

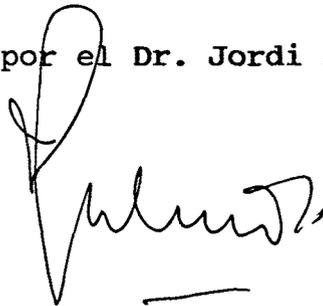
LATERALIDAD MANUAL EN
CHIMPANCES (Género Pan) Y
ORANGUTANES (Pongo pygmaeus)

VOLUMEN I

Montserrat Colell Mimó

Tesis presentada para la obtención del grado de doctor

Dirigida por el Dr. Jordi Sabater Pi

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Jordi Sabater Pi', with a horizontal line underneath.

Departamento de Psiquiatría y Psicobiología Clínica.
Facultad de Psicología. Universidad de Barcelona.

- Abril, 1992 -

- Why (the right hand) was chosen is a question not to be settled, not worth asking except as a kind of a riddle.

T. Carlyle

- When did man emerge from the primates? The question is really irrelevant. He was there from the beginning.

J.R. Napier

- El mejor modo de resolver un acertijo es formulando una pregunta irrelevante.

M. Colell Mimó

AGRADECIMIENTOS

He podido escribir esta tesis gracias a la ayuda y el aliento de muchas personas que admiro y a las que deseo expresar mi más profundo reconocimiento.

En primer lugar, mi gratitud al Dr. Jordi Sabater Pi. Siempre estaré en deuda con él por permitirme compartir su pasión por la Primatología, dirigiendo mi entusiasmo inicial por los senderos del saber científico, como profesor, director de tesis y amigo. Fue él quien sugirió que yo llevara a cabo este trabajo, me puso -en su día- en contacto con especialistas en el tema y ha sido, en todo momento, una fuente inagotable de estímulo, confianza y conocimientos.

Asimismo, estoy muy agradecida a una serie de personas vinculadas con algunas de las instituciones zoológicas donde se han llevado a cabo las observaciones y la recogida de datos.

Mi reconocimiento a Josep M^a Ruíz, que fuera Director Técnico del Parque Zoológico de Barcelona, durante los años en que realizamos nuestro estudio, por la colaboración prestada a lo largo del desarrollo del trabajo y, muy especialmente, por habernos autorizado a efectuar una serie de modificaciones en los recintos que ocupaban nuestros sujetos, así como por permitirnos acceder a lugares de observación cerrados al público.

Igualmente, debo agradecer al entonces Conservador de Mamíferos del Zoo de Barcelona y hoy Director Técnico del mismo, Jaume Xampeny, su flexibilidad, buena disposición, paciencia y humorismo ante nuestras numerosas peticiones de asistencia.

Doy también las gracias al Encargado de la Sección de Primates del Zoo de Barcelona, Inocencio Quilez y a los Cuidadores de los Póngidos: Manolo Callejo, Francesc Fermín, Ramón García, Esteva Grau, Carlos Rojas y Manolo Veiga. Todos ellos me prestaron una ayuda inestimable, pero muy en particular, Callejo, Rojas y Ramón; sin su paciencia y su buen humor, difícilmente habríamos podido llevar a cabo nuestro trabajo.

Asimismo, es encomiable el esfuerzo y la dedicación mostrados por el personal de la Brigada de Mantenimiento del Zoo, quienes hicieron gala de una capacidad y una imaginación no menos brillante para plasmar, en realidad tangible, los bocetos que les proporcionamos sobre las modificaciones a realizar en la jaula que debían ocupar los sujetos de estudio. Mis más expresivas gracias a Rosa Peña, José López, Rafael Segura y el resto del equipo.

Finalmente, también quiero mencionar aquí, al Personal del Almacén de Alimentación del Zoo de Barcelona. Sé que seleccionaban la mejor fruta para "nuestros monos" y, además, eran capaces de proporcionarme uva fresca en pleno mes de marzo, para ver "si ese orangután se decide de una vez!". Gracias!

En cuanto al Parque Zoológico de Madrid, debo, en primer lugar, agradecer al Director del mismo, Tomás Cerdán, las facilidades prestadas para la realización del trabajo.

Mi reconocimiento también para Antonio Luís García del Campo y Belén Lleo, integrantes del Equipo Veterinario de este Zoo, que pusieron a nuestra disposición ayuda técnica y nos dieron acertados consejos sobre la habituación de los animales.

