gruppo aumentano notevolmente quando aumenta la disponibilità di cibo o quando sono presenti femmine in estro (Matsumoto-Oda *et al.*, 1998; Mitani *et al.*, 2002). La composizione del gruppo è variabile: ci possono essere gruppi unisessuali e bisessuali composti da adolescenti o adulti, gruppi di femmine adulte con i piccoli e gruppi costituiti da individui di diversa età e sesso, anche se più frequentemente sono presenti individui di entrambi i sessi (Boesch, 1996). C'è una gerarchia di dominanza lineare distinta fra i due sessi e i maschi sono dominanti sulle femmine (Goldberg & Wrangham, 1997). I maschi rimangono nel loro gruppo natale mentre le femmine migrano da adolescenti, tra i 9 e i 14 anni (Nishida *et al.*, 2003). Le femmine durante l'allattamento passano la maggior parte del tempo con la prole, anche se possono unirsi ad altre femmine in fase di allattamento, formando dei "*nursery group*" (Pepper *et al.*, 1999). Dato che sono le femmine a disperdersi, i maschi in una comunità hanno probabilità maggiori di essere imparentati fra loro rispetto a esse, ma la parentela non influenza necessariamente le interazioni sociali.

L'accoppiamento avviene durante tutto l'anno e le nascite non avvengono in una specifica stagione anche se è presente una stagionalità nel numero di femmine in estro all'interno di un gruppo, che è positivamente correlato all'abbondanza di cibo (Boesch & Boesch-Achermann, 2000; Wallis, 2002). Nella maggior parte dei casi, le femmine si accoppiano con più maschi durante l'estro (Goodall, 1986), ma ci sono anche altre strategie riproduttive: il maschio dominante può limitare l'accoppiamento di altri maschi con le femmine in estro, una coppia adulta può lasciare la comunità per diversi giorni o settimane oppure le femmine possono accoppiarsi furtivamente con maschi delle comunità vicine (Goodall, 1986; Gagneux *et al.*, 1999).

Di norma la femmina partorisce un solo piccolo e la gestazione è di circa 8 mesi e la maggior parte delle cure parentali sono a carico della madre (Goodall, 1986). I piccoli beneficiano della stretta relazione con le loro madri in termini di cibo, calore, protezione e insegnamenti di vario tipo; inoltre un giovane scimpanzé può raggiungere il rango sociale in base a quello occupato dalla madre nella scala gerarchica (Goodall, 1986; Boesch & Boesch-Achermann, 2000).



Figura A1.6: Giuditta e Valentina, due giovani femmine di scimpanzè (*Pan troglodytes*) ospitate presso il Parco Natura Viva. Foto di .

Bibliografia

Adamec, R. E. & Morgan, H. D. (1994). The effect of kindling of different nuclei in the left and right amygdala on anxiety in the rat. *Physiology & Behavior*, 55: 1-12.

Agetsuma, M.; Aizawa, H.; Aoki, T.; Nakayama, R.; Takahoko, M.; Goto, M.; Sassa, T.; Amo, R.; Kawakami, K.; Hosoya, T.; Higashijima, S.; Okamoto, H. (2010). The habenula is crucial for experience-dependent modification of fear responses in zebra-fish. *Nature Neuroscience*, 13(11): 1354-1356.

Albright, J. L. & Arave, C. W. (1997). *The behaviour of cattle*. CAB International, Wallingford, UK: pp. 123-124.

Almécija, S.; Moyà-Solà, S.; Alba, D. M. (2010). Early origin for human-like precision grasping: A comparative study of pollical distal phalanges. *PlosOne*, 5(7): e11727.

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior, sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.

Andelman, S. J. (1987). Evolution of concealed ovulation in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Naturalist*, 129: 785-799.

Anderson, J. R.; Degiorgio, C.; Lamarque, C.; Fagot, J. (1996). A multi-task assessment of hand lateralisation in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Primates*, 37: 97-103.

Annett, M. (1972). The distribution of manual asymmetry. *British Journal of Psychology*, 63: 343-358.

Annett, M. (1985). *Left, Right, Hand and Brain: The Right Shift Theory*. Lawrence Erlbaum Associates, London.

Annett, M. (1993). Handedness and educational success: The hypothesis of a genetic balanced polymorphism with heterozygote advantage for laterality and ability. *British Journal of Developmental Psychology*, 11: 359-370.

Annett, M. (2002). *Handedness and Brain Asymmetry: The Right Shift Theory*. Psychology Press, Hove, UK.

Annett, M. (2006). The distribution of handedness in chimpanzees: Estimating right shift in Hopkins' sample. *Laterality*, 11: 101-109.

Auerbach, B. M. & Ruff, C.B. (2006). Limb bone bilateral asymmetry: variability and commonality among modern humans. *Journal of Human Evolution*, 50: 203-218.

Austin, N. P. & Rogers, L.J. (2012). Limb preferences and lateralization of aggression, reactivity and vigilance in feral horses, *Equus caballus*. *Animal Behaviour*, 83: 239-247.

Baldellou, M. & Adan, A. (1997). Time, gender, and seasonality in vervet activity: a chronobiological approach. *Primates*, 38(1): 31-43.

Balzeau, A. & Gilissen, E. (2010). Endocranial shape asymmetries in *Pan paniscus*, *Pan troglodytes* and *Gorilla gorilla* assessed via skull based landmark analysis. *Journal of Human Evolution*, 59: 54-69.

Barbas, H.; Rempel-Clower, N. (1997). Cortical structure predicts the pattern of corticocortical connections. *Cerebral Cortex*, 7(7): 635-646.

Barker, M. G. (2008). Gibbon hand preference studies at the Endangered Primate Rescue Center, Vietnam. *Vietnamese Journal of Primatology*, 2: 41-45.

Beck, C. H. M. & Barton, R. L. (1972). Deviation and laterality of hand preference in monkeys. *Cortex*, 8: 339-363.

Bisazza, A.; Cantalupo, C.; Robins, A.; Rogers, L. J. & Vallortigara, G. (1996). Pawedness in toads. *Nature*, 379: 408.

Bennett, A. J.; Suomi, S. J.; Hopkins, W. D. (2008). Effects of early adverse experiences on behavioral lateralisation in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Laterality*, 13(3): 282-292.

Bermejo, J.; Illera, G.; Sabater, P. (1994). Animals and mushrooms consumed by bonobos (*Pan paniscus*). *International Journal of Primatology*, 15(6): 879-898.

Bisazza, A.; Lippolis, G. & Vallortigara, G. (2001). Lateralization of ventral fins use during object exploration in the blue gourami (*Trichogaster trichopterus*). *Physiology and Behavior*, 72: 575-578.

Bisazza, A.; Rogers, L. J. & Vallortigara, G. (1998). The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, amphibians, and reptiles. *Neuroscience and Biobehavioural Reviews*, 22: 411-426.

Bishop, A. (1964). Use of the hand in lower primates. In: J. Buettner-Janush (Ed.), *Evolutionary and genetic biology of primates (Vol. 2)*, Academic Press, New York: pp. 133-255.

Blois-Heulin, C; Bernard, V.; Bec, P. (2007). Postural effect on manual laterality in different tasks in captive gray-cheeked mangabey (*Lophocebus albigena*). *Journal of Comparative Psychology*, 121(2): 205-213.

Blount, B. G. (1990). Issues in bonobo (*Pan paniscus*) sexual behavior. *American Anthropologist*, 92(3): 702-714.

Boesch C. (1991). Handedness in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 6: 541-558.

Boesch, C. (1996). Social grouping in Tai chimpanzees. In: W. C. McGrew; L. F. Marchant; T. Nishida (Eds), *Great ape societies*, Cambridge University press. Cambridge, England: pp. 101-113.

Boesch, C. & Boesch-Achermann, H. (2000). *The chimpanzees of the Tai Forest: behavioral ecology and evolution*, Oxford University press. Oxford, England: p. 316.

Bogart, S. L.; Pruett, J. D.; Ormiston, L. K.; Russell, J. L.; Meguerditchian, A.; Hopkins, W. D. (2012). Termite fishing laterality in the Fongoli savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*): Further evidence of a left hand preference. *American Journal of Physical Anthropology*, 149: 591-598.

Bowman, J.& Lee, P. (2005). Growth and threshold weaning weights among captive rhesus macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, 96(2): 159-175.

Box, H. O. (1977). Observations on spontaneous hand use in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 18: 395-400.

Braccini, S. N. & Caine, N. G. (2009). Hand preference predicts reactions to novel foods and predators in marmosets. *Journal of Comparative Psychology*, 123: 18-25.

Braccini, S.; Lambeth, S.; Schapiro, S.; Fitch, W. T. (2010). Bipedal tool use strengthens chimpanzee hand preferences. *Journal of Human Evolution*, 58(3): 234-241.

Brauch, K.; Pfeffrle, D.; Hodges, K.; Möhle, U.; Fischer, J.; Heistermann, M. (2007). Female sexual behavior and sexual swelling size as potential cues for males to discern the female fertile phase in free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *Hormones and Behavior*, 52(3): 375-383.

Brinkman, C. & Kuypers, H. G. J. M. (1972). Split-brain monkeys: Cerebral control of ipsi-lateral and contra-lateral arm, hand and finger movement. *Science*, 176: 536-539.

Brooks, R.; Bussière, L. F.; Jennions, M. D. & Hunt, J. (2004). Sinister strategies succeed at the cricket World Cup. *Proceeding of the Royal Society of London B, Biology Letters*, 271: S64-S66.

Buck, L. T.; Stock, J. T.; Foley, R. A. (2010). Levels of intra-specific variation within the catarrhine skeleton. *International Journal of Primatology*, 31: 779-795.

Burr, D. B.; Robling, A. G.; Turner, C. H. (2002). Effects of biomechanical stress on bones in animals. *Bone*, 30: 781-786.

Butynski, T. M. (2001). Africa's great apes. In: B. B. Beck, T. S. Stoinski; M. Hutchins; T. L. Maple; B. Norton; A. Rowan; E. F. Stevens; A. Arluke (Eds.), *Great apes & humans: the ethics of coexistence*, Smithsonian Institute press, Washington DC: pp: 3-56.

