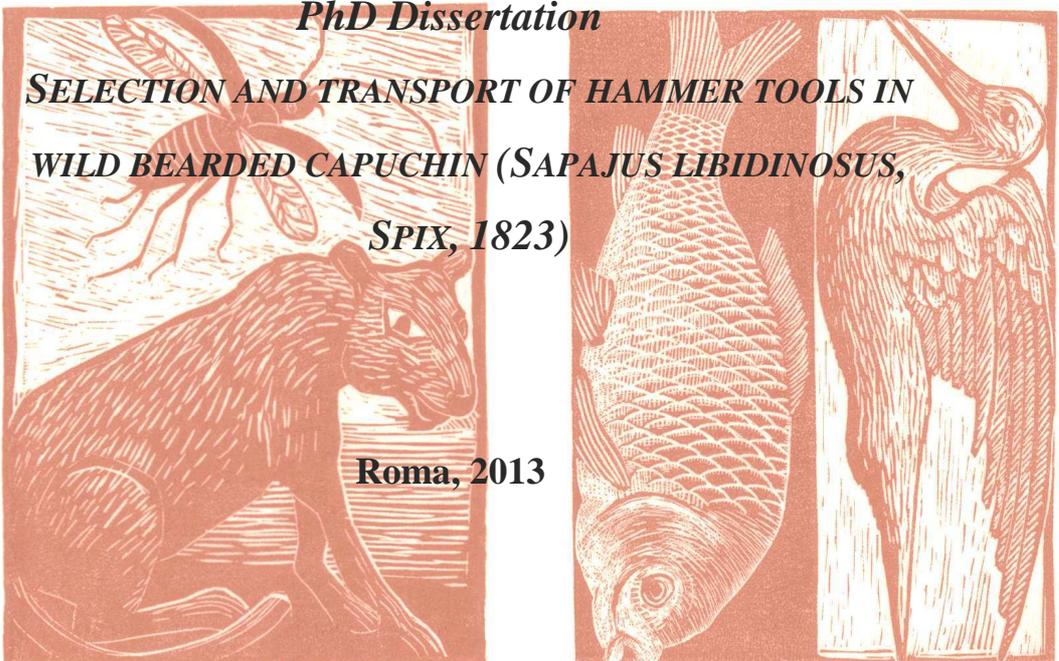




DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA E BIOTECNOLOGIE
CHARLES DARWIN
UNIVERSITÀ DI ROMA “LA SAPIENZA”
CORSO DI DOTTORATO IN BIOLOGIA ANIMALE
XXV CICLO
(2009–2012)



Luciana Massaro
TESI DI DOTTORATO DI RICERCA
SELEZIONE E TRASPORTO DI STRUMENTI IN
UNA POPOLAZIONE DI CEBI (*SAPAJUS*
***LIBIDINOSUS*, *SPIX*, 1823) NEL NORD-EST**
DEL BRASILE



PhD Dissertation
SELECTION AND TRANSPORT OF HAMMER TOOLS IN
WILD BEARDED CAPUCHIN (*SAPAJUS LIBIDINOSUS*,
***SPIX*, 1823)**

Roma, 2013

CORSO DI DOTTORATO IN BIOLOGIA ANIMALE
DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA E BIOTECNOLOGIE "CHARLES DARWIN"
UNIVERSITÀ DI ROMA "LA SAPIENZA"

XXV CICLO
(2009-2012)

**SELEZIONE E TRASPORTO DI STRUMENTI IN UNA POPOLAZIONE
DI CEBI (*Sapajus libidinosus*, Spix, 1823) NEL NORD-EST DEL
BRASILE**

SELECTION AND TRANSPORT OF HAMMER TOOLS IN WILD BEARDED CAPUCHIN
(*Sapajus libidinosus*, Spix, 1823)

Luciana Massaro

Docenti guida: Dott.ssa Elisabetta Visalberghi (ISTC-CNR, Roma)
Prof. Luigi Boitani (Sapienza Università di Roma)

Roma, 2013

Alla mia famiglia

Uma lenda indígena. Como nasceu a noite.

“No princípio era só o dia. A Cobra Grande guardava a noite no fundo do rio.

Um dia, sua filha se casou e disse ao marido:

- Quero muito ver a noite.

O marido respondeu:

- A noite não existe. Há somente o dia.

- A noite existe, sim. Meu pai a guarda no fundo do rio.

O marido, então, mandou guerreiros à casa da Cobra Grande em busca da noite.

Quando chegaram lá, a Cobra Grande entregou-lhes um coco de tucum e avisou:

- Tenham muito cuidado com este coco. Se ele abrir, o mundo todo ficará escuro e tudo se perderá.

Os guerreiros prometeram tomar cuidado, mas, na viagem de volta, ouviram ruídos estranhos vindos de dentro do coco. Era o ruído de sapos e grilos, de corujas e morcegos, de todos os seres que se movimentam á noite. Cheios de curiosidade, os guerreiros abriram o coco...

Imediatamente o mundo escureceu. A filha da Cobra Grande entendeu o que tinha acontecido:

- Soltaram a noite!- disse furiosa.

E o marido, espantado:

- O que vamos fazer? Tudo vai se perder.

- Não tenha medo! Com este fio de cabelo vou separar o dia e a noite. E arrancou um fio de seus cabelos. Logo, o céu se tornou vermelho e a madrugada começou..

Assim nasceu a noite.

Mas quando, finalmente, os guerreiros chegaram á aldeia, a filha da Cobra Grande os castigou pela desobediência, trasformando-os todos em macacos.

E os macacos, assustados, começaram a pular pela mata, de árvore em árvore, de galho em galho.

Quando, porém, a noite chegou ele se recolheram, muitos quietos, à espera do dia.”

Una leggenda indigena. Come nacque la notte.

“In principio c’era solo il giorno. Il Grande Serpente custodiva la notte sul fondo del fiume. Un giorno sua figlia si sposò e disse al marito:

- Desidero molto vedere la notte.

Il marito rispose:

- La notte non esiste. Esiste soltanto il giorno.

- Sì che esiste la notte. Mio padre la custodisce sul fondo del fiume.

Il marito, allora, mandò dei guerrieri nella casa del Grande Serpente per prendere la notte. Quando arrivarono lì il Grande Serpente consegnò loro un cocco di tucum e li avvisò:

- Fate molta attenzione con questa noce. Se l’aprirete tutto il mondo si farà scuro e tutto sarà perduto.

I guerrieri promisero di far attenzione, ma durante il viaggio di ritorno sentirono strani suoni provenire da dentro la noce. Erano suoni di rospi e grilli, di civette e pipistrelli, di tutti gli esseri che popolano la notte. Pieni di curiosità i guerrieri ruppero la noce...

All’improvviso calò l’oscurità su tutto il mondo. La figlia del Grande Serpente capì cosa era successo:

- Hanno liberato la notte! – disse furiosa.

E il marito, spaventato:

- Cosa faremo? Tutto sarà perduto.

- Non avere paura! Userò un mio capello per separare il giorno e la notte. Staccò un capello dalla testa e subito cielo diventò rosso e cominciò l’alba.

Fu così che nacque la notte.

Ma quando, finalmente, i guerrieri arrivarono al villaggio, la figlia del Grande Serpente li castigò per la loro disobbedienza e li trasformò tutti in scimmie.

E le scimmie, spaventate, cominciarono a saltare per la foresta, di albero in albero, di ramo in ramo.

Quando, poi, la notte arrivò le scimmie si raccolsero, quiete, in attesa che fosse di nuovo giorno.”

INDICE

RIASSUNTO	1
ABSTRACT	5
1. INTRODUZIONE	7
1.1 Uso di strumenti	7
1.2 Comportamenti percussivi	9
1.2.1 Comportamenti percussivi nei primati non umani	12
1.2.2 I primati non umani come modello per ricostruire l'uso di strumenti nei nostri antenati ..	16
1.3 Biologia del genere <i>Sapajus</i>	18
1.4 Obiettivi della ricerca	21
2. AREA DI STUDIO	23
2.1 L'area di Boa Vista	23
2.2 Il progetto <i>EthoCebus</i>	27
3. PARTE I: LA SELEZIONE DI PERCUSSORI	29
3.1 Introduzione	29
3.2 Obiettivi	32
3.3 Materiali e metodi	35
3.3.1 I soggetti.....	35
3.3.2 I percussori, l'incudine e le noci	38
3.3.3 Analisi statistica	40
3.4 Gli esperimenti	41
3.4.1 Osservazioni preliminari	41
3.4.2 Esperimento 1. Distanza di trasporto	43
3.4.3 Esperimento 2. Massa del percussore e distanza di trasporto (3 e 6 m).....	45
3.4.4 Esperimento 3. Massa del percussore e distanza di trasporto (2 e 4 m).....	45
3.4.5 Esperimento 4. Massa del percussore, distanza di trasporto e resistenza della noce	47
3.4.6 Efficienza nell'uso di percussori.....	49
3.4.7 Effetto della massa corporea sulla selezione del percussore.....	52
3.4.8 L'Indice di Preferenza.....	52
3.5 Discussione	59

4. PARTE II: IL TRASPORTO DI PERCUSSORI.....	65
4.1 Introduzione.....	65
4.1.1 Vantaggio evolutivo della locomozione bipede	65
4.1.2 Aspetti biomeccanici della locomozione bipede durante il trasporto di strumenti	67
4.1.3 Ruolo della coda durante il trasporto bipede di percussori	69
4.1.4 Obiettivi	71
4.2 Materiali e metodi	73
4.2.1 Trasporto di percussori.....	73
4.2.2 Procedura di acquisizione dei dati cinematici nel trasporto continuo	75
4.2.3 Calcolo del centro di massa.....	80
4.2.3 Procedura di analisi dei dati cinematici.....	84
4.2.4 Procedura di analisi dei dati dinamici	85
4.3 Risultati	89
4.3.1 Modalità di trasporto	89
4.3.2 La postura del corpo durante il trasporto	92
4.3.3 Analisi cinematica del trasporto.....	96
4.3.4 Aspetti dinamici del trasporto: il ruolo della coda	102
4.3.5 Confronto tra Chicao e Piassava	106
4.4 Discussione.....	109
4.4.1 Modalità di trasporto: continuo e non continuo	109
4.4.2 Analisi cinematica e posturale del trasporto	110
4.4.3 Analisi dinamica del trasporto	114
5. CONCLUSIONI.....	117
6. BIBLIOGRAFIA.....	119
RINGRAZIAMENTI.....	135

RIASSUNTO

Lo scopo di questa ricerca è approfondire la conoscenza dell'uso di strumenti per rompere noci dal guscio duro nel cebo (*Sapajus libidinosus*) in ambiente naturale.

Nella Parte I ho preso in esame il ruolo della massa e della distanza di trasporto nella selezione del percussore in un contesto di costi e benefici. Per un cebo il trasporto, il sollevamento e l'uso di un percussore comportano vari tipi di costi tra cui quello energetico, quello relativo al tempo trascorso nell'attività, al rischio di essere predato (dato che l'attività si svolge a terra dove si è più esposti) e di ferirsi durante il colpo. Sulla base della teoria del foraggiamento ottimale (Stephen e Krebs, 1986) ci si aspetta che i cebi si comportino in modo da minimizzare questi costi per rendere l'uso di strumenti il più vantaggioso possibile. Dati gli ulteriori costi legati al trasporto di un percussore, nel caso in cui questo non si trovi sull'incudine, un cebo che sceglie quale percussore trasportare deve bilanciare i benefici ottenuti dal rompere una noce con un percussore più pesante rispetto ai costi legati al suo trasporto. Al fine di esaminare questi aspetti ho condotto una serie di esperimenti sul campo (presso la stazione di ricerca Fazenda Boa Vista del progetto *EthoCebus* in Piauí, Brasile) variando massa del percussore e sua distanza dall'incudine. I risultati di questo studio hanno dimostrato che i cebi si comportano diversamente a seconda della loro massa corporea e si trovano a scegliere il percussore più idoneo a bilanciare il costo legato al trasporto con il beneficio al momento della rottura. Lo sviluppo di un Indice di Preferenza che tiene conto della massa del percussore e sua distanza dall'incudine ha permesso di quantificare le scelte osservate e capire il valore esatto che i cebi attribuiscono a queste due variabili. Gli individui di maggiore massa corporea possono permettersi di ignorare la distanza di trasporto e puntare solo sulla massima efficienza al momento della rottura scegliendo

sempre un percussore pesante. Gli individui di minore massa corporea, come le femmine e i giovani, invece, si ritrovano a tener conto di entrambe le variabili e attribuiscono un peso maggiore alla distanza di trasporto piuttosto che alla massa del percussore.

Il trasporto di oggetti è considerato uno dei fattori selettivi che potrebbero aver favorito l'evoluzione della locomozione bipede nei primi ominini, ma per capire questi processi sarebbe necessario disporre di dati quantitativi sulla loro cinematica e dinamica durante il trasporto. L'interpretazione del materiale fossile di ominidi e ominini, infatti, rappresenta un interessante punto di partenza che deve però essere completato con studi che forniscano informazioni sul comportamento, sulla funzione e sulla morfologia. Nell'impossibilità di ottenere questo tipo di dati, i primati non umani rappresentano la migliore fonte di informazioni data la loro vicinanza filogenetica e le numerose affinità morfologiche con i primi ominidi. I cebi che vivono a Fazenda Boa Vista forniscono l'opportunità di esaminare le caratteristiche della locomozione bipede durante il trasporto di oggetti poiché hanno sviluppato spontaneamente questo comportamento e lo esibiscono abitualmente. Nella Parte II della tesi ho approfondito le modalità di trasporto di un percussore ed esaminato gli aspetti cinematici e dinamici inerenti alla posizione e alla velocità delle varie parti anatomiche e al centro di massa, all'inclinazione del tronco, alla postura degli arti superiori e inferiori, alle fasi dell'andatura bipede ed ai momenti delle forze agenti sulle singole parti anatomiche, con particolare riguardo alla coda e al suo ruolo nel bilanciamento del corpo durante il trasporto. Questa ricerca rappresenta il primo studio che ha analizzato la dinamica del trasporto di oggetti con locomozione bipede in una specie di primate non umano. I nostri risultati hanno dimostrato che questa capacità di trasportare carichi pesanti con locomozione bipede sia dovuta all'uso "strategico" della coda, senza la quale si

dovrebbero limitare a trasportare solo carichi di peso molto inferiore o a posare e sollevare continuamente il percussore a terra durante il tragitto rendendo il trasporto un'attività energeticamente più dispendiosa.

ABSTRACT

This research investigates tool use in nut-cracking by wild bearded capuchins (*Sapajus libidinosus*).

Part I considers how stone mass and distance of transport affect hammer selection within a cost/benefit framework. In the case of nut-cracking by wild bearded capuchins, lifting the heavy stone and striking the nut entail costs in several currencies (e.g., energetic costs, handling time costs, risk of predation from being on the ground and producing noise that is easy to locate, risk of physical injury at each strike). In addition, if the stone is not already at an anvil site, there are additional costs (in terms of time and energy) related to transporting the stone to the anvil where it can be used. On the basis of the optimal foraging theory (Stephens and Krebs 1986) capuchins should act to optimize benefits of foraging behavior with tools and minimize costs.

To assess the role of stone mass and transport distance in capuchins' tool selection, we carried out a series of field experiments (at the research station "Fazenda Boa Vista" of the EthoCebus Project, Piauí, Brazil) by varying stone mass and its distance to the anvil. Our results demonstrated that capuchins' preferences depend on their body mass and that they choose the proper stone to balance the cost of transport and the benefit of cracking. We developed a Preference Index that allowed to describe observed choices and the weight that capuchins give to both variables (stone mass and distance of transport). Subjects with larger body mass did not take into account the distance of transport and always chose the heavier stone to increase efficiency during nut hitting. On the contrary, subjects with smaller body mass, as females and juveniles, took into account both variables and considered more important the distance of transport than the stone mass.

Carrying objects is considered one of the main selective pressure that might have favored the evolution of bipedal locomotion in early hominins. In order to understand this processes, it would be necessary to obtain quantitative data about their kinematics and dynamics during object transport. Interpretation of fossil material of apes and hominins is an essential starting point, but this has to be completed with behavioural information and functional morphological studies. Because of lacking quantitative data, nonhuman primates might represent the best source of information because of their phylogenetical and morphological affinities with early hominids. Capuchins at Fazenda Boa Vista provide the opportunity of examining characteristics of bipedal locomotion during objects transport because they evolved this behavior spontaneously and exhibit it habitually.

Part II describes types of hammer stone transport in wild capuchins and investigates kinematical and dynamical aspects of position and velocity of the center of mass and of anatomical segments, trunk inclination, fore and hind-limb postures, bipedal gait phases and to the torques of forces applied on each anatomical segment, with particular attention to the tail and its role in balancing the body during transport.

This represents the first study that describes the dynamics of objects transport with bipedal locomotion in a non-human primate. Our results demonstrated that capuchins are able to carry heavy load by walking bipedally only with the “strategic” help of their tail. Without this anatomical structure they would be able to transport only lower weight loads or they should lift and drop the hammer stone many times before reaching the anvil with a higher energetic effort.

1. INTRODUZIONE

1.1 Uso di strumenti

L'uso di strumenti è considerato un'acquisizione fondamentale nella storia del genere *Homo* ed ha permesso lo sviluppo della cultura materiale che lo caratterizza (van Schaik et al., 1999; McGrew, 1992; Oakley, 1957; Ambrose 2001; Gibson e Ingold, 1995). Non c'è dubbio che l'utilizzo di strumenti abbia dato all'uomo la possibilità di diversificare il suo stile di vita grazie allo sfruttamento di risorse altrimenti non disponibili. Gli strumenti stessi forniscono una testimonianza delle abilità dell'uomo da cui è possibile dedurre il comportamento dei nostri progenitori (Visalberghi e Fragaszy, 2012).

La definizione di uso di strumenti è problematica perché può essere arbitraria, soggettiva e antropocentrica (Bentley-Condit e Smith, 2009). In un recente libro Shumaker, Walkup e Beck (2011, pag. 5) forniscono un'eccellente definizione di uso di strumenti (modificando solo in minima parte quella fornita da Beck nel 1980) largamente accettata da biologi e psicologi. Questi autori definiscono l'uso di strumenti come "l'impiego esterno di un oggetto ambientale libero o manipolabile per alterare in modo più efficiente la forma, la posizione o la condizione di un altro oggetto, di un altro organismo o dell'utilizzatore stesso quando l'utilizzatore tiene e manipola direttamente lo strumento durante o appena prima del suo uso ed è responsabile del giusto ed efficace orientamento dello strumento". Questa definizione include sia oggetti fissi (ad esempio, un ramo attaccato all'albero) sia oggetti liberi (ad esempio, un ramo che viene staccato dall'albero o trovato a terra) quando usati per raggiungere uno scopo. Shumaker e collaboratori (2011) descrivono tutti gli usi di strumenti riportati sino ad oggi nel mondo animale e li classificano a seconda dei comportamenti messi in atto dai soggetti.

Da ciò risulta che l'uso di strumenti è diffuso in tutto il regno animale, anche se la maggior parte delle specie li utilizza solo in poche situazioni specifiche. I primati, in particolare, usano strumenti in modo flessibile, con un vasto repertorio di comportamenti e per raggiungere molti diversi obiettivi (Bentley-Condit e Smith, 2010; Tomasello e Call, 1997; Seed e Byrne, 2010). Gli scimpanzé e i cebi sono fra le specie che mostrano una più ampia varietà di uso di strumenti sia in cattività (Fragaszy et al., 2004; McGrew, 1992) sia in natura come dimostrano i numerosi studi recentemente condotti (vedi PARTE I della presente tesi; Massaro et al., 2012; Visalberghi e Fragaszy, 2012; Luncz et al., 2012).

Dato che la tesi è focalizzata sull'uso e sul trasporto di percussori al fine di rompere noci di palma dal guscio duro in una popolazione di cebi in ambiente naturale, in questa introduzione focalizzerò l'attenzione sui comportamenti percussivi presenti nel mondo animale in base alla loro complessità cognitiva. A tale scopo è utile presentare anche la definizione di St. Amant e Horton (2008 pag. 1203) che pone l'accento sull'alterazione fisica dell'ambiente, un aspetto fondamentale nell'uso di percussori. Secondo questi autori, infatti, l'uso di strumenti consiste nell' "esercitare un controllo su un oggetto (lo strumento) esterno liberamente manipolabile allo scopo di alterare le proprietà fisiche di un altro oggetto, sostanza, superficie o mezzo (l'obiettivo, che può essere l'utilizzatore stesso o un altro organismo) per mezzo di un'interazione meccanica dinamica". L'interazione meccanica dinamica è proprio quella alla base dei comportamenti percussivi.

Visalberghi e Fragaszy (2012) classificano la complessità cognitiva dell'uso di strumenti in base alla relazione prodotta fra oggetti. L'utilizzatore dello strumento, infatti, deve creare una relazione nuova fra lo strumento e un altro oggetto (o superficie) e non utilizzare una relazione preesistente. La complessità della relazione (ordine)

dipende dal numero di oggetti (e/o superfici) necessari per raggiungere lo scopo e non dal numero di azioni nella sequenza.

Una relazione è di ordine zero quando l'azione viene effettuata con un oggetto influenzando direttamente un secondo oggetto per *default*. Un esempio è quando un soggetto tira verso di sé un pezzo di stoffa sul quale c'è del cibo che vuole ottenere e che non può raggiungere altrimenti. Questa relazione non è un vero e proprio uso di strumenti. Una relazione è di primo ordine quando il soggetto agisce con un oggetto su una superficie fissa per raggiungere uno scopo, ad esempio quando strofina un oggetto contro una superficie. Una relazione è di secondo ordine quando il soggetto agisce con uno strumento (A) in relazione al target (B), dopo aver posizionato il target in relazione ad un terzo oggetto (C). Un esempio si ha quando un soggetto inserisce un bastoncino (A) in un tubo orizzontale (C) in cui è presente del cibo (B) da spingere fuori per estrarlo. La prima relazione si ha quando si inserisce il bastoncino nel tubo, la seconda quando lo si spinge fuori dal tubo per estrarlo.

I comportamenti di uso di strumenti di secondo e terzo ordine sono stati osservati solo nell'uomo e in pochissime specie di primati non umani.

1.2 Comportamenti percussivi

I comportamenti percussivi hanno la funzione di amplificare la forza meccanica del soggetto e consistono nel colpire (battere, aprire, rompere, ecc.) con un oggetto relativamente duro (il percussore) un *target* (ad es., un altro oggetto, una noce, una preda) posto su un substrato (Shumaker et al., 2011). Questi comportamenti possono essere classificati in base alla complessità cognitiva secondo le categorie descritte da Visalberghi e Fragaszy (2012). Sulla base delle relazioni tra oggetti prodotte dall'utilizzatore, si ha una relazione di primo ordine quando il soggetto usa un

percussore per colpire un *target* posto su una superficie continua e omogeneamente dura (ad es., un pavimento di granito). Si ha una relazione del secondo ordine quando un individuo posiziona il *target* su un'incudine dura (che si differenzia dal resto della superficie) e lo colpisce con un altro oggetto che costituisce lo strumento. Dopo aver osservato a Bossou (Guinea, Africa) uno scimpanzé che usava un sasso come cuneo per rendere l'incudine e più orizzontale e stabile, Matsuzawa (1991) ha introdotto un terzo ordine di complessità, nel quale il cuneo viene definito "meta-strumento". Comportamenti di usi di strumenti di terzo ordine sono stati osservati solo negli scimpanzé di Bossou e solo in rare occasioni.

La classificazione sopra descritta non tiene conto di una serie di variabili importanti, come la resistenza del *target*, le caratteristiche della superficie usata come substrato, la co-presenza degli elementi che servono per mettere in pratica l'uso di strumenti e l'eventuale selezione e trasporto degli stessi. Gli esempi che seguono mostrano l'importanza di tali fattori e come questi influenzano la complessità dei comportamenti percussivi.

La resistenza del *target* è di fondamentale importanza perché determina la necessità di uso di strumenti come unica strategia possibile per ottenere lo scopo. Se ad esempio è possibile aprire una noce battendola direttamente su un tronco o sul pavimento, la sua apertura non necessita di strumenti. Questo accade nei cebi (*Cebus apella*) che in ambiente naturale battono ripetutamente noci di palma cumarè (*Astrocaryum chambira*) troppo dure per i loro denti su tronchi di bambù (*Bambusa guadua*) sul quale le hanno trasportate (Izawa e Mizuno, 1977). Queste scimmie tendono a battere la noce sugli internodi del tronco della pianta selezionandone così la parte più dura. Più di recente Boinski e collaboratori (2000) hanno osservato individui di *Sapajus apella* in Suriname battere noci di *Couratari oblongifolia* su tronchi e rami

per creare una frattura nel guscio duro che esponga il seme e permetta di consumarlo. Questi autori identificano tale comportamento come “uso del substrato” e non lo considerano un vero e proprio uso di strumenti analogamente ad altri autori che etichettano comportamenti simili come “proto-uso di strumenti” dato che le superfici su cui vengono battuti gli oggetti non sono manipolate dall’utente ma svolgono una funzione analoga a quella di un percussore (St. Amant e Horton, 2008; Boinski et al., 2000; Panger 1998; Parker e Gibson, 1977).

I casi di comportamento percussivo appena descritti avvenivano su un substrato fisso e non manipolabile, ma esiste anche un caso in cui il substrato viene precedentemente collocato in posizione idonea dall’utente. Le lontre (*Enhydra lutris*) della California battono molluschi su pietre che hanno collocato sull’addome mentre nuotano in posizione dorsale (Fisher, 1939; Limbaugh, 1961; Hall e Schaller, 1964). Purtroppo questo fenomeno affascinante non è stato approfondito nonostante la superficie usata come incudine sia manipolabile e si tratti quindi di un vero e proprio caso di uso di strumenti.

L’unico caso di invertebrati che eseguono comportamenti percussivi riguarda le vespe scavatrici (appartenenti ai generi *Ammophila* e *Sphex*). Queste vespe scavano un buco nel suolo, vi depositano prede e uova e lo ricoprono di terra per chiuderlo e pressano la terra con le zampe. Successivamente trasportano con le mandibole sassolini, bastoncini, terra e semi e percuotono ripetutamente il terreno per compattarlo. In rare occasioni lo stesso oggetto è stato usato ripetutamente a questo scopo (Brockmann, 1985).

Tra gli uccelli, esistono dei casi aneddotici in cui aquile e avvoltoi in cattività sono stati osservati colpire uova o insetti tenendo una pietra nel becco (Boswall, 1977; Bindner, 1968). La maggior parte dei casi in cui uccelli in natura sono stati osservati

usare pietre per aprire grandi uova non sono relativi a comportamenti percussivi, ma piuttosto a comportamenti in cui lasciano cadere dal becco delle pietre sfruttando la forza di gravità per aprire il target.

1.2.1 Comportamenti percussivi nei primati non umani

In condizioni naturali pochissime specie di primati non umani mostrano comportamenti percussivi che coinvolgono relazioni di primo o secondo ordine in cui il soggetto agisce con lo strumento (percussore) in relazione ad un *target*, dopo aver posizionato il *target* su una superficie fissa (primo ordine) o in relazione ad un terzo oggetto (l'incudine) (secondo ordine).

Da recenti osservazioni risulta che una popolazione di macaco dalla coda lunga (*Macaca fascicularis aurea*) nella zona intertidale delle Isole Andamane (Tailandia) usa pietre per aprire gasteropodi, bivalvi e granchi utilizzando le scogliere di basalto come substrato e trasportando i percussori anche per molti metri per raggiungere la linea di bassa marea dove si trovano i molluschi da aprire. (Malaivijitnond et al., 2007; Gumert et al., 2009, 2011). Dato che la superficie su cui vengono posizionati i molluschi da aprire è fissa, la relazione è del primo ordine.

Scimpanzé (*Pan troglodytes*) e cebi (*Sapajus libidinosus*), invece, sono costretti a cercare e selezionare strumenti e incudini per rompere noci di palma data la loro scarsità nell'habitat in cui vivono. In questi casi il comportamento di rottura delle noci rappresenta una sfida cognitiva maggiore dato che implica l'associazione di tre oggetti (la noce, il percussore e l'incudine) che devono essere messi insieme prima di cominciare l'azione. Una prima difficoltà è legata al fatto che i tre oggetti possono non essere presenti contemporaneamente nello stesso luogo e quindi necessitano di essere trasportati. Solitamente sia i cebi sia gli scimpanzé trasportano il percussore e le noci

all'incudine. In secondo luogo, l'utilizzatore dello strumento non vede la realizzazione della sua azione fin quando la noce non è aperta e in ultimo, solo per gli scimpanzé, vengono utilizzati percussori di natura diversa ma con la stessa finalità, ovverosia rompere la noce (Boesch-Achermann e Boesch, 1993).

La rottura di noci nello scimpanzé è stata osservata in varie popolazioni dell'Africa occidentale (Costa d'Avorio: Beatty, 1951; Boesch e Boesch, 1982; Guinea: Sugiyama e Koman, 1979; Sugiyama, 1981; Kortlandt, 1986; Liberia: Anderson et al., 1983; Hannah e McGrew, 1987; Sierra Leone: Whitesides, 1985; Camerun: Morgan e Abwe, 2006), mentre è assente nell'Africa centrale e orientale.

Studi sistematici sulla popolazione di scimpanzé del Parco Nazionale di Taï, in Costa d'Avorio, hanno permesso di studiare le caratteristiche del comportamento di rottura delle noci in questa specie quali le caratteristiche delle noci, dei percussori e delle incudini e le implicazioni cognitive relative al trasporto di percussori. I tipi di noci consumate dagli scimpanzé della foresta Taï appartengono a cinque specie con diversi gradi di resistenza alla frattura: le noci di *Coula edulis* sono molto abbondanti e poco resistenti alla frattura, quelle di *Panda oleosa* sono le più dure, quelle di *Parinari excelsa* e di *Detarium senegalense* provengono entrambe da alberi molto grandi con una produzione irregolare, infine le noci di *Sacoglottis gabonensis* sono consumate solo di rado. Tutte queste specie sono ricche di nutrienti e forniscono un notevole apporto calorico alla loro dieta. Le incudini possono essere radici sporgenti tronchi di alberi caduti a terra, rami e rocce. Anche i percussori possono essere di legno o di roccia a seconda della durezza della noce da rompere (Boesch-Achermann e Boesch, 1993; Boesch et al., 2009).

Analoghe osservazioni sistematiche sono state condotte sulla popolazione di scimpanzé di Bossou, in Guinea, che usano percussori di pietra per rompere noci della

palma da olio *Elaeis guineensis* su incudini di pietra che all'occorrenza possono anche essere trasportate. Il comportamento di rottura di questa noce è stato studiato sia quando si verifica spontaneamente mentre gli scimpanzé si muovono nel loro *home range*, sia in modo più sistematico in una radura nella foresta, chiamata *outdoor laboratory*, dove i ricercatori forniscono i materiali necessari per la rottura di noci e ne filmano il comportamento in condizioni sperimentali controllate (Fushimi et al., 1991; Matsuzawa, 1994, 1996, 1999; Matsuzawa et al., 2001; Biro et al., 2003, 2006).

Confrontando le caratteristiche della rottura di noci nei due siti, si evince che i percussori usati a Bossou sono di dimensioni più piccole e solo di roccia. Le noci rotte a Bossou sono meno resistenti rispetto a quelle presenti nella foresta Tai e la disponibilità di pietre adatte ad essere usate come percussori e incudini è maggiore a Bossou dove invece sono più rare le radici sporgenti da usare come incudini rispetto alla foresta Tai (Sakura e Matsuzawa, 1991). Un altro sito di ricerca studiato dal 1999 è quello nella foresta di Diécké che si trova a circa 50 km da Bossou. Gli scimpanzé di Diécké, come quelli di Tai, rompono noci *Panda* e *Coula* con percussori di pietra su incudini di pietra e su radici (Carvalho et al., 2007).

Le prime osservazioni di rottura di noci di palma in due gruppi di cebi del Nord-est del Brasile risalgono al 2004 (Fazenda Boa Vista, Piauí, Brasile: Fragaszy et al., 2004; Parco Nazionale Serra da Capivara, Piauí, Brasile: Moura e Lee, 2004). A queste sono seguite nuove osservazioni dirette del comportamento percussivo in altre popolazioni di *Sapajus libidinosus* (Ferreira et al., 2010; Waga et al., 2006). La Figura 1.1 mostra la mappa di distribuzione delle osservazioni di uso spontaneo di rottura di noci con percussori nei cebi in condizioni naturali e di semi-libertà.