Asimismo, deseo dar las gracias a Paloma Aguirre e Isabel Heras (Cuidadoras de los chimpancés infantiles) por el apoyo prestado en el reconocimiento de los sujetos y agradecer a Charo Cabildo (Cuidadora de la orangutana) y a Mariano Martín y Rafael Zapata (Cuidadores de los chimpancés adultos) la voluntad y el esfuerzo demostrados al intentar que pudiéramos obtener registros observacionales de los animales a su cuidado.

También aprecio en su valor el trabajo realizado por el Equipo de Asistencia Técnica y Mantenimiento del Zoo de Madrid que, dirigido por Emilio Morata, hizo posible la instalación de los aparatos utilizados en nuestro estudio en los lugares más adecuados, así como la reparación de diversas piezas de los mismos.

Los registros del Zoo de Valencia pudieron efectuarse gracias a la colaboración mostrada por el Director del mismo, el Dr. Ignacio Docavo y a la inestimable ayuda prestada por el Dr. Antonio Raga, entonces Profesor de Etología de la Facultad de Biología de Valencia.

Una vez más, cabe destacar la paciencia y comprensión de los Cuidadores del Zoo: Manuel Aradilla, Juan Fabregat, Germán Morelló y Casto Santana, que nos dieron buenos consejos sobre el acercamiento a los animales, nos ayudaron a instalar los aparatos y nos proporcionaron café caliente en las mañanas lluviosas.

Debo agradecer a Antón M^a Gabaldá, propietario del Centro de Recuperación de Animales de Reus, que nos permitiese realizar observaciones fuera del horario de abertura al público y, además, montar los aparatos en una de las jaulas de su complejo zoológico. Asimismo, nos facilitó el material para acondicionar el lugar de obtención de los registros.

Así, deseo también dar las gracias a Pere y a Jordi, con los que pasamos una jornada edificante, tapizando la pared de dicha jaula con malla metálica y colocando los aparatos que emplearíamos en nuestro estudio.

Hay dos personas sin cuya ayuda no hubiese sido posible llevar a cabo la fase de recogida de datos: Matilde Morales y Carmen Maté. Es difícil manifestar cuánto aprecio la dedicación y cooperación que demostraron en su calidad de observadoras y lo mucho que han contribuido a la realización del presente trabajo.

Con Mati, inicié esta tesis y una amistad. En Barcelona y en Reus, vivimos algunas de las mejores anécdotas para la historia de esta tesis (¡o cuanto menos sobrevivimos a ellas!).

Con Carmen vivimos las restantes. Juntas compartimos lluvia en Valencia, frío en Madrid, bonobos en Zaire y cacahuetes y amistad en todos estos lugares.

También deseo expresar mi gratitud a los compañeros del Departamento de Psiquiatría y Psicobiología Clínica.

Al Dr. Miquel Sánchez Turet, por el acierto con que dirige nuestro Departamento, potenciando la investigación y favoreciendo el intercambio de ideas y experiencias.

A Joaquím Veá, por su revisión del anteproyecto de esta tesis, por asesorarme en la creación de ficheros de los datos recogidos y por mostrarme que los ordenadores podían incluso opinar sobre los nombres de los sujetos de nuestro estudio.

A Montse Pérez y a Imma Clemente, por su camaradería, su aliento y su apoyo constante.

A Mateo Escobar, por su compañerismo y por las discusiones sostenidas sobre las prensiones manuales de los póngidos. También por su ayuda en la recogida de datos en el Zoo de N'Sele.

No es fácil expresar mi profundo reconocimiento a Dolors Segarra. Puedo darle las gracias por la meticulosa revisión de las sucesivas versiones de esta tesis, por sus acertadas críticas, consejos y sugerencias, por todo el tiempo dedicado, por la relevancia y lucidez de sus aportaciones... Pero hay otros aspectos, tales como la amistad, la ilusión y el placer compartido de llegar a un objetivo deseado que difícilmente pueden transcribirse en palabras; así, guardo una deuda de gratitud hacia Dolo y sólo puedo decir que su ayuda ha significado mucho para mi.

Otras personas han contribuido, directa o indirectamente a nuestra investigación.

La experiencia que supuso nuestra colaboración con Jacques Vauclair y Joël Fagot, del C.N.R.S., con los que realizamos un trabajo sobre la lateralidad manual de los gorilas, facilitó la planificación de la presente investigación. Quiero agradecerles, además, las numerosas discusiones sostenidas sobre el tema, la abundante bibliografía que me han proporcionado y el diseño de dos de los aparatos utilizados en nuestro estudio.