Byrne, R. W. & Byrne, J. E. (1991). Hand preferences in the skilled gathering tasks of mountain gorillas (*Gorilla g. beringei*). *Cortex*, 27: 521-546.

Caldecott, J. O. (1986). An ecological and behavioural study of the pig-tailed macaque. In: F. S. Szalay (Ed.), *Contributions to primatology, Vol. 21*, Karger, Basel: p. 259.

Calvin, W. H. (1983). A stone's throw and its launch window: timing precision and its implications for language and hominid brains. *Journal of Theoretical Biology*, 104: 121-135.

Cameron, R. & Rogers, L. J. (1999). Hand preference of the common marmoset (*Callithrix jacchus*), problem solving and responses in a novel setting. *Journal of Comparative Psychology*, 113: 149-157.

Carlson, K. J.; Doran-Sheehy, D.M.; Hunt, K. D.; Nishida, T.; Yamanaka, A.; Boesch, C. (2006). Locomotor behavior and long bone morphology in individual free-ranging chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 50: 394-404.

Carmeli, E.; Patish, H.; Coleman, R. (2003). The aging hand [Review]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 58(2): 146-152.

Cartmill, M. (1974). Pads and claws in arboreal locomotion. In: F. A. Jenkins (Ed.), *Primate Locomotion*, Academic Press, New York: pp. 45-83.

Cashmore, L. A. (2009). Can hominin handedness be accurately assessed? *Annals of Human Biology*, 36: 624-641.

Cashmore, L.; Uomini, N.; Chapelain, A. (2008). The evolution of handedness in humans and great apes: a review and current issues. *Journal of Anthropological Sciences*, 86: 7-35.

Casperd, L. M. & Dunbar, R. I. M. (1996). Asymmetries in the visual processing of emotional cues during agonistic interactions by gelada baboons. *Behavioral Processes*, 37: 57-65.

Catani, M.; Jones, D. K.; Ffytche, D. H. (2005). Perisylvian language networks of the human brain. *Annals of Neurology*, 57(1): 8-16.

Chapais, B. (2004). How kinship generates dominance structures: a comparative perspective. In: B. Thierry; M. Singh; W. Kaumanns (Eds.), *Macaque societies: a model for the study of social organization*, Cambridge University Press, United Kingdom: pp. 186-187.

Chapelain, A.; Bec, P.; Blois-Heulin, C. (2006). Manual laterality in Campbell's monkeys (*Cercopithecus c. campbelli*) in spontaneous and experimental actions. *Behavioural Brain Research*, 173(2): 237-245.

Chapelain, A. & Hogervorst, E. (2009). Hand preferences for bimanual coordination in 29 bonobos (*Pan paniscus*). *Behavioural Brain Research*, 196: 15-29.

Chapelain, A.; Hogervorst, E.; Mbonzo, P.; Hopkins, W. D. (2011). Hand preferences for bimanual coordination in 77 bonobos (*Pan paniscus*): Replication and extension. *International Journal of Primatology*, 32: 491-510.

Chapelain, A. S.; Laurence, A.; Vimond, M.; Maille, A.; Meunier, H.; Fagard, J.; Vauclair, J.; Blois-Heulin, C. (2012). Hand preference and its flexibility according to the position of the object: a study in cercopithecines examining spontaneous behaviour and an experimental task (the Bishop QHP task). *Animal Cognition*, 15: 937-953.

Chapman, C. & Fedigan, L. M. (1984). Territoriality in the St. Kitts vervet, *Cercopithecus aethiops*. *Journal of Human Evolution*, 13(8): 677-686.

Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. (1983). Nonrandom dispersal in free-ranging vervet monkeys: social and genetic consequences. *American Naturalist*, 122(3): 392-412.

Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. (1990). *How monkeys see the world: inside the mind of another species*. Chicago University Press, Chicago (IL): p. 377.

Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Andelman, S. J.; Lee, P. C. (1988). Reproductive success in vervet monkeys. In: Clutton-Brock, T. H. (Ed.), *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*, Chicago University Press, Chicago (IL): p. 384-402.

Choudhury, A. (2003). The pig-tailed macaque *Macaca nemestrina* in India- status and conservation. *Primate Conservation*, 19: 91-98.

Chura, L. R.; Lombardo, M. V.; Ashwin, E.; Auyeung, B.; Chakrabarti, B.; Bullmore, E. T.; Baron-Cohen, S. (2010). Organizational effects of fetal testosterone on human corpus callosum size and asymmetry. *Psychoneuroendocrinology*, 35: 122-132.

Clayton, N. S. & Krebs, J. R. (1994). Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 174: 371-379.

Colell, M.; Segarra, M. D.; Sabater-Pi, J. (1995). Manual laterality in chimpanzees (*Pan troglodytes*) in complex tasks, *Journal of Comparative Psychology*, 109: 291-307.

Collins, R. L. (1985). On the inheritance of the direction and the degree of asymmetry. In: S. D. Glick (Ed.), *Cerebral Lateralization in Nonhuman Species*. Academic Press, New York: pp. 41-71.

Collins, R. L. (1991). Reimpressed selective breeding for lateralization of handedness in mice. *Brain Research*, 564: 194-202.

Corballis, M. C. (1991). *The Lop-Sided Ape*, Oxford University Press, Oxford.

Corballis, M. C. (2009). The evolution and genetics of cerebral asymmetry. *Philosophical Transaction of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364: 867-879.

Corp, N. & Byrne, R. W. (2004). Sex difference in chimpanzee handedness. *American Journal of Physical Anthropology*, 123 (1): 62-68.

Cowell, P. E.; Waters, N.S.; Denenberg, V. H. (1997). Effects of early environment on the development of functional laterality in Morris maze performance. *Laterality*, 2: 221-232.

Cowlshaw, G. & Dunbar, R. (2000). *Primate conservation biology*. Chicago University press, Chicago: p. 498.

- Crockett, C. M. & Wilson, W. L.** (1980). The ecological separation of *Macaca nemestrina* and *M. fascicularis* in Sumatra. In: D. G. Lindburg (Ed.), *The macaques: studies in ecology, behavior and evolution*, Van Nostrand Reinhold, New York: pp. 148-181.
- Cunningham, D.; Forsythe, C.; Ward, J. P.** (1989). A report of behavioral lateralization in an infant orangutan (*Pongo pygmaeus*). *Primates*, 30: 249-253.
- Czekala, N. & Robbins, M. M.** (2001). Assessment of reproduction and stress through hormone analysis in gorillas. In: M. M. Robbins; P. Sicotte; K. J. Stewart (Eds.), *Mountain gorillas: three decades of research at Karisoke*, Cambridge University press, Cambridge (England): pp. 317-339.
- Daly, R. M.; Saxon, L.; Turner, C.H.; Robling, A. G.; Bass, S.L.** (2004). The relationship between muscle size and bone geometry during growth and in response to exercise. *Bone*, 34: 281-287.
- Day, L. B.; MacNeilage, P. F.** (1996). Postural asymmetries and language lateralization in humans (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 110: 88-96.
- Deckel, A. W.** (1995). Laterality of aggressive responses in *Anolis*. *Journal of Experimental Zoology*, 272: 194-200.
- Deuel, R. K. & Dunlop, N. L.** (1996). Hand preferences in the rhesus monkey: Implications for the study of cerebral dominance. *Archives of Neurology*, 37: 217-221.
- Deuel, N. R. & Lawrence L. M.** (1987). Laterality in the gallop gait of horses. *Journal of Biomechanics*, 20(66): 645-649.
- De Vleeschouwer, K.; Van Elsacker, L.; Verheyen, R. F.** (1995). Effect of posture on hand preferences during experimental food reaching in bonobos (*Pan paniscus*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(2): 203-207.
- de Waal, F. B.** (1997). *Bonobo: the forgotten ape*. University of California press, Berkeley (CA): p. 210.
- Diamond, A. C. & McGrew, W. C.** (1994). True handedness in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Primates*, 35: 69-77.
- Dimond, S. J.; Farrington, L.; Johnson, P.** (1976). Differing emotional response from right and left hemispheres. *Nature*, 261,690-692.

Dittus, W. (2004). Demography: a window to social evolution. In: B. Thierry; M. Singh; W. Kaumanns (Eds), *Macaque societies: a model for the study of social organization.*, Cambridge University press, Cambridge (UK): pp. 87-112.

Dodson, D. L.; Stafford, D.; Forsythe, C.; Seltzer, C. P.; Ward, J. P. (1992). Laterality in quadrupedal and bipedal prosimians: reach and whole-body turn in the mouse lemur (*Microcebus murinus*) and the galago (*Galago moholi*). *American Journal of Primatology*, 26: 191-202.

Dolcos, F.; Rice, H. J.; Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry and aging: right hemisphere decline or asymmetry reduction. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26: 819-825.

Doran, D. M. (1996). Comparative positional behavior of the African apes. In: W. C. McGrew; L. F. Marchant; T. Nishida (Eds., *Great ape societies*, Cambridge University press, Cambridge (England): pp. 213-224.

Drews, C. (1996). Contexts and patterns of injuries in free-ranging male baboons (*Papio cynocephalus*). *Behaviour*, 133(5-6): 443-74.

Duistermars, B. J.; Chow, D.M.; Frye, M. A. (2009). Flies require bilateral sensory input to track odor gradients in flight. *Current Biology*, 19: 1301-1307.

Eley, R. M.; Gulamhusein, N.; Lequin, R. M. (1986). Reproduction in the vervet monkey (*Cercopithecus aethiops*): I. Testicular volume, testosterone, and seasonality. *American Journal of Primatology*, 10(3): 229-235.

Fa, J. (1982). A survey of population and habitat of the barbary macaque (*Macaca sylavanus*) in north morocco. *Biological Conservation*, 24(1): 45-66.

Fa, J. E. (1989). The genus Macaca: a review of taxonomy and evolution. *Mammal Review*, 19(2): 45-81.

Fagard, J. & Corroyer, D. (2003). Using a continuous index of laterality to determine how laterality is related to inter-hemispheric transfer and bimanual coordination in children. *Developmental Psychobiology*, 43: 44-56.