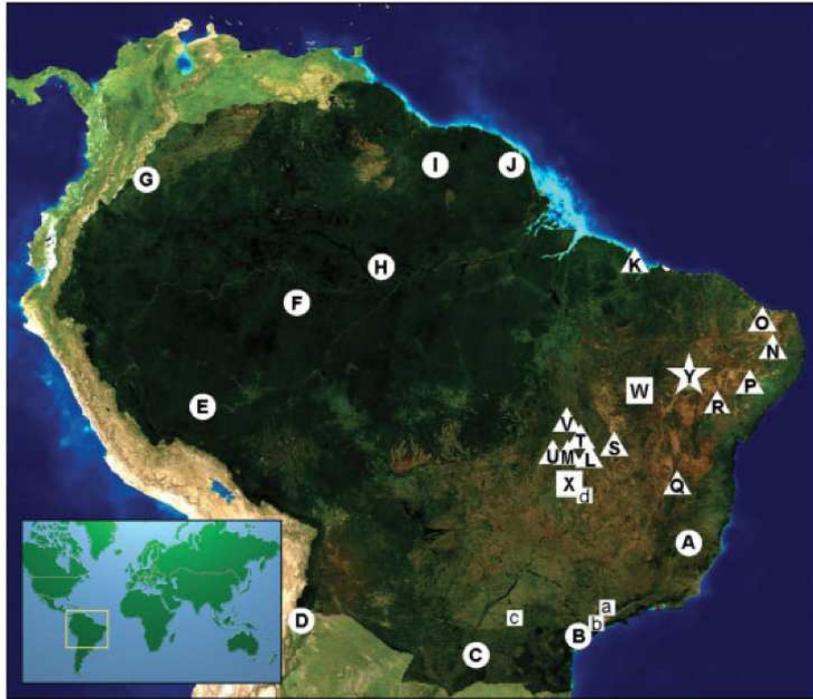


Fig. 1.1 Località in cui è stato osservato o per le quali esiste evidenza indiretta di uso spontaneo di strumenti in popolazioni che vivono in libertà o in semi-libertà. Tratto da Ottoni e Izar, 2008.

Fig. 1.1 Distribution map of reports on spontaneous tool use by wild and semi-free tufted capuchin monkeys (Ottoni & Izar, 2008).

A-J: Siti di osservazioni aneddotiche di manipolazioni di oggetti in contesto di foraggiamento (non uso di strumenti). A: Caratinga Biol. Station, MG, Brasile; B: Carlos Botelho State Park, SP, Brasile; C: Iguazu Nat. Park, Argentina; D: El Rey Nat. Park, Argentina; E: Cocha Cashu Biol. Station, Perù; F: Urucu River, AM, Brasile; G: La Macarena, Colombia; H: BDFP Project, AM, Brasile; I: Raleighvallen, Suriname; J: Station des Nouragues, Guiana Francese. **K-V:** Siti di osservazioni indirette su gruppi in libertà o di osservazioni aneddotiche. K: Canelatiua, MA, Brasile; L: Alto Paraiso, GO, Brasile; M: Serra da Mesa, GO, Brasile; N: Desterro do Malta, Paraíba, Brasile; O: Martins, Rio Grande do Norte, Brasile; P: Belo Monte, Alagoas, Brasile; Q: Varzelandia/ Montes Claros, Minas Gerais, Brasile; R: Itiuba/Ibotirama/Contendas do Sincora, Bahia, Brasile; S: Terra Ronca Nat. Park, GO, Brasile; T: Minacu, GO, Brasile; U: Mara Rosa, GO, Brasile; V: Peixe, TO, Brasile. **a-d; W-X:** Siti di osservazione di popolazioni in libertà o semi-libertà che usano abitualmente percussori e incudini. Quadrati piccoli – gruppi semi-liberi in parchi urbani. a: Tietê Ecol. Park, Sao Paulo, SP, Brasile; b: Jaragua State Park, Sao Paulo, SP, Brasile; c: Arthur Thomas Mun. Park, Londrina, PR, Brasile; d: Agua Mineral Park, Brasilia DF, Brasile..

Esistono, infatti, molte popolazioni di cebi che usano strumenti, ma la maggior parte delle osservazioni sono aneddotiche o indirette (date dai ritrovamenti di resti di gusci rotti vicino a pietre che potrebbero essere state usare come percussori).

Le osservazioni indirette di uso di pietre per la rottura di frutti dal guscio duro riguardano, ad esempio, alcune popolazioni di *Sapajus xanthosternos* nello stato di Bahia (Brasile) sia in ambienti di savana arida (*caatinga*) che di foresta atlantica (Canale et al., 2009). Comportamenti percussivi in questa specie non sono mai stati osservati direttamente dato che ancora non vi sono gruppi di cebi abituati alla presenza di osservatori.

Gli studi sistematici che hanno approfondito le caratteristiche del comportamento di rottura delle noci nei cebi in ambiente naturale sono stati condotti sui gruppi del Parco Nazionale Serra da Capivara e di Fazenda Boa Vista (Mannu e Ottoni, 2009; Spagnoletti et al., 2011). È interessante notare che questi due gruppi vivono entrambi negli ambienti semi-aridi nel Nord-est del Brasile e mostrano comportamenti diffusi tra tutti i membri del gruppo ed eseguiti durante tutto l'anno. Maggiori dettagli sugli studi condotti sulla popolazione di Fazenda Boa Vista e sulle caratteristiche di percussori, noci e incudini saranno presentati nel corso della tesi (per una rassegna recente vedi anche Visalberghi e Fragaszy, 2012).

1.2.2 I primati non umani come modello per ricostruire l'uso di strumenti nei nostri antenati

Il primo strumento litico modificato compare negli scavi archeologici del complesso di Oldowan (Tanzania) che risalgono a circa 2,5 milioni di anni fa (Semaw et al., 1997). Si tratta di schegge affilate ottenute dall'impatto tra due strumenti litici, un percussore e un *target*. La tecnologia relativa a questi ritrovamenti è stata descritta per la prima volta da Leakey (1972). Nonostante la loro semplicità, gli strumenti di Oldowan sono la prima testimonianza della produzione di uno strumento con un altro strumento e costituiscono il punto di partenza di successive e più complesse modificazioni di pietre, ossa, legno e altri materiali (Ambrose, 2001). Questi strumenti

venivano usati per accedere a risorse di cibo di maggiore qualità, come ad esempio la carne, rispetto a quella degli alimenti direttamente disponibili. Prove a questo riguardo provengono dalle scalfitture presenti su ossa di bovini e altri grandi mammiferi ritrovate in diversi siti archeologici dell’Africa orientale e provocate dall’impatto dei percussori litici sulle ossa al fine di estrarne il ricco midollo (de Heinzelin et al., 1999). Secondo alcuni autori, tale accesso a risorse di alta qualità potrebbe aver fornito l’energia necessaria per un incremento del tasso metabolico essenziale per lo sviluppo di un cervello di grandi dimensioni come quello del genere *Homo* e di altri primati (Aiello e Wheeler, 1995).

La scheggiatura delle pietre implica comportamenti percussivi analoghi a quelli effettuati quando si usa una pietra per rompere qualcosa di molto resistente (ad esempio noci, frutti dal guscio duro, ossa lunghe per estrarne il midollo, ecc.) e sebbene il movimento implicato non sia esattamente lo stesso, in entrambi i casi si deve battere un oggetto su un altro. Vi sono ulteriori somiglianze in quanto strumenti e *target* devono essere trovati, selezionati, trasportati ed utilizzati con ambedue le mani, che devono cooperare e a volte svolgere funzioni differenti in contemporanea (Foucart et al., 2005). Per questi motivi la rottura di noci nei primati non umani è stata considerata un utile punto di riferimento da cui partire per ricostruire le prime fasi della tecnologia degli ominini (Sugiyama e Koman, 1979).

Lo scimpanzé è stato a lungo l’unico modello di riferimento per ricostruire la tecnologia dei primi ominini dato che mostrava la più alta frequenza e diversità nell’uso di strumenti rispetto a qualunque animale non umano (Beck, 1980). Questo atteggiamento che Beck chiamava “chimpocentrismo” è sicuramente dovuto alla vicinanza filogenetica, morfologica e comportamentale fra uomo e scimpanzé.

Attualmente, la recente scoperta di popolazioni di cebi che rompono noci usando percussori e incudini in ambiente naturale, ha fornito un'ulteriore opportunità di studiare le origini dell'uso di strumenti. Infatti, a causa della loro distanza filogenetica dalle grandi scimmie e dall'uomo, i cebi rappresentano un interessante modello alternativo che permette di ampliare le conoscenze sull'evoluzione convergente dei comportamenti di uso di strumenti, ovvero come certe condizioni ecologiche possono promuovere l'evoluzione di tratti simili in specie filogeneticamente distanti (Raven e Johnson, 1986). Se si studiassero solo le grandi scimmie e se queste esibissero solo certi tipi di abilità nell'uso di strumenti simili a quelle più semplici dell'uomo, sarebbe difficile determinarne il tragitto evolutivo, se cioè la somiglianza sia dovuta a un antenato comune o ad un'evoluzione convergente. Le somiglianze nel comportamento di uso di strumenti tra cebi e antropoidi (uomo e antropomorfe) sono sicuramente alla base di un'evoluzione convergente. Nessun'altra scimmia non antropomorfa mostra la tendenza a manipolare oggetti e a usare strumenti come i cebi e questa attività non rappresenta un tratto primitivo condiviso tra cebi e antropoidi attraverso un antenato comune (Fragaszy et al., 2005).

1.3 Biologia del genere *Sapajus*

Recenti analisi molecolari hanno rivelato che i cebi finora identificati come un singolo genere *Cebus* appartengono in realtà a due generi diversi (Lynch Alfaro et al., 2012a). Il primo è costituito da una forma gracile che mantiene il nome di genere *Cebus* e comprende le specie *albifrons*, *olivaceus*, *kaapori* e *capucinus*. Il secondo è costituito da una forma robusta che ha preso il nome di genere *Sapajus* e comprende le specie *libidinosus*, *xanthosternos*, *nigritus*, *apella* e *flavius*. (Fig. 1.2).



Fig. 1.2 Variazione facciale nei maschi adulti di cebo. Riga in alto, da sinistra a destra: *C. albifrons*, *C. olivaceus*, *C. kaapori*, *C. capucinus*. Riga in basso da sinistra a destra: *Sapajus nigritus*, *S. xanthosternos*, *S. flavius*, *S. apella*. Tratto da Lynch Alfaro et al., 2012a. Disegno di Amisha Gadani.

Fig. 1.2 Facial variation in capuchin adult males. Top line, from left to right: *C. albifrons*, *C. olivaceus*, *C. kaapori*, *C. capucinus*. Bottom line, from left to right: *Sapajus nigritus*, *S. xanthosternos*, *S. flavius*, *S. apella*. (Lynch Alfaro et al., 2012).

Nell'analisi geografica delle variazioni morfologiche Silva (2001) ha trovato che la forma robusta *Sapajus*, simpatica con la forma gracile *Cebus*, mostrava notevoli differenze morfologiche dovute alla ripartizione della nicchia tra i due generi. L'analisi morfometrica tra le specie del genere *Sapajus* suggerisce inoltre una suddivisione in tre gruppi geografici: le specie amazzoniche (*S. macrocephalus* e *S. apella*), le specie del centro del Sud America, dal Cerrado (savana arbustiva del centro del Brasile, vedi oltre) alla foresta atlantica a nord del Rio Doce (*S. libidinosus*, *S. cay*, *S. robustus*, *S. xanthosternos*) e le specie dalla foresta atlantica a sud del Rio Doce (*S. nigritus*).

Le specie del genere *Sapajus* hanno una corporatura robusta, sono di taglia media con moderato dimorfismo sessuale, presentano un ciuffo di pelo scuro sulla testa e hanno una sorta di barba sul mento. Il loro peso medio varia tra 2,5 kg per i giovani e le femmine e 5 kg per i maschi adulti.

La forma robusta *Sapajus* differisce morfologicamente da quella gracile *Cebus* in quanto ha arti più corti in relazione alla taglia corporea e presenta differenze più significative nella morfologia del cranio, in particolare quello dei maschi. Infatti, la cresta sagittale, la forma dell'apertura nasale e della mandibola sono notevolmente diverse (Fig. 1.3). Anche i canini sono diversi poiché nella forma robusta sono più corti e più forti. Queste differenze riflettono una dieta diversa e, sebbene le specie di entrambi i generi siano opportuniste e con un'alimentazione tipicamente onnivora, la forma robusta si nutre anche di noci e frutti di palma troppo duri da rompere e non consumati dalla forma gracile (Lynch Alfaro et al., 2012).

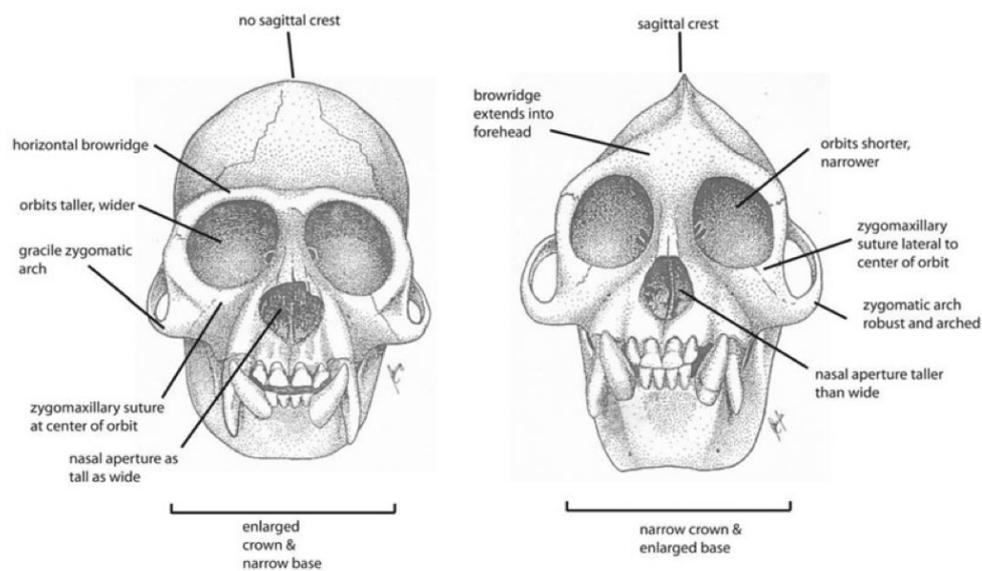


Fig. 1.3 Vista frontale dei crani di un maschio adulto del genere *Cebus* (sinistra) e *Sapajus* (destra). Tratto da Lynch Alfaro et al., 2012. Disegno di Jair da Silva.

Fig. 1.3 Frontal view of an adult male skull belonging to the genus *Cebus* (left) and *Sapajus* (right). (Lynch Alfaro et al., 2012).

Le specie di entrambi i generi hanno in comune uno stile di foraggiamento manipolativo e distruttivo poiché usano le mani per cercare cibo nascosto ed estrarre piccoli oggetti da gusci e conchiglie o altre strutture protettive (Boinski et al., 2000; Christel e Fragaszy, 2000; Fragaszy e Adams-Curtis, 1991; Janson e Boinski, 1992;

Panger, 1998). Inoltre, possiedono una presa di precisione con pollice opponibile che insieme ad altri aspetti del controllo delle dita permettono una maggiore destrezza rispetto alle altre scimmie sudamericane che hanno invece una presa “*whole-hand*”. I cebi presentano, inoltre, una sensibilità tattile che insieme agli arti sufficientemente lunghi e al controllo della postura permette loro di imprimere più forza e frizione (Cummins-Sebree e Frigaszy, 2005).

1.4 Obiettivi della ricerca

Lo scopo di questa ricerca è approfondire la conoscenza dell’uso di strumenti per rompere noci dal guscio duro nel cebo (*Sapajus libidinosus*) in ambiente naturale.

Nella Parte I della presente tesi ho preso in esame il ruolo della massa e della distanza di trasporto nella selezione del percussore in un contesto di costi e benefici. Per un cebo il trasporto, il sollevamento e l’uso di un percussore comportano vari tipi di costi tra cui quello energetico, quello relativo al tempo trascorso nell’attività, al rischio di essere predato (dato che l’attività si svolge a terra dove si è più esposti) e di ferirsi durante il colpo. Sulla base della teoria del foraggiamento ottimale (Stephen e Krebs, 1986) ci si aspetta che i cebi si comportino in modo da minimizzare questi costi per rendere l’uso di strumenti il più vantaggioso possibile. Dati gli ulteriori costi legati al trasporto di un percussore, nel caso in cui questo non si trovi sull’incudine, un cebo che sceglie quale percussore trasportare deve bilanciare i benefici ottenuti dal rompere una noce con un percussore più pesante rispetto ai costi legati al suo trasporto. Al fine di esaminare questi aspetti ho condotto una serie di esperimenti sul campo (presso la stazione di ricerca Fazenda Boa Vista del progetto *EthoCebus* in Piauí, Brasile) variando massa del percussore e sua distanza dall’incudine.

Il trasporto di oggetti è considerato come uno dei fattori selettivi che hanno favorito l'evoluzione della locomozione bipede nei primi ominini, ma per capire questi processi sarebbe necessario disporre di dati quantitativi sulla loro cinematica e dinamica durante il trasporto. L'interpretazione del materiale fossile di ominidi e ominini, infatti, rappresenta un interessante punto di partenza che deve però essere completato con studi che forniscano informazioni sul comportamento, sulla funzione e sulla morfologia. Nell'impossibilità di ottenere questo tipo di dati, i primati non umani rappresentano la migliore fonte di informazioni data la loro vicinanza filogenetica e le numerose affinità morfologiche con i primi ominidi. I cebi che vivono a Fazenda Boa Vista forniscono l'opportunità di esaminare le caratteristiche della locomozione bipede durante il trasporto di oggetti poiché hanno sviluppato spontaneamente questo comportamento e lo esibiscono abitualmente. Nella Parte II della presente tesi ho approfondito le modalità di trasporto di un percussore ed esaminato gli aspetti cinematici e dinamici inerenti alla posizione e alla velocità delle varie parti anatomiche e al centro di massa, all'inclinazione del tronco, alla postura degli arti superiori e inferiori, alle fasi dell'andatura bipede ed ai momenti delle forze agenti sulle singole parti anatomiche, con particolare riguardo alla coda e al suo ruolo nel bilanciamento del corpo durante il trasporto. Questa ricerca rappresenta il primo studio che ha analizzato la dinamica del trasporto di oggetti con locomozione bipede in una specie di primate non umano.

2. AREA DI STUDIO

2.1 L'area di Boa Vista

L'area di studio ($9^{\circ}39'36''$ Sud, $45^{\circ}25'10''$ Ovest; 420 m sul livello del mare) è situata nel sud ovest dello stato del Piauí in Brasile (Fig. 2.1) all'interno della Fazenda Boa Vista (FBV) di proprietà della Famiglia De Oliveira. In quest'area dal 2005 opera il Progetto *EthoCebus* (www.ethocebus.net) nato dalla collaborazione tra l'Università di San Paolo (Brasile), l'Università della Georgia (USA) e l'Istituto di Scienze e Tecnologie della Cognizione del CNR di Roma (Italia).

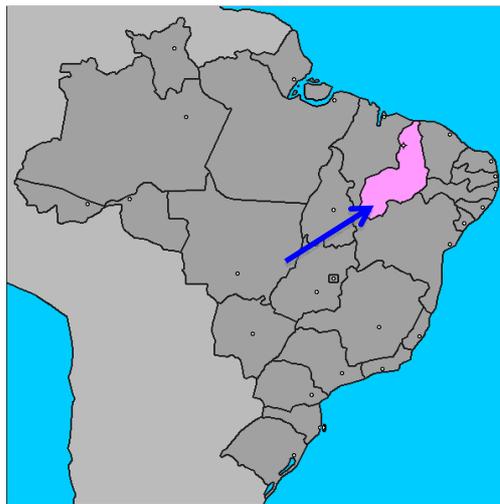


Fig. 2.1 Lo stato brasiliano del Piauí (in rosa; la freccia indica dove è situata l'area di studio).
Fig. 2.1 The Brazilian State of Piauí (pink; the study area is indicated by the arrow).



Fig. 2.2 Il paesaggio dell'area di Fazenda Boa Vista. Fotografia di L. Massaro.

Fig. 2.2 The landscape at Fazenda Boa Vista. Photo by L. Massaro.

Boa Vista si trova nella porzione centro occidentale del Nordest brasiliano, nella zona di transizione fra due grandi domini climatici: uno a carattere semi-arido nella parte est-nordest e uno a carattere sub-umido nella parte sud-sudovest. Il regime pluviometrico della regione di Boa Vista è caratterizzato da una stagione secca da maggio a settembre, ed una stagione piovosa da ottobre ad aprile durante la quale la quantità totale di precipitazioni non supera i 900 mm annui. Se si considera che questo valore di precipitazioni convenzionalmente demarca il limite che distingue un'area a clima semi-arido da una a clima sub-umido, è possibile collocare l'area di studio in una zona climatica di transizione. Queste condizioni climatiche fanno sì che l'intera regione si trovi in una zona di ecotono tra le principali vegetazioni delle zone semi-aride del Brasile denominate *caatinga* e *cerrado*. La *caatinga* (termine che nella lingua *Tupi-Guarani* significa "foresta grigia") è caratterizzata da una vegetazione xerofila dovuta alle condizioni di forte aridità che nella regione di Boa Vista si presenta con una porzione arborea dispersa tra gli arbusti e uno strato arbustivo aperto che raggiunge al

massimo 5 m di altezza (Eiten, 1972). Oggigiorno la *caatinga* è un ambiente fortemente disturbato dalle attività agricole, tuttavia data la bassa densità di popolazioni umane fanno sì che le porzioni marginali presenti nell'ovest del Piauí siano le più conservate di tutto il Nordest brasiliano.

Il *cerrado* (termine che in portoghese significa “inaccessibile”) è caratterizzato da una savana estesa con una vegetazione semidecidua composta di due strati, uno superiore arboreo-arbustivo con copertura irregolare e uno inferiore erbaceo-basso arbustivo. Le specie di questo bioma più comuni a FBV appartengono ai generi *Eschweilera*, *Caryocar*, *Hymenaea*, *Anacardium*. Sono inoltre presenti palme appartenenti ai generi *Orbygnia*, *Astrocaryum*, *Attalea* e *Syragus*. Questo tipo di vegetazione denominata *chapada* è ampiamente diffusa nella regione sud-ovest del Piauí e domina il Bacino del fiume Parnaíba in cui è situata l'area di studio. La *chapada* (che è la forma più xerica di *cerrado*) di FBV è caratterizzata da una vasta pianura sabbiosa in cui si ergono rilievi di arenaria (*morros*), pinnacoli e pianori che si elevano ripidi anche oltre i 100 m di altezza. Alla base di uno di questi rilievi di arenaria è presente un'area situata all'interno dell'*home range* di un gruppo di cebi denominata *outdoor laboratory* (Fig. 2.2). Quest'area è stata usata sin dall'inizio del Progetto EthoCebus per l'osservazione ravvicinata del comportamento di rottura delle noci da parte dei cebi e come area sperimentale (Fragaszy et al., 2004). In questa area vi sono diverse incudini di roccia e di legno da anni abitualmente usate dai cebi (Fig. 2.2).

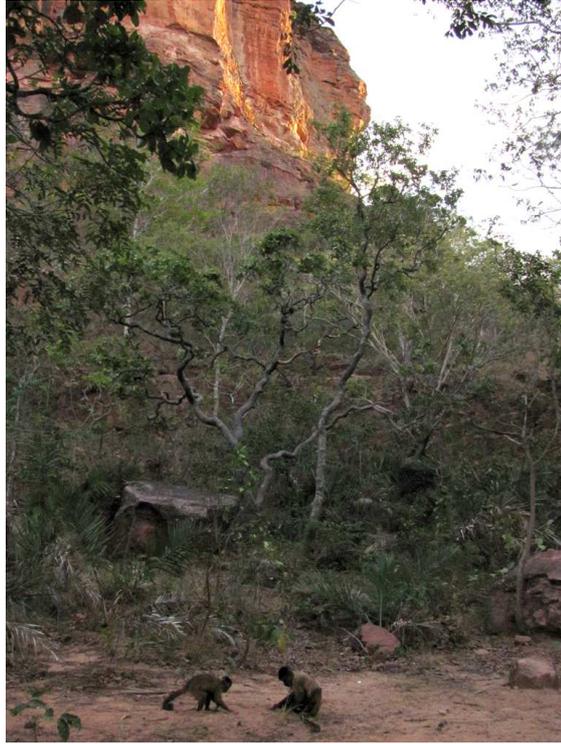


Fig. 2.3 L'area dell'*outdoor laboratory* con due cebi in primo piano. Fotografia di L. Massaro.
Fig. 2.3 The *outdoor laboratory* with two capuchins on the ground. Photo by L. Massaro.

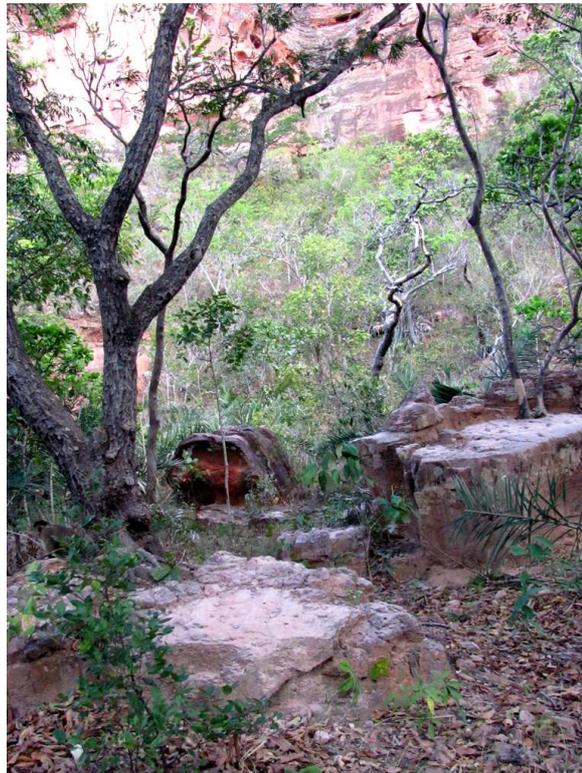


Fig. 2.4 Alcune delle incudini di roccia presenti nell'*outdoor laboratory* abitualmente usate dai cebi. Fotografia di L. Massaro.
Fig. 2.4 Rocky anvils habitually used by capuchins at the *outdoor laboratory*. Photo by L. Massaro.

La grande variabilità ambientale tipica di questa regione di ecotono si rispecchia anche nell'elevata eterogeneità faunistica. Fra i molti rettili presenti vanno ricordati specie appartenenti ai generi *Tupinambis* sp. (lucertole e varani), *Bothrops* sp. (vipera americana dalla testa a lancia), *Boa constrictor* (boa costrittore) e *Micrurus* sp. (serpente corallo). Tra gli uccelli *Anhima cornuta* (kaimichi cornuto), *Ara chloropterus* (ara rossa e verde), *Sarcoramphus papa* (avvoltoio reale) e *Dryocopus lineatus* (picchio lineato) e tra i mammiferi *Puma concolor* (puma), *Tamandua tetradactyla* (formichiere) e *Euphractus sexcinctus* (armadillo a sei fasce). Tra i primati, oltre *Sapajus libidinosus* (cebo dai cornetti) sono presenti *Alouatta caraya* (aluatta nera) e *Callithrix jacchus* (uistiti dai pennacchi bianchi).

2.2 Il progetto EthoCebus

Il progetto di ricerca *EthoCebus* è nato nel gennaio 2005 in seguito alle prime osservazioni di uso di strumenti nella popolazione di cebi di Boa Vista con lo scopo di studiare il comportamento e l'ecologia del cebo. Questi primati usano pietre per aprire noci di palma e altri frutti duri posizionandoli su incudini di pietra o legno. Il progetto *EthoCebus* apre una nuova opportunità di studio di questo comportamento nei primati non umani in un contesto ecologico, evolutivo, sociale e fisico. I suoi fondatori sono la prof.ssa Dorothy Fragaszy (University of Georgia, USA), la prof.ssa Patricia Izar (Universidade de Sao Paulo, Brasile), il prof. Eduardo Ottoni (Universidade de Sao Paulo, Brasile) e la dott.ssa Elisabetta Visalberghi (Istituto di Scienze e Tecnologie della Cognizione, CNR, Italia).

3. PARTE I: LA SELEZIONE DI PERCUSSORI

3.1 Introduzione

La teoria del foraggiamento ottimale (Stephen e Krebs, 1986) sostiene che gli animali agiscano in modo da ottimizzare i benefici dei comportamenti di foraggiamento e minimizzarne i costi. Costi e benefici possono essere calcolati in diverse valute quali l'energia che deve essere guadagnata, il tempo di ricerca e consumo del cibo, il tasso e l'affidabilità della ricompensa e varie forme di rischio, ad esempio il rischio di predazione, di subire minacce da altri membri del gruppo, il rischio di ferirsi, etc. (Altmann, 1998). I modelli di ottimizzazione suggeriscono che gli animali in diverse situazioni di foraggiamento sono attenti a tutte queste valute (Charnov, 1976; Gerber et al., 2004; Verdolin, 2006).

Nel caso della rottura delle noci da parte dei cebi, sollevare una pietra molto pesante e colpire una noce comporta costi in termini energetici, di tempo trascorso con il percussore in mano, di rischio di predazione (maggiore quando un individuo si trova a terra e produce un rumore facilmente localizzabile) e di rischio di ferirsi mentre lo si usa. Inoltre, se la pietra non è già sull'incudine, ci sono costi aggiuntivi in termini di tempo ed energia legati al trasporto del percussore da dove si trova all'incudine su cui può essere usata.

Osservazioni sistematiche del comportamento spontaneo di due gruppi di cebi che vivono in Brasile indicano che i cebi selezionano percussori di massa e materiale adeguato a rompere cibo incapsulato di diversa resistenza (Spagnoletti et al., 2011). Inoltre, data una scelta tra percussori con diverse proprietà funzionali, i cebi sono in grado di scegliere il meno friabile rispetto al più friabile e il più pesante rispetto al più

leggero. Ciò avviene anche quando il percussore leggero è di dimensioni più piccole di altri più pesanti (Visalberghi et al., 2009a).

I cebi sono in grado di valutare alcune proprietà dell'incudine e posizionano la noce nelle cavità presenti sull'incudine piuttosto che sulla superficie piana. Ciò permette loro di massimizzare l'efficienza, ovvero di aprire le noci col minor numero di colpi, e di diminuire il rischio che la noce "schizzi" via al momento dell'impatto tra percussore e noce (Liu et al., 2011). I cebi preferiscono inoltre noci di minore resistenza (e quindi più facili da aprire) rispetto a noci ad alta resistenza (Fragaszy et al., 2010a).

Oltre a queste strategie comportamentali è stato anche dimostrato che nei cebi la massa corporea influenza l'efficienza individuale. La massa corporea è, infatti, il miglior predittore dell'efficienza (Fragaszy et al., 2010b). Un risultato simile a ottenuto in condizioni sperimentali si ha anche dallo studio di Spagnoletti e collaboratori (2011) in cui gli individui con massa corporea più elevata sono generalmente più efficienti nella rottura di noci rispetto a individui con minore massa corporea; inoltre gli individui con maggiore massa corporea hanno un successo più elevato quando devono rompere noci ad alta resistenza, rispetto agli individui con minore massa corporea.

L'efficienza non differisce tra maschi e femmine. Tuttavia, dato che una femmina adulta pesa in media 2,1 kg e un maschio 3,7 kg (Fragaszy et al. 2010b), le femmine adulte sono meno efficienti dei maschi adulti. La cinematica dell'impatto della pietra sulla noce chiarisce ulteriormente la differenza di efficienza dovuta alla taglia corporea. Le femmine adulte hanno dimensioni e peso minore dei maschi adulti e una femmina adulta solleva un percussore ad un'altezza massima inferiore rispetto a quella raggiunta da un maschio (in accordo con la loro minore altezza e forza) e

l'energia potenziale generata è di conseguenza minore (Liu et al., 2009). Nella fase discendente del colpo i maschi sono in grado di applicare il doppio dell'energia cinetica applicata dalle femmine, incrementando così l'efficacia dell'impatto della pietra sulla noce. Le femmine usano percussori più pesanti quando devono rompere noci ad alta resistenza piuttosto che a bassa resistenza (Spagnoletti et al., 2011) e ciò indica che selezionando pietre più pesanti producono energia cinetica sufficiente a rompere la noce. Inoltre, Frigaszy e collaboratori (2010a, ma vedi anche Spagnoletti et al., 2011) hanno osservato che le femmine sono più sensibili al peso del percussore rispetto ai maschi.

La distanza tra un potenziale strumento e l'incudine è un altro fattore che può influenzare la selezione di un percussore. Percussori adatti ad essere usati come martelli sono rari a FBV (Visalberghi et al., 2009b) e i cebi tendono ad usare incudini su cui ve ne è già uno presente (Spagnoletti et al., 2011). In media i percussori trovati sulle incudini pesano all'incirca 1 kg (25-40% del peso corporeo di un maschio adulto o di una femmina adulta, rispettivamente) (Visalberghi et al., 2007). Un recente censimento delle incudini usate abitualmente dai cebi di FBV ha mostrato che un percussore con peso di 1,45 kg è stato trasportato da un'incudine su cui era stato inizialmente usato ad un'altra posta ad una distanza lineare di 94 m (Massaro et al., 2012). I cebi trasportano percussori camminando in posizione bipede con un'andatura *bent-hip*, *bent-knee* (Demes, 2011; Duarte et al., 2012). Questa andatura è meno efficiente di quella umana ed infatti trasportare un percussore pesante camminando bipedi risulta essere un'attività faticosa e alcune scimmie di dimensioni più piccole non riescono a trasportarle in modo bipede neanche per brevi distanze. Questi aspetti vengono trattati in dettaglio nella PARTE II della presente tesi.

Pertanto, scegliendo il percussore da trasportare all'incudine, un cebo deve bilanciare i benefici ottenuti dal rompere una noce con un percussore più pesante rispetto ai costi legati al suo trasporto. Questi costi graveranno in particolare sugli individui di dimensioni più piccole.