Asimismo, estoy enormemente agradecida a Ramón Ferrer por iniciarme en las recónditas singularidades del SPSS.

De igual modo, quiero expresar mi más sincero reconocimiento a Vicenç Quera, por la cuidadosa supervisión del análisis de los datos y por los valiosos comentarios realizados al respecto.

También doy las gracias a mis compañeros de doctorado: Carmen, Mati, Mateo, Pablo Nuñez-Polo y Ana Queralt, todos incondicionales de los primates no humanos, con los que hablar, discutir, aprender, observar y dibujar, mientras "hacía la tesis" ha sido estupendo.

Una especial nota de agradecimiento la debo a aquellas instituciones que han aportado los recursos económicos necesarios para que pudiera llevar a cabo nuestra investigación. Me refiero a la C.I.R.I.T. ("Comisió Interdepartamental per a la Recerca i la Innovació Tecnològica") y al "Departament d'Ensenyament de la Generalitat de Catalunya". A ambas mis más expresivas gracias.

Una vez más, es difícil hallar palabras adecuadas para agradecer a los más próximos todo lo que han hecho por mi y mi trabajo.

Quiero dar las gracias a mi madre por su optimismo, por su fascinación por la vida y por la naturaleza, por su confianza en mi, por su paciencia. Fue ella quien me enseñó a conocer y a amar a los animales y a los libros y quien me explicó que los sueños podían ser realidad. Cómplice antaño de su hija pequeña, de ratones escondidos en armarios y renacuajos en el baño, sigue siendo la mejor aliada y la mejor amiga.

A Mauri agradezco su compañía y su comprensión. Durante el desarrollo de esta tesis ha aceptado mis ausencias, ha escuchado interminables historias de chimpancés y orangutanes y se ha ocupado de cien mil tareas (domésticas y no domésticas) en mi lugar. Y todo ello sin perder la calma, el humor y el amor.

Y, para terminar, me gustaría expresar mi reconocimiento a los primates peludos, los sujetos de esta investigación. Si ellos no me hubiesen "echado una mano" (y, en ocasiones, las dos y hasta los pies) nunca habría podido escribir lo que sigue. A vosotros: "Pecas", "Uti", "Boneka", "Panchito" y el resto, toda mi gratitud, por lo que me habéis enseñado sobre vosotros y lo que he aprendido sobre nosotros.

Barcelona, 15 de marzo de 1992

Créditos fotográficos.

Todas las fotografías que aparecen en la tesis son de la autora, excepto las correspondientes a las figuras: 32, 34, 35 y 46, realizadas por Maurizio Terra y la figura 45, reproducida de una fotografía publicada en la pag. 292 del volumen II de la Enciclopedia Gli animali e il loro mondo. Milano: Fratelli Fabbri Editori, 1968.

INDICE

Sumario del contenido.....	1
Presentación	4
Resumen.....	9
1. Introducción.....	10
1.1. Asimetrías funcionales en el ser humano.....	10
1.2. Asimetrías funcionales en otros animales.....	20
1.3. Asimetrías en primates no humanos.....	22
1.3.1. Asimetrías estructurales.....	22
1.3.2. Asimetrías funcionales (no manuales).....	24
1.3.3. Asimetrías funcionales: lateralidad manual....	30
1.3.3.1. Estudios en prosimios.....	32
1.3.3.2. Estudios en antropoideos (Ceboidea y Cercopithecoidea).....	39
1.3.3.3. Estudios en antropoideos (Hominoidea).	48
1.3.3.3.1. Hylobátidos.....	48
1.3.3.3.2. Póngidos.....	53
1.3.3.3.2.1. Gorilas.....	53
1.3.3.3.2.2. Chimpancés y Bonobos.....	63
1.3.3.3.2.3. Orangutanes.....	78
1.3.4. Comentarios críticos y conclusiones.....	83
2. Objetivos de la investigación.....	90

3. Generalidades de las especies estudiadas.....	92
3.1. Chimpancé.....	92
3.1.1. <u>Pan troglodytes</u>	93
3.1.2. <u>Pan paniscus</u>	101
3.2. Orangután (<u>Pongo pygmaeus</u>).....	106
4. Material y Método.....	114
4.1. Sujetos.....	114
4.1.1. Chimpancés.....	114
4.1.2. Orangutanes.....	123
4.1.3. Tablas resumen.....	124
4.2. Material.....	127
4.2.1. Material fotográfico.....	127
4.2.2. Soporte informático.....	127
4.2.3. Aparatos utilizados en las pruebas de latera- lidad.....	127
4.2.4. Alimentos proporcionados a los sujetos durante los registros.....	130
4.3. Instalaciones.....	130
4.3.1. Parque Zoológico de Barcelona.....	130
4.3.1.1. Instalaciones exteriores.....	130
4.3.1.2. Recintos-dormitorio.....	133
4.3.2. Parque Zoológico de Madrid.....	134
4.3.3. Parque Zoológico de Valencia.....	135
4.3.4. Parque Zoológico de N'Sele, Kinshasa (Zaire)..	136