Fagard, J. & Marks, A. (2000). Unimanual and bimanual tasks and the assessment of handedness in toddlers. *Developmental Science*, 3(2): 137-147.

Fagot, J.; Drea, C. M.; Wallen, K. (1991). Asymmetrical hand use in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in tactually and visually regulated tasks. *Journal of Comparative Psychology*, 105: 260-268.

Fagot, J. & Vauclair, J. (1991). Manual laterality in nonhuman primates: A distinction between handedness and manual specialization. *Psychological Bulletin*, 109: 76-89.

Fairbanks, L. A. & McGuire, M. T. (1985). Relationships of vervet mothers with sons and daughters from one through three years of age. *Animal Behaviour*, 33(1): 40-50.

Fairbanks, L. A. & McGuire, M. T. (1986). Age, reproductive value, and dominance-related behaviour in vervet monkey females: cross-generational influences on social relationships and reproduction. *Animal Behaviour*, 34(6): 1710-1721.

Faurie, C. & Raymond, M. (2004). Handedness, homicide and negative frequency-dependent selection. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272: 25-28.

Fedigan, L. & Fedigan, L. M. (1988). *Cercopithecus aethiops*: a review of field studies. In: A. Gautier-Hion; F. Bourlière; J. P. Gautier; J. Kingdon (Eds.), *A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons*, Cambridge University Press, Cambridge (UK): pp. 389-411.

Feeroz, M. M.; Islam, M. A.; Kabir, M. M. (1994). Food and feeding behaviour of hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*), capped langur (*Presbytis pileata*), and pigtailed macaque (*Macaca nemestrina*) of Lawachara. *Bangladesh Journal of Zoology*, 22(2): 123-132.

Finch, G. (1941). Chimpanzee handedness. *Science*, 94: 117-118.

Fitch, W. T. S. & Braccini, S. (2013). Primate laterality and the biology and evolution of human handedness: a review and synthesis. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1288: 70-85.

Fletcher, A. W. & Weghorst, J. A. (2005). Laterality of hand function in naturalistically housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Laterality*, 10: 219-242.

Fooden, J. (2007). Systematic review of the Barbary macaque, *Macaca sylvanus* (Linnaeus, 1758). *Fieldiana Zoology*, 113:1-60.

Foundas, A. L.; Faulhaber, J. R.; Kulynych, J. J.; Browning, C. A.; Weinberger, D. R. (1999). Hemispheric and sex-linked differences in Sylvian fissure morphology: A quantitative approach using volumetric magnetic resonance imaging. *Neuropsychiatry, Neuropsychology, and Behavioral Neurology*, 12(1): 1-10.

Francks, C.; Maegawa, S.; Laurén, J.; Abrahams, B. S.; Velayos-Baeza, A.; Medland, S. E.; Colella, S.; Groszer, M.; McAuley, E. Z.; Caffrey, T. M.; Timmusk, T.; Pruunsild, P.; Koppel, I.; Lind, P. A.; Matsumoto-Itaba, N.; Nicod, J.; Xiong, L.; Joobers, R.; Enard, W.; Krinsky, B.; Nanba, E.; Richardson, A. J.; Riley, B. P.; Martin, N. G.; Strittmatter, S. M.; Möller, H. J.; Rujescu, D.; St Clair, D.; Muglia, P.; Roos, J. L.; Fisher, S. E.; Wade-Martins, R.; Rouleau, G. A.; Stein, J. F.; Karayiorgou, M.; Geschwind, D. H.; Ragoussis, J.; Kendler, K. S.; Airaksinen, M. S.; Oshimura, M.; DeLisi, L. E. & Monaco, A. P. (2007). LRRTM1 on chromosome 2p12 is a maternally suppressed gene that is associated paternally with handedness and schizophrenia. *Molecular Psychiatry*, 12: 1129-1139.

Frost, H. M. (2003). Bone's mechanostat: a 2003 update. *The Anatomical Record*, 275A: 1081-1101.

Furuichi, T. (1989). Social interactions and the life history of female *Pan paniscus* in Wamba, Zaire. *International Journal of Primatology*, 10(3): 855-875.

Furuichi, T.; Idani, G.; Ihobe, H.; Kuroda, S.; Kitamura, K.; Mori, A.; Enomoto, T.; Okayasu, N.; Hashimoto, C.; Kano, T. (1998). Population dynamics of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology*, 19(6): 1029-1043.

Gagneux, P.; Boesch, C.; Woodruff, D. S. (1999). Female reproductive strategies, paternity and community structure in wild West African chimpanzees. *Animal Behaviour*, 57: 19-32.

Geschwind, N. (1985). Implications for evolution, genetics and clinical syndromes. In: S. D. Glick (Ed.), *Cerebral lateralization in nonhuman species*, Academic Press, New York: pp 247-278.

Geschwind, N. & Galaburda, A. M. (1985). Cerebral lateralization: biological mechanisms, associations, and pathology: III. A hypothesis and a program for research. *Archives of Neurology*, 42: 634-654.

Geschwind, D. H.; Miller, B. L.; DeCarli, C.; Carmelli, D. (2002). Heritability of lobar brain volumes in twins supports genetic models of cerebral laterality and handedness. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(5): 3176-3181.

Ghirlanda, S.; Frasnelli, E.; Vallortigara, G. (2009). Intra-specific competition and coordination in the evolution of lateralization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 364: 861-866.

Ghirlanda, S. & Vallortigara, G. (2004). The evolution of brain lateralization: A game theoretical analysis of population structure. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: 853-857.

Goldberg, E. & Costa, L. (1981). Hemisphere differences in the acquisition and use of descriptive systems. *Brain and Language*, 14: 144-173.

Goldberg, T. L. & Wrangham, R. W. (1997). Genetic correlates of social behavior in wild chimpanzees: evidence from mitochondrial DNA. *Animal Behaviour*, 54: 559-570.

Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe*. Belknap press, Cambridge (MS): p. 673.

Gorrie, C.A.; Waite, P.M.; Rogers, L.J. (2008). Correlations between hand preference and cortical thickness in the secondary somatosensory (SII) cortex of the common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Behavioural Neuroscience*, 122: 1343-1351.

Grimby, G.; Danneskold-Samsoe, B.; Hvid, K.; Saltin, B. (1982). Morphology and enzymatic capacity in arm and leg muscles in 78-81 year old men and women. *Acta Physiologica Scandinavica*, 115: 125-134.

Grimshaw, G. M.; Bryden, M. P.; Finegan, J. A. K. (1993). Relations between prenatal testosterone and cerebral lateralization at age 10. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 15: 39-40.

Grimshaw, G. M.; Bryden, M. P. & Finegan, J. A. K. (1995). Relations between prenatal testosterone and cerebral lateralization in children. *Neuropsychology*, 9: 68-79.

Groves, C. (2001). *Primate taxonomy*. Smithsonian Institute press, Washington DC: p. 350.

Guiard, Y. (1987). Asymmetric division of labor in human skilled bimanual action: The kinematic chain as a model. *Journal of Motor Behaviour*, 19: 486-517.

Guiard, Y.; Diaz, G.; Beaubaton, D. (1983). Left-hand advantage in right handers for spatial constant error: preliminary evidence in a unimanual ballistic aimed movement. *Neuropsychologica*, 21: 111-115.

Güven, M.; Elalmis, D. D.; Binokay, S.; Tan, U. (2003). Population-level right-paw preference in rats assessed by a new computerized food-reaching test. *International Journal of Neuroscience*, 113: 1675-1689.

Haapasalo, H.; Kontulainen, S.; Sievanen, H.; Kannus, P.; Jarvinen, M.; Vuori, I. (2000). Exercise-induced bone gain is due to enlargement in bone size without a change in volumetric bone density: a peripheral quantitative computed tomography study of the upper arms of male tennis players. *Bone*, 27: 351-357.

Hardyck, C.; Goldman, R.; Petrino, L. (1975). Handedness and sex, race, and age. *Human Biology*, 47: 369-375.

Harris, L. (1989). Footedness in parrots: three centuries of research, theory, and mere surmise. *Canadian Journal of Psychology*, 43: 369-396.

Harris, L. J. & Carlson, D. E. (1988). Hand preference for visually guided reaching in human infants and adults. *Behavioral and Brain Sciences*, 11: 726-727.

Harrison, R. M. & Nystrom, P. (2010). Handedness in captive gorillas (*Gorilla gorilla*). *Primates*, 51: 251-261.

Heestand, J. E. (1986). *Behavioral lateralization in four species of apes?* Ph.D. dissertation, University of Washington, Seattle, WA.

Hohmann, G.; Gerloff, U.; Tautz, D.; Fruth, B. (1999). Social bonds and genetic ties: kinship, association, and affiliation in a community of bonobos (*Pan paniscus*). *Behaviour*, 136: 1219-1235.

Hook, M. A. & Rogers, L. J. (2000). Development of hand preferences in marmosets (*Callithrix jacchus*) and effects of aging. *Journal of Comparative Psychology*, 114(3): 263-271.

Hook, M. A. & Rogers, L. J. (2002). Leading-limb preference in marmosets (*Callithrix jacchus*): Walking, leaping and landing? *Laterality*, 7: 145-162.

Hook, M. A. & Rogers, L. J. (2008). Visuospatial reaching preference of common marmosets (*Callithrix jacchus*): An assessment of individual biases across a variety of tasks. *Journal of Comparative Psychology*, 122(1): 41-51.

Hook-Costigan, M. A.; Rogers, L. J. (1995). Hand, mouth and eye preferences in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 64: 180-191.

Hook-Costigan, M. A. & Rogers, L. J. (1996). Hand preferences in New World primates. *International Journal of Comparative Psychology*, 9: 173-207.

Hopkins, W. D. (1993). Posture and reaching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(2): 162-168.

Hopkins, W. D. (1995). Hand preferences for a coordinated bimanual task in 110 chimpanzees (*Pan troglodytes*): Cross-sectional analysis. *Journal of Comparative Psychology*, 105: 178-190.