3.2 Obiettivi

Al fine di indagare il ruolo della massa del percussore e della sua distanza dall'incudine nella selezione di uno strumento, ho condotto una serie di esperimenti sul campo. La distanza di trasporto e la massa del percussore usate in questi esperimenti erano nell'intervallo di quelle osservate durante precedenti osservazioni sul campo (Visalberghi et al., 2009b; Spagnoletti et al., 2011). Studi precedenti hanno dimostrato che i cebi quando scelgono tra percussori di diverso peso posizionati sull'incudine o in un raggio di 1 m dall'incudine preferiscono in modo significativo il percussore più pesante per rompere una noce ad alta resistenza (Fragaszy et al., 2010a). Perciò una distanza di 1 m non è percepita come un costo. Le osservazioni preliminari condotte prima degli esperimenti hanno dimostrato che al contrario un trasporto di 3 m era percepito come un costo per i cebi e alcuni di essi sceglievano il percussore più leggero anche per rompere una noce ad alta resistenza. Di conseguenza, la distanza di 3 m è stata adottata come distanza minima per gli esperimenti.

Nel primo esperimento è stato indagato se la distanza di trasporto influenzasse la selezione dello strumento. Due percussori di massa uguale sono stati posizionati vicino e lontano dall'incudine. Ci si aspettava che le scimmie scegliessero il percussore più vicino all'incudine per minimizzare il costo del trasporto.

Nel secondo esperimento è stato indagato il compromesso tra i costi del trasporto e l'efficacia nella fase di rottura. Due percussori di massa differente sono stati posizionati a distanze diverse dall'incudine. Se era la distanza di trasporto a guidare la selezione dello strumento allora ci si aspettava che i cebi avrebbero selezionato il percussore più vicino senza tener conto della sua massa. Se al contrario era la massa della pietra a guidare la selezione dello strumento allora i cebi avrebbero trasportato la pietra più pesante senza tener conto della distanza a cui era posta.

È stato condotto un terzo esperimento per verificare se i cebi mantenessero le preferenze espresse nel secondo esperimento ma relativamente ad altre distanze. In questo esperimento tutte le variabili erano le stesse del secondo esperimento eccetto i valori delle distanze dall'incudine al percussore.

L'ultimo esperimento era volto ad indagare se la selezione del percussore avveniva non solo in base alla sua massa e alla distanza di trasporto, ma anche sulla base della resistenza della noce. Un percussore pesante era posto a distanza dall'incudine mentre un percussore leggero era disponibile sopra l'incudine. I due strumenti potevano essere scelti per rompere una noce ad alta resistenza o a bassa resistenza. Ci si aspettava che i cebi scegliessero il percussore pesante per la noce ad alta resistenza anche se questo comportava un trasporto per diversi metri, e che scegliessero il percussore leggero disponibile sull'incudine per rompere la noce a bassa resistenza.

Infine è stato sviluppato un indice di Preferenza (P) adimensionale definito in funzione della massa del percussore (M) e della distanza di trasporto (D) per stimare il valore che ogni cebo dà alle due variabili.

Nell'insieme questi esperimenti danno l'opportunità di esplorare le differenze individuali nei processi decisionali di selezione di uno strumento e come queste

differenze siano influenzate dalle dimensioni corporee e di conseguenza dalla forza di ciascun soggetto.

3.3 Materiali e metodi

3.3.1 I soggetti

Nell'area di FBV vivono cinque gruppi di cebi (*Sapajus libidinosus*) due dei quali sono oggetto di studio da parte dei ricercatori del Progetto *EthoCebus*. I due gruppi sono stati denominati Chicao e Zangado, dal nome dei maschi dominanti presenti nel 2005, quando il Progetto *EthoCebus* è iniziato.

Gli esperimenti presentati in questo studio sono stati effettuati su sette individui appartenenti al gruppo Chicao durante due campagne di raccolta dati fatte nei mesi di Luglio-Agosto 2010 e Maggio-Luglio 2011. Nel 2010 il gruppo di Chicao era composto da 19 individui (3 maschi adulti, 5 femmine adulte, 2 maschi sub-adulti, 5 giovani e 4 infanti). Anche nel 2011 il gruppo era composto da 19 individui (3 maschi adulti, 5 femmine adulte, 5 giovani e 6 infanti). La differente composizione nei due anni è dovuta alla morte di un piccolo, all'emigrazione dei due maschi sub-adulti in un altro gruppo e tre nascite.

Il gruppo è stato giornalmente rifornito di acqua, noci di palma e talvolta cibo nell'area sperimentale che i cebi sono soliti visitare durante i loro spostamenti quotidiani.

Il peso corporeo di ciascun individuo è stato misurato durante il periodo di raccolta dati come descritto da Fragaszy et al. (2010b). In particolare è stata utilizzata una bilancia digitale (Cardinal Scale modello 750, sensibilità 1 g, Mfg. Co, Webb City, Missouri, USA) montata su un albero e collegata ad un recipiente contenente acqua, cosicché quando l'individuo è intento a bere ed è stazionario sulla bilancia è

possibile visualizzare il suo peso su uno schermo digitale posto a distanza e collegato alla bilancia grazie ad un cavo (Fig. 3.1).



Fig. 3.1 La bilancia digitale utilizzata per pesare ciascun membro del gruppo. Fotografia di E. Visalberghi.

Fig. 3.1 The digital scale used to measure the body mass of each member of the group. Photo by E. Visalberghi.

Con questo metodo è stato possibile raccogliere almeno 6 misure per ciascun individuo (eccetto per il giovane Tucum per cui è stato possibile raccogliere solo tre misure). Dalla media di questi valori è stato stimato il peso corporeo (riportati nella Tabella 3.1).

Tabella 3.1 Misure del peso corporeo di ciascun soggetto nel 2010 (a) e nel 2011 (b).
Table 3.1 Measures of body mass for each subject in 2010 (a) and 2011 (b).

(a)	2010					
	Jatoba	Mansinho	Tucum	Caboclo	Chuchu	Dita
	4,28	3,46	3,05	2,78	2,04	2,13
	4,26	3,34	2,93	2,76	2,05	2,06
	4,31	3,35	3,04	2,71	2,06	2,02
	4,28	3,45		2,73	2,18	2,07
	4,28	3,44		2,75	2,09	2,04
	4,3	3,46		2,75	2,1	2,02
	4,33	3,23			2,1	
	4,27	3,35			2,16	
	4,45	3,39			2,09	
	4,34	3,36			2,12	
	4,43	3,58			2,19	
	4,4				2,15	
					2,12	
					2,08	
Media	4,3	3,4	3	2,7	2,1	2,1
DS	0,07	0,09	0,06	0,02	0,05	0,04
N	12	11	3	6	14	6

(b)	2011				
	Jatoba	Mansinho	Teimoso	Chuchu	Dita
	3,7	3,43	3,33	1,91	2,01
	3,93	3,49	3,38	1,99	2,09
	4,02	3,37	3,36	1,99	2,1
	3,76	3,23	3,34	1,96	2,11
	3,8	3,32	3,35	1,97	2,13
	3,72	3,37	3,34	1,89	2,1
	3,76	3,22	3,33	1,92	2,1
	3,78	3,2	3,26	1,85	
	3,92	3,23	3,42	1,85	
	3,75			1,99	
	3,74			1,96	
	3,83			2,13	
	3,95			2,02	
	4,02			2,01	
	3,92			2,06	
	3,88			2,03	
Media	3,8	3,3	3,3	1,97	2,09
DS	0,1	0,1	0,04	0,07	0,04
N	16	9	9	16	7

3.3.2 I percussori, l'incudine e le noci

Sono state usate noci ad alta resistenza alla frattura (piassava, *Orbygnia sp.*) e a bassa resistenza alla frattura (tucum, *Astrocaryum campestre*; Fig. 3.2, 3.3); entrambe queste specie sono abbondanti nell'area di studio e frequentemente consumate dai cebi (Spagnoletti et al., 2011). Queste noci hanno valori di resistenza alla frattura significativamente diversi, con la piassava due volte più resistente del tucum (Visalberghi et al., 2008). Alle piassava è stato rimosso l'esocarpo e quelle di peso compreso tra 30 e 45 g sono state usate negli esperimenti. Il peso di ciascuna noce è stato misurato con una bilancia elettronica con sensibilità 1 g (Polder™).

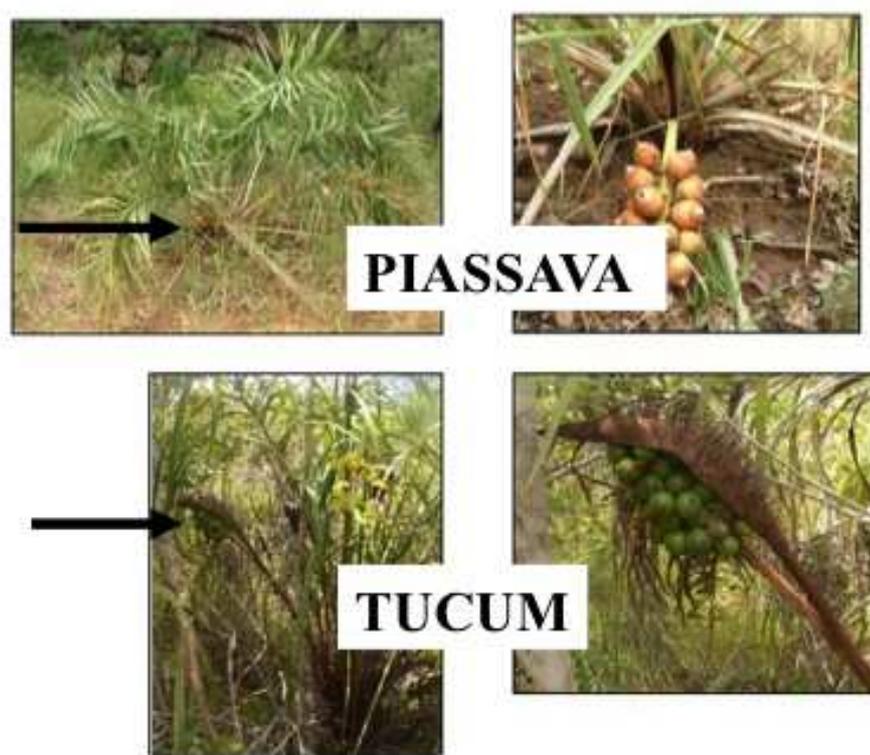


Fig. 3.2 Le palme di piassava fruttificano a livello del suolo; le palme di tucum fruttificano a diversi metri dal suolo (come indicato dalla freccia). Fotografie di E. Visalberghi.

Fig. 3.2 Piassava palms produce their nuts at ground level while tucum palms at several meters above the ground (as indicated by the arrow) Photo by E. Visalberghi.

Piassava



Tucum

Fig. 3.3 Le noci di piassava (alta resistenza) e tucum (bassa resistenza). Fotografie di E. Visalberghi.

Fig. 3.3 A close up of piassava (high resistant nut) and tucum (low resistant nut). Photo by E. Visalberghi.

Tutte le prove sperimentali sono avvenute su un'incudine cilindrica di legno (1 m di lunghezza, 12 cm di altezza e 12 cm di diametro) che ha permesso una buona visibilità per l'osservazione e per la ripresa video. Ogni prova è stata filmata con una videocamera Canon™ GL2 o Canon™ XL2.

In ogni prova di ogni esperimento è stato registrato il percussore scelto da ciascun soggetto, il tipo di trasporto, il numero di colpi necessari per rompere la noce e l'esito dell'evento (se la noce viene rotta oppure no). Tutti i percussori forniti erano di peso sufficiente per rompere ogni tipo di noce.

In ogni condizione le posizioni vicino e lontano sono state presentate in modo pseudo-random ed ogni soggetto ha effettuato un ugual numero di prove con ogni percussore in ogni posizione.

3.3.3 Analisi statistica

In ciascuna prova di ciascun individuo è stato registrato il percussore scelto e trasportato dal soggetto. L'analisi della scelta tra due percussori per ciascun individuo è stata effettuata con un test Binomiale non parametrico e con il Grant test *for significance of runs* (Siegel, 1956). Per l'analisi dei dati dell'Esperimento 1 è stata scelta una statistica ad una coda dato che è stata formulata una predizione specifica, mentre per l'analisi dei dati dei restanti esperimenti è stata scelta una statistica a due code.

3.4 Gli esperimenti

Gli esperimenti presentati in questo studio si basano sulla scelta tra due percussori che il soggetto può usare per rompere il guscio di una noce di palma. Ciascuna prova comincia quando lo sperimentatore fornisce la noce ed il soggetto deve effettuare una scelta tra i due percussori. A seconda dell'esperimento e delle condizioni sperimentali i percussori sono posizionati a diverse distanze dall'incudine e hanno pesi variabili (Fig. 3.4).

3.4.1 Osservazioni preliminari

Le osservazioni preliminari avevano lo scopo di stabilire se il trasporto di un percussore per una distanza di 3 m era percepito dai cebi come un costo. Cinque soggetti sono stati individualmente testati ed è stata data loro la possibilità di scegliere tra due percussori di quarzite; uno del peso di 0,93 kg (leggero) e l'altro di 1,92 kg (pesante). Entrambi i percussori sono stati posizionati a 3 m dall'incudine (a circa 40 cm uno dall'altro). Una noce a bassa resistenza (Condizione 1) o ad alta resistenza (Condizione 2) è stata posizionata per terra equidistante dai due percussori. La Condizione 1 è stata presentata prima della Condizione 2 ed in ogni condizione i percussori sono stati posizionati a destra e a sinistra in modo alternato e pseudo-random. Ciascun soggetto ha effettuato 10 prove in ogni condizione.

I risultati delle osservazioni preliminari mostrano che, contrariamente a quanto ci si aspettasse, alcuni soggetti non preferiscono sistematicamente il percussore pesante quando devono rompere noci ad alta resistenza. Al contrario tutti scelgono sistematicamente il percussore leggero per rompere la noce a bassa resistenza. Ciò indica che una distanza minima di 3 metri sia sufficiente per far sì che i cebi

preferiscano una pietra leggera per rompere una noce ad alta resistenza rispetto alla medesima condizione in cui non è necessario trasportare il percussore.

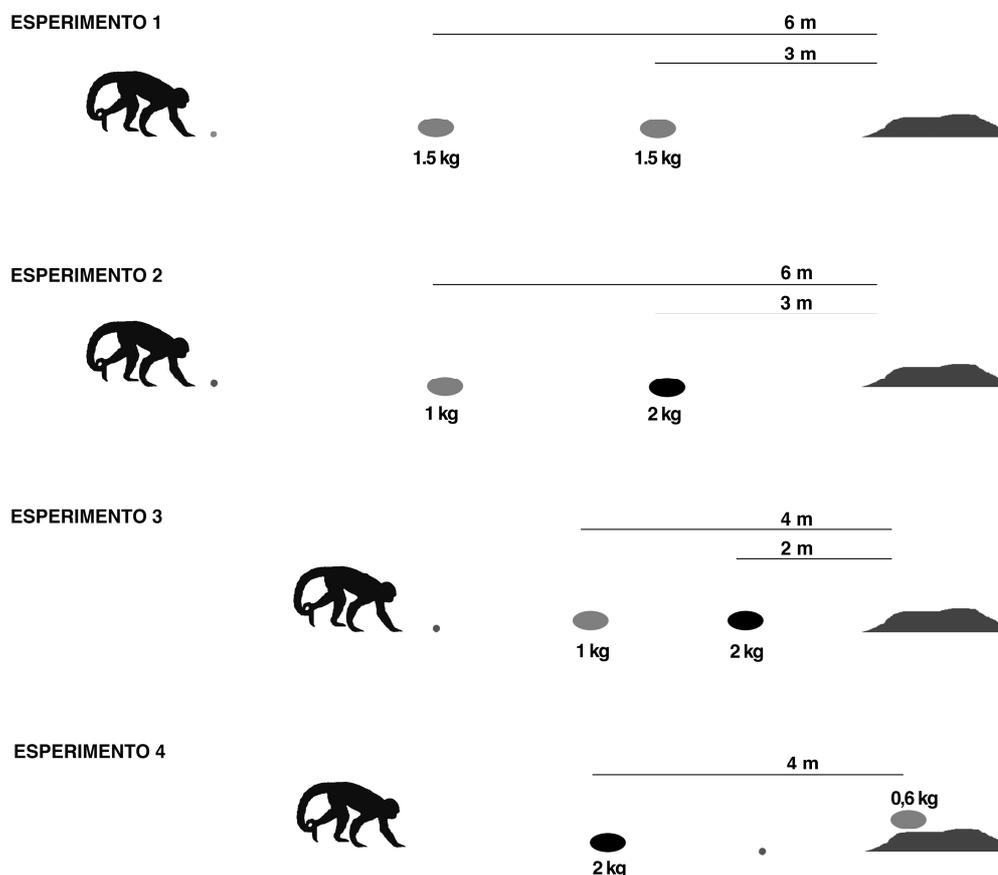


Fig. 3.4 Schema dei quattro esperimenti (non in scala). (dall'alto verso il basso). Nell'Esperimento 1 il soggetto può scegliere tra due percussori con lo stesso peso (circa 1,5 kg). Il percussore vicino è a 3 m, quello lontano a 6 m. Nell'Esperimento 2 il soggetto può scegliere tra due percussori di peso diverso (1 e 2 kg) posti alternativamente a 3 e 6 m. Nell'Esperimento 3 gli stessi percussori dell'Esperimento 2 sono posti alternativamente a 2 e 4 m. Nell'Esperimento 4 il soggetto può scegliere tra due percussori di peso diverso. Il percussore da 2 kg è a 4 m, quello da 0,6 kg è sull'incudine. È illustrata solo una condizione per ciascun esperimento. Disegno di L. Massaro.

Fig.3.4 *Experimental setup (not in scale) for the four experiments. (from top to bottom). In Experiment 1, the subject was given a choice between two stones of similar mass (1.5 kg). The close stone was at 3 m, the far one at 6 m from the anvil. In Experiment 2, the subject was given a choice between two stones of different mass (1 and 2 kg) at different distances (3 and 6 m), alternatively. In Experiment 3, the same stones of Experiment 2 (1 and 2 kg) were positioned at 2 and 4 m, alternatively. In Experiment 4, the subject was given a choice between two stones of different mass (0,6 and 2 kg), the light stone is on the anvil, the heavy stone is at 4 m from the anvil. Only one condition per experiment is illustrated. Drawn by L. Massaro.*

3.4.2 Esperimento 1. Distanza di trasporto

L'Esperimento 1 aveva lo scopo di indagare se la distanza di trasporto influenzasse la selezione di un percussore. Ad ogni soggetto è stata data una scelta tra due percussori di quarzite di peso, colore e forma simile (1,38 kg e 1,42 kg). La differenza di peso tra i due percussori (4 g) è vicina alla proporzione di 1/40 che è appena discriminabile dall'uomo (Weber, 1978). Un percussore è stato posizionato a 3 m dall'incudine (percussore vicino) e l'altro a 6 m dall'incudine (percussore lontano). Una noce ad alta resistenza è stata posizionata a circa 9 m dall'incudine.

Tutti i soggetti mostrano una preferenza significativa per il percussore vicino all'incudine (Tabella 3.2). Ciò indica che la distanza di trasporto è un fattore che riveste notevole importanza nel processo di scelta.

Tabella 3.2 Soggetti, massa corporea e partecipazione agli esperimenti. Il numero di scelte del percussore vicino o lontano in ogni esperimento è riportato come vicino/lontano. La massa di ogni percussore è riportata per ogni colonna come pesante o leggera. Il numero totale delle prove in ogni condizione è riportata in parentesi. (* Test Binomiale: $p < 0,05$). La massa corporea è stata misurata nello stesso periodo in cui è stato condotto ciascun esperimento.

Table 3.2 Subjects' body mass and participation to the experiments. The number of choices of the closer and the farther stone is presented as close/far. The total number of trials for each subject in each condition is in parentheses (*Binomial Test: $p < 0.05$). The body mass has been measured during the same period in which each experiment was carried out.

Soggetto	Esperimento 1		Esperimento 2			Esperimento 3		
	Percussori con massa uguale	Massa corporea (kg)	Condizione 2.1 pesante-vicino/ leggero-lontano	Condizione 2.2 leggero-vicino/ pesante-lontano	Massa corporea (kg)	Condizione 3.1 pesante-vicino/ leggero-lontano	Condizione 3.2 leggero-vicino/ pesante-lontano	Massa corporea (kg)
Jatoba	10/0* (10)	4,3	10/0* (10)	0/10* (10)	3,8	10/0* (10)	0/10* (10)	3,8
Mansinho	9/1* (10)	3,5	5/5 (10)	9/2* (11)	3,5	9/1* (10)	10/0* (10)	3,5
Teimoso	-	-	10/0* (10)	0/10* (10)	3,3	10/0* (10)	0/10* (10)	3,3
Tucum	10/0* (10)	3,0	10/0* (10)	0/14* (14)	3,0	-	-	-
Caboclo	9/1* (10)	2,7	9/1* (10)	14/0* (14)	2,7	-	-	-
Chuchu	9/1*(10)	2,1	10/1* (11)	13/2* (15)	1,97	10/0* (10)	4/16* (20)	1,97
Dita	10/0*(10)	2,1	5/0 (5)	10/0* (10)	2,09	9/1* (10)	10/0* (10)	2,09

3.4.3 Esperimento 2. Massa del percussore e distanza di trasporto (3 e 6 m)

L'Esperimento 2 aveva lo scopo di indagare la relazione tra il costo del trasporto e il costo della rottura della noce. Ad ogni soggetto è stata data una scelta tra due percussori di forma e colore simile, ma di peso differente e posti a diverse distanze dall'incudine in due condizioni sperimentali. Nella Condizione 1 (pesante-vicino vs. leggero-lontano) il percussore leggero (0,93 kg) è stato posizionato a 3 m e il percussore pesante (1,92 kg) a 6 m dall'incudine. Nella Condizione 2 (leggero-vicino vs. pesante-lontano) il percussore pesante è stato posizionato a 3 m e quello leggero a 6m. Una noce ad alta resistenza è stata posizionata a circa 9 m dall'incudine (Tabella 3.2).

Nella Condizione 1 (pesante-vicino vs. leggero-lontano), sei individui su sette hanno preferito il percussore pesante e vicino posto a 3 m, mentre un individuo (Mansinho) non ha mostrato una preferenza significativa (Fig. 2 e Tabella 1). Nella Condizione 2 (leggero-vicino vs. pesante-lontano), quattro soggetti su sette hanno preferito in modo significativo il percussore leggero e vicino posto a 3 m, mentre tre soggetti hanno preferito in modo significativo il percussore pesante e lontano a 6 m dall'incudine (Tabella 3.2)

3.4.4 Esperimento 3. Massa del percussore e distanza di trasporto (2 e 4 m)

L'Esperimento 3 aveva lo scopo di indagare la relazione tra costo del trasporto e costo della rottura per altre distanze rispetto a quelle utilizzate nell'Esperimento 2. Anche in questo esperimento ad ogni soggetto è stata presentata una scelta tra due percussori di forma e colore simile, ma peso differente e posti a diverse distanze

dall'incudine. E' stato usato un set di due percussori per ciascuna classe di peso. Nella Condizione 1 (pesante-vicino vs. leggero-lontano) il percussore pesante (2,00 o 1,91 kg) è stato posizionato a 2 m e il percussore leggero (0,93 o 0,97 kg) a 4 m dall'incudine. Nella Condizione 2 (leggero-vicino vs. pesante-lontano) il percussore leggero era a 2 m e quello pesante a 4 m dall'incudine. Una noce ad alta resistenza è stata posizionata a 6 m dall'incudine (Tabella 3.2).

Nella Condizione 1 (pesante-vicino vs. leggero-lontano), tutti i cinque soggetti hanno preferito il percussore pesante e vicino posto a 2 m (Tabella 3.2). Nella Condizione 2 (leggero-vicino vs. pesante-lontano), due soggetti hanno preferito il percussore leggero vicino a 2 m mentre tre soggetti hanno preferito il percussore pesante a 4 m (Tabella 3.2). Un soggetto, la femmina adulta Chuchu, ha cambiato preferenza rispetto all'Esperimento 2; infatti mentre nella Condizione 2 dell'Esperimento 2 preferiva il percussore leggero a 3 m rispetto a quello pesante a 6 m dall'incudine, nella Condizione 2 dell'Esperimento 3 ha preferito il percussore pesante a 4 m rispetto a quello leggero a 2 m. E' interessante notare che Chuchu sviluppa questa preferenza per il percussore pesante e lontano in modo graduale (*Grant test for significance of runs*: $p < 0,01$). Inizialmente (prime 10 prove) sceglieva il percussore leggero, ma dopo pochi colpi lo abbandonava e tornava indietro per prendere e trasportare quello pesante, mentre in seguito (ultime 10 prove) non mostrava più questo comportamento ma preferiva esclusivamente il percussore pesante (Tabella 3.2).

3.4.5 Esperimento 4. Massa del percussore, distanza di trasporto e resistenza della noce

L'Esperimento 4 aveva lo scopo di indagare se i cebi scegliessero il percussore non solo in base alla sua massa e alla distanza di trasporto, ma anche sulla base della resistenza della noce. Ad ogni soggetto è stata presentata una scelta tra due percussori di forma e colore simile, ma di peso differente e posti a diverse distanze dall'incudine. Nella Condizione 1 a ciascun soggetto viene presentata una noce ad alta resistenza alla frattura (piassava), mentre nella Condizione 2 una noce a bassa resistenza (tucum). Le prove della Condizione 1 sono state alternate alle prove della Condizione 2. In entrambe le condizioni vi era un percussore pesante (2 kg) posizionato a 4 m dall'incudine e uno leggero (0,6 kg) posizionato sopra l'incudine (Tabella 3.3).

Nella Condizione 1 (noce molto resistente) tutti i soggetti hanno preferito il percussore pesante posto a 4 m dall'incudine (Fig. 6 e Tabella 2). Nella Condizione 2 (noce poco resistente) quattro soggetti hanno preferito il percussore leggero sull'incudine, mentre in questa condizione il maschio adulto Teimoso non ha mostrato preferenze per alcun percussore (Tabella 3.3).

Per due soggetti (Mansinho e Dita) è stato necessario modificare alcuni parametri della procedura sperimentale. Dita, infatti, inizialmente partecipava esclusivamente alle prove della Condizione 2 in cui doveva rompere la noce a bassa resistenza e si rifiutava di partecipare alle prove della Condizione 1 in cui doveva rompere la noce ad alta resistenza. Una possibile spiegazione per questo fenomeno è che scegliere il percussore da 2 kg posto a 4 m di distanza dall'incudine rappresentava uno sforzo eccessivo (N.B. Questo fenomeno è in linea con i risultati di Dita nell'Esperimento 2 in cui Dita non ha mai scelto il percussore da 2 kg quando questo

si trovava a 4 m di distanza dall'incudine). Variando la distanza del percussore pesante, ponendolo a 2 m dall'incudine anziché a 4 m, Dita ha portato a termine tutte le prove dell'Esperimento sia nella Condizione 1 sia nella Condizione 2. Nel caso di Mansinho, invece, il soggetto inizialmente si rifiutava di scegliere il percussore pesante a 4 m nella Condizione 1 scegliendo di rompere la noce ad alta resistenza con il percussore leggero posto sull'incudine. Le sue abilità di esperto "schiaccianoci" e la sua notevole massa corporea (e quindi forza) gli hanno permesso di riuscire nel compito di rompere una noce ad alta resistenza anche con un percussore estremamente leggero. Tuttavia, al fine di verificare se anche Mansinho mostrasse le capacità di adattare il peso del percussore alla resistenza della noce è stato necessario porre sull'incudine un percussore più leggero (del peso di 0,4 kg anziché di 0,6 kg) utile solo a rompere una noce a bassa resistenza. Quindi, variando il peso del percussore leggero sull'incudine, Mansinho ha concluso tutte le prove nella Condizione 1 scegliendo il percussore pesante posto a 4 m dall'incudine.

Tabella 3.3 Numero di scelte del percussore pesante posto a 4 metri (P-lontano) e del percussore leggero posto sull'incudine (L-incudine) per ogni soggetto nella condizione con noce ad alta resistenza (piassava) e a bassa resistenza (tucum). Il numero di scelte è organizzato per blocchi di 10 prove. Il numero totale di prove per ciascun soggetto in ogni condizione è riportata per le due condizioni (N_P per la condizione piassava; N_T per la condizione tucum) (Test Binomiale, $* = p < 0,05$)

Table 3.3 Number of choices of the heavy stone at 4 m (P-far) and the light stone on the anvil (L-anvil) in the high-resistant nut condition (piassava) and in the low-resistant nut condition (tucum) for each subject. The number of choices is reported in 10-trials blocks. The total number of choices is reported for each condition (N_P for the piassava condition; N_T for the tucum condition) (Binomial Test, $ = p < 0.05$)*

Soggetto	Condizione Piassava	N_P	Condizione Tucum	N_T
	pesante-lontano/ leggero-incudine		pesante-lontano/ leggero-incudine	
Jatoba	10/0* - 9/1* - 6/0*	26	5/5 - 0/10* - 0/6*	26
Teimoso	10/0* - 10/0*	20	7/3 - 6/4	20
Mansinho ^a	10/0*	10	0/10*	10
Chuchu	10/0* - 10/0* - 4/0*	24	5/5 - 0/10*	20
Dita ^b	9/2*	11	0/10*	10

^a Per Mansinho il percussore leggero sull'incudine pesa 0,4 kg

^b Per Dita il percussore pesante da 2 kg è a 2 m dall'incudine

3.4.6 Efficienza nell'uso di percussori

Tutti i soggetti hanno ottenuto un'alta percentuale di successi, ovverosia hanno aperto la noce con il percussore in quasi tutte le prove. Nell'Esperimento 1, quando è stata data loro la noce a bassa resistenza, i cebi hanno riportato il 98% di successi aprendo in totale 59 noci su 60. Nell'Esperimento 2, quando è stata data loro la noce ad alta resistenza, hanno riportato il 75% di successi aprendo in totale 114 noci su 152. Solo il giovane maschio di quattro anni Caboclo ha riportato un numero di insuccessi superiore ai successi nella Condizione 2 dell'Esperimento 2 quando ha scelto sempre un percussore leggero. Nell'Esperimento 3, quando è stata data la noce ad alta resistenza, i cinque soggetti che hanno partecipato hanno riportato una

percentuale di successi pari al 92,7% aprendo in totale 102 noci su 110. Nell'Esperimento 4 nella condizione in cui i cebi hanno ricevuto una noce ad alta resistenza hanno riportato una percentuale di successi pari all' 88% aprendo in totale 81 noci su 92; nella condizione in cui i cebi hanno ricevuto una noce a bassa resistenza hanno riportato una percentuale di successi pari al 96,5% aprendo 83 noci su 86.

Lo scopo di questi esperimenti non era quello di valutare l'efficienza dei cebi con pietre di massa diversa e l'uso poco frequente di alcuni percussori ha precluso la possibilità di effettuare analisi statistiche (Tabella 3.4).

Tabella 3.4 Numero di volte in cui ciascun soggetto ha colpito noci ad alta resistenza (piassava) e a bassa resistenza (tucum) riuscendo ad aprirle con percussori da 2 kg , 1 kg, 1,4 kg e da 0,6 kg. I dati sono stati raccolti nel corso dei vari esperimenti condotti.

Table 3.4 Number of success of each subject with high-resistant nut (piassava) and low-resistant nut (tucum) cracked with 2,1,1.4 and 0.6 kg stones. Data are pooled across experiments.

Soggetto	Noce Piassava						Noce Tucum					
	Percussore da 2 kg			Percussore da 1 kg			Percussore da 1,4 kg			Percussore da 0,6 kg		
	Media	DS	N	Media	DS	N	Media	DS	N	Media	DS	N
Jatoba	3,86	3,03	66	-	-	-	4,60	1,17	10	3,50	2,42	20
Mansinho	3,21	2,30	24	4,00	2,41	24	3,60	1,26	10	-	-	-
Teimoso	5,16	3,99	63	-	-	-	-	-	-	3,83	2,12	12
Tucum	4,95	3,32	20	-	-	-	5,30	1,83	10	-	-	-
Caboclo	10,50	5,32	8	-	-	-	7,44	3,40	9	-	-	-
Chuchu	5,75	4,39	55	4,50	3,93	8	6,50	2,22	10	2,22	1,22	18
Dita	5,13	2,90	15	5,64	4,20	11	5,10	0,99	10	2,73	2,05	11

3.4.7 Effetto della massa corporea sulla selezione del percussore

I nostri risultati indicano che tre soggetti (Jatoba, Teimoso e Tucum) hanno scelto un percussore principalmente sulla base della sua massa, mentre quattro (Mansinho, Caboclo, Chuchu e Dita) lo hanno scelto in base alla sua distanza dall'incudine. Tutti i soggetti appartenenti al primo gruppo hanno un peso corporeo superiore ai 3 kg, mentre quelli del secondo gruppo hanno un peso corporeo al di sotto dei 3 kg, ad eccezione di Mansinho che pesa 3,5 kg ma ha un handicap fisico (ha perso un piede durante una lotta per la dominanza, vedi oltre) che compromette il suo equilibrio nella locomozione bipede. Quindi per questo soggetto, nonostante il suo notevole peso corporeo, è la distanza di trasporto il parametro determinante per la scelta di un percussore.

3.4.8 L'Indice di Preferenza

Ho sviluppato un indice di Preferenza (P) non dimensionale che riflette le scelte di ciascun individuo per un percussore in diverse condizioni di massa e distanza di trasporto.