4.3.5. Centro de Recuperación de Animales de Reus....	137
4.4. Procedimiento.....	139
4.4.1. Identificación de los individuos.....	139
4.4.2. Observaciones previas.....	139
4.4.3. Entrenamiento de los observadores.....	141
4.4.4. Observaciones y registro de datos.....	141
4.4.4.1. Conducta espontánea: "recoger comida" (y "llevar comida a la boca").....	141
4.4.4.1.1. Categorización de la conducta...	142
4.4.4.1.2. Registro y codificación.....	145
4.4.4.1.3. Lugar de obtención de los regis- tros.....	147
4.4.4.1.4. Distribución temporal de las observaciones.....	151
4.4.4.2. Conducta espontánea: "beber agua con la mano", "provocar corrientes" y "lanzar objetos dirigidos".....	153
4.4.4.2.1. Categorización de las conductas.	154
4.4.4.2.2. Registro y codificación.....	154
4.4.4.2.3. Lugar de obtención de los regis- tros.....	156
4.4.4.2.4. Distribución temporal de las ob- servaciones.....	156
4.4.4.3. Pruebas de lateralidad: aparatos.....	157
4.4.4.3.1. Descripción de las tareas reali- zadas por los sujetos.....	158
4.4.4.3.2. Habitación de los sujetos.....	161
4.4.4.3.3. Registro y codificación.....	162
4.4.4.3.4. Lugar de obtención de los regis- tros.....	165
4.4.4.3.5. Distribución temporal de las se- siones de observación.....	168

4.4.5. Tratamiento y análisis de los datos.....	169
4.4.5.1. Datos obtenidos a partir de los registros.....	169
4.4.5.2. Procedimientos de análisis estadístico utilizados.....	173
4.4.5.3. Métodos representacionales.....	175
5. Resultados.....	176
5.1. Descripción y análisis de los resultados obtenidos por cada sujeto.....	176
5.2. Descripción y análisis de los resultados obtenidos por la muestra de chimpancés.....	181
5.2.1. Conducta espontánea: "recoger comida".....	181
5.2.1.1. Utilizando ambas manos.....	183
5.2.1.2. Directamente con la boca.....	183
5.2.1.3. Utilizando una sola mano.....	186
5.2.1.3.1. Edad, sexo y preferencia manual.	192
5.2.1.3.2. Postura adoptada y preferencia manual.....	194
5.2.1.3.2.1. Posturas adoptadas por los sujetos de los diferentes zoos.....	196
5.2.1.3.2.2. Preferencias manuales mostradas por los sujetos al mantener una postura sentada o cuadrúpeda.....	200
5.2.1.3.2.3. Preferencias manuales mostradas por los sujetos al adoptar otras posturas corporales.....	203
5.2.1.3.3. Consistencia temporal de las preferencias manuales exhibidas por los sujetos.....	206

5.2.1.3.4.	Consistencia interacciones: "recoger comida"/"llevarse a la boca".....	209
5.2.1.4.	Resumen.....	210
5.2.2.	Otras conductas espontáneas.....	213
5.2.2.1.	Resumen.....	217
5.2.3.	Pruebas de lateralidad: aparatos.....	218
5.2.3.1.	Análisis de las acciones correspondientes a la resolución de los aparatos.....	219
5.2.3.1.1.	Acciones realizadas empleando ambas manos.....	220
5.2.3.1.2.	Acciones realizadas utilizando una sola mano.....	222
5.2.3.1.2.1.	Postura adoptada por los sujetos y preferencia manual.....	229
5.2.3.1.2.2.	Consistencia interacciones de las preferencias manuales mostradas por los sujetos.....	232
5.2.3.1.2.3.	Consistencia intra-aparatos de las preferencias manuales mostradas por los sujetos.....	237
5.2.3.1.2.4.	Consistencia inter-aparatos en la direccionalidad de las estrategias de resolución unimanuales.....	245
5.2.3.1.2.5.	Edad, sexo y direccionalidad de las estrategias de resolución unimanuales...	246
5.2.3.1.2.6.	Estudio adicional de la Caja 2.....	248
5.2.3.1.3.	Resumen.....	250
5.3.	Descripción y análisis de los resultados obtenidos por la muestra de orangutanes.....	253