Hopkins, W. D. (1999). On the other hand: statistical issues in the assessment and interpretation of hand preference data in non-human primates. *International Journal of Primatology*, 20: 852-866.

Hopkins, W. D. (2006). Comparative and familial analysis of handedness in great apes. *Psychological Bulletin*, 132: 538-559.

Hopkins, W. D. (2007). *The evolution of hemispheric specialization in primates*. American Society of Primatologists, Elsevier, Oxford, UK.

Hopkins, W. D. (2008). Brief communication: locomotor limb preferences in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): implications for morphological asymmetries in limb bones. *American Journal of Physical Anthropology*, 137: 113-118.

Hopkins, W. D. (2013). Lack of independence of data points or the pooling fallacy has been suggested as a potential problem in the study of handedness. *American Journal of Physical Anthropology*, 151(1): 151-157.

Hopkins, W. D. & Bard, K. A. (1993). Hemispheric specialization in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*): Evidence for a relation with gender and arousal. *Developmental Psychobiology*, 26: 219-235.

Hopkins, W. D. & Bard, K. A. (1995). Evidence of asymmetries in spontaneous head turning in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavioral Neuroscience*, 110: 1212-1215.

Hopkins, W. D.; Bard, K. A. & Griner, K. (1997). Postural adaptation and laterality in neonatal chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 18: 104-114.

Hopkins, W.D.; Bard, K. A.; Jones, A.; Bales, S. (1993). Chimpanzee hand preference for throwing and infant cradling: Implications for the origin of human handedness. *Current Anthropology*: 34(5): 386-390.

Hopkins, W. D. & Bennett, A. I. (1994). Handedness and approach-avoidance behaviour in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Experimental Psychology*, 20(4): 413-418.

Hopkins, W. D. & Cantalupo C. (2004). Handedness in chimpanzees is associated with asymmetries of the primary motor cortex but not with homologous language areas. *Behavioral Neuroscience*, 118: 1176-1183.

Hopkins, W. D. & Cantalupo, C. (2005). Individual and setting differences in the hand preferences of chimpanzees (*Pan troglodytes*): A critical analysis and some alternative explanations. *Laterality*, 10: 65-80.

Hopkins, W. D. & de Waal, F. B. M. (1995). Behavioral laterality in captive bonobos (*Pan paniscus*): replication and extension. *International Journal of Primatology*, 16: 261-276.

Hopkins, W. D. & Leavens, D. A. (1998). Hand Use and Gestural Communication in Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 112(1): 95-99.

Hopkins, W. D. & Nir, T. (2010). Planum temporale surface area and grey matter asymmetries in chimpanzees (*Pan troglodytes*): The effect of handedness and comparison with findings in humans. *Behavioural Brain Research*, 208: 436-443.

Hopkins, W. D.; Phillips, K. A.; Bania, A.; Calcutt, S. E.; Gardner, M.; Russell, J. L.; Schapiro, S. J. (2011). Hand preferences for coordinated bimanual actions in 777 great apes: Implications for the evolution of handedness in Hominins. *Journal of Human Evolution*, 60: 605-611.

Hopkins, W. D. & Rabinowitz, D. M. (1997). Manual specialization and tool-use in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): The effect of unimanual and bimanual strategies on hand preference. *Laterality*, 2: 267-277.

Hopkins, W. D.; Russell, J. L.; Schaeffer, J. A.; Gardner, M.; Schapiro, S. J. (2009). Handedness for tool use in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): sex differences, performance, heritability and comparison to the wild. *Behaviour*, 146: 1463-1483.

Huddleston, A. L.; Rockwell, D.; Kulund, D. N.; Harrison, R. B. (1980). Bone mass in lifetime tennis athletes. *The Journal of the American Medical Association*, 244: 1107-1109.

Isbell, L. A. (1995). Seasonal and social correlates of changes in hair, skin, and scrotal condition in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) of Amboseli National Park, Kenya. *American Journal of Primatology*, 36(1): 61-70.

Isbell, L. A.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M. (1991). Group fusions and minimum group sizes in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Primatology*, 25(2): 57-65.

Isbell, L. A.; Pruettz, J. D.; Lewis, M.; Young, T. P. (1999). Rank differences in ecological behavior: a comparative study of patas monkeys (*Erythrocebus patas*) and vervets (*Cercopithecus aethiops*). *International Journal of Primatology*, 20(2): 257-272.

Jancke, L.; Schlaug, G.; Huang, Y. X.; Steinmetz, H. (1994). Asymmetry of the planum parietale. *Neuroreport*, 5(9): 1161-1163.

Jeeves, M. A. & Moes, P. (1996). Interhemispheric transfer time differences related to aging and gender. *Neuropsychologia*, 34: 627-636.

Kalisch, T.; Wilimzig, C.; Kleibel, N.; Tegenthoff, M.; Dinse, H. R. (2006). Age-Related Attenuation of Dominant Hand Superiority. *PLoS One*, 1(1): e90.

Kano, T. (1992). *The last ape: pygmy chimpanzee behavior and ecology*. Stanford University press. Standford (CA). P: 248.

Kimmerle, M.; Mick, L. A.; Michel, G. F. (1995). Bimanual role-differentiated toy play during infancy. *Infant behaviour and development*, 18: 299-307.

King, J. E. & Landau, V. I. (1993). Manual preference in varieties of reaching in squirrel monkeys. In: J. P. Ward & W. D. Hopkins (Eds), *Primate laterality: current behavioral evidence of primate asymmetries*, Springer-Verlag, New York: pp. 107-124.

Kinoshita, H. & Francis, P. R. (1996). A comparison of prehension force control in young and elderly individuals. *European Journal of Applied Physiology*, 74: 450-460.

Kosslyn, S. M.; Chabris, C. F.; Marsolek, C. J.; Koenig, O. (1992). Categorical versus coordinate spatial relations: Computational analyses and computer simulations. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18: 562-577.

Krubitzer, L. & Huffman, K. J. (2000). A realization of the neocortex in mammals: Genetic and epigenetic contributions to the phenotype. *Brain, Behavior and Evolution*, 55(6): 322-335.

Kuester, J.; Paul, A. (1996). Female-female competition and male mate choice in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behaviour*, 133(9): 763-790.

- Kuester, J. & Paul, A.** (1999). Male migration in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem. *International Journal of Primatology*, 20(1): 85-106.
- Kuroda, S.** (1989). Developmental retardation and behavioral characteristics of pygmy chimpanzees. In: P.G. Heltne; L. A. Marquardt (Eds.), *Understanding chimpanzees*, Harvard University press, Cambridge (MS): pp. 184-193.
- Lane, R. D. & Jennings, J. R.** (1995). Hemispheric asymmetry, autonomic asymmetry, and the problem of sudden cardiac death. In R. J. Davidson & K. Hugdahl (Eds.), *Brain asymmetry*, The MIT Press, Cambridge, MA: pp. 271-304.
- Lane, A. & Phillips, C.** (2004). A note on behavioural laterality in neonatal lambs. *Applied Animal Behaviour Science*, 86: 161-167.
- Larson, C. F.; Dodson, D. L.; Ward, J. P.** (1989). Hand preferences and whole-body turning biases of lesser bush-babies (*Galago senegalensis*). *Brain, Behavior & Evolution*, 33: 261-267.
- Laska, M.** (1996). A study of correlates of hand preferences in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Primates*, 37(4): 457-465.
- Lauter, J. L.** (2007). The EPIC model of functional asymmetries: implications for research on laterality in the auditory and other systems. *Frontiers in Bioscience*, 12: 3734-3756.
- Lazenby, R. A.** (2002). Skeletal biology, functional asymmetry and the origins of 'handedness'. *Journal of Theoretical Biology*, 218: 129-138.
- Leconte, P. & Fagard, J.** (2006). Which factors affect hand selection in children's grasping in hemispace? Combined effects of task demand and motor dominance. *Brain Cognition*, 60: 88-93.
- Lee, P. C.** (1984). Early infant development and maternal care in free-ranging vervet monkeys. *Primates*, 25(1): 36-47.
- Lee, P. C.** (1987). Sibships: cooperation and competition among immature vervet monkeys. *Primates*, 28(1): 47-59.
- Letzkus, P.; Ribi, W. A.; Wood, J. T.; Zhu, H.; Zhang, S. W.; Srinivasan, M. V.** (2006). Lateralization of olfactory learning in the honey bee *Apis mellifera*. *Current Biology*, 16: 1471-1476.

Lieberman, D. E.; Devlin, M. J.; Pearson, O. M. (2001). Articular area responses to mechanical loading: effects of exercise, age and skeletal location. *American Journal of Physical Anthropology*, 116: 266-277.

Lilak, A. L. & Phillips, K. A. (2007). Consistency in hand preference across low-level and high-level tasks in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 69: 1-12.

Llorente, M.; Mosquera, M.; Fabre, M. (2009). Manual laterality for simple reaching and bimanual coordinated task in naturalistic housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 30: 183-197.

Llorente, M.; Riba, D.; Palou, L.; Carrasco, L.; Mosquera, M.; Colell, M.; Feliu, O. (2011). Population-level right-handedness for a coordinated bimanual task in naturalistic housed chimpanzees: replication and extension in 114 animals from Zambia and Spain. *American Journal of Primatology*, 73: 281-290.

Lonsdorf, E. V. & Hopkins, W. D. (2005). Wild chimpanzees show population-level handedness for tool-use. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102: 12634-12638.

Lurito, J. T. & Dziedzic, M. (2001). Determination of cerebral hemisphere language dominance with functional magnetic resonance imaging. *Neuroimaging Clinics of North America*, 11(2): 355-363.

MacDonald, D. (1987). *The Encyclopedia of Mammals*. Facts on File Publications, New York.

MacDonald, D. (2001). *The encyclopedia of mammals. Volume 2, Primates and large herbivores*. Facts on File, New York: p. 930.

MacNeilage, P. F. (2007). Present status of the postural origins theory. In: W. D. Hopkins (Ed.), *The evolution of hemispheric specialization in primates*, American Society of Primatologists, Elsevier, Oxford, UK: pp. 59-91.