A ciascun soggetto sono stati presentati due percussori con peso differente (leggero o pesante) ad una determinata distanza dall'incudine (vicino o lontano). Le combinazioni possibili di queste quattro caratteristiche sono pesante-vicino e leggero-lontano (come ad esempio nella Condizione 1 dell'Esperimento 2) o leggero-vicino e pesante-lontano (come ad esempio nella Condizione 2 dell'Esperimento 2). Ogni coppia peso-distanza identifica una categoria e ciascuna di queste quattro categorie implica un diverso sforzo energetico a seconda del soggetto. Per esempio, scegliere un percussore che è leggero e vicino implica un costo minore nel trasporto rispetto ad un percussore

pesante e lontano dall'incudine. L'indice di Preferenza (P) assegna un valore ad ogni categoria che corrisponde ad un determinato sforzo energetico. Più alto è lo sforzo e più alto è il valore numerico dell'indice. Quindi, è possibile valutare come sono distribuite le scelte di ciascun soggetto nelle quattro categorie e determinare il ruolo della massa del percussore e della distanza di trasporto nel processo di scelta.

L'indice di Preferenza (P) è definito come una funzione della massa del percussore (M) e della distanza di trasporto (D):

$$P = M^j D^k$$

dove $M = \frac{m}{m_0}$

e $D = \frac{d}{d_0}$

m_0 e d_0 corrispondono ai valori minimi di massa e distanza considerate in ciascun esperimento, mentre m e d corrispondono alla massa e alla distanza in ciascuna condizione sperimentale. Ad esempio, nell'Esperimento 2 Condizione 1 per la categoria pesante-vicino m è pari a circa 2 kg e il valore minimo di massa usato nell'esperimento (m_0) è pari a circa 1 kg. Quindi il valore della massa M per questa categoria è pari a 2. Un processo analogo deve essere usato per calcolare il valore della distanza D . Nella categoria pesante-vicino, il percussore è a 3 m (d) e il valore minimo di distanza (d_0) è anche 3 m, quindi il valore della variabile D per questa categoria è 1. Tutti i valori di M e D per ciascuna categoria dell'Esperimento 2 sono riportati nella Tabella 3.5.

Tabella 3.5 Valori di M e D per ciascuna delle categorie presentate nell'Esperimento 2.
Table 3.5 M and D values of each category of Experiment 2.

leggero-vicino	pesante-vicino	leggero-lontano	pesante-lontano
$M = \frac{1 \text{ kg}}{1 \text{ kg}} = 1$	$M = \frac{2 \text{ kg}}{1 \text{ kg}} = 2$	$M = \frac{1 \text{ kg}}{1 \text{ kg}} = 1$	$M = \frac{2 \text{ kg}}{1 \text{ kg}} = 2$
$D = \frac{3 \text{ m}}{3 \text{ m}} = 1$	$D = \frac{3 \text{ m}}{3 \text{ m}} = 1$	$D = \frac{6 \text{ m}}{3 \text{ m}} = 2$	$D = \frac{6 \text{ m}}{3 \text{ m}} = 2$

Per quantificare il valore che ogni individuo assegna alla variabile massa e alla variabile distanza, è necessario determinare i valori degli esponenti j e k nella formula in base al miglior accordo tra il valore dell'indice P e le scelte osservate in termini di minore residuo quadratico e più alto coefficiente di correlazione rispetto alla relazione lineare nel logaritmo:

$$\log N = a \log P(k) + b$$

E' possibile calcolare l'indice di Preferenza P per ciascuna delle quattro categorie (leggero-vicino, pesante-vicino, leggero-lontano, pesante-lontano) assegnando valori diversi agli esponenti j e k nella formula. L'indice di Preferenza è stato testato usando i risultati dell'Esperimento 2 per cui erano disponibili più soggetti e quindi più dati.

Le scelte di ogni soggetto nell'Esperimento 2 mostrano che tre individui (Jatoba, Teimoso e Tucum) preferiscono un percussore sulla base della sua massa indipendentemente dalla distanza, un individuo (Dita) preferisce un percussore sulla

base della distanza dall'incudine, mentre tre individui (Mansinho, Caboclo e Chuchu) mostrano un *pattern* di scelte distribuite su tutte e quattro le categorie (Tabella 3.2). Questo *pattern* indica che questi soggetti scelgono un percussore tenendo in conto sia la distanza di trasporto che l'efficacia della pietra in base alla sua massa. Il valore che ciascun soggetto assegna alla massa del percussore e alla sua distanza dall'incudine è stato stimato trovando i valori degli esponenti della formula tale che si abbia il miglior accordo tra i valori dell'indice e le scelte osservate.

Come riassunto nella Tabella 3.6, se $j = 0$, P sarebbe uguale a D^k . Questo significa che la selezione del percussore è indipendente dalla sua massa e dipende esclusivamente dalla distanza di trasporto. In questo caso dato che P dipende solo da un termine risulta impossibile stimarne il valore esatto. Solo Dita mostra questo pattern di scelte, ed è possibile che se venisse testata con percussori di altra massa Dita mostrerebbe un pattern di scelte che tiene conto sia della massa del percussore che della distanza di trasporto.

Se $k = 0$, P sarebbe uguale a M^j e ciò significa che la selezione del percussore è indipendente dalla distanza a cui è posto e dipende solo dalla sua massa. Tre soggetti mostrano un pattern di preferenze che rispecchia questi parametri (Jatoba, Teimoso e Tucum). Analogamente al caso precedente dato che la formula contiene un solo termine, il valore di P non può essere quantificato.

Se i valori degli esponenti fossero entrambi uguali ad 1 significherebbe che massa e distanza hanno lo stesso peso nella selezione del percussore, ma nessun soggetto mostra questo pattern di scelte.

In base alle scelte osservate risulta che tre soggetti (Mansinho, Caboclo e Chuchu) considerano entrambi i parametri di massa e distanza e danno più peso al valore della distanza piuttosto che alla massa del percussore. Infatti le scelte di questi

soggetti sono distribuite su tutte le categorie, ma la maggior parte è concentrata nelle prime due categorie, leggero-vicino e pesante-vicino. La formula dell'indice P che riflette questo pattern di scelte ha l'esponente $j = 1$ e l'esponente $k > 1$.

Tabella 3.6 Indice P per diversi valori di esponente j e k .

Table 3.6 P index for different values of the exponents j and k .

$k \backslash j$	$j = 0$	$j = 1$	$j > 1$
$k = 0$	-	$P = M$	$P = M^j$
$k = 1$	$P = D$	$P = MD$	$P = M^j D$
$k > 1$	$P = D^k$	$P = MD^k$	$P = M^j D^k$

Un test numerico ha determinato il valore dell'indice P assegnando I valori 2, 3, 4, 5 e 6 all'esponente k quando $j = 1$ (Tabella 3.7). La relazione tra i dati di preferenze osservati e le sequenze di valori di P mostrano il miglior accordo per $k = 4$ (Fig. 3.5) in termini di minore residuo quadratico e di più alto coefficiente di correlazione (Fig. 3.6). Secondo questo modello la distanza di trasporto influenza la scelta del percussore in modo quattro volte più forte rispetto alla sua massa.

Tabella 3.7 Indice P per diversi valori di k quando $j = 1$.

Table 3.7 P index for different values of k when $j = 1$.

k	leggero-vicino	pesante-vicino	leggero-lontano	pesante-lontano
0	1	2	1	2
1	1	2	2	4
2	1	2	4	8
3	1	2	8	16
4	1	2	16	32
5	1	2	32	64
6	1	2	64	128

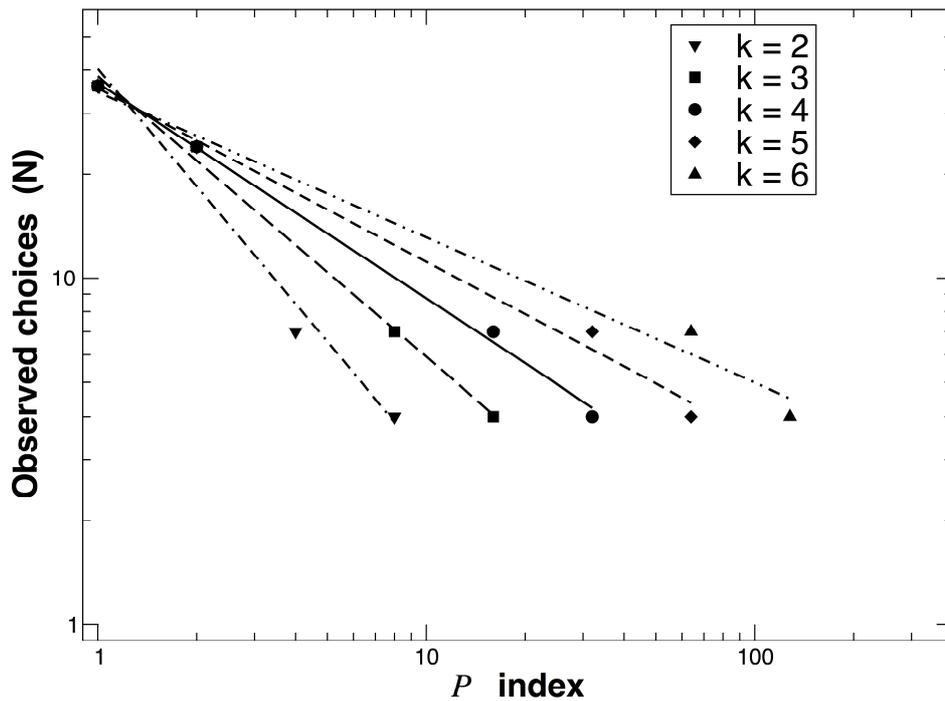


Fig. 3.5 Grafico su scala logistica delle scelte osservate (N) in funzione dell'indice P per diversi valori di k . La linea continua ($k=4$) corrisponde al più alto valore di correlazione tra scelte osservate e indice P .

Fig. 3.5 Double-log plot of the observed choices (N) as a function of the P index for different k values. Solid line ($k = 4$) corresponds to the highest correlation between observed choices and P index.

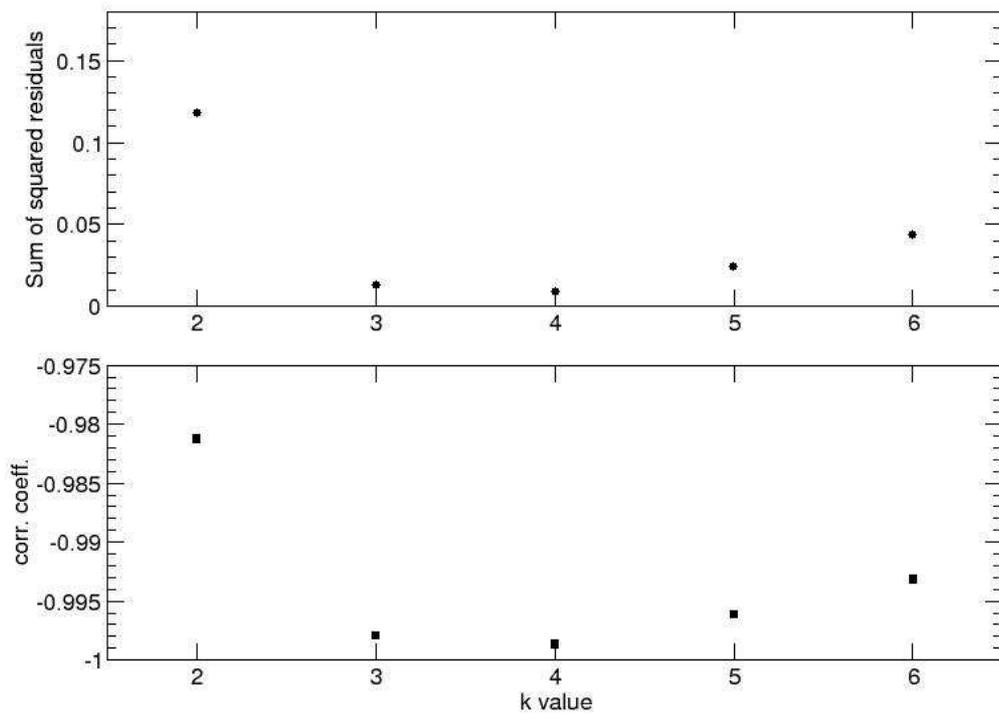


Fig. 3.6 Somma dei residui quadratici e coefficienti di correlazione per diversi valori di k . I residui quadratici con valore minore (in alto) e il più alto valore di correlazione (in basso) sono stati ottenuti per $k=4$.

Fig. 3.6 Sum of the squared residuals and correlation coefficients of the power law best fits for different k values. The minimum squared residuals (top) and the highest correlation (bottom) are obtained for $k = 4$.

3.5 Discussione

I percussori usati negli esperimenti erano adatti a rompere noci sia ad alta sia a bassa resistenza. Infatti, il percussore più leggero, di circa 1 kg, corrisponde al peso medio dei percussori trovati sulle incudini nell'*home range* della popolazione di cebi di FBV (Visalberghi et al., 2007) e osservazioni sistematiche di cebi in natura mostrano che questi sono in grado di rompere noci ad alta resistenza anche con percussori di 1 kg di peso (Fragaszy et al., 2010a). I risultati sperimentali dimostrano che la massa del percussore e la sua distanza dall'incudine influenzano il comportamento dei cebi e che ciò avviene in modi diversi per i vari soggetti. Nel primo esperimento con percussori dello stesso peso, tutti i soggetti hanno minimizzato la distanza di trasporto preferendo il percussore collocato a 3 m dall'incudine a quello posto a 6 m. Nel secondo esperimento quando i cebi dovevano scegliere tra percussori di peso diverso posti a 3 m e 6 m, sei soggetti su sette hanno preferito il percussore pesante quando era vicino e quattro su sette hanno preferito il percussore leggero vicino a quando quello pesante lontano. Pertanto le scelte operate dai cebi negli esperimenti riflettono i costi legati al trasporto di percussori di pesi differenti, l'efficienza di sassi di pesi differenti per rompere le noci e il contributo che ciascun individuo può dare in base alla sua prestanza fisica (in termini di massa corporea).

Il terzo esperimento ha mantenuto il rapporto tra distanze del secondo esperimento, cambiando i valori assoluti delle distanze (da 3 e 6 m, a 2 e 4 m). In questo esperimento due soggetti hanno preferito il percussore pesante sia a 2 sia a 4 m, due hanno preferito il percussore vicino a prescindere dal suo peso e un soggetto ha inizialmente preferito il percussore pesante quando questo era a 2 m, e dopo alcune prove ha sviluppato una preferenza per questo stesso percussore anche quando si trovava a 4 m. Questi risultati suggeriscono che anche pochi metri di distanza tra

percussori sono importanti per alcuni cebi e che gli individui variano nella loro sensibilità alla distanza di trasporto. Questa sensibilità sembra strettamente legata allo sforzo che il corpo può sopportare, ovvero se un individuo è abbastanza forte per trasportare un percussore pesante per svariati metri. Pertanto le scelte di un cebo coinvolgono più di una semplice comparazione tra “lontano” e “vicino”. Anche i valori assoluti delle distanze influenzano la selezione dello strumento. La forza dell’“effetto distanza” quindi, potrebbe dipendere non solo dal rapporto tra le distanze, ma anche dai loro valori assoluti e dalla combinazione fra distanza, massa del percussore e capacità locomotorie.

Al fine di dare una descrizione formale delle scelte osservate in questa ricerca, ho sviluppato un Indice di Preferenza (P) che è dato dal prodotto di massa del percussore e distanza di trasporto. L’indice riflette lo sforzo energetico al variare di massa e distanza e assegna un peso ad ambedue queste variabili. I risultati mostrano che per tre individui il fattore principale che influenza la selezione dello strumento è la massa del percussore, mentre per gli altri quattro è la distanza di trasporto. In particolare, per tre soggetti appartenenti al secondo gruppo, il valore dell’indice P che descrive le scelte è tale che l’esponente $j = 1$ e l’esponente $k = 4$, ovvero sia che la distanza di trasporto è quattro volte più importante della massa del percussore nel processo di selezione dello strumento.

Nel quarto esperimento, i cebi dovevano rompere due tipi di noci con resistenza diversa avendo a disposizione un percussore leggero posto sull’incudine e uno pesante posto a 4 m dall’incudine stessa. Tutti i soggetti hanno scelto il percussore in base alla resistenza della noce che dovevano rompere ovvero sia il percussore pesante per la noce più resistente e quello leggero per la noce meno resistente. È interessante notare che anche i due soggetti (un maschio con handicap fisico e una femmina adulta abbastanza

esile) che sembravano non adattare le proprie scelte al tipo di noce, quando sono stati sottoposti a condizioni sperimentali modificate ma analoghe a quelle degli altri soggetti, si sono comportati come gli altri cebi. Il fatto che per questi due individui sia stato necessario modificare la procedura, mostra quanto lo sforzo legato al trasporto anche se solo per pochi metri sia particolarmente oneroso per individui con minore prestanza fisica.

I risultati dimostrano che la massa corporea influenzi molto la selezione del percussore. I tre soggetti che nel secondo esperimento preferiscono il percussore da 2 kg a 6 m dall'incudine, ovvero sia la condizione che richiede il maggiore sforzo energetico, erano anche gli individui più pesanti. Il loro peso corporeo variava dai 3 ai 4,3 kg. Al contrario, i soggetti che hanno preferito il percussore da 1 kg a 3 m erano i meno pesanti, con un peso compreso tra i 2,1 e i 2,7 kg, o avevano un handicap fisico (vedi oltre). Tuttavia gli stessi individui meno pesanti hanno trasportato anche il percussore da 2 kg quando posto a 3 m; ciò indica che per pochi metri il trasporto era sostenibile. Questo scenario suggerisce che esiste una soglia di peso corporeo al di sotto della quale i cebi sono molto più sensibili alla distanza di trasporto che alla massa del percussore. Gli stessi soggetti userebbero un percussore più pesante ma solo se ciò comporta un trasporto non superiore a 2 o 3 m.

Fragaszy e collaboratori (2010b) riportano che l'efficienza con un percussore del peso di 1,25 kg è positivamente correlata con il peso corporeo e che quando cebi che pesano più di 3,5 kg usano questo stesso percussore necessitano di meno colpi per rompere una noce rispetto ad un cebo che pesi meno di 3,5 kg. Sebbene analisi dettagliate sull'efficienza non siano possibili con i nostri dati, è comunque lampante dai risultati qui presentati che i cebi per rompere una noce ad alta resistenza siano più efficienti con il percussore pesante (2 kg) che con quello leggero (1 kg). Questo risultato

è in accordo con quanto riportato in Frigaszy et al. (2010b) che gli individui sopra i 3 kg di peso sono più efficienti rispetto ad individui più leggeri (vedi anche Spagnoletti et al., 2011 e Liu, 2011). Inoltre, i risultati dell'Esperimento 4 mostrano che l'efficienza dovuta alla massa del percussore influisce sulla selezione del percussore. In questo esperimento tutti i soggetti hanno scelto il percussore più pesante per rompere la noce ad alta resistenza anche se questa scelta implicava un trasporto per diversi metri e quindi uno sforzo fisico notevole. Evidentemente la bassa efficienza (o il rischio di non riuscire ad aprire la noce) usando il percussore leggero disponibile sull'incudine diventa un'opzione svantaggiosa perché troppo costosa in termini di colpi necessari per assicurarsi il successo.

La capacità di trasportare un percussore può essere compromessa da altre ragioni oltre che dalla piccola massa corporea. Mansinho, il maschio adulto con handicap ha un *pattern* di scelte simile a quello degli individui con minore massa corporea. Nel 2010 Mansinho ha perso il piede sinistro (Fig. 3.6) a causa di una ferita riportata durante uno scontro con altri maschi del gruppo; nel 2011, quando ha partecipato agli esperimenti, ha preferito usare sassi leggeri o vicini e ha trasportato il percussore posandolo a terra ad ogni passo, segno di una locomozione fortemente compromessa.



Fig. 3.7 Mansinho, il maschio adulto che ha perso il piede sinistro, mentre riposa su un ramo (sinistra) e mentre rompe una noce su un'incudine (destra). Fotografie di L. Massaro.

Fig. 3.7 Mansinho, the adult male that lost his left foot, while resting on a branch (left) and cracking a piassava nut on an anvil (right). Photos by L. Massaro.

La selezione del percussore in relazione a distanza di trasporto e sua massa è stata investigata da Boesch e Boesch (1984) negli scimpanzé (*Pan troglodytes*) della foresta Taï in Costa d'Avorio. Il pattern di scelta degli scimpanzé suggerisce che questi selezionino lo strumento sulla base di entrambe le variabili e che preferiscano percussori più pesanti (dai 3 ai 9 kg) in situazioni in cui i percussori sono a meno di 20 m dalle noci. Quando la distanza di trasporto aumenta oltre i 40 m, anche gli scimpanzé usano percussori più leggeri (da 1 a 3 kg). Tuttavia, dato che in questo studio il trasporto è stato inferito *a posteriori*, e non osservato direttamente, non è chiaro se questo *pattern* riflette le scelte di uno o più individui.

Il presente studio fornisce un nuovo modello per lo studio della selezione degli strumenti nel cebo e mostra l'importanza del trasporto e della massa del percussore sul processo di scelta. Inoltre, conferma l'importanza che l'uso di percussori posizionati da altri nella prossimità di incudini può avere per individui di minore prestanza fisica. Già Visalberghi e collaboratori (2007), sulla base di evidenze indirette, avevano messo in risalto l'importanza di usare percussori già presenti sulle incudini (perché lasciate lì da altri individui dopo l'uso) in particolare per individui di minore prestanza fisica, come i giovani e le femmine.

4. PARTE II: IL TRASPORTO DI PERCUSSORI

4.1 Introduzione

4.1.1 Vantaggio evolutivo della locomozione bipede

La postura eretta e la locomozione bipede abituale sono caratteristiche che distinguono l'uomo dagli altri primati (Kramer et al., 2009; Duarte et al., 2012; Sockol et al., 2007) ed hanno favorito l'evoluzione di una serie di adattamenti che contraddistinguono la specie umana. Alcuni ritengono che la locomozione bipede sia energeticamente molto vantaggiosa rispetto a quella quadrupede per spostarsi nell'ambiente e ottenere le risorse primarie necessarie alla sopravvivenza e alla riproduzione, ovverosia cibo, acqua e partner (Kramer et al., 2009; Rodman e McHenry, 1980; Sockol et al., 2007). Altri invece, sulla base di studi comparativi sull'andatura bipede dell'uomo attuale e quelle bipede e quadrupede dello scimpanzé, sostengono che l'evoluzione della locomozione bipede non sia più efficiente rispetto a quella quadrupede (Watson et al., 2009). La differenza di costo energetico tra uomo e scimpanzé nella locomozione bipede sembrerebbe dovuta a differenze anatomiche nella lunghezza degli arti inferiori delle due specie (Steudel-Numbers e Tilkens, 2004), mentre nello scimpanzé l'andatura bipede non è energeticamente più vantaggiosa di quella quadrupede (Taylor e Rowntree, 1973), e in alcuni individui può essere addirittura più dispendiosa di quella quadrupede (Sockol et al., 2007). Le differenze di costo tra locomozione bipede e quadrupede nello scimpanzé, analogamente a quanto suggerito tra uomo e scimpanzé, dipendono da caratteristiche biomeccaniche dell'anatomia e dell'andatura. In particolare, il minore costo nell'uomo sarebbe attribuibile al bacino più largo e agli arti inferiori più lunghi. Sebbene rimanga difficile

trarre conclusioni definitive sugli aspetti energetici della locomozione dei primati, questi studi sull'efficienza energetica hanno permesso di approfondire le caratteristiche biomeccaniche dei primi ominini e di compararle con quelle degli scimpanzé.

Alla luce degli studi sopra citati non è chiaro se la locomozione bipede conferisca un vantaggio biomeccanico sufficiente a giustificare la sua selezione solo su basi energetiche escludendo che altri fattori abbiano giocato anch'essi un ruolo fondamentale. Fra i possibili fattori selettivi che potrebbero aver favorito l'evoluzione della locomozione bipede, i più rilevanti sono cinque: le strategie di foraggiamento, il trasporto di oggetti, la vigilanza, i *display* di minaccia e le strategie di offesa/difesa con lancio di oggetti (Dhingra e Jablonski, 2004). Secondo l'ipotesi del foraggiamento (Rose, 1984; Hunt, 1994) il vantaggio evolutivo della locomozione e della postura bipede consisterebbe nel raggiungere i rami più bassi degli alberi per coglierne i frutti e nello spostarsi più facilmente tra risorse alimentari "puntiformi" (*clumped*). Secondo l'ipotesi del trasporto (Hewes, 1961; Lovejoy, 1988) lo sviluppo dell'andatura bipede si sarebbe evoluto in seguito alla necessità di trasportare cibo, prole o strumenti per lunghe distanze al fine di sfruttare risorse disperse nell'ambiente. L'utilizzare risorse disperse potrebbe essere stato di particolare rilevanza dato che durante l'evoluzione degli ominidi l'ambiente ha subito forti cambiamenti. Secondo l'ipotesi della vigilanza (Day, 1986) l'andatura bipede, specialmente in ambienti aperti di savana, permetterebbe di vedere predatori e fonti di cibo da più lontano con gli ovvi vantaggi che ne derivano. Secondo l'ipotesi del *display* (Kortlandt, 1980; Jablonski e Chaplin, 1993) la posizione eretta sarebbe favorita perché permette un'apparente aumento delle dimensioni corporee e una maggiore visibilità durante i *display* di minaccia. Infine, secondo l'ipotesi della difesa (Fifer, 1987; Jablonski e Chaplin, 1993) una postura bipede favorirebbe il lancio di oggetti a scopo sia offensivo sia difensivo.

Videan e McGrew (2002) hanno testato sperimentalmente le prime quattro ipotesi su scimpanzé e bonobo in cattività dimostrando che l'introduzione di oggetti da trasportare e di cibo posizionato su strutture elevate hanno effettivamente incrementato il tasso di locomozione bipede in entrambe le specie, mentre gli interventi per testare le altre ipotesi non hanno portato cambiamenti significativi indicando che solo l'ipotesi del trasporto e quella del foraggiamento risultano valide.

E' necessario sottolineare che le diverse spinte selettive non si escludono a vicenda e che è molto probabile che abbiano lavorato insieme per plasmare l'evoluzione della locomozione bipede. Inoltre, bisogna ricordare che molte delle ipotesi convergono sull'importanza di avere le mani libere. Avere gli arti superiori non impegnati nella locomozione può favorire il raggiungimento di risorse di cibo, il trasporto di oggetti e l'uso di strumenti.

4.1.2 Aspetti biomeccanici della locomozione bipede durante il trasporto di strumenti

Le azioni consistono di posture e di movimenti che possono coinvolgere tutto il corpo o solo un suo sottosistema (Reed, 1982, 1988). Ad esempio, le mani e le dita sono adatte alla manipolazione di oggetti, ma tale manipolazione richiede anche una piattaforma stabile fornita dal tronco e dalle gambe. Possiamo affermare che un oggetto tenuto in mano diventa uno strumento grazie ad un'opportuna regolazione delle relazioni necessarie per il suo uso. Pertanto, gli studi sull'uso di strumenti devono considerare non solo le capacità cognitive ma anche il contributo delle differenti parti del corpo (Smitsman et al., 2005).

Il controllo posturale tipico della locomozione bipede ha permesso di liberare le mani dei primati con conseguente possibilità di manipolare e trasportare oggetti che

possono essere utilizzati come strumenti. Le capacità di trasporto nei primati non umani sono state spesso studiate in relazione all'uso di strumenti (Whiten et al., 1999; Ottoni e Mannu, 2001; Whiten e Boesch, 2001; Mercader et al., 2002), tuttavia solo pochi studi riguardano il legame tra il trasporto di oggetti e la cinematica del corpo (Watson et al., 2009; Duarte et al., 2012). Per capire questi processi sarebbe necessario disporre di dati quantitativi sulla loro cinematica durante il trasporto. L'interpretazione del materiale fossile di ominidi e ominini, infatti, rappresenta un interessante punto di partenza che deve però essere completato con studi che forniscano informazioni sul comportamento, sulla funzione e sulla morfologia. Nell'impossibilità di ottenere questo tipo di dati, i primati non umani rappresentano la migliore fonte di informazioni data la loro vicinanza filogenetica e le numerose affinità morfologiche con i primi ominidi. Inoltre, dato che sono diverse le specie che adottano la locomozione bipede, anche per il trasporto di oggetti, sarebbe più opportuno utilizzare un approccio comparativo piuttosto che cercare il modello perfetto in un'unica specie. (D'Août et al., 2002).

Quando camminano bipedi, i primati non umani si muovono flettendo il bacino e le ginocchia, assumendo una postura detta *bent-hip, bent-knee* (BHBK; per una rassegna dettagliata sulle caratteristiche di questo tipo di andatura vedi Demes, 2011). La comprensione della meccanica di questo tipo di andatura è di considerevole interesse poiché è molto probabile che si tratti della prima forma di locomozione bipede degli ominini (Stern and Susman, 1981; Stern, 2000; Latimer e Lovejoy, 1989; Lovejoy, 2005). Gli studi che hanno analizzato quantitativamente questo tipo di andatura sono stati condotti in cattività su scimpanzé (*Pan troglodytes*), bonobo (*Pan paniscus*), gibboni (*Hylobates lar*), macachi giapponesi (*Macaca fuscata*) e babbuini (*Papio anubis*) (Reynolds, 1987; Aerts et al., 2000; D'Août et al., 2001, 2002; Hirasaki et al., 2004; Vereecke et al., 2006a, b; Kimura e Yaguramaki, 2009; Berrillon et al., 2010;

Ogihara et al., 2010) e recentemente anche sul cebo dai cornetti (*Sapajus apella*) (Demes, 2011). Infatti i cebi, nonostante siano tipicamente quadrupedi arboricoli, talvolta camminano bipedi e con andatura BHBK.

I cebi che vivono a FBV usano incudini e martelli per rompere noci dal guscio duro e spesso trasportano le noci e i percussori camminando bipedi (vedi PARTE I e Fragazsy et al., 2004; Visalberghi et al., 2009). Questi cebi forniscono l'opportunità di esaminare le caratteristiche della locomozione bipede durante il trasporto di oggetti in una popolazione che ha sviluppato spontaneamente questo comportamento e che lo esibisce abitualmente. Di recente Duarte e collaboratori (2012) hanno studiato la cinematica della locomozione bipede in questa popolazione di cebi e l'hanno comparata con quella dell'uomo (con e senza un carico) e del bonobo, del babbuino e del gibbono (senza carico). Da questo studio risulta che i cebi si muovono con una postura BHBK sia quando trasportano un carico sia quando non lo trasportano. Il cebo con carico si sposta più velocemente rispetto a quando è senza carico, probabilmente perché dimensioni e peso del carico perturbano fortemente l'equilibrio dell'andatura. L'andatura BHBK del cebo non è quella caratteristica della camminata o della corsa, ma piuttosto intermedia tra le due analoga ad una camminata veloce. Al contrario, quando trasportano un carico uomo, bonobo e scimpanzé tendono a muoversi più lentamente (Watson et al., 2009).

4.1.3 Ruolo della coda durante il trasporto bipede di percussori

Duarte e collaboratori (2012) hanno condotto un'analisi esclusivamente cinematica che non ha considerato le forze agenti sulle masse delle diverse parti del corpo quando il cebo trasporta un carico con locomozione bipede.

Durante la rottura della noce la coda viene mantenuta rigida e in contatto con il substrato come se fosse la terza gamba di un treppiede (Fig. 4.1; Liu et al., 2009); tuttavia la postura a “treppiede” non sembra influenzare l’efficienza del soggetto, ovvero non permette di rompere una noce con meno colpi. Questi autori però non considerano il ruolo che la coda potrebbe avere nel conferire maggiore stabilità al corpo, in particolare durante la fase di sollevamento del percussore.



Fig. 4.1 Una femmina adulta (a sinistra) e un maschio adulto (a destra) di cebo usano un percussore per rompere una noce mantenendo la coda rigida come fosse la terza gamba di un treppiede. Foto di E. Visalberghi.

Fig. 4.1 An adult female (left) and an adult male (right) maintain the tail rigid while cracking a nut as it is the third leg of a tripod. Photo by E. Visalberghi.

La coda, infatti, è una struttura flessibile e modulabile in base alle necessità. E’ risaputo che nel cebo la coda svolge un ruolo attivo nella locomozione quadrupede come anche durante salti e arrampicamenti in verticale, durante il foraggiamento in sospensione e a sostegno del corpo durante il foraggiamento di tipo estrattivo (*Cebus capucinus*, Garber e Rehg, 1999; Fig. 4.2). Pertanto è ragionevole ipotizzare che la coda

possa avere un ruolo importante nel mantenimento dell'equilibrio durante il trasporto di percussori.



Fig. 4.2 Posizioni di foraggiamento in sospensione (a sinistra) ed estrattivo (a destra) con aiuto della coda nel *Cebus capucinus*. Disegno tratto dall'articolo di Garber e Rehg, (1999).

Fig. 4.2 Suspensive (left) and extractive (right) foraging postures with the help of the tail in Cebus capucinus. (Garber and Rehg, 1999).