5.3.1. Conducta espontánea: "recoger comida".....	253
5.3.1.1. Posturas adoptadas por los sujetos y preferencias manuales exhibidas.....	255
5.3.1.2. Consistencia interacciones: "recoger comida" y "llevarse a la boca".....	258
5.3.1.3. Resumen.....	259
5.3.2. Pruebas de lateralidad: aparatos.....	260
5.3.2.1. Análisis de las acciones correspondientes a la resolución de los aparatos.....	261
5.3.2.1.1. Acciones realizadas con la boca.	262
5.3.2.1.2. Acciones realizadas utilizando un pie.....	263
5.3.2.1.3. Acciones realizadas utilizando una mano.....	264
5.3.2.1.3.1. Consistencia interacciones de las preferencias manuales mostradas por los sujetos.....	267
5.3.2.1.3.2. Postura adoptada por los sujetos y preferencia manual.....	270
5.3.2.1.4. Consistencia en la direccionalidad de las preferencias manuales y podales mostradas por los sujetos.....	273
5.3.2.1.5. Consistencia intra-aparatos de las preferencias manuales y laterales mostradas por los sujetos.....	274
5.3.2.1.6. Consistencia inter-aparatos de la direccionalidad de las estrategias de resolución unimanuales y unilaterales.....	280
5.3.2.2. Resumen.....	281
5.4. Perfiles de las preferencias manuales mostradas por los sujetos.....	283

5.4.1. Edad, sexo y preferencias manuales.....	302
5.4.2. Relaciones parentales y preferencias manuales.	303
5.4.3. Origen de los sujetos, condiciones físico-sociales de su entorno cotidiano y preferencias manuales.....	305
5.4.4. Resumen.....	306
6. Discusión.....	307
6.1. Incidencia de diversos factores en la expresión de la lateralidad manual de los sujetos.....	307
6.1.1. Factores relacionados con los sujetos estudiados y su entorno.....	308
6.1.1.1. Factores organísmicos.....	308
6.1.1.1.1. Edad de los sujetos.....	308
6.1.1.1.2. Sexo de los sujetos.....	315
6.1.1.1.3. Relaciones parentales.....	316
6.1.1.2. Factores anamnésicos: procedencia (nacidos en libertad/en cautividad) y experiencias tempranas (crianza, existencia de entrenamientos previos).....	319
6.1.1.3. Factores físico-sociales del entorno cotidiano.....	321
6.1.1.4. Factores filogenéticos: especie y hábitat asociado.....	322
6.1.2. Factores relacionados con las conductas observadas y las tareas (aparatos) propuestas.....	325
6.1.2.1. Conductas espontáneas.....	326
6.1.2.1.1. Recoger comida.....	326
6.1.2.1.2. Beber con la mano y provocar corrientes en el agua.....	331
6.1.2.1.3. Lanzar objetos dirigidos.....	332
6.1.2.2. Resolución de los aparatos.....	333

6.2. Valoración de la posible existencia de una lateralidad manual en el conjunto de la muestra de chimpancés estudiada.....	343
6.3. Relación entre nuestros resultados y algunos de los principales planteamientos teóricos sobre el tema de la lateralidad manual.....	346
7. Conclusiones.....	350
8. Propuesta de investigaciones futuras.....	353
8.1. Estudios de campo.....	353
8.2. Estudio de la ontogenia de la lateralidad manual....	356
8.3. Otros trabajos puntuales.....	358
8.3.1. Preferencia lateral y soporte de la cría.....	358
8.3.2. Preferencia manual y reorganización postural...	360
8.3.3. Coordinación bimanual y preferencias manuales en una conducta espontánea compleja.....	362
8.3.4. Preferencias laterales en tareas más complejas y adecuadas a las posibilidades manipulativas de los orangutanes.....	363
8.3.5. Importancia de la coordinación bimanual y la componente visuo-espacial de una tarea en la expresión de la preferencia manual.....	364
8.3.6. Valoración de la consistencia temporal de las preferencias manuales de los sujetos estudiados.....	365
8.3.7. Comparación entre los resultados obtenidos en la resolución de los aparatos por los sujetos de nuestro estudio y por una muestra de seres humanos.....	365
9. Bibliografía.....	367

SUMARIO DEL CONTENIDO

La organización de la presente tesis es la siguiente:

Volumen I

Presentación. Explicamos el por qué de la elección del tema de investigación y cómo se planteó la realización del trabajo.