MacNeilage, P. F.; Studdert-Kennedy, M. G.; Lindblom, B. (1987). Primate handedness reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences*, 10: 247-303.

MacNeilage, P. F.; Studdert-Kennedy, M. G.; Lindblom, B. (1988). Primate handedness: A foot in the door. *Behavioral and Brain Sciences*, 11: 748-758.

MacNeilage, P. F.; Studdert-Kennedy, M. G.; Lindblom, B. (1991). Primate handedness: The other theory, the other hand and the other attitude. *Behavioral and Brain Sciences*, 14: 344-349.

Maestriperieri, D. (1994). Mother-infant relationships in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. nemestrina*, *M. arctoides*). I. Development of the mother-infant relationship in the first three months. *Behaviour*, 131(1-2): 75-96.

Maestriperieri, D. (2004). Maternal behavior, infant handling, and socialization. In: B. Thierry; M. Singh; W. Kaumanns (Eds), *Macaque societies: a model for the study of social organization*, Cambridge University press, Cambridge (UK): pp. 231-234.

Maestriperieri, D. & Wallen, K. (1995). Interest in infants varies with reproductive condition in group-living female pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *Physiology & Behavior*, 57(2): 353-358.

Magat, M. & Brown, C. (2009). Laterality enhances cognition in Australian parrots. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 276: 4155-4162.

Malashichev, Y. B. (2006). One-sided limb preferences is linked to alternating limb locomotion in Anuran amphibians. *Journal of Comparative Psychology*, 120: 401-410.

Malaschichev, Y. B. & Wassersug, R. J. (2004). Left and right in the amphibian world: which way to develop and where to turn? *BioEssays*, 26: 1-11.

Marchant, L. F. & McGrew, W. C. (1991). Laterality of function in apes: A meta-analysis of methods. *Journal of Human Evolution*, 21: 425-438.

Marchant, L. F. & McGrew, W. C. (1996). Laterality of limb function in wild chimpanzees of Gombe National Park: comprehensive study of spontaneous activities. *Journal of Human Evolution*, 30: 427-443.

Marchant, L. F. & McGrew, W. C. (2007). Ant fishing by wild chimpanzees is not lateralised. *Primates*, 48: 22-26.

Marchant, L.; McGrew, W. C. (2013). Handedness is more than laterality: lessons from chimpanzees. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1288: 1-8.

Marchant, L. F., McGrew, W. C.; Eibl-Eibesfeldt, I. (1995). Is human handedness universal? Ethological analyses from three traditional cultures. *Ethology*, 101: 239-258.

Marchant, L. F. & Steklis, H. D. (1986). Hand Preference in a Captive Island Group of Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*, 10: 301-314.

Martin, P. & Bateson, P. (1986). *Measuring behaviour. An introductory guide*. Cambridge University Press, New York.

Mason, A. M.; Wolfe, L. D.; Johnson, J. C. (1995). Hand preference in the Sifaka (*Propithecus verreauxi coquereli*) during feeding in captivity. *Primates*, 36(2): 275-280.

Matoba, M.; Masataka, N.; Tanioka, Y. (1991). Cross-generational continuity of hand-use preferences in marmosets. *Behaviour*, 117: 281-286.

Matsumoto-Oda, A.; Hosaka, K.; Huffman, M. A.; Kawanaka, K. (1998). Factors affecting party size in chimpanzees of the Mahale Mountains. *International Journal of Primatology*, 19(6): 999-1011.

Matsuzawa, T.; Biro, D.; Humle, T.; Inoue-Nakamura, N.; Tonooka, R.; Yamakoshi, G. (2001). Emergence of culture in wild chimpanzees: Education by master-apprenticeship. In: T. Matsuzawa (Ed.), *Primate origins of human cognition and behavior*, Springer, Tokyo: pp. 557-574.

Maynard-Smith, J. (1982). *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.

McCarty, M. E.; Clifton, R. K.; Collard, R. R. (1999). Problem solving in infancy: The emergence of an action plan. *Developmental Psychology*, 35: 1091-1101.

McCourt, M. E.; Garlinghouse, M.; Butler, J. (2001). The influence of viewing eye on pseudoneglect magnitude. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 7: 391-395.

McGrew, W. C. & Marchant, L. (1992). Chimpanzees, tools and termites: Hand preference or handedness? *Current Anthropology*, 33: 114-119.

McGrew, W. C. & Marchant, L. F. (1997). On the other hand: Current issues and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in non-human primates, *Yearbook of Physical Anthropology*, 40: 201-232.

McGrew, W. C. & Marchant, L. F. (1999). Laterality of hand use pays off in foraging success for wild chimpanzees. *Primates*, 40: 509-513.

McGrew, W. C. & Marchant, L. F. (2001). Ethological study of manual laterality in the chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. *Behaviour*, 138: 329-358.

McKeever, W. F. (2000). A new family handedness sample with findings consistent with X-linked transmission. *British Journal of Psychology*, 91: 21-39.

McManus, I. C. (1981). Handedness and birth stress. *Psychological Medicine*, 11: 485-496.

McManus, I. C. (2002). *Right Hand, Left Hand: The Origins of Asymmetry in Brains, Bodies, Atoms, and Cultures*, Weidenfeld & Nicolson, Londra.

McManus, I. C. & Bryden, M. P. (1992). The genetics of handedness, cerebral dominance and lateralization. In: I. Rapin & S. J. Segalowitz (Eds.), *Handbook of Neuropsychology*, 6, Elsevier, Amsterdam, Olanda: pp. 115-144.

Meguerditchian, A.; Calcutt, S. E.; Lonsdorf, E. V.; Ross, S. R.; Hopkins, W. D. (2010a). Captive gorillas are right-handed for bimanual feeding. *American Journal of Physical Anthropology*, 14 (4): 638-645.

Meguerditchian, A.; Molesti, S.; Vauclair, J. (2011). Right-handedness predominance in 162 baboons for gestural communication: Consistency across time and groups. *Behavioral Neuroscience*, 125: 653-660.

Meguerditchian, A.; Vauclair, J.; Hopkins, W. D. (2010b). Captive chimpanzees use their right hand to communicate with each other: Implications for the origin of the cerebral substrate for language. *Cortex*, 46: 40-48.

Ménard, N. & Vallet, D. (1997). Behavioral responses of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) to variations in environmental conditions in Algeri. *American Journal of Primatology*, 43(4): 285-304.

Ménard, N.; von Segesser, F.; Scheffrahn, W.; Pastorini, J.; Vallet, D.; Gaci, B.; Martin, R.; Gautier-Hion, A. (2001). Is male–infant caretaking related to paternity and/or mating activities in wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus*)? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 324(7): 601-610.

Meunier, H.; Blois-Heulin, C.; Vauclair, J. (2011). A new tool for measuring hand preference in non-human primates: Adaptation of Bishop's quantifying hand preference task for olive baboons. *Behavioural Brain Research*, 218 (1): 1-7.

Meunier, H. & Vauclair, J. (2007). Hand preferences on unimanual and bimanual tasks in white-face capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*, 69: 1064-1069.

Michel, G. F. (1998). A lateral bias in the neuropsychological functioning of human infants. *Developmental Neuropsychology*, 14: 445-469.

Michel, G. F.; Ovrut, M. R.; Harkins, D. A. (1985). Hand-use preference for reaching and object manipulation in 6- through 13-month-old infants. *Genetic, Social and General Psychology Monographs*, 111: 407-427.

Michel, G. F.; Sheu, C.; Brymley, M. R. (2002). Evidence of a right-shift factor affecting infant hand-use preference from 7 to 11 months of age as revealed by latent class analysis. *Developmental Psychobiology*, 40: 1-13.

Mitani, J. C.; Watts, D. P.; Lwanga, J. S. (2002). Ecological and social correlates of chimpanzee party size and composition. In: C. Boesch,; G. Hohmann,; L. F. Marchant (Eds.), *Behavioral diversity in chimpanzees and bonobos*, Cambridge University press, Cambridge, England: pp. 102-111.

Mittermeier, R. A. & Rylands, A. B. (2009). Primates in Peril: the world's 25 most endangered primates 2008–2010. *Primate Conservation*, (24): 1-57.

Morcillo A.; Fernandez-Carriba, D.; Loeches, A. (2006). Motor asymmetries in locomotion and postural control in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*, 68: 802-811.

Myers Thompson, J. (2002). Bonobos of the Lukuru wildlife research project. In: C. Boesch; G. Hohmann; L. F. Marchant (Eds.), *Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos*, Cambridge University Press, Cambridge, England: pp. 61-70.

Nachson, I. & Carmon, A. (1975). Hand preferences in sequential and spatial discrimination tasks. *Cortex*, 11: 123-131.

Nishida, T.; Corp, N.; Hamai, M.; Hasegawa, T.; Hiraiwa-Hasegawa, M.; Hosaka, K.; Hunt, K. D.; Itoh, N.; Kawanaka, K.; Matsumoto-Oda, A. (2003). Demography, female life history and reproductive profiles among the chimpanzees of Mahale. *American Journal of Primatology*, 59(3): 99-121.

Nishida, T.; Wrangham, R. W.; Jones, J. H.; Marshall, A.; Wakibara, J. (2001). Do chimpanzees survive the 21st century? In: *The apes: challenges for the 21st century*. Conference proceedings (2000), Chicago Zoo Society, Chicago, Brookfield, IL. Pp: 43-51.

Nowak, R. M. (1999). *Walker's primates of the world*. Johns Hopkins University press, Baltimore: p. 224.

Oi, T. (1990a). Population organization of wild pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina nemestrina*) in west Sumatra. *Primates*, 31(1): 15-31.

Oi, T. (1990b). Patterns of dominance and affiliation in wild pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina nemestrina*) in west Sumatra. *International Journal of Primatology*, 11(4): 339-356.

Oi, T. (1996). Sexual behaviour and mating system of the wild pig-tailed macaque in west Sumatra. In: D. E. Fa; D. G. Lindburg (Eds), *Evolution and ecology of macaque societies*, Cambridge University press, Cambridge (UK): pp. 342-368.