4.1.4 Obiettivi

Questo studio è il primo ad analizzare la dinamica del trasporto di oggetti in una specie di primate non umano con locomozione bipede. Gli obiettivi di questo studio sono (i) descrivere le modalità con cui un percussore viene trasportato all'incudine, dove è usato come strumento e (ii) indagare il ruolo della coda nel mantenimento dell'equilibrio durante il trasporto con locomozione bipede. Al fine di esaminare quest'ultimo aspetto è stato necessario studiare gli aspetti cinematici e dinamici inerenti alla posizione e alla velocità del centro di massa, all'inclinazione del tronco, alla postura degli arti superiori e inferiori, alle fasi dell'andatura bipede ed ai momenti delle forze agenti sulle singole parti anatomiche, con particolare riguardo alla coda. A tal fine sono stati sviluppati programmi originali di analisi dati in diversi ambienti *software* con

interfacce grafiche (Labview e XMGrace). Tali programmi, descritti in dettaglio nei paragrafi successivi, sono stati sviluppati grazie alla collaborazione con il dott. Fabrizio Massa dell'Istituto Nazionale di Fisica Nucleare – Roma 1.

4.2 Materiali e metodi

4.2.1 Trasporto di percussori

Una volta scelto il percussore, ciascun soggetto lo solleva e lo trasporta all'incudine dove lo usa per rompere la noce. Ai fini di questo studio abbiamo distinto il trasporto in “continuo” e “non continuo”. Il trasporto di un percussore viene definito continuo se il soggetto solleva il percussore solo una volta e lo trasporta camminando bipede fino all'incudine, il trasporto viene considerato continuo anche nel caso in cui il soggetto con il primo sollevamento arrivi in prossimità (0-0,5 m) dell'incudine. Il trasporto viene definito non continuo se il soggetto avanza verso l'incudine sollevando e posando il percussore più volte prima di raggiungerla e schiacciare la noce (Fig. 4.3).

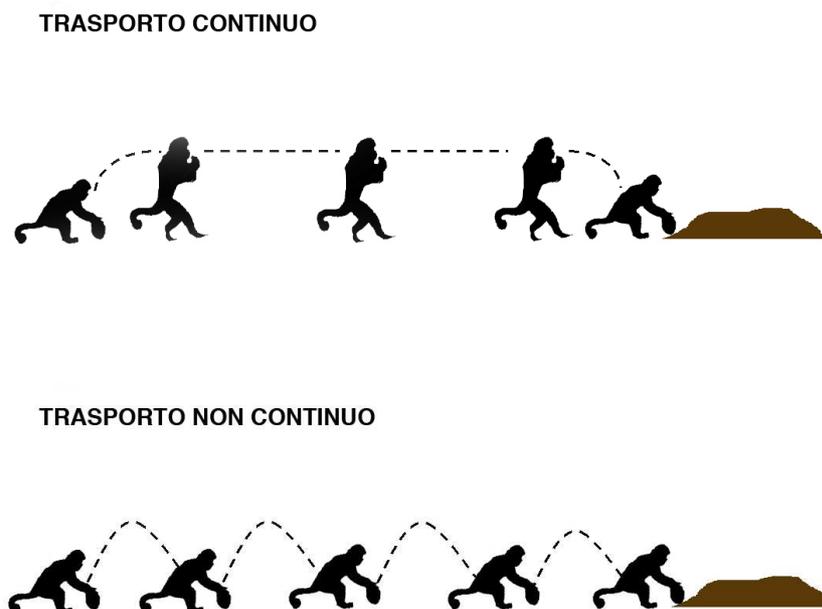


Fig. 4.3 Modalità di trasporto di un percussore fino all'incudine (a destra, in marrone). In alto: trasporto continuo, il cebo solleva il percussore e lo trasporta all'incudine camminando bipede. In basso: trasporto non continuo, il cebo solleva e posa il percussore più volte prima di raggiungere l'incudine. Disegno di L. Massaro.

Fig. 4.3 Types of stone transport to the anvil (in brown on the right). Top: continuous transport, the capuchin lift the stone and transport it to the anvil walking bipedally. Bottom: Non-continuous transport, the capuchin lift and drop the stone many times before reaching the anvil.

I trasporti effettuati da ciascun soggetto in ogni esperimento sono stati filmati con una telecamera digitale Canon GL-2. I filmati sono stati utilizzati per classificare ciascun trasporto come continuo o non continuo e registrare il numero di sollevamenti e la distanza coperta con ciascun sollevamento nei trasporti non continui. Quest'ultimo dato è stato registrato solo per gli esperimenti condotti nel 2011 per i quali si ha la calibrazione della distanza ottenuta grazie al posizionamento di due aste di legno con *marker* gialli e neri posti ogni mezzo metro da entrambi i lati del percorso (Fig. 4.4). Per ottenere le distanze è stata usata una griglia prospettica virtuale posizionata nello spazio che il soggetto percorre per arrivare all'incudine. Ogni riga collega i *marker* dei due lati opposti e le distanze tra le righe corrispondono a 0,5 m. La distanza coperta durante ciascun sollevamento è stata determinata con il *software* di analisi del movimento Kinovea.

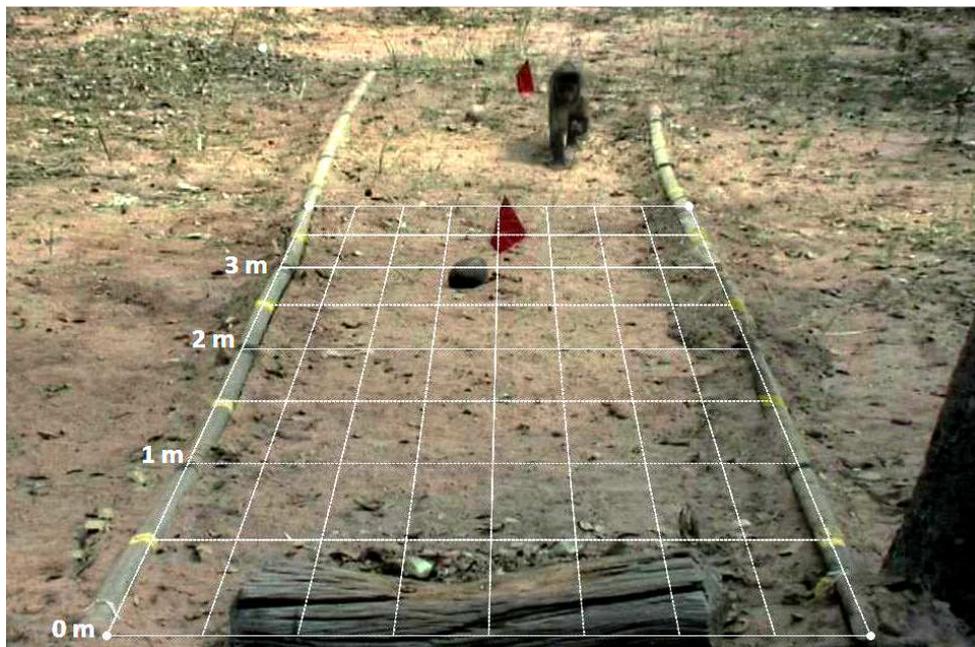


Fig. 4.4 La griglia virtuale prospettica indica la distanza che separa il percussore posto a 3 m dall'incudine. Ogni riga collega i *marker* dei due lati opposti. Le distanze tra le righe corrispondono a 0,5 m. Da notare il soggetto che, con la noce nella mano sinistra, dopo aver ignorato il percussore più lontano si dirige verso quello posto a 3 m.

Fig. 4.4 The perspective virtual grid indicates the distance between the stone, at 3 m, and the anvil. Each line links the markers on two opposite sides. The distance between each line is 0.5 m. The subject with the nut in her left hand is heading toward the stone at 3 m.

4.2.2 Procedura di acquisizione dei dati cinematici nel trasporto continuo

Per analizzare la cinematica del trasporto continuo di percussori è stata utilizzata una metodologia di analisi biomeccanica sviluppata *ad hoc* per questo studio. I dati per le analisi cinematiche e dinamiche sono stati ottenuti da tre prove di trasporto di un maschio adulto, Chicao, e da tre prove di una femmina adulta, Piassava, quando trasportavano un percussore di circa 1 kg di peso per una distanza di circa 2 m mantenendo la posizione bipede per tutto il percorso. I filmati sono stati registrati nel luglio 2007 dalla Prof. Dorothy Fragaszy dell'*University of Georgia*, USA e collaboratori nell'ambito del Progetto *EthoCebus*.

Ciascuna prova è stata registrata con la tecnica standard di misura del movimento in due dimensioni. Questa tecnica prevede il posizionamento di una telecamera perpendicolarmente al piano in cui si muovono i soggetti in modo da avere una visione laterale completa dell'intero trasporto, dal sollevamento iniziale del percussore al suo posizionamento sull'incudine. Lo spazio in cui si muove il soggetto è stato calibrato usando un quadrato che misura 1 m di lato su cui sono stati applicati *marker* neri (Fig. 4.5) con una metodologia analoga a quella usata da Liu e collaboratori (2009) per lo studio della cinematica della rottura di noci.



Fig. 4.5 La calibrazione spaziale avviene grazie ad un quadrato di legno di 1 m di lato su cui sono stati applicati marker neri posti a 20 cm di distanza uno dall'altro.

Fig. 4.5 Spatial calibration is realized by filming a 1 m wood square with black markers on it. The distance between markers is 20 cm.

Dall'analisi dei filmati delle prove di trasporto è stata ricostruita la configurazione del corpo di ciascun soggetto campionando la posizione delle varie parti anatomiche sui fotogrammi. L'immagine ha una forma rettangolare, il cui contorno si presta alla definizione di un sistema di coordinate cartesiane ortogonali x e y che individuano la posizione di ciascun punto del fotogramma. Il *software* di lettura produce, per ogni posizione, una coppia di valori x , y , in unità pixel, che corrisponde alla risoluzione spaziale dell'immagine. Nel riferimento fisico l'origine è il vertice in basso a sinistra dell'immagine e l'asse y è orientato verso l'alto.

Per descrivere il modello spaziale del corpo della scimmia sono stati rilevati fino a 31 punti, 15 per il corpo, 1 per il percussore e fino a 15 per la coda, a seconda della sua estensione (Fig. 4.6). La Tabella 4.2.1 indica la parte anatomica che corrisponde ad ogni punto. E' importante notare che la maggior parte di questi punti corrisponde ad articolazioni. La posizione spaziale di una parte anatomica è quindi individuata dalla

coppia dei punti estremi del segmento che la rappresenta e il suo centro di massa coincide col punto medio di questo segmento. La coda è rappresentata da una serie di segmenti omogenei, individuati da un numero opportuno di campionamenti di posizione. Le posizioni della spalla sinistra, gomito sinistro, polso sinistro, non visibili nei fotogrammi e sono state assunte identiche a quelle corrispondenti e visibili del lato destro. Le posizioni della mano destra, della mano sinistra e del percussore sono state considerate coincidenti. Sono quindi definite da identiche coppie di coordinate x e y . L'angolo θ misura l'inclinazione del tronco rispetto alla verticale e l'angolo β misura quello tra braccio e avambraccio.

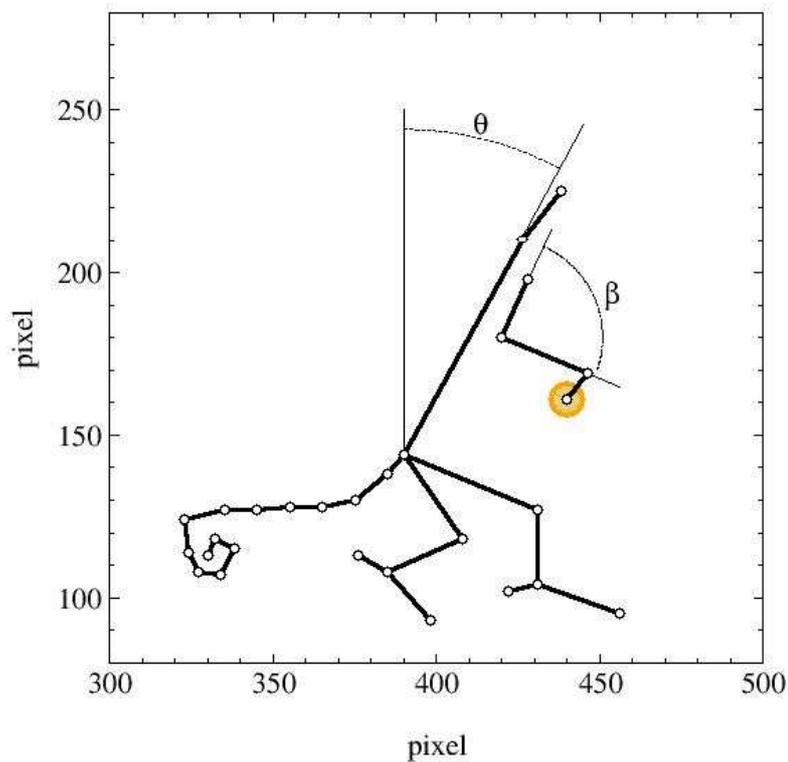


Fig. 4.6 Il modello spaziale di Chicaco indica la posizione dei 31 punti, i segmenti e gli angoli (θ e β). Il percussore è rappresentato in giallo.

Fig. 4.6 Chicaco' spatial model is represented by 31 points, segments and angles (θ e β). The stone is represented in yellow.

Tabella 4.1 Corrispondenza tra i punti del modello spaziale e parti anatomiche del cebo.
Table 4.1 *Capuchin anatomical parts and the corresponding points on the spatial model.*

Modello spaziale	Parte anatomica
Punto 1	Sommità della testa
Punto 2	Base della testa
Punto 3	Spalla
Punto 4	Gomito
Punto 5	Polso
Punto 6	Percussore
Punto 7	Bacino
Punto 8	Ginocchio dx
Punto 9	Caviglia dx
Punto 10	Tallone dx
Punto 11	Punta del piede dx
Punto 12	Ginocchio sx
Punto 13	Caviglia sx
Punto 14	Tallone sx
Punto 15	Punta del piede sx
Punto 16	Base della coda
Punti 16-31	Coda

In ciascuna prova sono stati analizzati due passi (o *stride*). Uno *stride* è completo quando lo stesso piede tocca terra due volte consecutivamente. Lo *stride* è composto da due fasi, la fase di *stance* in cui il piede tocca stabilmente il suolo e la fase di *swing* in cui il piede si stacca da terra e si muove in avanti (Fig. 4.7).

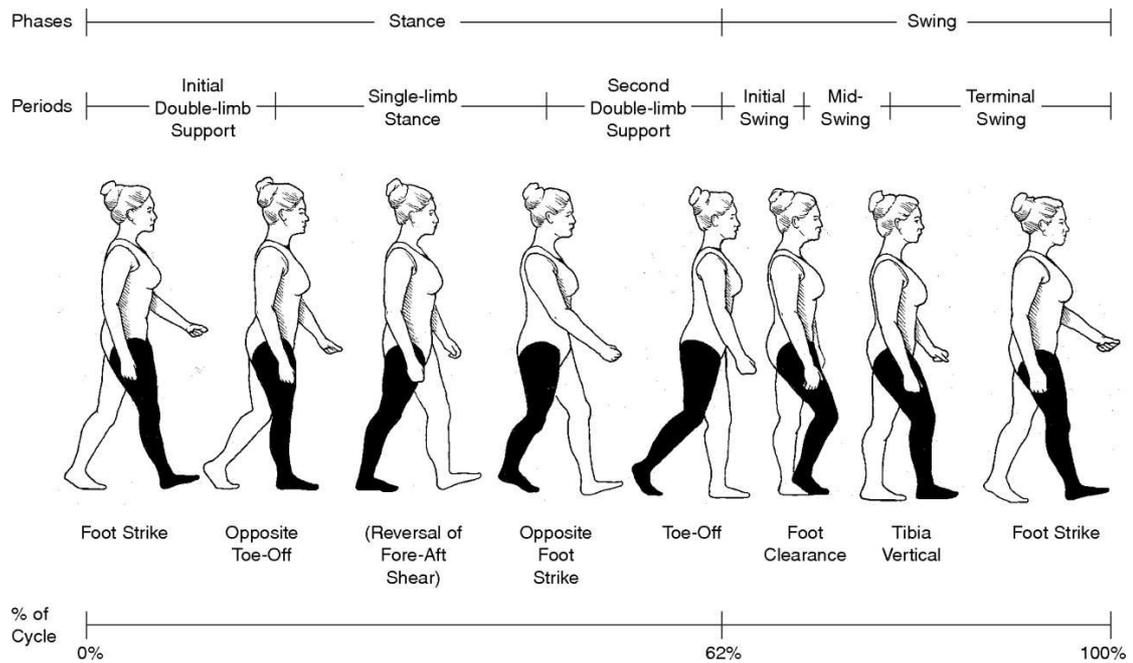


Fig. 4.7 Ciclo dell'andatura bipede nell'uomo in uno *stride* completo. La fase di *stance* comprende tre intervalli: iniziale a doppio supporto (in cui entrambi i piedi poggiano a terra), a singolo supporto, terminale a doppio supporto. La fase aerea di *swing* segue l'intervallo terminale della fase di *stance*. Disegno tratto da Sutherland et al., 1994.

Fig. 4.7 Gait cycle in one complete stride of human locomotion. Total stance phase includes three intervals: the initial double stance, single limb support and the terminal double stance. Swing phase follows terminal double stance. (Sutherland et al., 1994).

La digitazione di ciascuno dei 31 punti è stata effettuata manualmente su ciascun fotogramma del video con l'utilizzo del *software* di analisi del movimento *Peak Motus* (Vicon, versione 9.0), disponibile presso il laboratorio della Prof. Kathy J. Simpson del *Department of Kinesiology* dell'*University of Georgia*, Athens (USA). E' importante notare che questa tecnica, quando applicata all'uomo, utilizza *marker* riflettenti applicati direttamente sul corpo del soggetto che permettono l'acquisizione automatica delle coordinate di ogni punto grazie a telecamere a raggi infrarossi che rilevano il movimento dei *marker*. Dato che non è possibile applicare questa procedura ad animali selvatici è stato necessario rilevare manualmente la posizione di ciascun punto in ciascun fotogramma applicando *marker* virtuali (per una procedura analoga vedi Liu et al., 2009).

I dati di output ottenuti con il *software* Peak Motus, che riportano le coordinate x e y in pixel di ciascun punto in ogni fotogramma, necessitano di una calibrazione spaziale e di una temporale. La calibrazione spaziale serve ad ottenere una corrispondenza tra le distanze nel fotogramma e le distanze reali. Utilizzando le immagini del quadrato di calibrazione (vedi sopra) si è calcolato che ciascun pixel corrisponde a 0,003378 m. La calibrazione temporale serve ad ottenere una misura coerente di velocità di ciascun punto. L'intervallo temporale tra un fotogramma e il successivo è stato ottenuto dalla velocità effettiva di riproduzione del filmato (30 Hz) e risulta quindi pari a 0,0333 s.

I dati relativi alle coordinate di ciascun punto ottenuti con Peak Motus sono stati organizzati in una matrice di n righe (una per ciascun fotogramma) e 62 colonne (una coppia di colonne corrisponde alle coordinate x e y di ciascun punto) e successivamente visualizzati ed analizzati con il *software* LabView (National Instruments, versione 7.1).

4.2.3 Calcolo del centro di massa

Il centro di massa di un corpo può essere calcolato con totale accuratezza solo quando si dispone della distribuzione della densità del corpo e di sue immagini tridimensionali. Nel nostro caso, disponendo solo di una proiezione bidimensionale, è possibile calcolare solo due delle coordinate del centro di massa. Tuttavia, la simmetria bilaterale che caratterizza i soggetti rende questo calcolo affidabile. Solo l'effettiva estensione della coda, potrebbe essere sottostimata nel calcolo qualora si estendesse trasversalmente in alcuni fotogrammi. Tuttavia, è stato verificato che nella totalità dei fotogrammi analizzati la coda è mantenuta in direzione longitudinale parallela alla direzione di moto.

La posizione del centro di massa in ciascun fotogramma è stata stimata a partire dalle percentuali di peso di ciascun segmento corporeo individuato da una coppia di punti del modello spaziale descritto in precedenza. Per entrambi i soggetti è noto il peso corporeo al momento delle riprese (*EthoCebus* dati non pubblicati), ma non le percentuali di peso delle loro parti anatomiche. Quindi sono state utilizzate come riferimento le percentuali di due individui di peso corporeo confrontabile appartenenti allo stesso genere (Grand et al. 1977; vedi Tabella 4.2). Visto che Grand non riporta le percentuali di tronco e testa, queste sono state ricavate per differenza dalla somma delle percentuali degli altri segmenti. Per stabilire come dividere la percentuale ottenuta ed attribuirle alle due parti anatomiche è stata interpellata un'anatomista esperta di *Cebus/Sapajus* (Prof. Kristin Wright *Department of Anatomy* dell' *University of Arkansas*, USA). Secondo Wright, è possibile attribuire il 75% al tronco e il 25% alla testa a Chicaco e l'80% al tronco e il 20% alla testa a Piassava.

Tabella 4.2 Percentuali del peso corporeo e massa delle singole parti anatomiche di Chicaco e Piassava

Table 4.2 Percentages and mass of each anatomical part for Chicaco and Piassava

Segmento corporeo	Chicaco (4,4 kg)		Piassava (1,9 kg)	
	% del peso corporeo	massa (g)	% del peso corporeo	massa (g)
mano	0,7	30,8	1	18,1
avambraccio	2,7	118,8	2,5	46,7
braccio	3,2	140,8	2,8	54
piede	1,2	52,8	1,9	36,2
polpaccio	3,3	145,2	2,8	52,3
coscia	6,5	286	5,4	103,2
coda	4,8	211,2	5,5	103,6
tronco	75	1980,6	80	940,5
testa	25	660,2	20	235,6

Come detto in precedenza, le varie parti del corpo della scimmia sono state schematizzate con segmenti omogenei per ciascuno dei quali il centro di massa è il punto medio. Quindi, secondo questo schema, il calcolo della posizione del centro di massa si riduce a quello di una distribuzione di N punti materiali soggetti alla forza peso. La scelta di applicare la forza peso nel punto medio di ogni segmento rappresenta un'approssimazione molto accurata dato che la distribuzione della massa in ogni segmento può essere considerata omogenea.

Per determinare il ruolo dinamico della coda durante il trasporto del percussore sono state definite le tre componenti principali che intervengono durante il trasporto, ovverosia la coda, il corpo senza la coda e il percussore. Per ciascuna di queste è stato calcolato il relativo centro di massa: se m_j è la massa di un segmento della coda di coordinate x_j, y_j e M_t la massa totale della coda, le coordinate X_t, Y_t del suo centro di massa sono:

$$X_t = \frac{\sum m_j x_j}{M_t}$$

$$Y_t = \frac{\sum m_j y_j}{M_t}$$

dove la somma è estesa ai soli elementi della coda.

Procedendo in modo analogo, ma escludendo le coordinate dei punti della coda dalle sommatorie, il calcolo delle coordinate X_b, Y_b del centro di massa del corpo senza la coda si ottiene dalle formule:

$$X_b = \frac{\sum m_j x_j}{M_b}$$

$$Y_b = \frac{\sum m_j y_j}{M_b}$$

dove M_b è la massa del corpo senza coda.

Dalle formule precedenti si ottiene:

$$\sum m_i x_i = M_t X_t + M_b X_b + M_s X_s$$

$$\sum m_i y_i = M_t Y_t + M_b Y_b + M_s Y_s$$

dove X_s, Y_s sono le coordinate del percussore (la posizione del percussore è individuato da un solo punto).

Le coordinate del centro di massa dell'intero sistema corpo + pietra (COM, dall'inglese *Center of Mass*) sono:

$$X_{COM} = \frac{\sum m_i x_i}{M_{tot}} = \frac{M_t X_t + M_b X_b + M_s X_s}{M_t + M_b + M_s} \quad (1a)$$

$$Y_{COM} = \frac{\sum m_i y_i}{M_{tot}} = \frac{M_t Y_t + M_b Y_b + M_s Y_s}{M_t + M_b + M_s} \quad (1b)$$

dove M_t è la massa della coda e X_t è la coordinata x del centro di massa della coda; M_b è la massa del corpo (senza la coda) e X_b è la coordinata x del suo centro di massa; M_s è la massa del percussore e X_s è la coordinata x del suo centro di massa. Analogamente per la coordinata Y.

I dati ottenuti in seguito al calcolo del centro di massa per ciascuna prova sono stati organizzati in una matrice di n righe, in cui ogni riga corrisponde ad un fotogramma del video, e di 9 colonne. La prima colonna corrisponde al tempo che

intercorre tra due fotogrammi consecutivi (calcolato con la metodologia descritta sopra) ed ogni coppia di colonne successive corrisponde alle coordinate x e y dei centri di massa del corpo, del sistema corpo + pietra, del corpo senza coda, della coda e della pietra.

4.2.3 Procedura di analisi dei dati cinematici

Le coordinate del centro di massa in funzione del tempo sono state utilizzate per costruire i diagrammi orari e calcolare con una regressione lineare la velocità media in ogni prova. La velocità media di spostamento è data dal valore di coefficiente angolare della retta di regressione.

Successivamente, sono stati costruiti i diagrammi orari della posizione del piede destro e del sinistro per analizzare l'andatura durante le varie fasi del passo e per metterli in relazione con il movimento del centro di massa.

Un'ulteriore analisi ha riguardato la postura dei soggetti durante il trasporto e in particolare l'angolo tra il tronco e la verticale (θ) e tra braccio e avambraccio (β) (Fig. 4.6). Entrambi gli angoli servono per definire le condizioni meccaniche con cui i soggetti trasportano il percussore, come ad esempio la distanza del percussore dal corpo e in particolare dal centro di massa.

L'angolo θ è stato calcolato tramite la formula:

$$\text{tang } \theta = \frac{(x_2 - x_1)}{(y_2 - y_1)}$$

dove x_1 e y_1 sono le coordinate del bacino e x_2 y_2 quelle della base della testa.

L'angolo β è stato ricavato dal prodotto scalare del segmento del braccio con il segmento dell'avambraccio ed è dato dalla formula:

$$\cos \beta = \frac{(x_2 - x_1)(x_3 - x_2) + (y_2 - y_1)(y_3 - y_2)}{\sqrt{(x_2 - x_1)^2 + (y_2 - y_1)^2} \sqrt{(x_3 - x_2)^2 + (y_3 - y_2)^2}}$$

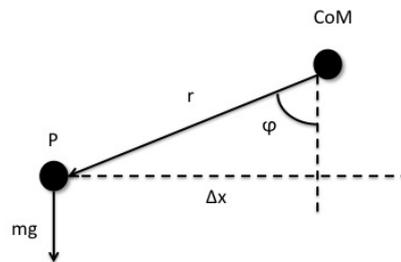
4.2.4 Procedura di analisi dei dati dinamici

Una volta determinata la posizione del centro di massa in ogni fotogramma si è proceduto a calcolare i momenti della forza peso, rispetto alle coordinate del centro di massa, esercitata su ogni segmento anatomico e sulla pietra.

Le forze che agiscono su un sistema dinamico possono essere divise in forze interne ed esterne. Nel caso del sistema considerato in questo studio, un cebo che trasporta un percussore, le forze interne sono tutte quelle associate agli sforzi compiuti dalla scimmia per realizzare il trasporto. In base alle leggi della meccanica, la risultante delle forze interne e il loro momento risultante rispetto ad un qualsiasi polo sono nulli. Le forze esterne che maggiormente influenzano la dinamica del moto del sistema sono i pesi delle componenti del sistema, la reazione esercitata dal terreno al peso del corpo e l'attrito radente. Nello studio della meccanica dei sistemi materiali si dimostra che il moto del centro di massa del sistema è quello di un punto materiale, di massa pari alla massa totale del sistema, sollecitato da una forza pari alla risultante delle forze esterne.

Per quanto riguarda l'azione dei momenti delle forze esterne, la risultante dei momenti della forza peso applicata in vari punti rispetto al centro di massa del sistema, per come esso è definito, è nulla. Di particolare rilevanza per lo studio del moto di un cebo che trasporta un percussore è la determinazione dei vari contributi delle

componenti del sistema al momento delle forze peso rispetto al baricentro. Ricordiamo che il momento di una forza rispetto ad un polo, assunto coincidente con il centro di massa COM, è il prodotto vettoriale della forza per il vettore distanza tra il COM e il punto P di applicazione della forza (vedi figura 4.8).



$$T = mg (r \sin \varphi) = mg\Delta x$$

Fig. 4.8 Momento meccanico (T) della forza peso agente in P rispetto al centro di massa (COM).

Fig. 4.8 Mechanical torque (T) of the weight force applied in P with respect to the center of mass (COM).

Poiché, in ogni fotogramma è riportata la proiezione su un piano verticale, la forza peso di un segmento corporeo di massa m è contenuta nel piano dell'immagine ed ha la direzione parallela all'asse y , diretta verso il basso. Il momento di questo peso rispetto al centro di massa (COM) è quindi un vettore perpendicolare al piano del fotogramma, diretto secondo l'asse z , il cui modulo vale:

$$T = m g \Delta x$$

dove il segno positivo del momento corrisponde ad una forza che induce una rotazione antioraria attorno al polo, per cui:

$$T = -m g(x - X_{CoM}) \quad (2)$$

Nel caso della Fig. 4.8, essendo $x < X_{CoM}$, risulta $T > 0$, in accordo col senso di rotazione antiorario indotto dal peso attorno al centro di massa.

Il momento risultante T dei pesi di tutti i segmenti corporei e del percussore rispetto al centro di massa del sistema corpo + pietra deve avere valore nullo dato che questa è una proprietà specifica del centro di massa. Sommando i momenti rispetto al centro di massa dei pesi di tutte le componenti del sistema si ottiene, secondo la (2),

$$T = \sum T_i = -\sum m_i g(x_i - X_{CoM}) = -g(\sum m_i x_i - \sum m_i X_{CoM}) = -g(\sum m_i x_i - M X_{CoM})$$

e per la (1a)

$$T = 0$$

Il peso totale esercita la propria azione dinamica come se fosse applicato al centro di massa del sistema e non induce rotazioni attorno a questo punto.

Riprendendo la formula (1a) della coordinata X_{CoM} del centro di massa totale:

$$(M_t + M_b + M_s)X_{CoM} = M_t X_t + M_b X_b + M_s X_s$$

La formula precedente può essere scritta:

$$M_t(X_t - X_{CoM}) + M_b(X_b - X_{CoM}) + M_s(X_s - X_{CoM}) = 0 \quad (3)$$

La (3), moltiplicata per $-g$, rappresenta l'equazione di equilibrio dei momenti del peso della coda, del corpo senza coda e del percussore rispetto al centro di massa

COM. Durante il trasporto del percussore il cebo assume quelle configurazioni del proprio corpo che sono necessarie a soddisfare la dinamica del moto. L'equazione (3) rappresenta un vincolo a tutte queste possibili configurazioni, vincolo indipendente dalla particolare dinamica del moto.

E' interessante valutare il contributo della coda e del corpo senza coda al momento del corpo (intero) del cebo. Se X_f è l'ascissa del centro del massa del corpo inclusa la coda e $M_f = M_t + M_b$ la sua massa, si ha:

$$X_f = \frac{M_t X_t + M_b X_b}{M_f}$$

da cui:

$$M_f X_f = M_t X_t + M_b X_b$$

Sottraendo $M_f X_{COM}$ da entrambi i membri dell'equazione precedente, si ottiene la relazione cercata:

$$\begin{aligned} M_f (X_f - X_{COM}) &= M_t X_t + M_b X_b - M_f X_{COM} \\ &= M_t (X_t - X_{COM}) + M_b (X_b - X_{COM}) \end{aligned} \quad (4)$$

Sostituendo la (4) nella (3) si ottiene:

$$M_f (X_f - X_{COM}) + M_s (X_s - X_{COM}) = 0 \quad (5)$$

che descrive l'equilibrio tra il momento, rispetto al centro di massa COM, del peso del cebo e del percussore.

4.3 Risultati

4.3.1 Modalità di trasporto

Il numero di trasporti di tipo continuo (il soggetto solleva il percussore solo una volta e lo trasporta camminando bipede fino all'incudine) e non continuo (il soggetto solleva il percussore più volte prima di raggiungere l'incudine) dipende dalle dimensioni corporee del soggetto. Gli individui di maggiore massa corporea, come Jatoba e Teimoso (Tabella 4.3), trasportano il percussore da 2 kg in modo continuo per le distanze di 2, 3 e 4 m, mentre a 6 m si osservano anche trasporti di tipo non continuo. Gli altri soggetti, invece, eseguono trasporti non continui anche su distanze brevi. Solo il maschio adulto Mansinho, che ha un handicap fisico (Fig. 3.6 della Parte I della presente tesi) esegue qualche trasporto continuo solo quando il percussore è a 2 m.

Tabella 4.3 Numero di volte che ciascun soggetto ha trasportato il percussore da 2 kg in modo continuo (C) e non continuo (NC) da 2,3,4 e 6 m.

Table 4.3 Number of transport of the 2 kg stone with continuous style (C) and non-continuous style (NC) for a distance of 2,3,4 and 6 m.

Peso percussore	2 kg							
	Distanza 2 m		3 m		4 m		6 m	
Stile di trasporto	C	NC	C	NC	C	NC	C	NC
Jatoba	23	0	22	0	24	0	10	2
Teimoso	11	0	7	1	6	4	4	5
Tucum	-	-	0	21	-	-	0	10
Mansinho	3	6	0	5	-	-	0	9
Caboclo	-	-	0	4	-	-	-	-
Chuchu	0	8	3	12	0	19	-	-
Dita	0	8	-	-	-	-	-	-

Sono stati osservati anche numerosi trasporti con un percussore da 1 kg, ma non per tutti i soggetti. Tuttavia, a livello descrittivo è possibile affermare che Jatoba anche per la distanza dei 6 m effettua trasporti continui, mentre gli altri soggetti di minore massa corporea con un percussore di 1 kg riescono a effettuare un numero più elevato di trasporti continui di quanto non facessero con il percussore da 2 kg.