Resumen. Breve sumario de los objetivos, resultados y conclusiones más destacables del estudio realizado.

Capítulo I: Introducción. Exponemos el estado actual de las investigaciones sobre el origen y desarrollo de las asimetrías funcionales en el hombre, con especial referencia a la dominancia manual y el lenguaje. Sigue una breve introducción a las asimetrías funcionales en los animales y el interés que supone el estudio de las mismas. A continuación, presentamos una revisión bibliográfica exhaustiva de los trabajos realizados sobre dichas asimetrías en los primates no humanos, exponiendo con mayor detalle las investigaciones cuyo objetivo era estudiar la lateralidad manual de los mismos. Esta revisión nos permite llevar a cabo una valoración crítica de estos trabajos y formular una reflexión sobre aquellos aspectos más relevantes que pueden afectar la expresión de la lateralidad manual de los sujetos y que deberían ser considerados en toda investigación sobre el tema.

Capítulo II: Objetivos. Se enumeran los objetivos de nuestra investigación, explicando brevemente cada uno de ellos.

Capítulo III: Generalidades. Se incluye una descripción de las especies de primates estudiadas (Pan troglodytes, Pan paniscus y Pongo pygmaeus): taxonomía, distribución, hábitat y características morfo-conductuales.

Capítulo IV: Material y Método. Detallamos:

- las características de los sujetos y las condiciones de su entorno físico-social.
- el material utilizado en nuestra investigación, con especial referencia a los aparatos utilizados para evaluar las posibles preferencias manuales de los sujetos.
- las instalaciones en las que se ha llevado a cabo la recogida de datos.
- el procedimiento seguido en nuestro trabajo, desde las observaciones preliminares hasta el tratamiento y el análisis de los datos recogidos.

Capítulo V: Resultados. Presentamos los resultados obtenidos del análisis de nuestros datos, siguiendo el esquema expuesto en el procedimiento.

Capítulo VI: Discusión. Se dedica al examen de los resultados teniendo en cuenta el marco teórico de referencia y nuestras propias observaciones.

Capítulo VII: Conclusiones. Recoge las conclusiones que se derivan de los resultados obtenidos en nuestra investigación, de acuerdo con los objetivos propuestos.

Capítulo VIII: Propuesta de investigaciones futuras. Esbozamos la posible continuidad de la línea de investigación iniciada con esta tesis y centrada en la lateralidad funcional de los primates no humanos, delimitando dos grandes ámbitos de estudio y una serie de trabajos puntuales de factible realización.

Finalmente, en el apartado de Bibliografía se recogen todas las referencias bibliográficas utilizadas y citadas en el texto de la tesis.

Volumen II

Incluye los anexos de la tesis:

- tablas resumen de los trabajos realizados sobre lateralidad manual en Cercopithecoideos y Ceboideos.
- plantillas de registro.
- fichas correspondientes a los datos, observaciones y realizaciones de cada uno de los 36 sujetos que integran la muestra de la presente investigación.

PRESENTACION

Mi interés por el tema de las asimetrías funcionales en los primates no humanos se remonta a bastantes años atrás.

Desde hace mucho tiempo, el Dr. Jordi Sabater Pi opina que el estudio de la aparición y desarrollo de una lateralidad motora en los primates -plasmada, posiblemente, en una dominancia manual- es una temática de gran importancia, máxime considerando su relación con los procesos de hominización inherentes a la especialización conductual.

Se trata de una cuestión de la que, hace algunos años, se conocía poco, ya que eran muy escasos los trabajos realizados con rigor científico sobre lateralidad funcional en primates no humanos.

Por este motivo, me sugirió iniciar un trabajo sobre la preferencia manual que mostraban los individuos que formaban uno de los grupos de chimpancés del Parque Zoológico de Barcelona.

Los estudié durante seis meses, en el año 1986, elaborando un etograma de aquellas actividades espontáneas motoras susceptibles de proporcionar indicios sobre las preferencias manual-podales de los individuos.

A raíz de este trabajo el Dr. Sabater me ofreció la posibilidad de colaborar con los Drs. J. Vauclair y J. Fagot, del CNRS (Centre Nationale de la Recherche Scientifique) de Francia, en la realización de un estudio sobre lateralidad y

pensaban llevar a cabo con la colección de gorilas del Zoológico de Barcelona.