Olson, D. A.; Ellis, J. E.; Nadler, R. D. (1990). Hand preference in captive gorillas, orangutans and gibbons. *American Journal of Primatology*, 20: 83-94.

Palmer, A. R. (2002). Chimpanzee right-handedness reconsidered: evaluating the evidence with funnel plots. *American Journal of Physical Anthropology*, 118: 191-199.

Palmer, A. R. (2003). Reply to Hopkins and Cantalupo: Chimpanzee right-handedness reconsidered. Sampling issues and data presentation. *American Journal of Physical Anthropology*, 121: 382-384.

Papademetriou, E.; Sheu, C. F.; Michel, G. F. (2005). A meta-analysis of primate hand preference for reaching and other hand-use preferences. *Journal of Comparative Psychology*, 119: 33-48.

Parnell, R. J. (2001). Hand preference for food processing in wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Journal of Comparative Psychology*, 115: 365-375.

Parr, L. A.; Hecht, E.; Barks, S. K.; Preuss, T.M.; Votaw, J. R. (2009). Face processing in the chimpanzee brain. *Current Biology*, 19: 50-53.

Paul, A. & Kuester, J. (1996). Infant handling by female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem: testing functional and evolutionary hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(2): 133-145.

Pearson, O. M. & Lieberman, D. E. (2004). The aging of Wolff's "law": ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *Yearbook of Physical Anthropology*, 47: 63-99.

Pepper, J. W.; Mitani, J. C.; Watts, D. P. (1999). General gregariousness and specific social preferences among wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 20(5): 613-632.

Perelle, I. B. & Ehrman, L. (1994). An International study of human handedness: The data. *Behavioral Genetics*, 24: 217-227.

Peters, H. H. (2005). *Behavioral lateralization in the orangutan (Pongo pygmaeus pygmaeus)*. Unpublished doctoral dissertation, University of New England, Australia.

Peters, H. H. & Rogers, L. J. (2007). Limb use and preferences in wild orangutans during feeding and locomotor behavior. *American Journal of Primatology*, 69: 1-15.

Pfannkuche, K. A.; Bouma, A.; Groothuis, T. G. G. (2009). Does testosterone affect lateralization of brain and behaviour: a meta-analysis in human and other animal species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364: 929-942.

Phillips, C. J. C.; Llewellyn, S. A.; Claudia, A. (2003). Laterality in bovine behavior in an extensive partially suckled herd and an intensive dairy herd. *Journal of Dairy Science*, 86: 3167-3173.

Phillips, K. A. & Sherwood, C. C. (2005). Primary motor cortex asymmetry is correlated with handedness in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Neuroscience*, 119: 1701-1704.

Phillips, K. A. & Sherwood, C. C. (2007). Cerebral lateralities and their relationship to handedness in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Neuropsychologia*, 45: 2398-2401.

Phillips, R. E. & Youngren, O. M. (1986). Unilateral kainic acid lesions reveal dominance of right archistriatum in avian fear behavior. *Brain Research*, 377: 216-220.

Pilcher, D. L.; Hammock, E. A. D.; Hopkins, W. D. (2001). Cerebral volumetric asymmetries in non-human primates: A magnetic resonance imaging study. *Laterality*, 6: 165-179.

Potier, C.; Meguerditchian, A.; Fagard, J. (2013). Handedness for bimanual coordinated actions in infants as a function of grip morphology. *Laterality*, 18(5): 576-593.

Poulsen, J. R. & Clark, C. J. (2004). Densities, distributions, and seasonal movements of gorillas and chimpanzees in swamp forest in northern Congo. *International Journal of Primatology*, 25(2): 285-306.

Quaranta, A.; Siniscalchi, M.; Frate, A.; Vallortigara, G. (2004). Paw preference in dogs: relations between lateralised behaviour and immunity. *Behavioural Brain Research*, 153: 521-525.

Quaranta, A.; Siniscalchi, M.; Vallortigara, G. (2007). Asymmetric Tail-Wagging Responses by Dogs to Different Emotive Stimuli. *Current Biology*, 17 (6): 199-201.

Raymond, M. & Pontier, D. (2004). Is there a geographic variation of human handedness? *Laterality*, 9: 35-51.

Raymond, M.; Pontier, D.; Dufour, A. & Moller, A. P. (1996). Frequency-dependent maintenance of left handedness in humans. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 1627-1633.

Redmond, J. C. & Lamperez, A. (2004). Leading limb preference during brachiation in the gibbon family member, *Hylobates syndactylus* (siamangs): a study of the effect of singing on lateralization. *Laterality*, 9: 381-396.

Remis, M. J. (1999). Tree structure and sex differences in arboreality among western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Bai Hokou, Central African Republic. *Primates*, 40: 383-396.

Rhodes, J. A. & Knüsel, C. J. (2005). Activity-related skeletal change in medieval humeri: cross-sectional and architectural alterations. *American Journal of Physical Anthropology*, 128: 536-546.

Robins, A.; Lippolis, G.; Bisazza, A.; Vallortigara, G.; Rogers, L. J. (1998). Lateralized agonistic responses and hind limb use in toads. *Animal Behaviour*, 56: 875-881.

Rogers, L. J. (1980). Lateralisation in the avian brain. *Bird Behaviour*, 2: 1-12.

Rogers, L. J. (2009). Hand and paw preferences in relation to the lateralized brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 364: 943-954.

Rogers, L. J. & Kaplan, G. (1996). Hand preferences and other lateral biases in rehabilitated orang-utans, *Pongo pygmaeus pygmaeus*. *Animal Behaviour*, 51 (1): 13-25.

Rogers, L. J. & Vallortigara, G. (2008). From antenna to antenna: lateral shift of olfactory memory recall by honeybees. *PLoS ONE*, 6: 23-40.

Rogers, L. J.; Vallortigara, G.; Andrew, R. J. (2013). *Divided Brains – The Biology and Behaviour of Brain Asymmetries*. Cambridge University Press, New York.

Rogers, L. J. & Workman, L. (1993). Footedness in birds. *Animal Behaviour*, 45: 409-411.

Rogers, L. J.; Zappia, J. V.; Bullock, S. P. (1985). Testosterone and eye-brain asymmetry for copulation in chickens. *Experientia*, 41: 1447-1449.

Rogers, L. J.; Zucca, P.; Vallortigara, G. (2004). Advantage of having a lateralized brain. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: S420-S422.

Roney, L. S. & King, J. E. (1993). Postural effects on manual reaching laterality in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) and cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(4): 380-385.

Rowe, N. (1996). *The pictorial guide to the living primates*. Pogonias press, East Hampton (NY): p. 263.

Sarmiento, E. E. (2003). Distribution, taxonomy, genetics, ecology, and causal links of gorilla survival: the need to develop practical knowledge for gorilla conservation. In: A. B. Taylor; M. L. Goldsmith (Eds.), *Gorilla biology: a multidisciplinary perspective*, Cambridge University press, Cambridge (England): pp. 432-471.

Roy, T. A.; Ruff, C. B.; Plato, C. C. (1994). Hand dominance and bilateral asymmetry in the structure of the second metacarpal. *American Journal of Physical Anthropology*, 94: 203-211.

Ruff, C. B. (2008). Biomechanical analyses of archaeological human skeletons. In: M.A. Katzenberg & S. R. Saunders, (Eds), *Biological Anthropology of the Human Skeleton (2nd ed.)*, Alan R. Liss, New York: pp. 183-206.

Ruff, C. B.; Holt, B.; Trinkaus, E. (2006). Who's afraid of the big bad Wolff? "Wolff's law" and bone functional adaptation. *American Journal of Physical Anthropology*, 129: 484-498.

Santrock, J. W. (2008). Motor, Sensory, and Perceptual Development. In: M. Ryan (Ed.), *A Topical Approach to Life-Span Development*, McGraw-Hill Higher Education, Boston, MA: pp 172-205.

Sarringhaus, L. A.; Stock, J. T.; Marchant, L. F.; McGrew, W. C. (2005). Bilateral asymmetry in the limb bones of the chimpanzee (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology*, 128: 840-845.

Schenker, N. M.; Desgouttes, A.M.; Semendeferi, K. (2005). Neural connectivity and cortical substrates of cognition in hominoids. *Journal of Human Evolution*, 49(5): 547-569.

Schenker, N. M.; Sherwood, C. C.; Hof, P.R.; Semendeferi, K. (2007). Micro-structural asymmetries of the cerebral cortex in humans and other mammals. In: W. D. Hopkins (Ed.), *The evolution of hemispheric specialization in primates*, American Society of Primatologists, Elsevier, Oxford, UK: pp. 93-118.

Scheumann, M.; Joly-Radko, M.; Leliveld, L.; Zimmermann, E. (2011). Does body posture influence hand preference in an ancestral primate model? *BMC Evolutionary Biology*, 11: 52.

Schmitt, V.; Melchisedech, S.; Hammerschmidt, K.; Fischer, J. (2008). Hand preference in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Laterality*, 13: 143-157.

Schnoell, A. V.; Huebner, F.; Kappeler, P. M.; Fichtel, C. (2014). Manual lateralization in wild redfronted lemurs (*Eulemur rufifrons*) in a natural and an experimental task. *American Journal of Physical Anthropology*, 153: 61-67.

Schweitzer, C.; Bec, P.; Blois-Heulin, C. (2007). Does the complexity of the task influence manual laterality in de Brazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*)? *Ethology*, 113: 983-994.

Seltzer, C.; Forsythe, C.; Ward, J. P. (1990). Multiple measures of motor lateralization in human primates (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 104: 159-166.

Sfar, N.; Mangalam, M.; Kaumanns, W.; Singh, M. (2014). A comparative assessment of hand preference in captive red howler monkeys, *Alouatta seniculus* and yellow-breasted capuchin monkeys, *Sapajus xanthosternos*. *PLoS ONE*, 9(10): e107838.

Sharp P. E.; Turner-Williams, S.; Tuttle, S. (2006). Movement-related correlates of single cell activity in the inter-peduncular nucleus and habenula of the rat during a pellet-chasing task. *Behavioural Brain Research*, 166: 55-70.