Quando i soggetti trasportano il percussore da 2 kg in modo non continuo, il numero medio di sollevamenti dipende principalmente dalla massa corporea del soggetto. Infatti, i soggetti di massa minore e più sensibili alla distanza di trasporto (incluso Mansinho), come dimostrato nella Parte I della presente tesi, hanno un numero medio di sollevamenti più elevato quando devono percorrere una distanza più lunga (Tabella 4.4). Teimoso, un maschio adulto di notevole corporatura, effettua un numero di sollevamenti pressoché identico per le lunghe distanze di 4 e 6 m ed è il solo che con il primo sollevamento copre una distanza maggiore rispetto ai successivi (Tabella 4.4).

Tabella 4.4 Numero medio di sollevamenti (S) su N prove e distanza media coperta in sollevamenti consecutivi (S1-S6) con percussori da 1 kg e 2 kg per varie distanze totali

Table 4.4 Average number of lifts (S) and average distance covered with consecutive lifts (S1-S6) with 1 and 2 kg stone for different total distances

Soggetto	Peso percussore (kg)	Distanza totale (m)	S	S 1 (m)	S 2 (m)	S 3 (m)	S 4 (m)	S 5 (m)	S 6 (m)
Chuchu	2	2	2,5 (N=6)	1,2	0,6	0,5	-	-	-
	2	4	4,1 (N=16)	1,2	1,1	0,9	0,6	0,5	-
Teimoso	2	4	2,8 (N=8)	2,6	1	0,5	0,5	-	-
	2	6	2,6 (N=8)	3,8	1,9	0,6	0,5	-	-
Mansinho	1	3	3,2 (N=3)	1,3	0,9	0,7	0,5	-	-
	1	6	5,4 (N=2)	1,3	1,4	1,1	0,6	0,9	0,8
Dita	2	2	2,7 (N=8)	0,8	0,8	0,7	0,5	-	-
	1	2	3,5 (N=6)	0,6	0,6	0,6	0,5	-	-

4.3.2 La postura del corpo durante il trasporto

Il modello spaziale riportato in Fig. 4.9 mostra tre posizioni rappresentative della postura di Chicao e di Piassava durante il trasporto. A livello descrittivo è possibile affermare che tipicamente, Chicao trasporta il percussore tenendolo relativamente lontano dal busto e mantenendo un angolo di circa 90° tra braccio e avambraccio durante tutto il tragitto, mentre Piassava trasporta il percussore tenendolo accostato al corpo, con i gomiti in posizione molto arretrata e un angolo sempre minore di 45° tra braccio e avambraccio. Come verrà illustrato più avanti questa postura compensa l'instabilità dovuta peso del percussore rispetto al peso corporeo della femmina.

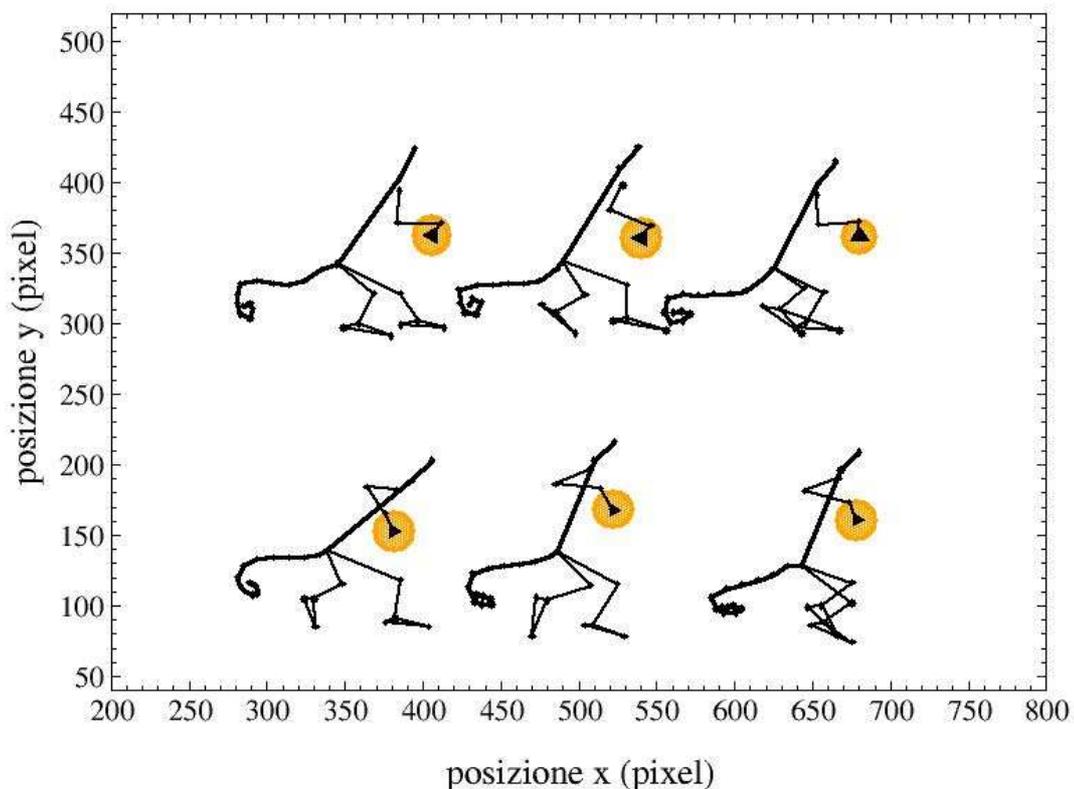


Fig. 4.9 Tre posizioni rappresentative del trasporto di Chicao (in alto) e di Piassava (in basso).
Fig. 4.9 Three representative positions of transport for Chicao (top) and Piassava (bottom).

Gli indicatori più importanti della postura sono l'inclinazione del tronco rispetto alla verticale e l'angolo tra braccio e avambraccio (Fig. 4.6). L'inclinazione media del tronco è di $27,4^\circ$ per Chicaco e di $25,2^\circ$ per Piassava; questi valori, che differiscono di poco meno di 2° , rivelano una postura relativamente eretta in ambedue i soggetti. In alcune prove (nella prova 2 per Chicaco, nelle prove 1 e 3 per Piassava), l'inclinazione del tronco all'inizio è maggiore e diminuisce man mano che il soggetto avanza verso l'incudine, per poi accentuarsi di nuovo alla fine del tragitto (Fig. 4.10 e 4.11). Questo fenomeno è da attribuire al fatto che entrambi cominciano il trasporto prima di aver completato il sollevamento da terra portando il percussore all'altezza tipica di trasporto. La postura maggiormente eretta corrisponde ad un'inclinazione del tronco di $14,4^\circ$ per Chicaco e di $11,1^\circ$ per Piassava. Inoltre, la postura presenta le oscillazioni tipiche della locomozione bipede in corrispondenza dell'appoggio dei piedi a terra.

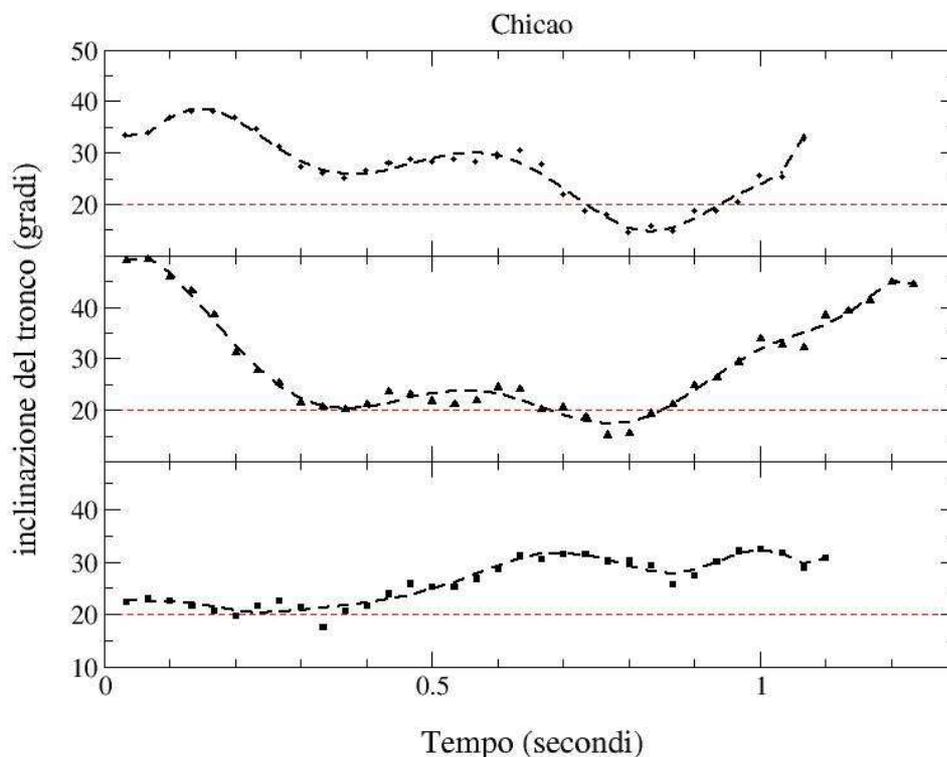


Fig. 4.10 Inclinazione del tronco nelle tre prove di Chicaco.

Fig. 4.10 Trunk inclination in the three trials of Chicaco.

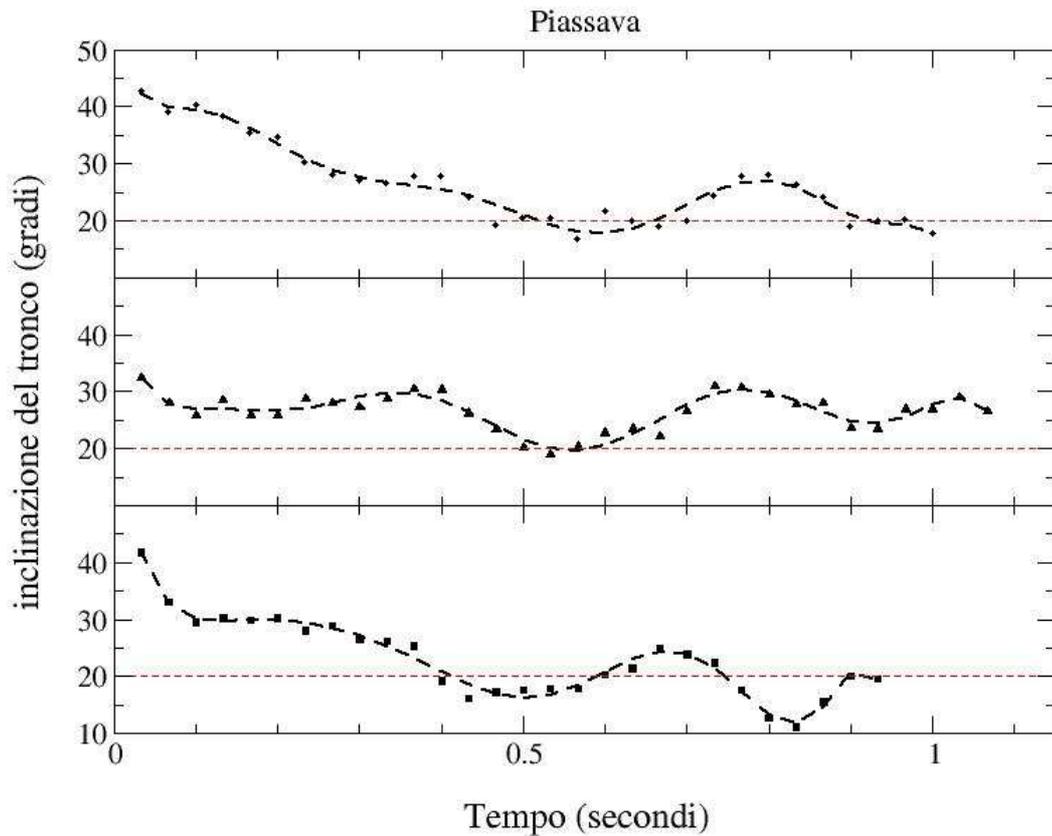


Fig. 4.11 Inclinazione del tronco nelle tre prove di Piassava.
Fig. 4.11 Trunk inclination in the three trials of Piassava.

L'angolo compreso tra braccio e avambraccio indica come il percussore viene sorretto durante il trasporto. Come già accennato, Chicao mantiene il percussore lontano dal busto e il valore medio dell'angolo varia nelle tre prove tra 85° e 90°. Piassava arretra i gomiti per accostare il percussore al petto e il valore medio dell'angolo tra braccio e avambraccio è sempre inferiore e varia tra 37° e 69° (Fig 4.12 e 4.13). Mantenendo il percussore molto vicino al centro di massa, Piassava aumenta l'equilibrio del proprio corpo.

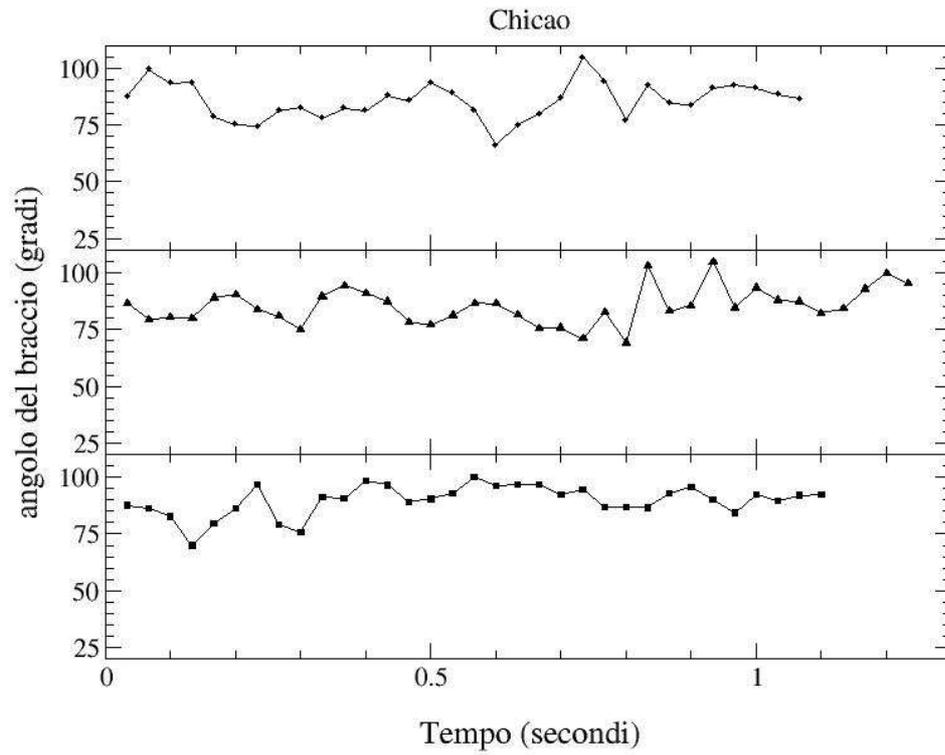


Fig. 4.12 Angolo tra braccio e avambraccio nelle tre prove di Chicao.

Fig. 4.12 Arm angle in the three trials of Chicao.

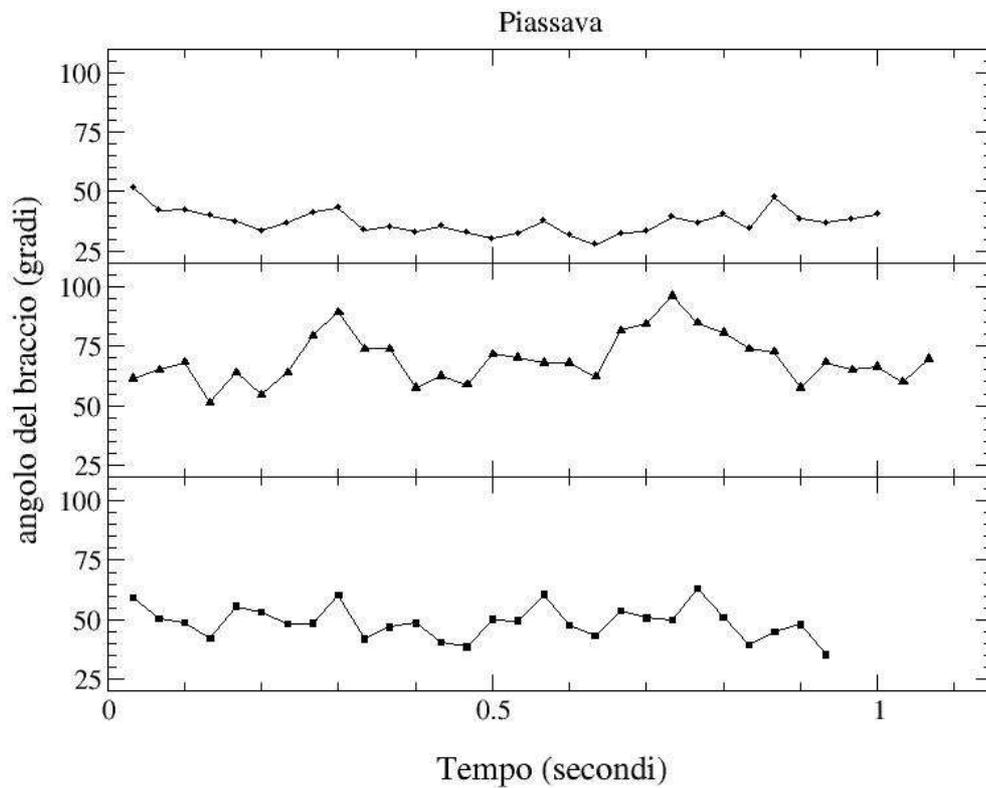


Fig. 4.13 Angolo tra braccio e avambraccio nelle tre prove di Piassava.

Fig. 4.13 Arm angle in the three trials of Piassava.

4.3.3 Analisi cinematica del trasporto

Le posizioni del centro di massa del corpo e del sistema corpo + pietra si trovano a circa metà del busto con il percussore che produce uno spostamento leggermente in avanti di modestissima entità (Fig. 4.14).

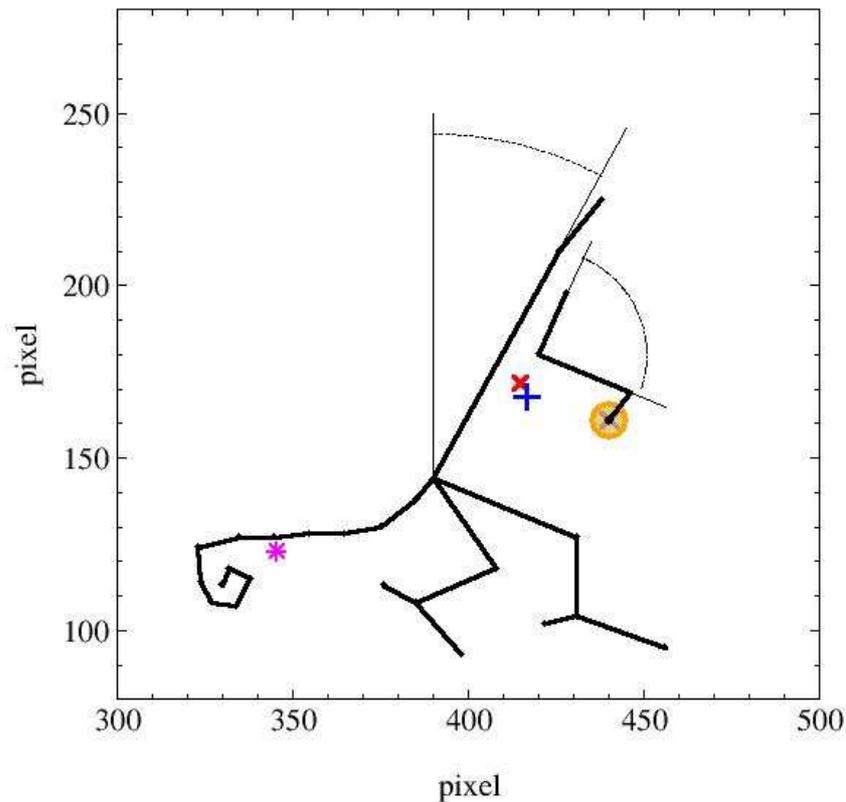


Fig. 4.14 Posizione del centro di massa della coda (asterisco rosa), del corpo senza coda (x rosso), del sistema corpo + pietra (croce blu).

Fig. 4.14 Position of the center of mass of the tail (pink star), of the body without tail (red x), of the system body + stone (blue cross).

I valori della coordinata x del centro di massa del sistema corpo + pietra per ogni prova di Chicao e Piassava sono riportate in funzione del tempo nella Fig. 4.15. Il coefficiente angolare di ciascuna delle rette di regressione corrisponde alla velocità media del sistema. I valori di velocità media e gli errori standard per ciascuna prova sono riportati in Tabella 4.5. Come si osserva dalla Fig. 4.15, la dispersione dei punti

attorno alla retta di regressione è piccola, indicando che la velocità rimane costante per tutto il tragitto. Inoltre è interessante notare che Chicao nelle prove 1 e 2 ha valori di velocità molto simili, mentre nella prova 3 il valore è notevolmente minore (Tabella 4.5). Piassava, in tutte e tre le prove è più veloce di Chicao di circa il 30%, in particolare nella terza prova in cui si muove con la massima velocità.

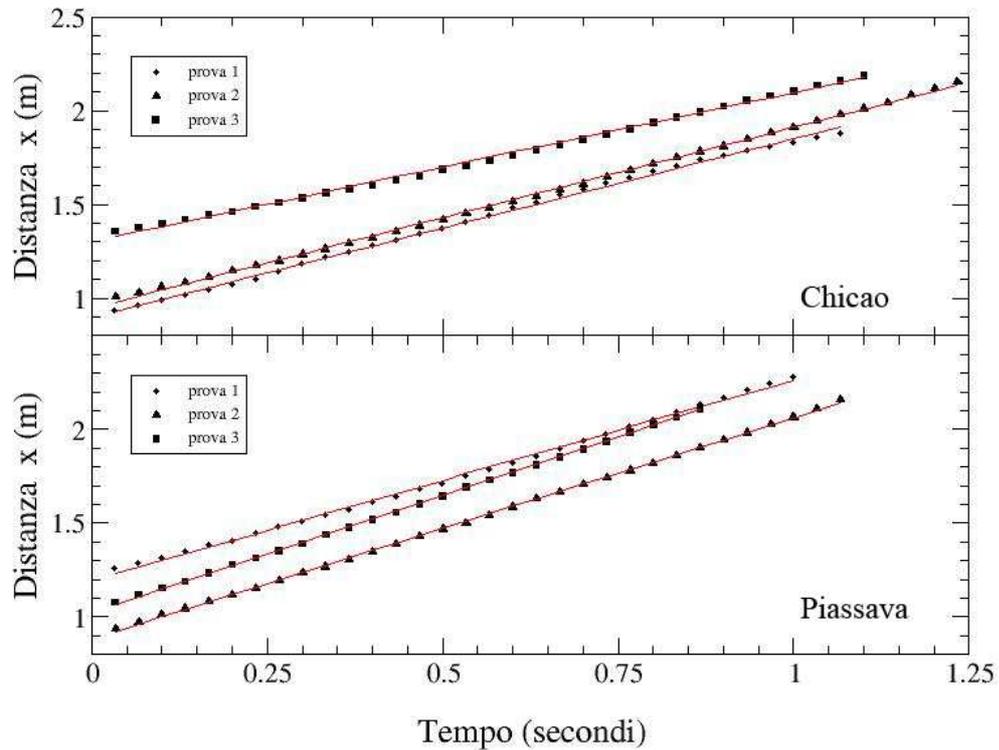


Fig. 4.15 Coordinata x del centro di massa in funzione del tempo nelle tre prove di Chicao (in alto) e di Piassava (in basso).

Fig. 4.15 X coordinate of the center of mass in function of time in the three trials of Chicao (top) and Piassava (bottom.)

Tabella 4.5 Velocità del centro di massa del sistema corpo + pietra (media \pm DS).

Table 4.5 Velocity of the center of mass of the system body + stone (mean \pm DS).

COM	Chicao	Piassava
velocità prova 1 (m/s)	$0,956 \pm 0,009$	$1,063 \pm 0,009$
velocità prova 2 (m/s)	$0,958 \pm 0,004$	$1,181 \pm 0,004$
velocità prova 3 (m/s)	$0,791 \pm 0,007$	$1,25 \pm 0,003$

Esaminiamo ora i risultati relativi alla coordinata y in funzione del tempo (Fig. 4.16). Nelle tre prove Chicao mostra un'oscillazione verticale con ampiezza media di circa 8 cm e un andamento che non rispecchia sempre l'oscillazione dell'andatura. Questo andamento è imputabile al fatto che Chicao inizia a camminare prima di aver completato il sollevamento del percussore da terra e lo abbassa prima di aver raggiunto l'incudine; ciò è particolarmente evidente nella prova 2. La prova 3 ha un andamento medio con variazione costante verso terra (retta blu tratteggiata in Fig 4.16) e mostra un'oscillazione che è in sincronia con il moto dei piedi (Fig. 4.17). Al contrario, le tre prove di Piassava mostrano un'oscillazione verticale di ampiezza molto ridotta (al massimo di 5 cm) in sincronia con il moto dei piedi, tipica della dinamica della locomozione bipede. È importante notare come i nostri calcoli del centro di massa del sistema corpo + pietra risultino accurati e in grado di captare anche a piccole oscillazioni; ciò dimostra la validità del metodo di acquisizione dati messo a punto in questo studio.

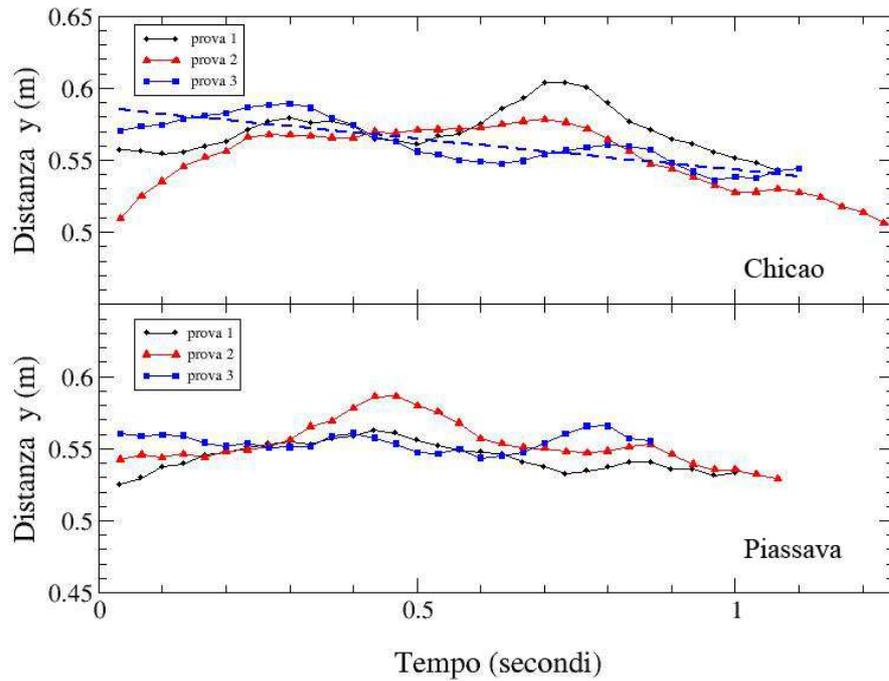


Fig. 4.16 Coordinata y del centro di massa in funzione del tempo nelle tre prove di Chicao (in alto) e di Piassava (in basso).

Fig. 4.16 Y coordinate of the center of mass in function of time in the three trials of Chicao (top) and Piassava (bottom).

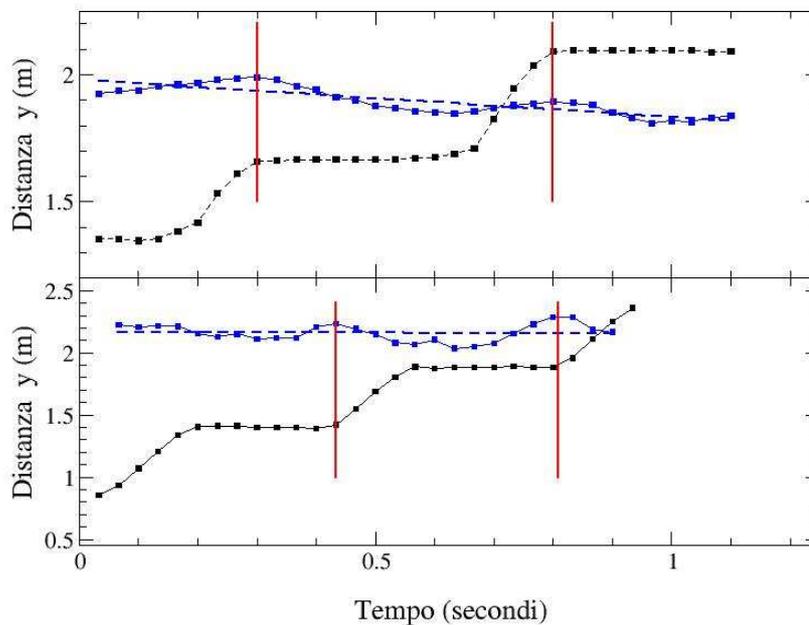


Fig. 4.17 Coordinata y del centro di massa (retta tratteggiata blu) e del moto del piede destro (retta tratteggiata nera) in funzione del tempo nella terza prova di Chicao (in alto) e di Piassava (in basso).

Fig. 4.17 Y coordinate of the center of mass (blue dotted line) and the motus of right foot (black dotted line) in function of time in the third trial of Chicao (top) and Piassava (bottom).

L'andatura dei due soggetti è rilevabile grazie alla posizione del piede destro individuata dalla sua coordinata x (Fig. 4.18). In ciascuna prova sono evidenti le due fasi caratteristiche dell'andatura bipede: la fase di *stance* in cui il piede è fermo a terra e corrisponde nel grafico alla porzione di retta parallela all'asse x e la fase di *swing* in cui il piede è sollevato da terra e si muove in avanti. Per Chicao il 68% del ciclo è nella fase di *stance* e il 32% è nella fase di *swing*; per Piassava il 66% del passo è nella fase di *stance* e il 34% è nella fase di *swing*.

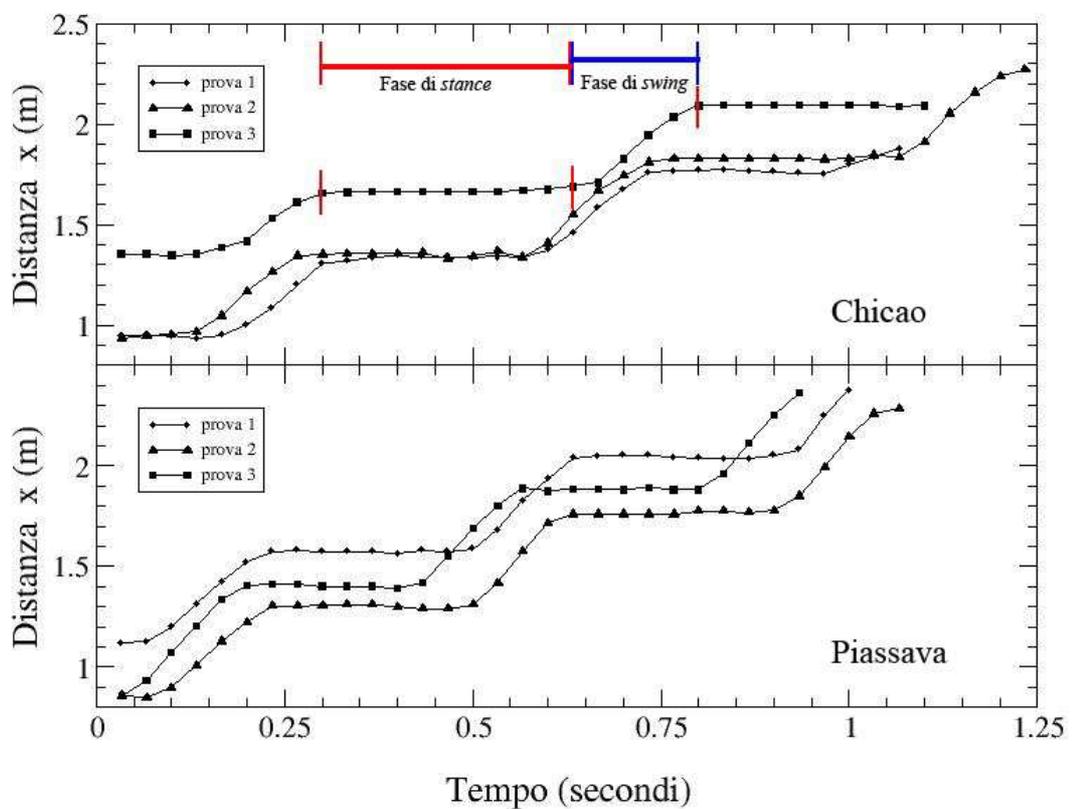


Fig. 4.18 Movimento del piede destro nelle tre prove di Chicao (in alto) e Piassava (in basso) con indicate le fasi di *stance* e *swing* .