Recogimos los datos en noviembre de aquel mismo año y los resultados fueron publicados en los años siguientes (Fagot, Vauclair & Colell, 1987 y Fagot & Vauclair, 1988).

Discutiendo con el Dr. Sabater la metodología y los resultados de este trabajo, pensamos que sería de gran interés hacer un estudio similar con otros póngidos. Especialmente los chimpancés, con su elevada capacidad cognitiva y manipulativa y sus conocidas conductas instrumentales, nos parecían los sujetos ideales para llevar a cabo un estudio de lateralidad manual.

Los Drs. Vauclair y Fagot nos facilitaron amablemente las medidas de los dos aparatos utilizados en su estudio al objeto de que pudieramos hacer una réplica del mismo con otras especies.

Una primera dificultad que tuvimos que afrontar fue el hecho de que no podríamos repetir, exactamente, el estudio realizado con los gorilas, dada la imposibilidad de emplear uno de los dos aparatos utilizados previamente: era demasiado frágil. Posiblemente los gorilas tienen más fuerza, pero la emplean menos; en cambio, los chimpancés son muy curiosos y exploran al máximo todas las posibilidades que les brinda un objeto nuevo.

Además, como resultado de nuestra experiencia, pensábamos que era posible mejorar la investigación, ampliando el número de pruebas a realizar y el total de registros obtenidos en cada una de ellas, así como incrementando, sensiblemente, el número

de sujetos de nuestra muestra. También decidimos que era importante considerar las preferencias manuales de los sujetos exhibidas en conductas espontáneas, especialmente en aquellas que implicasen la utilización de una sola mano.

Pensamos, asimismo, en la conveniencia de estudiar los orangutanes; casi no existía literatura sobre la lateralidad funcional de estos animales, de los cuales, en cambio, son muy conocidas las capacidades instrumentales que exhiben en cautividad.

Tales objetivos resultaban bastante ambiciosos dadas las dificultades (principalmente de medios y tiempo) que suponía el llevar a cabo un trabajo de este tipo: era evidente que la temática por su originalidad e interés podía ser objeto de una tesis doctoral.

Así, elaboramos un proyecto de tesis según el cual, para evaluar las preferencias manuales de los sujetos de nuestro estudio, los observaríamos mientras efectuaban una conducta simple, cotidiana ("recoger comida del suelo") y, asimismo, durante la realización de tareas nuevas y complejas.

Para poder llevar a término esta segunda parte de la investigación, decidimos utilizar uno de los aparatos empleados anteriormente (que en nuestra tesis recibe el nombre de "panel horizontal"), convenientemente reforzado, y construir unos nuevos que cumplieran dos requisitos -aparte de solidez suficiente-: complejidad manipulativa y resolución mediante acciones secuenciales. Así diseñamos las "cajas 1 y 2".

También nos interesaba disponer de un aparato cuya resolución implicase la utilización simultánea de ambas manos,

en acciones diferentes. La idea original del mismo, había sido fruto de una discusión sostenida con los Dres. Vauclair y Fagot, cuando recogíamos los datos de preferencia manual de los gorilas. El resultado de ello fue el "panel vertical".

En un principio, los sujetos de la muestra debían limitarse a los chimpancés y orangutanes del Zoo de Barcelona, institución con la que el Departamento de Psiquiatría y Psicobiología Clínica mantiene, desde 1987, un convenio de cooperación científica, pero, gracias a las ayudas económicas de la CIRIT ('Ajuts a Projectes de Recerca d'Investigadors Joves', AR88 y AR89) y del Departament d'Ensenyament de la Generalitat ('Beca de Formació d'Investigadors', 1989, 1990) y a la colaboración de los respectivos equipos directivos, pudieron estudiarse, además, los sujetos de los Zos de Valencia y Madrid y del Centro de Recuperación de Animales de Reus.

También aprovechamos una estancia de estudio en el Zaire, para registrar las preferencias manuales de cuatro chimpancés del Zoológico de N'Sele, en Kinshasa, dos de los cuales son bonobos (Pan paniscus), seguramente los únicos animales de esta especie con los que se ha realizado un estudio sistemático sobre este tema.

De la lectura de la bibliografía, de nuestros trabajos anteriores sobre el tema y de observaciones previas de los sujetos a estudiar, seleccionamos unos factores que considerábamos relevantes para nuestro estudio:

- contar con una muestra grande de sujetos, a ser posible con representantes de todas las edades y de ambos sexos.
- tener en cuenta la precisión manual requerida en las tareas, así como su grado de complejidad.