Shaw, C. N. (2011). Is "hand preference" coded in the hominin skeleton? An in-vivo study of bilateral morphological variation. *Journal of Human Evolution*, 61: 480-487.

Shaw, C. N. & Stock J. T. (2009a). Intensity, repetitiveness and directionality of habitual adolescent mobility patterns influence the tibial diaphysis morphology in athletes. *American Journal of Physical Anthropology*, 140: 149-159.

Shaw, C. N. & Stock J. T. (2009b). Habitual throwing and swimming correspond with upper limb diaphyseal strength and shape in modern human athletes. *American Journal of Physical Anthropology*, 140: 160-172.

Sherwood, C. C.; Wahl, E.; Erwin, J. M.; Hof, P. R.; Hopkins, W. D. (2007). Histological asymmetries or primary motor cortex predicts handedness in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Neurology*, 503: 525-537.

Shutt, K.; MacLarnon, A.; Hiestermann, M.; Semple, S. (2007). Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biology Letters*, 3: 231-233.

Siegel, S. & Castellan, N. J. (1992). *Statistica Non Parametrica*. McGraw-Hill, Milano.

Skinner, J. D. & Smithers, R. H. N. (1990). *The mammals of the southern African sub-region, 2nd edition*. University of Pretoria, Pretoria (South Africa): p. 771.

Smith, H. M. & Thompson, C. L. (2011). Observations of hand preference in wild groups of white-faced sakis (*Pithecia pithecia*) in Suriname. *American Journal of Primatology*, 73(7): 55-664.

Sommer, I. E.; Aleman, A.; Somers, M.; Boks, M. P. & Kahn, R. S. (2008). Sex differences in handedness, asymmetry of the planum temporale and functional language lateralization. *Brain Research*, 1206: 76-88.

Spinozzi, G. (2007). Factors affecting manual laterality in tufted capuchins (*Cebus apella*). In: Hopkins, W. D. (Ed.), *The evolution of hemispheric specialization in primates*, American Society of Primatologists, Elsevier, Oxford, UK: 205-228.

Spinozzi, G.; Castorina, M.; Truppa, V. (1998). Hand preferences in unimanual and coordinated bimanual tasks by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 112: 183-191.

Spinozzi, G. & Truppa, V. (2002). Problem-solving strategies and hand preferences for a multicomponent task by tufted capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, 23: 621-638.

Sponsel, L. E.; Ruttanadakul, N.; Natadecha-Sponsel, P. (2002). Monkey business? The conservation implications of macaque ethno-primateology in southern Thailand. In: A. Fuentes; L. D. Wolfe, (Eds.), *Primates face to face: conservation implications of human-nonhuman primate interconnections*, Cambridge University press, Cambridge (UK): pp. 288-309.

Srivastava, A. & Mohnot, S. M. (2001). Distribution, conservation status and priorities for primates in northeast India. In: A. K. Gupta (Ed.), *Non-human primates of India Vol. 1(1), ENVIS bulletin: wildlife & protected areas*, Wildlife Institute of India, Dehradun (India): pp. 102-108.

Stafford, D. K.; Milliken, G. W.; Ward, J. P. (1993). Patterns of hand and mouth lateral biases in bamboo leaf shoot feeding and simple food reaching in the gentle lemur (*Haplemur griseus*). *American Journal of Primatology*, 29: 195-207.

Steenhuis, R. E. & Bryden, M. P. (1989). Different dimension of hand preference that relate to skilled and unskilled activities. *Cortex*, 25: 289-304.

Stewart, K. J. (2001). Social relationships of immature gorillas and silverbacks. In: M. M. Robbins; P. Sicotte; K. J. Stewart (Eds.), *Mountain gorillas: three decades of research are Karisoke*, Cambridge University press, Cambridge (England): pp.183-213.

Stock, J. T.; Shirley, M. K.; Sarringhaus, L. A.; Davies, T. G.; Shaw, C. N. (2013). Skeletal evidence for variable patterns of handedness in chimpanzees, human hunter-gatherers, and recent British populations. *Annals of the New York Academy of Science*, 1288: 86-99.

Stoinski, T. S.; Perdue, B.; Breuer, T.; Hoff, M. P. (2013). Variability in the developmental life history of the genus *Gorilla*. *American Journal of Physical Anthropology*, 152: 165-172.

Struhsaker, T. T. (1967). Social structure among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Behaviour*, 29: 83-121.

Suganthi, J.; Raghuram, L.; Antonisamy, B.; Vettivel, S.; Madhavi, C.; Koshi, R. (2003). Gender- and age-related differences in the morphology of the corpus callosum. *Clinical Anatomy*, 16: 396-403.

Sugiyama, Y.; Fushimi, T.; Sakura, O.; Matsuzawa, T. (1993). Hand preference and tool use in wild chimpanzees. *Primates*, 34: 151-159.

Sullivan, E. V.; Adalsteinsson, E.; Hedehus, M.; Ju, C.; Moseley, M.; Lim, K. O.; Pfefferbaum, A. (2001). Equivalent disruption of regional white matter microstructure in ageing healthy men and women. *Neuroreport*, 12: 99-104.

Supriatna, J.; Yanuar, A.; Martarinza, R.; Wibisono, H. T.; Sinaga, R.; Sidik, I.; Iskcandar, S. (1996). A preliminary survey of long-tailed and pig-tailed macaques (*Macaca fascicularis* and *Macaca nemestrina*) in Lampung, Bengkulu, and Jampi provinces, Southern Sumatera, Indonesia. *Tropical Biodiversity*, 3(2): 131-140.

Tan, U. (1987). Paw preferences in dogs. *International Journal of Neuroscience*, 32: 825-829.

Teixeira, L. A. (2008). Categories of manual asymmetry and their variation with advancing age. *Cortex*, 44: 707-716.

- Tennie, C.; Hedwig, D.; Call, J.; Tomasello, M.** (2008). An experimental study of nettle feeding in captive gorillas. *American Journal of Primatology*, 70: 584-593.
- Thierry, B.** (2004). Social epigenesis. In: B. Thierry; M. Singh; W. Kaumanns (Eds.), *Macaque societies: a model for the study of social organization*, Cambridge University Press, Cambridge (UK): pp. 267-288.
- Thompson, J.; Hohmann, G.; Furuichi, T.** (2003). *Bonobo workshop: Behaviour, ecology and conservation of wild bonobos, 1st workshop final report*, Kyoto University Primate Research Institute, Inuyama, Japan: pp. 1-44.
- Tomaiuolo, F.; McDonald, J. D.; Caramanos, Z.; Posner, G.; Chiavaras, M.; Evans, A. C.; Petrides, M.** (1999). Morphology, morphometry and probability mapping of the pars opercularis of the inferior frontal gyrus: an in vivo MRI analysis. *European Journal of Neuroscience*, 11(9): 3033-3046.
- Tomasello, M. & Call, J.** (1997). *Primate cognition*. Oxford University Press, New York.
- Tommasi, L. & Vallortigara, G.** (1999). Footedness in binocular and monocular chicks. *Laterality*, 4: 89-95.
- Tonooka, R. & Matsuzawa, T.** (1995). Hand preferences in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) in simple reaching for food. *International Journal of Primatology*, 16: 17-34.
- Trouillard, E. & Blois-Heulin, C.** (2005). Manual laterality and task complexity in de Brazza's monkey (*Cercopithecus neglectus*). *Laterality*, 10: 7-27.
- Tucker, D. M. & Frederick, S. L.** (1989). Emotion and brain lateralisation. In: H. Wagner & A. Manstead (Eds), *Handbook of Social Psychophysiology*, Wiley, Chichester: pp 27-70.
- Tutin, C. E. G.; Parnell, R. J.; White, L. J. T.; Fernandez, M.** (1995). Nest building by lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon: environmental influences and implications for censusing. *International Journal of Primatology*, 16(1): 53-76.
- Tuttle, R. H.** (1986). *Apes of the world: their social behavior, communication, mentality and ecology*, Noyes, Park Ridge, NJ: p 43.
- Uomini, N. T.** (2009). The prehistory of handedness: archaeological data and comparative ethology. *Journal of Human Evolution*, 57: 411-419.

Vallortigara, G.; Cozzutti, C.; Tommasi, L.; Rogers, L. J. (2001). How birds use their eyes: opposite left–right specialization for the lateral and frontal visual hemifield in the domestic chick. *Current Biology*, 11: 29-33.

Vallortigara, G. & Rogers, L. J. (2005). Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences*, 28: 575-633.

Vallortigara, G.; Rogers, L. J. & Bisazza, A. (1999). Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. *Brain Research Reviews*, 30: 164-175.

Varney, R. N. & Benton, A. L. (1975). Tactile perception of direction in relation to handedness and familial handedness. *Neuropsychologia*, 13: 449-454.

Vauclair, J.; Meguerditchian, A.; Hopkins, W. D. (2005). Hand preferences for unimanual and coordinated bimanual tasks in baboons (*Papio anubis*). *Cognitive Brain Research*, 25: 210-216.

Vervaecke, H.; Van Elsacker, L.; Mohle, M.; Heistermann, M.; Verheyen, R. F. (1999). Inter-menstrual intervals in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Primates*, 40(2): 283-289.

Voyer, D. (1996). On the magnitude of laterality effects and sex differences in functional lateralities. *Laterality*, 1: 51-83.

Walker, E. (1975). *Mammals of the World, Third Edition, Volume I*. Johns Hopkins University press, Baltimore & London.

Wallis, J. (2002). Seasonal aspects of reproduction and sexual behavior in two chimpanzee populations: a comparison of Gombe (Tanzania) and Budongo (Uganda). In: C. Boesch; G. Hohmann; L. F. Marchant (Eds), *Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos*, Cambridge University press, Cambridge (England): pp. 181-191.

Walter, R. M. & Carrier, D. R. (2007). Ground forces applied by galloping dogs. *Journal of Experimental Biology*, 210: 208-216.

Ward, J. P. & Cantalupo, C. (1997). Origins and functions of laterality: Interactions of motoric systems. *Laterality*, 2: 279-303.