Fig. 4.18 *Motus of the right foot in the three trials of Chicao (top) and Piassava (bottom).*

Nella Fig. 4.19 è riportato il moto di entrambi i piedi in una prova in funzione della posizione del centro di massa del sistema corpo + pietra valutata tramite la regressione lineare. Il movimento dei piedi è molto simmetrico rispetto alla posizione

del centro di massa che infatti è sempre compresa all'interno dei valori delle coordinate dei piedi. Si noti, inoltre, che c'è una differenza tra la lunghezza della fase di doppio supporto in uno stesso *stride*. Infatti, le porzioni di curva in cui i tratti orizzontali si corrispondono non sono uguali ma coprono distanze diverse. Questo è molto evidente nel caso di Chicao e mostra come la sua andatura non sia una camminata regolare, ma piuttosto come se fosse leggermente claudicante. Infatti, ad esempio, la frazione del passo con supporto di entrambi i piedi è minore prima dell'inizio della fase aerea del piede sinistro rispetto al piede destro (pari al 32% del passo). Analogamente, anche Piassava mostra lo stesso andamento, ma essendo la sua fase aerea leggermente più lunga, la frazione di passo con doppio supporto è minore (pari al 24% del passo). Questo risultato è in accordo anche con la maggiore velocità media di Piassava rispetto a Chicao.

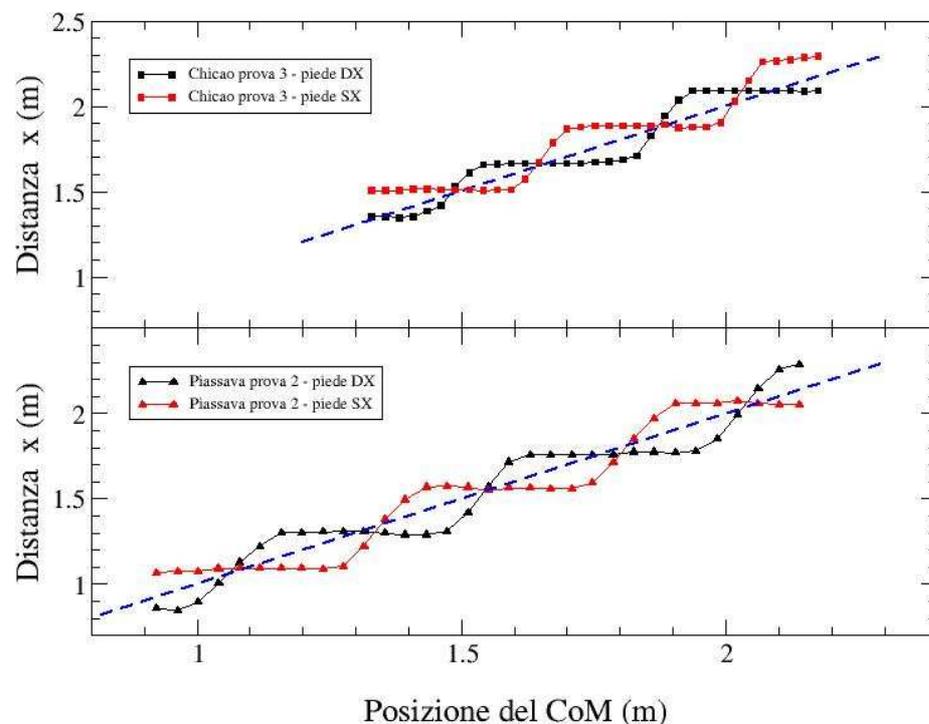


Fig. 4.19 Movimento dei piedi in funzione della posizione del centro di massa (indicato dalla retta di regressione blu) nella prova 3 di Chicao (in alto) e nella prova 2 di Piassava (in basso).
Fig. 4.19 Feet motus in function of the position of the center of mass (blue dotted regression line) in the third trial of Chicao (top) and in the second trial of Piassava (bottom).

4.3.4 Aspetti dinamici del trasporto: il ruolo della coda

L'obiettivo principale di questa parte dello studio è indagare il ruolo della coda durante il trasporto del percussore. Ciò è determinato dal valore dei momenti della forza peso agenti sui singoli segmenti corporei e del percussore rispetto al centro di massa del sistema corpo + pietra. Ricordiamo che il momento totale del sistema corpo + pietra è dato dalla somma dei momenti del corpo senza coda, della coda e del percussore e per le proprietà del centro di massa è uguale a 0. In Fig. 4.20 sono riportati i valori delle tre componenti nella prova 1 di Chicao a dimostrazione che il calcolo risulta esatto.

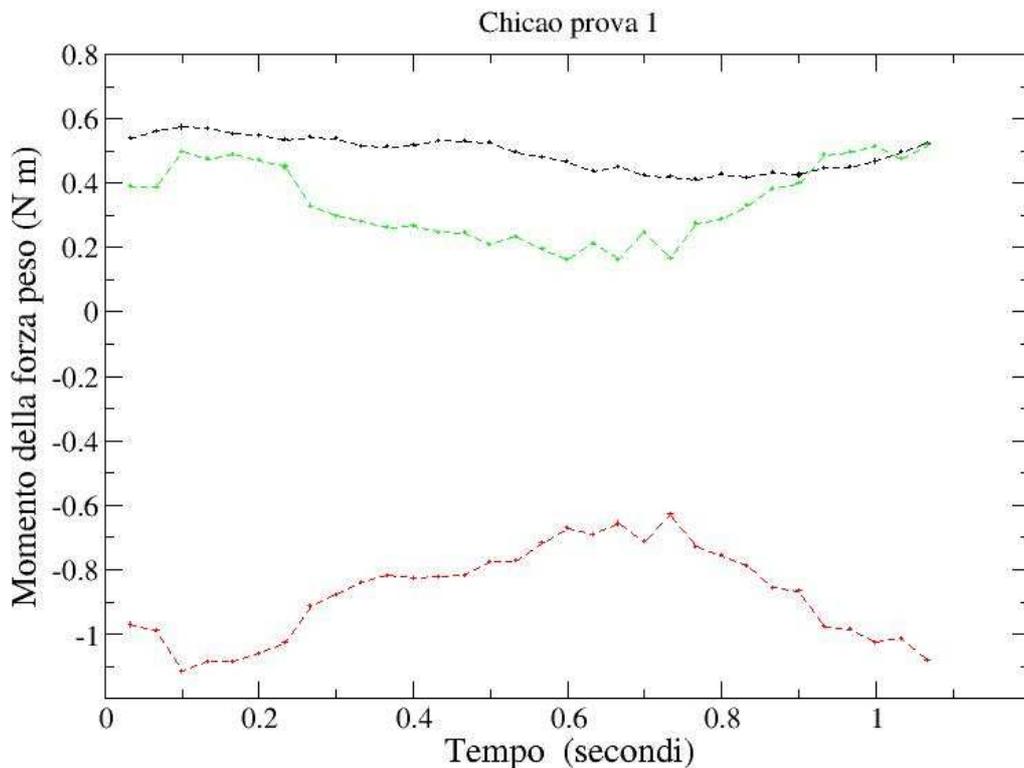


Fig. 4.20 La somma dei momenti del corpo senza coda (linea tratteggiata verde), della coda (linea tratteggiata nera) e del percussore (linea tratteggiata rossa) è uguale a 0.

Fig. 4.20 The sum of the torques of the body without the tail (green dotted line), the tail (black dotted line) and the stone (red dotted line) is equal to 0.

I risultati del calcolo dei momenti hanno mostrato che la coda contribuisce notevolmente a mantenere l'equilibrio del cebo durante il movimento. I momenti di coda e percussore per le tre prove di Chicao e Piassava sono riportati in Fig. 4.21 e 4.22. Il momento della coda ha un valore medio di 0,5 N m per Chicao e 0,22 N m per Piassava e rimane praticamente stabile nel tempo. Il momento del percussore ha un valore medio di $-1,11$ N m per Chicao e $-0,42$ N m per Piassava. Chicao nella fase centrale del trasporto della prova 1 accosta il percussore al corpo e così facendo i centri di massa del percussore e del corpo senza coda si avvicinano al centro di massa totale e i loro momenti si riducono. L'equilibrio dei momenti in questa fase centrale del moto è garantito dalla coda, il cui momento vale circa quello dell'intero corpo. Nelle altre due prove invece, il percussore è tenuto più lontano dal centro di massa e il suo momento è più grande, mentre quello della coda resta invariato e ciò significa che l'equilibrio è garantito dal resto corpo. Piassava, invece, presenta un comportamento più omogeneo nelle tre prove. La sua caratteristica è di mantenere il percussore sempre quanto più vicino possibile al centro di massa totale per cui il momento del percussore è circa $1/3$ rispetto a quello di Chicao.

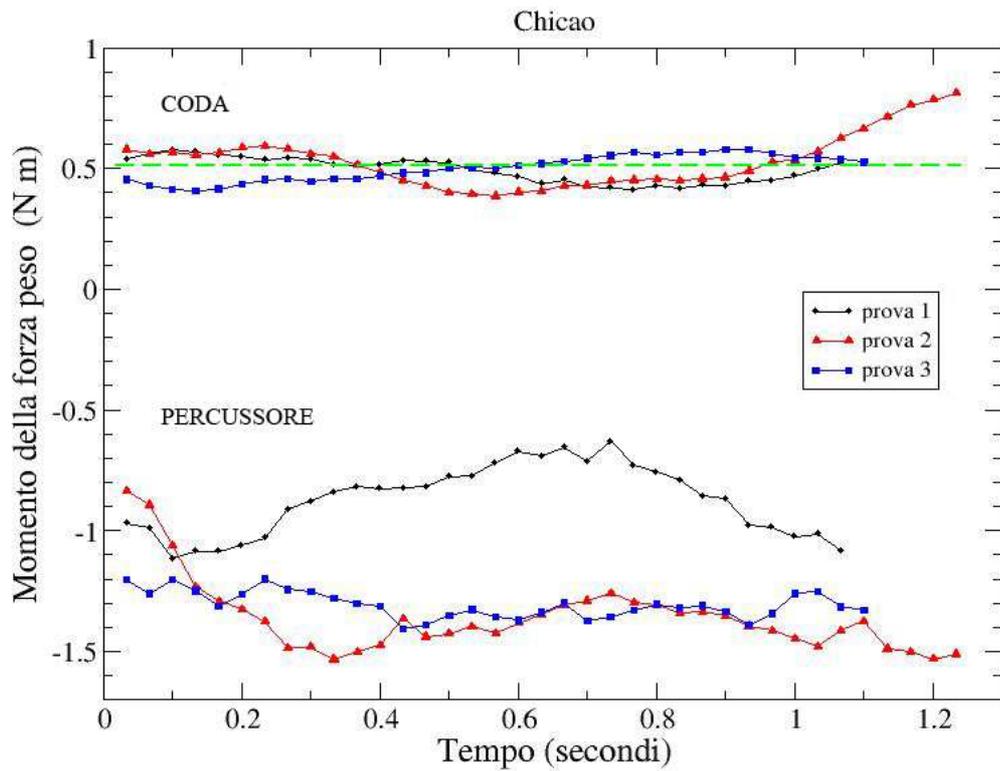


Fig. 4.21 Momento della coda (in alto) e del percussore (in basso) nelle tre prove di Chicao.
Fig. 4.21 Torque of the tail (top) and the stone (bottom) in the three trials of Chicao.

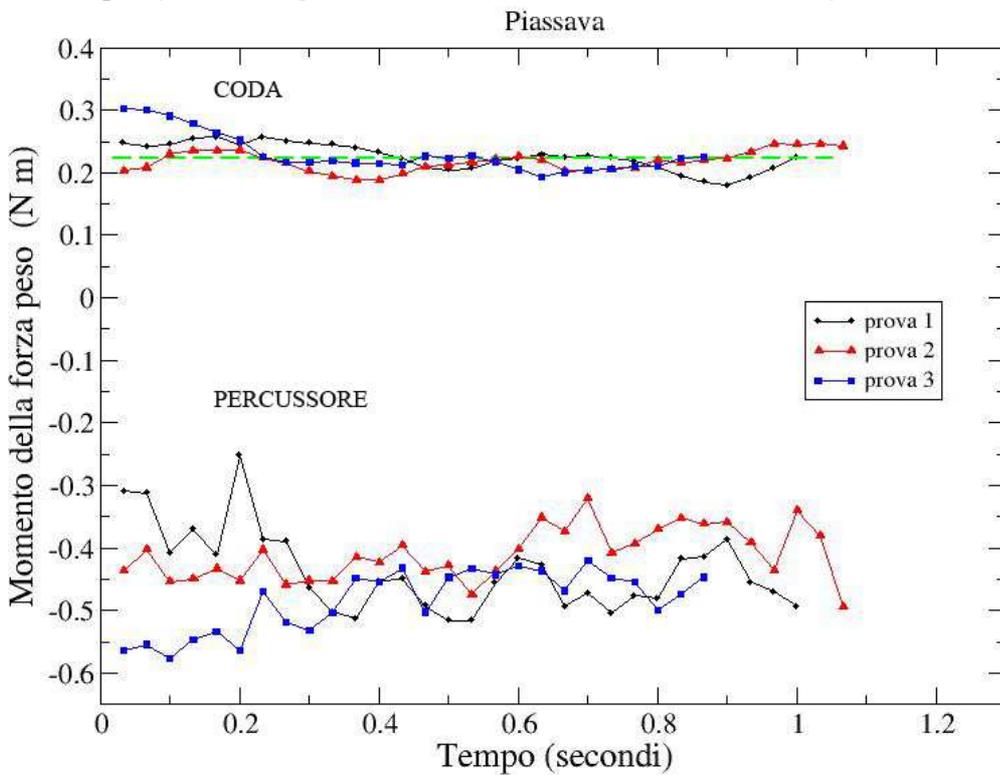


Fig. 4.22 Momento della coda (in alto) e del percussore (in basso) nelle tre prove di Piassava.
Fig. 4.22 Torque of the tail (top) and the stone (bottom) in the three trials of Piassava.

Il momento della forza peso della coda compensa tra il 40% e il 60% quello del percussore sia per Chicao sia per Piassava (Tabella 4.6 e 4.7). Ciò indica che la coda, nonostante la piccola massa, svolge un ruolo essenziale nel mantenere il cebo in equilibrio quando cammina bipede. Inoltre, il contributo della coda è dinamico e flessibile. Nella prova 2 di Chicao vi è un aumento del contributo fornito dal momento della coda che raggiunge, verso la fine del percorso, un valore di 0,8 N m. E' interessante notare che nello stesso intervallo di tempo, il momento del percussore tende anch'esso ad aumentare, anche se in misura minore. Ciò è dovuto al fatto che il soggetto arrivato in prossimità dell'incudine inclina il tronco per posare il percussore a terra e lo allontana dal centro di massa totale. Contemporaneamente all'estensione delle braccia necessaria a posare il percussore vi è un allungamento della coda che determina una compensazione del momento e garantisce l'equilibrio.

Tabella 4.6 Momento della coda e del percussore delle tre prove di Chicao (media \pm ES).

Table 4.6 Torque of the tail and the stone in the three trials of Chicao (mean \pm ES).

Chicao	Momento coda (N m)	Momento percussore (N m)
prova 1	0,494 \pm 0,052	-0,813 \pm 0,134
prova 2	0,531 \pm 0,14	-1,265 \pm 0,144
prova 3	0,502 \pm 0,054	-1,216 \pm 0,051

Tabella 4.7 Momento della coda e del percussore delle tre prove di Piassava (media \pm ES).

Table 4.7 Torque of the tail and the stone in the three trials of Piassava (mean \pm ES).

Piassava	Momento coda (N m)	Momento percussore (N m)
prova 1	0,226 \pm 0,022	-0,406 \pm 0,061
prova 2	0,218 \pm 0,017	-0,382 \pm 0,039
prova 3	0,23 \pm 0,031	-0,451 \pm 0,046

4.3.5 Confronto tra Chicao e Piassava

Nel caso di Chicao il momento del percussore è intorno a $-1,2 \text{ N m}$, mentre per Piassava è circa $1/3$ (pari a $-0,4 \text{ N m}$), ma dato che la forza agente sul percussore è la stessa, questa diminuzione del momento viene ottenuta riducendo la distanza tra percussore e centro di massa. Infatti Piassava raggiunge l'equilibrio grazie alla postura che assume nel corso del trasporto; per raggiungere questa posizione la femmina, a differenza del maschio, arretra i gomiti con conseguente riduzione dell'angolo tra braccio e avambraccio. I modelli numerici sviluppati danno la possibilità di sostituire le masse dei segmenti corporei di Piassava a quelli di Chicao facendole assumere la postura di Chicao; ciò è possibile dato che le lunghezze geometriche degli arti dei due individui sono molto simili e non differiscono più del 10%. Come mostrato in Fig. 4.23, la simulazione con percussori di diversa massa (tra 0,1 e 1 kg) mostra che il momento generato dalla coda è sufficiente a mantenere stabile il trasporto, contribuendovi almeno per il 50%, solo se la massa del percussore non supera 0,5 kg. Solo con un sasso di peso uguale o inferiore a questo Piassava potrebbe assumere una postura come quella di Chicao con un angolo del braccio pari a circa 90° e con una distanza del percussore dal centro di massa uguale a quella di Chicao. Al contrario, quando Piassava trasporta un percussore di circa 1 kg, come nel nostro esperimento, può mantenere la stabilità del trasporto solo avvicinandolo il percussore al centro di massa, diminuendo così il momento della forza peso.

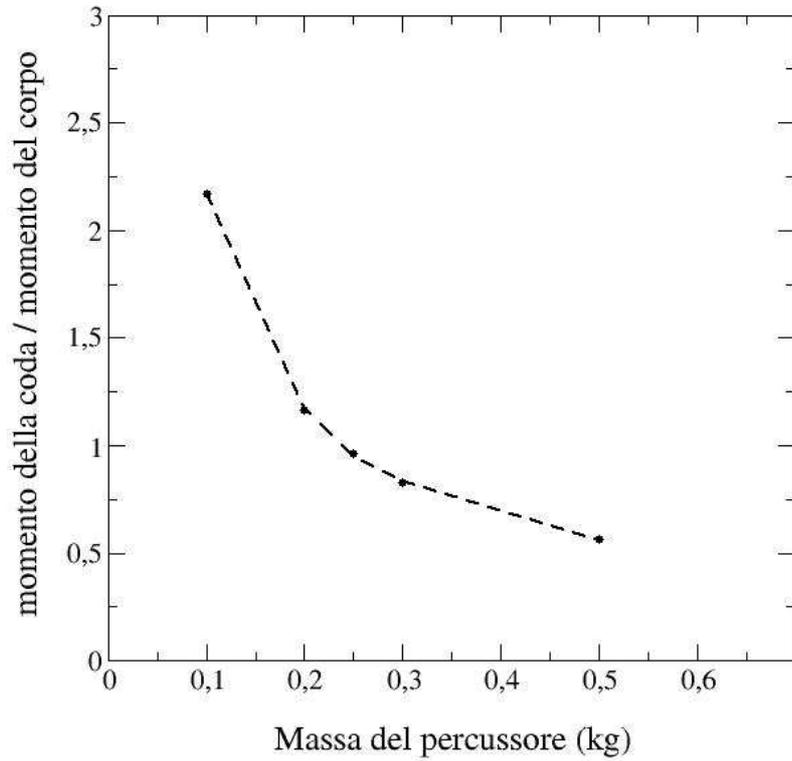


Fig. 4.23 Rapporto tra momento della coda e momento del corpo in funzione della massa del percussore assumendo che Piassava abbia la postura di Chicao. Il momento generato dalla coda compensa quello della pietra almeno del 50% solo se la massa del percussore non supera 0,5 kg
Fig. 4.23 Ratio between the tail torque and the body torque in function of the stone mass assuming that Piassava would have a posture similar to Chicao. The torque of the tail balances the torque of the stone of the 50% only if stone mass is below 0.5 kg

4.4 Discussione

I cebi sono quadrupedi arboricoli che occasionalmente si muovono con andatura bipede. Tuttavia, nella popolazione di FBV trasportano frequentemente e spontaneamente i percussori con andatura bipede fino all'incudine dove li possono usare per rompere noci dal guscio duro. Grazie a ciò abbiamo avuto la possibilità di studiare in dettaglio le modalità della locomozione bipede durante il trasporto di percussori in un contesto naturale.

4.4.1 Modalità di trasporto: continuo e non continuo

I cebi di FBV hanno due modalità di trasporto di un percussore che, in base al numero di sollevamenti necessari per raggiungere l'incudine, possono essere definite trasporto continuo e non continuo. Il trasporto continuo sembra essere una prerogativa degli individui di massa corporea maggiore che, proprio grazie alla loro prestanza fisica, riescono a trasportare anche percussori di circa 2 kg in modo continuo. Invece, gli individui di massa inferiore non riescono a sostenere il peso elevato del percussore e sono costretti a compiere numerosi sollevamenti per raggiungere l'incudine. Con un percussore di circa 1 kg, invece, che anche i giovani e le femmine riescono a trasportarlo in modo continuo.

La massa corporea influenza il numero di sollevamenti nel trasporto non continuo e la distanza coperta con ciascun sollevamento. I soggetti di minore massa corporea o con handicap motorio (Mansinho) necessitano di un numero maggiore di sollevamenti quando devono percorrere la distanza più lunga (di 4 o 6 metri, a seconda dei soggetti). Al contrario il numero di sollevamenti del maschio adulto Teimoso non è

influenzato dalla distanza e il primo sollevamento copre una distanza due volte maggiore rispetto ai successivi.

4.4.2 Analisi cinematica e posturale del trasporto

È stato definito un metodo per stimare la posizione del centro di massa sulla base di un modello anatomico che considera la massa delle singole parti corporee. In letteratura il centro di massa nel cebo viene abitualmente collocato all'altezza del bacino (Demes, 2011; Duarte et al., 2012), mentre dai nostri calcoli risulta che si trova all'altezza dell'addome. L'altezza del centro di massa non è rilevante ai fini del calcolo dei momenti poiché questi sono determinati unicamente dalla distanza orizzontale tra il centro di massa e il punto di applicazione della forza peso. Tuttavia dato che il tronco dell'animale durante il trasporto è inclinato, assumere un centro di massa all'altezza del bacino, invece che all'altezza dell'addome, implica uno spostamento lungo l'asse delle x con conseguenti deviazioni sistematiche nel calcolo dei momenti (Fig. 4.24).

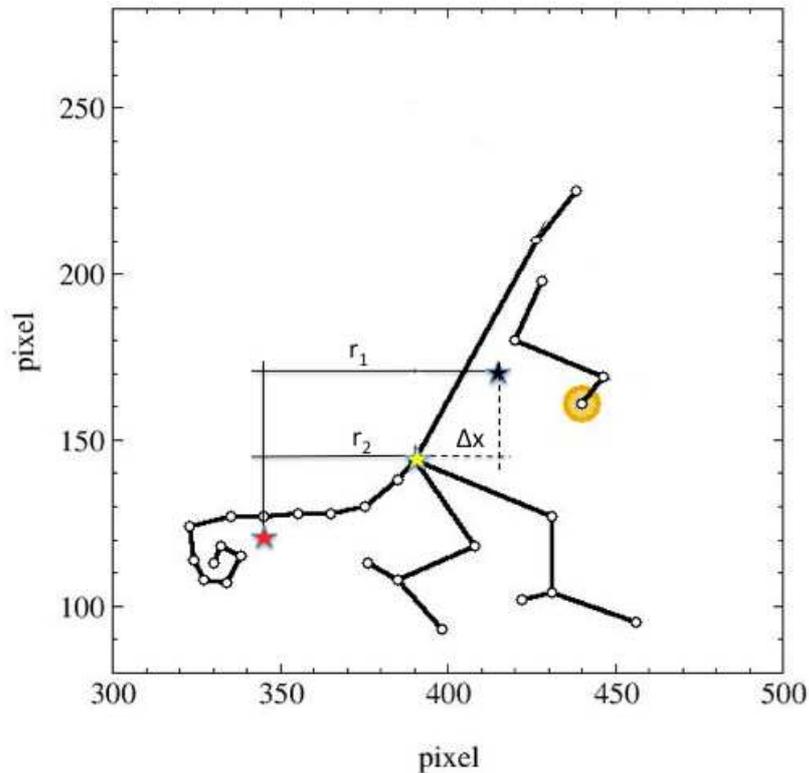


Fig. 4.24 La differenza (Δx) tra la distanza r_1 rispetto al centro di massa totale (in nero) e r_2 rispetto al bacino (in giallo) riduce il momento applicato al centro di massa della coda (in rosso).

Fig. 4.24 The difference (Δx) between the distance r_1 with respect to the total center of mass (black star) and the distance r_2 with respect to the hip (yellow star) reduce the torque applied at the tail center of mass (red star).

Parametri importanti nella descrizione della postura durante il trasporto bipede sono l'inclinazione del tronco e l'angolo del braccio. Per i due soggetti analizzati in questo studio, l'inclinazione media del tronco durante il trasporto è di circa 25-27°, raggiungendo occasionalmente valori inferiori ai 20°. Il nostro risultato è in accordo con quanto osservato da Duarte e collaboratori (2012) sulla locomozione dei cebi con carico; questi autori riportano un'inclinazione media del tronco in sei soggetti che trasportano un percussore di circa 23° e sulla locomozione senza carico un'inclinazione media del tronco in soggetti che camminano bipedi di circa 23° (Demes, 2011). Ricordiamo che nelle nostre analisi e in quelle di Duarte e collaboratori l'inclinazione del tronco corrisponde all'angolo compreso tra la verticale e il segmento che unisce la

base della testa al bacino, mentre nello studio di Demes l'inclinazione corrisponde all'angolo tra la verticale e il segmento che unisce la spalla al bacino. Lo scarto tra i valori medi potrebbe quindi essere dovuto a come sono stati misurati gli angoli.

Questi valori mostrano che i cebi possiedono una postura notevolmente eretta. Gli studi sulla locomozione bipede senza carico mostrano che il bonobo ha un'inclinazione media di circa 30°, il gorilla di circa 35°, e l'orango di circa 10°. Purtroppo nel caso dell'orango si tratta di un'osservazione isolata relativa ad un unico soggetto, mentre non esistono, invece, dati relativi all'inclinazione del tronco nello scimpanzé (Watson et al., 2009). Pertanto sembrerebbe che i cebi abbiano una postura che molto probabilmente è la più eretta tra i primati fino ad ora studiati, ad eccezione dell'uomo e forse dell'orango (Demes, 2011).

L'angolo del braccio indica il modo in cui viene trasportato il percussore ed in particolare quanto questo si trovi vicino al corpo e, quindi, al centro di massa. La notevole differenza tra i due soggetti è riconducibile alle loro diverse esigenze meccaniche durante il trasporto. Chicao è un maschio adulto che trasporta un percussore di peso cinque volte inferiore alla sua massa corporea, mentre Piassava è una femmina adulta che trasporta lo stesso percussore, che nel suo caso è pari a circa metà della sua massa corporea. Queste differenze obbligano i soggetti ad assumere posture molto differenti. Piassava deve aumentare la sua stabilità, compromessa dal peso del percussore, avvicinandolo il più possibile al centro di massa e diminuendo l'angolo tra braccio e avambraccio. Chicao, invece, riesce a compensare lo squilibrio introdotto dal percussore e a trasportarlo tendendolo più lontano dal centro di massa con un angolo tra braccio e avambraccio quasi retto.

Il parametro cinematico più importante è quello della velocità del sistema corpo + percussore. Relativamente a questo parametro Piassava si muove più velocemente di

Chicao. Demes (2011) ha mostrato che la velocità media di un cebo senza carico è di circa 1 m/s, mentre Duarte e collaboratori (2012) hanno mostrato che quella con carico è circa 1,26 m/s con un range che varia tra 0,98 e 1,45 m/s. È importante notare che i nostri risultati ottenuti con una metodologia diversa da quella di Duarte e collaboratori nel caso di Chicao hanno ottenuto valori estremamente simili. Questi autori ipotizzano che il carico perturbi fortemente l'equilibrio dell'andatura bipede e che il cebo si sposti più velocemente rispetto a quando non ha carico da trasportare per diminuire la durata dello sforzo. Nel nostro studio Chicao mostra una velocità inferiore ad 1 m/s durante tutto il corso delle prove. Sarebbe interessante verificare se velocità e postura sarebbero mantenute da questo soggetto anche con percussori di peso maggiore. Duarte e coautori hanno indirettamente stimato la percentuale di doppio supporto dei piedi durante il trasporto in termini di frequenza non dimensionale del passo e hanno suggerito che durante il trasporto, oltre all'aumento di velocità, ci sia anche un aumento del tempo in cui entrambi i piedi si trovano a terra dando maggiore stabilità al corpo durante la locomozione bipede. Estraendo direttamente queste misure dalle posizioni dei piedi e non da parametri adimensionali (che potrebbero avere diverse leggi di scala) risulta che Piassava che si muove più velocemente ha una fase di doppio supporto più breve rispetto a Chicao che si muove più lentamente. Pertanto i nostri risultati contraddicono quanto inferito da Duarte e collaboratori.

Pertanto dato che l'ipotesi del doppio supporto che incrementa l'equilibrio durante il trasporto con carico non è corroborata, è possibile concludere che i cebi si muovano più velocemente essenzialmente per far durare di meno la fase di trasporto che è estremamente esigente dal punto di vista locomotorio ed energetico.

4.4.3 Analisi dinamica del trasporto

L'analisi dinamica della locomozione bipede dei cebi quando trasportano un percussore ha come principale risultato che la coda e la sua estensione svolgono un ruolo fondamentale nel mantenere l'equilibrio dell'animale. Dal calcolo dei momenti della forza peso rispetto al centro di massa risulta che la sola coda contribuisce a compensare il momento del percussore per una frazione che ha un valore medio intorno al 50%. La compensazione del restante 50% è dovuta al momento generato da tutto il resto del corpo. La coda assume quindi un fondamentale ruolo dinamico nonostante la sua massa sia pari a solo il 5% dell'intero corpo. Questo effetto è facilmente comprensibile dall'osservazione della coda che viene mantenuta estesa durante tutto il tragitto in modo tale che il suo centro di massa sia circa tre volte più lontano dal centro di massa dell'intero sistema rispetto a quello del percussore nel caso di Chicaco e ancora di più nel caso di Piassava.

Questi risultati mostrano che la capacità dei cebi di trasportare carichi pesanti con locomozione bipede sia dovuta al loro uso "strategico" della coda, senza di questa si dovrebbero limitare a trasportare solo carichi di peso molto inferiore. A tal riguardo abbiamo verificato il limite massimo del carico trasportabile e dell'efficienza della coda calcolando il rapporto tra il momento della coda e quello del corpo in funzione della massa del percussore nell'ipotesi che Piassava assuma una postura e una dinamica equivalente a quella più stabile di Chicaco. In questo caso l'equilibrio potrebbe essere garantito solo da una massa del percussore non superiore a 500 g. Questa limitazione dovuta alle caratteristiche morfologiche e fisiche dell'individuo spiega anche la postura di trasporto di Piassava che avvicina il percussore al centro di massa per diminuire l'instabilità generata dal sasso.

L'importanza del ruolo della coda nel mantenimento dell'equilibrio durante il trasporto di oggetti non era mai stata analizzata dettagliatamente prima di questo studio. Esistono solo osservazioni qualitative sull'uso della coda come supporto durante altre attività quali il foraggiamento in sospensione o durante la rottura di noci con l'utilizzo di percussori (Garber e Rehg, 1999; Gebo, 1992; Liu et al., 2009).

I nostri risultati mostrano che l'equilibrio posturale durante il trasporto di percussori con locomozione bipede nel cebo è fortemente influenzato dalla coda e senza di essa non potrebbe avvenire. Infatti, una scimmia di così piccola massa corporea non riuscirebbe a trasportare con le braccia un carico così pesante (pari anche al 50% del loro massa corporea) senza l'aiuto dinamico fornito dalla coda. Come si spiega allora la perdita nell'evoluzione dei primati di questa struttura anatomica che riveste un ruolo funzionale così importante? Alcuni studi (Ward et al., 1991; Kelley et al., 1997; Nakatsukasa et al. 2003, 2004, Almécija et al., 2007) sui fossili degli ominidi del Miocene (da *Proconsul* in poi) hanno mostrato che questi già non possedevano la coda, ma il mantenimento dell'equilibrio durante la locomozione quadrupede arboricola era garantito da migliori capacità delle mani nell'afferrare (*grasping*). Una volta che queste capacità sono diventate sufficientemente potenti hanno sostituito l'utilità della coda, particolarmente svantaggiosa per primati che si muovevano lentamente ed erano di notevoli dimensioni corporee, come i primi ominidi. I primi ominidi del Miocene hanno quindi perso la coda e sviluppato altre caratteristiche associate alla locomozione arboricola quali un alto indice inter-membrale (rapporto tra le lunghezze degli arti superiori e inferiori) e un torace a forma di botte (*barrel-shaped chest*). Tuttavia a questo stadio è ancora forte la dominanza degli arti inferiori rispetto alla posizione relativamente arretrata del centro di massa e ci si sarebbe aspettato che la locomozione bipede comparisse ad uno stadio ancora più avanzato e non come è probabilmente

accaduto tra circa 10 e 5 milioni di anni fa (Martin, 1990; Jablonski e Chaplin, 1993). Sebbene anche le grandi scimmie antropomorfe attuali abbiano numerose specializzazioni locomotorie e morfologiche, la natura distintiva della locomozione bipede è tale che tutti i cambiamenti nello scheletro dell'uomo siano caratteristiche derivate da questo tipo di locomozione e in seguito al suo perfezionamento si è innescata una serie di riaggiustamenti morfologici e funzionali dello scheletro post-craniale, letteralmente dal collo in giù (Martin, 1990).

5. CONCLUSIONI

La recente scoperta della popolazione di cebi che in ambiente naturale usa percussori e incudini per rompere noci dal guscio duro ha fornito l'opportunità di studiare le origini del comportamento di uso di strumenti. Le ricerche condotte nell'ambito del mio dottorato hanno permesso di approfondire aspetti cognitivi e locomotori legati all'uso di strumenti nei cebi che vivono a Fazenda Boa Vista.

Lo studio degli aspetti cognitivi legati alla scelta di un percussore sulla base della sua massa e distanza dall'incudine ha messo in evidenza per la prima volta che il trasporto di un percussore può influenzare notevolmente le preferenze di un cebo. Infatti i cebi si comportano diversamente a seconda della loro massa corporea e si trovano a scegliere il percussore più idoneo a bilanciare il costo legato al trasporto con il beneficio al momento della rottura. Lo sviluppo di un Indice di Preferenza che tiene conto della massa del percussore e sua distanza dall'incudine ha permesso di quantificare le scelte osservate e capire il valore esatto che i cebi attribuiscono a queste due variabili. Gli individui di maggiore massa corporea possono permettersi di ignorare la distanza di trasporto e puntare solo sulla massima efficienza al momento della rottura scegliendo sempre un percussore pesante. Gli individui di minore massa corporea, come le femmine e i giovani, invece, si ritrovano a tener conto di entrambe le variabili e attribuiscono un peso più grande alla distanza di trasporto piuttosto che alla massa del percussore.

Questi risultati hanno dato il via alla seconda parte della ricerca incentrata sul trasporto di percussori dato che questo riveste un ruolo rilevante ai fini della rottura della noce. Quando un cebo trasporta un percussore all'incudine lo fa con locomozione bipede e i nostri risultati hanno dimostrato che questa capacità di trasportare carichi

pesanti con locomozione bipede sia dovuta all'uso "strategico" della coda, senza la quale si dovrebbero limitare a trasportare solo carichi di peso molto inferiore o a posare e sollevare continuamente il percussore a terra durante il tragitto rendendo il trasporto un'attività energeticamente più dispendiosa.

Lo studio delle caratteristiche cinematiche e dinamiche della locomozione bipede del cebo in ambiente naturale permette di ampliare le informazioni necessarie per la ricostruzione del comportamento locomotorio dei primi ominini. Infatti, la locomozione bipede con andatura *bent-hip bent-knee*, caratteristica del trasporto di percussori nel cebo, potrebbe aver costituito il primo tipo di andatura bipede e aver preceduto quella tipica dell'uomo attuale basata su un'anatomia specializzata. Inoltre, poiché una delle maggiori spinte selettive che hanno permesso l'evoluzione della locomozione bipede sembra essere proprio il trasporto di oggetti, il cebo che abitualmente trasporta percussori muovendosi bipede, può contribuire a ricostruire i processi evolutivi responsabili di tali cambiamenti.

Sarebbe perciò interessante sia approfondire nel cebo il ruolo della coda durante il trasporto di percussori di diverso peso che studiare come altri primati compensano l'instabilità generata dal trasporto bipede di un carico equivalente senza l'aiuto di questa struttura anatomica. Inoltre, sarebbe interessante capire se il tipo di trasporto in cui un cebo posa e solleva il percussore più volte prima di raggiungere l'incudine (da noi definito come non continuo) venga adottato al limite in cui non è più possibile equilibrare con la coda il momento generato dal percussore.

6. BIBLIOGRAFIA

- Aerts, P., Van Damme, R., Van Elsacker, L. & Duchene, V. 2000. Spatio-temporal gait characteristics of the hind-limb cycles during voluntary bipedal and quadrupedal walking in bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology*, **111**, 503.
- Aiello, L. C. & Wheeler, P. 1995. The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology*, **36**, 199-221.
- Almécija, S., Alba, D.M., Moyà-Solà, S. & Köler, M. 2007. Orang-like manual adaptations in the fossil hominoid *Hispanopithecus laietanus*: first step towards great ape suspensory behaviours. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 2375-2384.
- Altmann, S. A. 1998. *Foraging for survival: yearling baboons in Africa*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ambrose, S. H. 2001. Paleolithic technology and human evolution. *Science*, **291**, 1748-1753.
- Anderson, J. R., Williamson, E. A. & Carter, J. 1983. Chimpanzees of Sapo Forest, Liberia: density, nests, tools and meat-eating. *Primates*, **24**, 594-601.
- Beatty, H. 1951. A note on the behavior of the chimpanzee. *Journal of mammalogy*, **32**, 118.
- Beck, B. B. 1980. *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. New York: Garland Press.

- Bentley-Condit, V. K. & Smith, E. 2010. Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour*, **147**, 185.
- Berillon, G., Daver, G., D'Aout, K., Nicolas, G., De La Villetanet, B. n. d., Multon, F., Digrandi, G. & Dubreuil, G. 2010. Bipedal versus quadrupedal hind limb and foot kinematics in a captive sample of *Papio anubis*: setup and preliminary results. *International Journal of Primatology*, **31**, 159-180.
- Bindner Jr, C. 1968. Bald eagles use tools. *Flor Nat*, **41**, 169.
- Biro, D., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., Yamakoshi, G., Sousa, C. & Matsuzawa, T. 2003. Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments. *Animal cognition*, **6**, 213-223.
- Biro, D., Sousa, C. u. & Matsuzawa, T. 2006. Ontogeny and cultural propagation of tool use by wild chimpanzees at Bossou, Guinea: case studies in nut cracking and leaf folding. In: *Cognitive development in chimpanzees* (Ed. by Matsuzawa, T., Tomonaga, M. & Tanaka, M.), pp. 476-508: Springer.
- Boesch, C. & Boesch, H. 1982. Optimisation of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. *Behaviour*, 265-286.
- Boesch, C., Head, J. & Robbins, M. M. 2009. Complex tool sets for honey extraction among chimpanzees in Loango National Park, Gabon. *Journal of Human Evolution*, **56**, 560-569.
- Boesch-Achermann, H. & Boesch, C. 1993. Tool use in wild chimpanzees: New light from dark forests. *Current Directions in Psychological Science*, **2**, 18-21.
- Boinski, S., Quatrone, R. P. & Swartz, H. 2000. Substrate and tool use by brown capuchins in Suriname: ecological contexts and cognitive bases. *American Anthropologist*, **102**, 741-761.

- Boswall, J. 1977. Tool-using by birds and related behaviour. *Avicultural Magazine*, **83**, 88-97.
- Brockmann, H. J. 1985. Tool use in digger wasps (Hymenoptera: Sphecinae). *Psyche*, **92**, 309-330.
- Canale, G. R., Guidorizzi, C. E., Kierulff, M. C. M. & Gatto, C. A. F. R. 2009. First record of tool use by wild populations of the yellow-breasted capuchin monkey (*Cebus xanthosternos*) and new records for the bearded capuchin (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, **71**, 366-372.
- Carvalho, S., Sousa, C. & Matsuzawa, T. 2007. New nut-cracking sites in Diécké Forest, Guinea: an overview of the surveys. *Pan Africa News*, **14**, 11-13.
- Chaplin, G. 1993. Origin of habitual terrestrial bipedalism in the ancestor of the Hominidae. *Journal of Human Evolution*, **24**, 259-280.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129-136.
- Christel, M. I. & Fragaszy, D. 2000. Manual function in *Cebus apella*. Digital mobility, preshaping, and endurance in repetitive grasping. *International Journal of Primatology*, **21**, 697-719.
- Cummins-Sebree, S. & Fragaszy, D. 2005. Capuchins as stone knappers? An evaluation of the evidence. In: *Stone knapping: The necessary conditions for a uniquely hominin behaviour* (Ed. by Roux, V. & Bril, B.), pp. 171-182. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research.
- D'Aout, K., Aerts, P., De Clercq, D., Schoonaert, K., Vereecke, E. & Van Elsacker, L. 2001. Studying bonobo (*Pan paniscus*) locomotion using an integrated setup in a zoo environment: preliminary results. *Primatologie*, **4**, 191-206.

- D'Aout, K., Aerts, P., De Clercq, D., De Meester, K. & Van Elsacker, L. 2002. Segment and joint angles of hind limb during bipedal and quadrupedal walking of the bonobo (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology*, **119**, 37-51.
- Day, M., Wood, B., Martin, L. & Andrews, P. 1986. Bipedalism: pressures, origins, and modes. *Major topics in primate and human evolution*.
- de Heinzelin, J., Clark, J. D., White, T., Hart, W., Renne, P., WoldeGabriel, G., Beyene, Y. & Vrba, E. 1999. Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri hominids. *Science*, **284**, 625-629.
- Demes, B. 2011. Three dimensional kinematics of capuchin monkey bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, **145**, 147-155.
- Dhingra, P. & Jablonski, N. G. 2004. Comparative bipedalism: how the rest of the animal kingdom walks on two legs. *Philosophy*.
<http://www.philosophy.com/static/bipedalism.html>
- Duarte, M., Hanna, J., Sanches, E., Liu, Q. & Fragaszy, D. 2012. Kinematics of bipedal locomotion while carrying a load in the arms in bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). *Journal of Human Evolution*, **63**, 851-858.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, **38**, 201-341.
- Ferreira, R. G., Emidio, R. A. & Jerusalinsky, L. 2010. Three stones for three seeds: natural occurrence of selective tool use by capuchins (*Cebus libidinosus*) based on an analysis of the weight of stones found at nutting sites. *American Journal of Primatology*, **72**, 270-275.
- Fifer, F. 1987. The adoption of bipedalism by the hominids: a new hypothesis. *Human Evolution*, **2**, 135-147.
- Fisher, E. M. 1939. Habits of the southern sea otter. *Journal of Mammalogy*, 21-36.

- Fleagle, J., Stern Jr, J., Jungers, W., Susman, R., Vangor, A. & Wells, J. 1981. Climbing: a biomechanical link with brachiation and with bipedalism. *Vertebrate Locomotion*, 359-375.
- Foucart, J., Bril, B., Hirata, S., Morimura, N., Houki, C., Ueno, Y. & Matsuzawa, T. 2005. A preliminary analysis of nut-cracking movements in a captive chimpanzee: adaptation to the properties of tools and nuts. In: *Stone knapping, the necessary conditions for an uniquely hominid behaviour*. (Ed. by Roux, V. & Bril, B.), pp. 147-158. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research.
- Fragaszy, D. M. & Adams-Curtis, L. E. 1991. Generative aspects of manipulation in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, **105**, 387.
- Fragaszy, D., Izar, P. c., Visalberghi, E., Ottoni, E. B. & de Oliveira, M. G. 2004. Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, **64**, 359-366.
- Fragaszy, D. M. & Cummins-Sebree, S. E. 2005. Relational spatial reasoning by a nonhuman: The example of capuchin monkeys. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, **4**, 282-306.
- Fragaszy, D. M., Greenberg, R., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., Izar, P. & Liu, Q. 2010a. How wild bearded capuchin monkeys select stones and nuts to minimize the number of strikes per nut cracked. *Animal Behaviour*, **80**, 205-214.
- Fragaszy, D., Pickering, T., Liu, Q., Izar, P., Ottoni, E. & Visalberghi, E. 2010b. Bearded capuchin monkeys' and a human's efficiency at cracking palm nuts with stone tools: field experiments. *Animal Behaviour*, **79**, 321-332.

- Fushimi, T., Sakura, O., Matsuzawa, T., Ohno, H. & Sugiyama, Y. 1991. Nut-cracking behavior of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Bossou, Guinea (West Africa). In: *Primate today* (Ed. by Ehara, A., Kimura, T., Takenaka, O. & Iwamoto, M.), pp. 695-696. Amsterdam: Elsevier.
- Garber, P. A. & Rehg, J. 1999. The ecological role of the prehensile tail in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Physical Anthropology*, **110**, 325-339.
- Gebo, D. L. 1992. Locomotor and postural behavior in *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology*, **26**, 277-290.
- Gerber, L., Reichman, O. & Roughgarden, J. 2004. Food hoarding: future value in optimal foraging decisions. *Ecological modelling*, **175**, 77-85.
- Gibson, K. R. & Ingold, T. 1995. *Tools, language and cognition in human evolution*. Cambridge University Press.
- Grand, T. I. 1977. Body weight: its relation to tissue composition, segment distribution, and motor function. I. Interspecific comparisons. *American Journal of Physical Anthropology*, **47**, 211-239.
- Gumert, M. D., Kluck, M. & Malaivijitnond, S. 2009. The physical characteristics and usage patterns of stone axe and pounding hammers used by long-tailed macaques in the Andaman Sea region of Thailand. *American Journal of Primatology*, **71**, 594-608.
- Gumert, M. D., Hoong, L. K. & Malaivijitnond, S. 2011. Sex differences in the stone tool-use behavior of a wild population of burmese long-tailed macaques (*Macaca fascicularis aurea*). *American Journal of Primatology*, **73**, 1239-1249.
- Hall, K. & Schaller, G. B. 1964. Tool-using behavior of the California sea otter. *Journal of Mammalogy*, 287-298.

- Hannah, A. C. & McGrew, W. 1987. Chimpanzees using stones to crack open oil palm nuts in Liberia. *Primates*, **28**, 31-46.
- Hewes, G. W. 1961. Food Transport and the Origin of Hominid Bipedalism¹. *American Anthropologist*, **63**, 687-710.
- Hirasaki, E., Ogihara, N., Hamada, Y., Kumakura, H. & Nakatsukasa, M. 2004. Do highly trained monkeys walk like humans? A kinematic study of bipedal locomotion in bipedally trained Japanese macaques. *Journal of Human Evolution*, **46**, 739-750.
- Hunt, K. D. 1994. The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology. *Journal of Human Evolution*, **26**, 183-202.
- Izawa, K. & Mizuno, A. 1977. Palm-fruit cracking behavior of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, **18**, 773-792.
- Jablonski, N.N. & Chapli, G. 1993. Origin of habitual terrestrial bipedalism in the ancestor of the Hominidae. *Journal of Human Evolution*, **24**, 259-280.
- Janson, C. H. & Boinski, S. 1992. Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalist primates: the case of the cebines. *American Journal of Physical Anthropology*, **88**, 483-498.
- Kelley, J. 1997. Paleobiological and phylogenetic significance of life history in Miocene Hominoidea. In: *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. Ed by Begun, D.R., Ward C.V. & Rose, M.D. pp.173-208. New York: Plenum Press.
- Kimura, T. & Yaguramaki, N. 2009. Development of bipedal walking in humans and chimpanzees: a comparative study. *Folia Primatologica*, **80**, 45-62.
- Kortlandt, A. 1980. How might early hominids have defended themselves against large predators and food competitors? *Journal of human Evolution*, **9**, 79-112.

- Kortlandt, A. 1986. The use of stone tools by wild-living chimpanzees and earliest hominids. *Journal of Human Evolution*, **15**, 77-132.
- Kramer, P. & Sylvester, A. 2009. Bipedal form and locomotor function: understanding the affects of size and shape on velocity and energetics. *PaleoAnthropology*, **238**, 251.
- Latimer, B. & Lovejoy, C. O. 1989. The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*, **78**, 369-386.
- Leakey, R. 1972. Further evidence of lower Pleistocene hominids from East Rudolf, north Kenya, 1971. *Nature*, **237**, 264-269.
- Limbaugh, C. 1961. Observations on the California sea otter. *Journal of Mammalogy*, **42**, 271-273.
- Liu, Q., Simpson, K., Izar, P., Ottoni, E., Visalberghi, E. & Fragaszy, D. 2009. Kinematics and energetics of nut-cracking in wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in Piau , Brazil. *American Journal of Physical Anthropology*, **138**, 210-220.
- Liu, Q., Fragaszy, D., Wright, B., Wright, K., Izar, P. & Visalberghi, E. 2011. Wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) place nuts in anvils selectively. *Animal Behaviour*, **81**, 297-305.
- Lovejoy, C. O. 1988. Evolution of human walking. *Scientific American*, **259**, 82-89.
- Lovejoy, C. O. 2005. The natural history of human gait and posture: Part 1. Spine and pelvis. *Gait & posture*, **21**, 95-112.
- Luncz, L. V., Mundry, R. & Boesch, C. 2012. Evidence for cultural differences between neighboring chimpanzee communities. *Current Biology*.

- Lynch Alfaro, J. W., Silva, J. D. S. E. & Rylands, A. B. 2012. How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, **74**, 273-286.
- Manaivijitnond, S., Lekprayoon, C., Tandavanittj, N., Panha, S., Cheewatham, C. & Hamada, Y. 2007. Stone-Tool Usage by Thai Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, **69**, 227-233.
- Mannu, M. & Ottoni, E. B. 2009. The enhanced tool-kit of two groups of wild bearded capuchin monkeys in the Caatinga: tool making, associative use, and secondary tools. *American Journal of Primatology*, **71**, 242-251.
- Martin, R.D. 1990. *Primate origins and evolution: a phylogenetic reconstruction*. Ed. by Chapman & Hall. London.
- Massaro, L., Liu, Q., Visalberghi, E. & Frigaszy, D. 2012. Wild bearded capuchin (*Sapajus libidinosus*) select hammer tools on the basis of both stone mass and distance from the anvil. *Animal Cognition*, **15**, 1065-1074.
- Matsuzawa, T. 1991. Nesting cups and metatools in chimpanzees. *Behavioral and Brain Sciences*, **14**, 570-571.
- Matsuzawa, T. 1994. Field experiments on use of stone tools by chimpanzees in the wild. In: *Chimpanzee cultures* (Ed. by Wrangham, R., McGrew, W., de Waal, F. & Heltne, P.), pp. 351-370. Cambridge: Cambridge University Press.
- Matsuzawa, T. 1996. Chimpanzee intelligence in nature and in captivity: isomorphism of symbol use and tool use. In: *Great ape societies* (Ed. by McGrew, W., Marchant, L. & Nishida, T.), pp. 196. Cambridge: Cambridge University Press.
- Matsuzawa, T. 1999. Communication and tool use in chimpanzees: cultural and social contexts. In: *The design of animal communication* (Ed. by Hauser, M. & Konishi, M.), pp. 645-671. Cambridge: MIT Press.

- 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: *Primate origins of human cognition and behavior* (Ed. by Matsuzawa, T.), pp. 557-574. Tokyo: Springer-Verlag.
- McGrew, W. C. 1992. *Chimpanzee material culture: implications for human evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mercader, J., Panger, M. & Boesch, C. 2002. Excavation of a chimpanzee stone tool site in the African rainforest. *Science*, **296**, 1452-1455.
- Morgan, B. J. & Abwe, E. E. 2006. Chimpanzees use stone hammers in Cameroon. *Current biology*, **16**, R632.
- Moura, A. d. A. & Lee, P. 2004. Capuchin stone tool use in Caatinga dry forest. *Science*, **306**, 1909-1909.
- Nakatsukasa, M., Tsujikawa, H., Shimizu, D., Takano, T., Kunimatsu, Y., Nakano, Y. & Ishida, H. 2003 Definitive evidence for tail loss in *Nacholapithecus*, an East African Miocene hominoid. *Journal of Human Evolution*, **45**, 179-186.
- Nakatsukasa, M., Ward, C.V., Walker, A., Teaford, M., Kunimatsu, Y. & Ogihara, N. 2004. Tail loss in *Proconsul heseloni*. *Journal of Human Evolution*, **46**, 777-784.
- Oakley, K. P. 1957. *Man the tool-maker*. pp. 150-151. Chicago: University of Chicago Press.
- Ogihara, N., Makishima, H. & Nakatsukasa, M. 2010. Three-dimensional musculoskeletal kinematics during bipedal locomotion in the Japanese macaque, reconstructed based on an anatomical model-matching method. *Journal of Human Evolution*, **58**, 252-261.
- Otoni, E. B. & Mannu, M. 2001. Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*)

- spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology*, **22**, 347-358.
- Panger, M. A. 1998. Object-use in free-ranging white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Costa Rica. *American Journal of Physical Anthropology*, **106**, 311-321.
- Raven, P. & Johnson, G. 1986. *Biology*. St. Louis: Times Mirror/Mosby College Publishing.
- Reed, E. S. 1982. An outline of a theory of action systems. *Journal of Motor Behavior*.
- Reed, E. S. 1988. Applying the theory of action systems to the study of motor skills. In: *Complex movement behavior: The motor action controversy*, pp. 45-86.
- Reynolds, T. R. 1987. Stride length and its determinants in humans, early hominids, primates, and mammals. *American journal of Physical Anthropology*, **72**, 101-115.
- Rodman, P. S. & McHenry, H. M. 1980. Bioenergetics and the origin of hominid bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, **52**, 103-106.
- Rose, M. 1984. Food acquisition and the evolution of positional behaviour: the case of bipedalism. In: *Food acquisition and processing in primates*, pp. 509-524: Springer.
- Sakura, O. & Matsuzawa, T. 1991. Flexibility of Wild Chimpanzee Nut-cracking Behavior Using Stone Hammers and Anvils: an Experimental Analysis. *Ethology*, **87**, 237-248.
- Sakura, O. & Matsuzawa, T. 1991. Flexibility of wild chimpanzee nut-cracking behavior using stone hammers and anvils: an experimental analysis. *Ethology*, **87**, 237-248.
- Seed, A. & Byrne, R. 2010. Animal tool-use. *Current biology*, **20**, 1032-1039.

- Semaw, S., Renne, P., Harris, J. W., Feibel, C. S., Bernor, R. L., Fesseha, N. & Mowbray, K. 1997. 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature*, **33**, 333 - 336.
- Shumaker, R. W., Walkup, K. R. & Beck, B. B. 2011. *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. Johns Hopkins University Press.
- Siegel, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill.
- Silva, J. d. S. J. 2001. Especificação nos macacos-prego e caiararas, genero Cebus Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae). Ph.D. Thesis. Rio de Janeiro, Brazil: Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Smitsman, A. W. & Cox, R. F. 2008. Perseveration in tool use: A window for understanding the dynamics of the action-selection process. *Infancy*, **13**, 249-269.
- Sockol, M. D., Raichlen, D. A. & Pontzer, H. 2007. Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 12265-12269.
- Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Ottoni, E., Izar, P. & Fragaszy, D. 2011. Stone tool use by adult wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*). Frequency, efficiency and tool selectivity. *Journal of Human Evolution*, **61**, 97-107.
- St Amant, R. & Horton, T. E. 2008. Revisiting the definition of animal tool use. *Animal Behaviour*, **75**, 1199-1208.
- Stephen, D. W. & Krebs, J. R. 1986. *Foraging theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Stern, J. T. & Susman, R. L. 1981. Electromyography of the gluteal muscles in Hylobates, Pongo, and Pan: implications for the evolution of hominid bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*, **55**, 153-166.

- Stern, J. T. 2000. Climbing to the top: a personal memoir of *Australopithecus afarensis*. *Evolutionary Anthropology Issues News and Reviews*, **9**, 113-133.
- Studel-Numbers, K. L. & Tilkens, M. J. 2004. The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: implications for fossil hominins. *Journal of Human Evolution*, **47**, 95-109.
- Sugiyama, Y. & Koman, J. 1979. Tool-using and-making behavior in wild chimpanzees at Bossou, Guinea. *Primates*, **20**, 513-524.
- Sugiyama, Y. 1981. Observations on the population dynamics and behavior of wild chimpanzees at Bossou, Guinea, in 1979â€“1980. *Primates*, **22**, 435-444.
- Taylor, C. R. & Rowntree, V. 1973. Running on two or on four legs: which consumes more energy? *Science*, **179**, 186.
- Tomasello, M. & Call, J. 1997. Primate cognition. Oxford: Oxford University Press
- van Schaik, C. P., Deaner, R. O. & Merrill, M. Y. 1999. The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture. *Journal of Human Evolution*, **36**, 719-741.
- Verdolin, J. L. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 457-464.
- Vereecke, E., D'Aout, K. & Aerts, P. 2006a. Speed modulation in hylobatid bipedalism: a kinematic analysis. *Journal of Human Evolution*, **51**, 513-526.
- Vereecke, E. E., D'Aout, K. & Aerts, P. 2006b. The dynamics of hylobatid bipedalism: evidence for an energy-saving mechanism? *Journal of Experimental Biology*, **209**, 2829-2838.
- Videan, E. N. & McGrew, W. 2002. Bipedality in chimpanzee (*Pan troglodytes*) and bonobo (*Pan paniscus*): testing hypotheses on the evolution of bipedalism. *American journal of Physical Anthropology*, **118**, 184-190.

- Visalberghi, E., Fragaszy, D., Ottoni, E., Izar, P., De Oliveira, M. & Andrade, F. 2007. Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. *American Journal of Physical Anthropology*, **132**, 426-444.
- Visalberghi, E., Sabbatini, G., Spagnoletti, N., Andrade, F., Ottoni, E., Izar, P. & Fragaszy, D. 2008. Physical properties of palm fruits processed with tools by wild bearded capuchins (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, **70**, 884-891.
- Visalberghi, E., Addessi, E., Truppa, V., Spagnoletti, N., Ottoni, E., Izar, P. & Fragaszy, D. 2009a. Selection of effective stone tools by wild bearded capuchin monkeys. *Current Biology*, **19**, 213-217.
- Visalberghi, E., Spagnoletti, N., Ramos da Silva, E. D., Andrade, F. R., Ottoni, E., Izar, P. & Fragaszy, D. 2009b. Distribution of potential suitable hammers and transport of hammer tools and nuts by wild capuchin monkeys. *Primates*, **50**, 95-104.
- Visalberghi, E. & Fragaszy, D. 2012. What is challenging about tool use? The capuchin's perspective. In: *Comparative Cognition: Experimental exploration of animal intelligence*. (Ed by Zentall, T.R. & Wasserman, E.A.) pp: 777-799 Oxford: Oxford University Press.
- Waga, I., Dacier, A., Pinha, P. & Tavares, M. 2006. Spontaneous tool use by wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the cerrado. *Folia Primatologica*, **77**, 337-344.
- Ward, C.V., Walker, A. & Teaford, M.F. 1991. *Proconsul* did not have a tail. *Journal of Human Evolution*, **21**, 215-220.

- Watson, J., Payne, R., Chamberlain, A., Jones, R. & Sellers, W. 2009. The kinematics of load carrying in humans and great apes: implications for the evolution of human bipedalism. *Folia Primatologica*, **80**, 309-328.
- Weber, E. 1978. *The sense of touch*. London: London Academic Press. (Original work published 1834).
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C. E., Wrangham, R. W. & Boesch, C. 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature*, **399**, 682-685.
- Whiten, A. & Boesch, C. 2001. The cultures of chimpanzees. *Scientific American*, **284**, 48-55.
- Whitesides, G. H. 1985. Nut cracking by wild chimpanzees in Sierra Leone, West Africa. *Primates*, **26**, 91-94.

RINGRAZIAMENTI

Molte persone mi hanno accompagnato, sostenuto, guidato, supportato e sopportato durante questi quasi-quattro-anni di dottorato.

Nulla sarebbe mai cominciato senza Elisabetta Visalberghi, seguirla in questo progetto è stato come seguire il bianconiglio nella sua tana e arrivare nel paese delle meraviglie. La sua guida è stata fondamentale durante tutte le fasi della ricerca e grazie a lei non solo ho potuto svolgere a pieno il mio lavoro di tesi, ho avuto l'opportunità di fare esperienze all'estero, sia sul campo, sia in altre università estere. Queste esperienze sono state davvero importanti per la mia crescita scientifica e personale. Quindi grazie davvero.

Un grazie speciale va anche al Prof. Luigi Boitani che mi sostiene e mi consiglia fin dalla tesi triennale. È sempre stato per me un importante punto di riferimento e una guida presente e disponibile ogni volta che ne avessi bisogno.

Durante il dottorato ho avuto la possibilità di fare numerosi viaggi che mi hanno aperto la mente e mi hanno permesso di incontrare tante persone che sono diventate importanti per me e per la mia ricerca. Come la Prof. Dorothy Fragaszy che mi ha sempre accompagnato fin dalla mia prima esperienza negli Stati Uniti, aprendomi le porte del suo laboratorio e di casa sua e che mi è stata vicina anche in Brasile. È affascinante vedere con quale competenza ed entusiasmo si approccia al mondo dei primati. Avere l'opportunità di vederla lavorare sul campo con Elisabetta mi ha fatto capire davvero come si studia il comportamento e quanto sia importante confrontarsi e mettere in discussione qualunque fenomeno per arrivare davvero a capire i processi biologici e psicologici alla base di un comportamento.

Ringrazio inoltre tutte le persone che fanno parte del team di ricercatori del Progetto *EthoCebus* che mi hanno accompagnato soprattutto durante le fasi di ricerca in Brasile. In particolare gli altri studenti e ricercatori con cui ho condiviso esperienze fantastiche in un paese bellissimo come il Brasile. Qing Liu, Andrea Presotto Lucas Peternelli, Michele Verderane, Rafael Cardoso, Kellie Laity, Yonat Escharch, Carlos Carvalho, Michael Haslam.

Un ringraziamento speciale va al Dott. Fabrizio Massa che si è avvicinato al mondo dei primati grazie alla sua divertente e divertita curiosità scientifica. Ho potuto portare avanti lo studio sull'uso della coda solo grazie al suo aiuto prezioso e alla sua profonda conoscenza della fisica (e di Labview!!).

Le mie due esperienze in Brasile non sarebbero state così divertenti e speciali senza tre persone che mi hanno accompagnato. Noemi Spagnoletti e Giulio Casali prima e Alessandro Albani poi. Io, Noemi e Giulio siamo diventati una piccola famiglia e come in tutte le famiglie ci siamo presi cura l'uno dell'altro, ci siamo divertiti come mai, abbiamo discusso e fatto pace, insomma c'è un legame speciale tra di noi che spero non svanisca col tempo e la lontananza. Alessandro per me è diventato un amico prezioso e mi ha dato l'occasione per vedere Boa Vista con occhi nuovi e rivivere tante esperienze come se fosse la prima volta. Non scorderò mai il tuo stupore nel vedere quante stelle ci sono nel cielo sopra Boa Vista, lo stesso identico stupore che ho avuto io l'anno precedente.

Ma a Boa Vista c'è qualcosa di più spettacolare del cielo stellato, c'è una famiglia speciale che con le sue risate, le sue coccole e l'affetto sincero ha reso i mesi in Brasile indimenticabili. Ho lasciato a Boa Vista un pezzo del mio cuore e spero di poterci tornare di nuovo. Grazie di cuore a tutta la *familia M*, Maria, Mauro, Marcos, Junior, Marina, Mara, Martina e Marcio. Ognuno di voi a suo modo mi ha insegnato qualcosa e starvi accanto mi ha aperto la mente dandomi un'energia forte come il sole che splende su Boa Vista.

Non potrò mai scordare mai la lezione più importante che ho ricevuto durante la mia permanenza a Boa Vista. Come dice sempre Maria: "*A vida è dura pra quem è mole*".

Voi siete il mio Brasile.

Ringrazio inoltre i ricercatori, gli studenti, i tecnici e i guardiani del Centro Primati dell'ISTC del CNR di Roma con i quali ho condiviso il tempo del dottorato trascorso a Roma. In particolare, Elsa Addessi, Valentina Truppa, Eugenia Polizzi, Gloria Sabbatini e tutti gli studenti con i quali ho condiviso tante risate: Francesca, Marialba, Luca, Leonardo, Giulio, Alessandro, Valentina, Gigi.

Ma il mio ringraziamento più sentito è per la mia famiglia e in particolare i miei genitori: la Dott.ssa Vincenza Viti, il Prof. Enrico Massaro e il fratellone, Dott. Francesco Massaro. Voi siete stati SEMPRE presenti anche quando ero tanto lontana. Vi ho portato con me in tutti i viaggi e senza di voi non ce l'avrei mai fatta. Non bastano queste poche righe per ringraziarvi né per farvi capire quanto siete stati e siete importanti tutti i giorni della mia vita. Francesco e Francesca, sappiate che anche se ci sono tanti chilometri tra di noi voi siete un punto di riferimento per me, ammiro il vostro coraggio e spero di riuscire a realizzare tanto nella vita come avete fatto voi. Insieme siete una forza.

In questi quattro anni mi hanno accompagnato tante persone, alcune le ho perse durante il percorso, anche se c'erano legami profondi, però ho avuto la fortuna di trovarne di nuove e inaspettate. In particolare quest'ultimo anno ho avuto accanto una persona che mi ha travolto col suo amore e il suo essere vitale, intenso, eccentrico, artistico, lunatico, sognatore, motociclistico, luminoso. Damiano ha saputo darmi energia e, come il Cappellaio Matto, calmare con un pizzico di marmellata sul naso il topolino ansioso che c'è dentro di me.

Infine un grazie alle mie amiche e agli amici che mi sono stati sempre vicini come mai avrei pensato. Il legame che ho con voi è stato prezioso ed essenziale durante tutti questi anni e lo sarà sempre. Angelica, Sabrina, Dafne, Valentina, Chiara, Gigi e Alessandro. Grazie per la vostra amicizia. Ha reso tutto più divertente e intenso.

Il dottorato è stato per me più di un'esperienza di ricerca scientifica. Ho imparato tanto e senza tutte queste persone non sarebbe stato lo stesso. GRAZIE di cuore a tutti per il loro affetto e sostegno costante.