Ward, P. J.; Milliken, G. W.; Dodson, D. L.; Stafford, D. K. & Wallace, M. (1990). Handedness as a function of sex and age in a large population of *Lemur*. *Journal of Comparative Psychology*, 104 (2): 167-173.

- Ward, J. P.; Milliken, G.W.; Stafford, D. K. (1993).** Patterns of lateralized behavior in prosimians. In: J. P. Ward & W. D. Hopkins (Eds.), *Primate Laterality: Current Evidence of Primate Asymmetries*, Springer, New York: pp 43-74.
- Warren, J. M. (1977).** Handedness and cerebral dominance in monkeys. In: S. Hamad; R.W. Doty; L. Goldstein; J. Jaynes & G. Krauthamer (Eds.), *Lateralization in the Nervous System*, Academic Press, New York: pp. 151-172.
- Warren, J. M. (1980).** Handedness and laterality in humans and other animals. *Physiological Psychology*, 8: 351-359.
- Waters, N. S. & Denenberg, V. H. (1994).** Analysis of two measures of paw preference in a large population of inbred mice. *Behavioural Brain Research*, 63: 195-204.
- Watkins, K.E.; Paus, T.; Lerch, J.P.; Zijdenbos, A.; Collins, D.L.; Neelin, P.; Taylor, J.; Worsley, K. J.; Evans, A.C. (2001).** Structural asymmetries in the human brain: a voxel-based statistical analysis of 142 MRI scans. *Cerebral Cortex*, 11(9): 868-77.
- Watson, N. V. & Kimura, D. (1989).** Right-hand superiority for throwing but not for intercepting. *Neuropsychologia*, 27: 1399-1414.
- Watson, P. J. & Thornhill, R. (1994).** Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 21-25.
- Watts, D. P. (1989).** Infanticide in mountain gorillas: new cases and a reconsideration of the evidence. *Ethology*, 81:1-18.
- Watts, D. P. (1991).** Mountain gorilla reproduction and sexual behavior. *American Journal of Primatology*, 24: 211-225.
- Watts, D. P. (1998).** Seasonality in the ecology and life histories of mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). *International Journal of Primatology*, 19(6): 929-948.
- Westergaard, G. C.; Chavanne, I. D.; Houser, L.; Cleveland, A.; Snoy, P. J.; Suomi, S. J.; Higley, J. (2004).** Bio-behavioural correlates of hand preference in free-ranging female primates. *Laterality*, 9: 267-285.
- Westergaard, G. C.; Chavanne, T. J.; Lussier, I. D.; Suomi, S. J.; Higley, J. D. (2000).** Hormonal correlates of hand preference in free-ranging primates, *Neuropsychopharmacology*, 23 (5): 502-507.

Westergaard, G. C.; Greene, J. A.; Menuhin-Hauser, C.; Suomi, S. J. (1996). The emergence of naturally-occurring copper and iron tools by monkeys: Possible implications for the emergence of metal-tool technology in hominids. *Human Evolution*, 11: 17-25.

Westergaard, G.; Kuhn, H.; Lundquist, A.; Suomi, S. (1997). Posture and reaching in tufted capuchins (*Cebus apella*). *Laterality*, 2(1): 65-74.

Westergaard, G. C.; Kuhn, H. E.; Suomi, S. J. (1998). Bipedal posture and hand preference in humans and other primates. *Journal of Comparative Psychology*, 112: 55-64.

Westergaard G. C.; Lussier, I. D.; Higley, J. D. (2001). Between-species variation in the development of hand preference among macaques. *Neuropsychologia*, 39(13): 1373-1378.

Westergaard, G. C. & Suomi, S. J. (1993). Hand preference in capuchin monkeys varies with age. *Primates*, 34: 295-299.

White, F. (1996). Comparative socio-ecology of *Pan paniscus*. In: W. C. McGrew.; L. F. Marchant; Nishida, T. (Eds.) *Great ape societies*, Cambridge University Press, Cambridge (UK): pp. 29-41.

Whiten, A. (2005). The second inheritance system of chimpanzees and humans. *Nature*, 437: 52-55.

Whiten, A.; Goodall, J.; McGrew, W. C.; Nishida, T.; Reynolds, V.; Sugiyama, Y.; Tutin, C. E. G.; Wrangham, R. W.; & Boesch, C. (2001). Charting cultural variation in chimpanzees. *Behaviour*, 138: 1489-1525.

Whiten, A.; Schick, K.; Toth, N. (2009). The evolution and cultural transmission of percussive technology: Integrating evidence from palaeoanthropology and primatology. *Journal of Human Evolution*, 57: 420-435.

Witelson, S. F. & Nowakowski, R. S. (1991). Left out axons make men right: a hypothesis for the origin of handedness and functional asymmetry. *Neuropsychologia*, 29: 327-333.

Wolfheim, J. H. (1983). *Primates of the world: distribution, abundance, and conservation*. Washington University Press, Seattle (WA): p. 831.

Yamagiwa, J.; Mwanza, N.; Yumoto, T.; Maruhashi, T. (1994). Seasonal change in the composition of the diet of eastern lowland gorillas. *Primates*, 35(1): 1-14.

Young, G.; Segalowitz, S. J.; Corter, C. M.; Trehub, S. E. (1983). Manual specialization and the developing brain: An overview. In: G. Young; S. J. Segalowitz; C. M. Corter; S. E. Trehub (Eds.), *Manual specialization and the developing brain*, Academic Press, New York: pp. 3-12.

Zhao, D. P.; Hopkins, W. D.; Li, B. (2012). Handedness in nature: first evidence on manual laterality on bimanual coordinated tube task in wild primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 148: 36-44.

Zilles, K.; Palomero-Gallagher, N.; Grefkes, C.; Scheperjans, F.; Boy, C.; Amunts, K.; Schleicher, A. (2002). Architectonics of the human cerebral cortex and transmitter receptor fingerprints: reconciling functional neuro-anatomy and neurochemistry. *European Neuropsychopharmacology*, 12(6): 587-599.

Siti Web:

Animal Diversity Web: www.animaldiversity.org.

Primate Info Net - Wisconsin Primate Research Center (WPRC) Library:
<http://pin.primate.wisc.edu/>.

The IUCN Red List of Threatened Species: www.iucnredlist.org.

Ringraziamenti

Grazie al Dr. Cesare Avesani Zaborra per avermi permesso di lavorare e studiare per molti anni al Parco Natura Viva, consentendomi di portare a termine i vari progetti di tesi e di studio alla base di questo dottorato di ricerca. Grazie a Camillo Sandri per avermi permesso di raccogliere i dati per i vari studi condotti al Parco e per tutto il supporto che ha fornito in questi anni a me e al Settore Ricerca e Conservazione.

Un grazie veramente speciale a Caterina Spiezio (Katia), che in questi anni mi ha seguito, formato e sopportato con infinita pazienza nelle varie tesi di laurea, in questo progetto di dottorato, nell'attività al Parco Natura Viva e non solo. Questo dottorato è stato reso possibile non solo dalla formazione eccellente e senza eguali che mi ha fornito in questi anni, ma anche grazie alla passione per la ricerca e gli animali, alla motivazione e alla tenacia che mi ha costantemente trasmesso, anche e soprattutto nei momenti di difficoltà. Grazie davvero, Katia!

Grazie di cuore alla mia famiglia per tutto il supporto e l'affetto che mi hanno permesso di arrivare fino in fondo a questo dottorato e tanti altri progetti di vita.

Grazie a mamma Lucia, per la vicinanza, l'empatia e il conforto che non sono mai mancati in questi anni (e non mi riferisco a biscotti, torte e altre leccornie, che hanno comunque la loro importanza nei periodi di stress ...); grazie mamma!

Grazie a papà Fabio, per la disponibilità infinita in tutte le circostanze e per avermi trasmesso grinta, caparbia e volontà di non arrendersi mai; grazie papà!

Grazie alla mia "sorellona", Morena, per avermi sostenuto e ascoltato in questi anni, tenendomi sempre aperte le porte non solo del suo appartamento berlinese ma anche del suo meraviglioso mondo dominato da arte e fantasia. Grazie Morena!

Grazie alla Prof.ssa Paola Maria Valsecchi per avermi motivato ad intraprendere questo progetto di dottorato e avermi seguito e guidato nella sua realizzazione. Grazie anche a tutti i docenti e ricercatori dell'Università di Parma, che con i loro consigli mi hanno permesso di rendere questo progetto il più chiaro e preciso possibile, comprensibile anche a coloro che sono estranei al complicato mondo della lateralizzazione manuale.

Grazie a Carolina per la sua immancabile amicizia e per la pazienza con cui mi ha sostenuto e sopportato in questi anni, oltre che per la sua infinita e sempreverde positività; grazie a Giorgio, per la sua amicizia e per avermi insegnato precisione e senso di organizzazione, estremamente utili nel mondo scientifico e nella vita di tutti i giorni. Grazie Carol, grazie Giorgio per il vostro prezioso sostegno psicologico (e non solo!) a questo progetto di dottorato!

Grazie a tutti i colleghi del Parco Natura Viva che hanno contribuito alla mia serenità mentale e/o alla realizzazione di questo progetto di dottorato; in particolare, grazie a

Ketty, Sara, Guido, Daniela, Marco, Marina e Giada, sempre disponibili a ridere e scherzare o a distribuire informazioni, apparati e arricchimenti indispensabili per la mia raccolta dati ai primati sotto la loro gestione.

Grazie al Dr. Ragnar Kühne e al Dr. André Schüle per avermi concesso di raccogliere importanti dati circa la preferenza manuale delle scimmie antropomorfe ospitate presso lo *Zoologischer Garten* di Berlino.

Grazie a Marta, la mia cagnolina, e Megan, la sua inseparabile compagna di scorribande, per il loro affetto incondizionato e per la loro instancabile passione per le passeggiate nella natura. Grazie!

Grazie, infine, a tutti gli animali del Parco Natura Viva (e non solo), la cui imprevedibilità e complessità sotto tanti aspetti (preferenza manuale *in primis*!) rende lo studio e l'osservazione del loro comportamento una sfida continua, regalando soddisfazioni e momenti di benessere che pochi esseri umani sono in grado di regalare.