- considerar variables tales como la postura adoptada por el sujeto al utilizar sus manos y la posición del objeto manipulado respecto del sujeto.

En el año 1987, cuando inicié la recogida de datos sobre la conducta espontánea de los grupos de chimpancés del Zoo de Barcelona, eran muy escasos los trabajos realizados que hubiesen tenido en cuenta todas estos factores. Actualmente, algunos de los mismos han sido los que han proporcionado más luz sobre el controvertido tema de la lateralidad manual y sus orígenes.

Finalmente, quisiera concluir esta presentación de la tesis con una reflexión, tal vez sería mejor considerarla una pequeña digresión, sobre el trabajo realizado.

De toda investigación científica podemos valorar el interés y originalidad de la temática elegida, el rigor del método empleado, la validez de los resultados obtenidos, la coherencia entre los objetivos propuestos y las conclusiones del trabajo, la pequeña o gran aportación que representa al conjunto del saber humano. Pero en pocas ocasiones podemos adivinar qué ha significado para las personas que la han llevado a cabo: en las tablas de datos nunca se recogen los momentos buenos, tampoco los malos, los divertidos, los excelentes.

Por ello, me gustaría dejar constancia aquí de lo mucho que esta tesis me ha permitido aprender (iy no sólo acerca de la lateralidad manual de los chimpancés y los orangutanes!), mientras llevaba a cabo una de las actividades que más me gustan en el mundo: observar la conducta de los primates no humanos, nuestros parientes más próximos en la filogenia.

RESUMEN

Hemos realizado el estudio de la posible lateralidad manual de los sujetos de una muestra formada por 31 chimpancés comunes (Pan troglodytes), 2 chimpancés bonobos o pigmeos (Pan paniscus) y 3 orangutanes (Pongo pygmaeus), todos ellos en condiciones de cautividad.

Se ha observado a los individuos mientras llevaban a cabo la acción de recoger comida y, en algunos casos, otras conductas espontáneas. Asimismo, se han propuesto unas pruebas manipulativas específicas a una submuestra de sujetos (formada por 24 chimpancés comunes y 2 orangutanes), consistentes en cuatro aparatos cuya resolución exigía el empleo de una o ambas manos en acciones secuenciales y/o simultáneas, al objeto de obtener una recompensa (un ítem de comida).

El análisis de los datos muestra que la mayoría de los individuos estudiados exhibe una preferencia manual significativa en la acción de recoger comida. También podemos hablar de patrones de lateralidad manual individuales en 25 de los 26 sujetos que resolvieron, al menos, un aparato. Tanto la edad como la especie parecen ser aspectos relevantes al considerar la lateralidad manual de los sujetos.

Asimismo, se comprueba que hay una serie de factores en las conductas observadas y/o en las tareas propuestas, que facilitarían la expresión de la lateralidad manual de los sujetos, mientras otros tenderían a dificultarla.

A la luz de los resultados obtenidos, creemos posible afirmar que el estudio de la lateralidad manual de los chimpancés y los orangutanes nos proporciona modelos homólogos válidos para comprender el origen y desarrollo de dicha especialización conductual.

1. INTRODUCCION

1.1. Asimetrías funcionales en el ser humano

El ser humano presenta, en su organización cerebral, una actividad hemisférica claramente asimétrica, a nivel sensorial, motor, cognitivo y emocional (Walker, 1980).

Las asimetrías cerebrales se desarrollaron a partir de una estructura bilateral simétrica, probablemente como resultado de una adaptación biológica a determinadas presiones selectivas (Levy, 1977).

La primera referencia a una asimetría hemisférica funcional se encuentra en los trabajos de Broca, quien, en 1860, observó que lesiones en el hemisferio izquierdo ocasionaban cuadros de afasia (citado en Springer y Deutsch, 1985). Esta habilidad verbal del hemisferio izquierdo se consideró indicativa de otras habilidades del mismo hemisferio para todas las funciones de orden superior, generalizándose así la expresión de hemisferio dominante referida al hemisferio izquierdo.

No fue hasta casi 100 años más tarde en que se reconsideraron las posibilidades del hemisferio derecho y empezó utilizarse el término especialización en lugar de dominancia. De este modo, el procesamiento holístico, las habilidades espaciales y musicales y la decodificación emocional serían propias del hemisferio derecho, mientras que el hemisferio izquierdo se caracterizaría por un tipo de procesamiento analítico-secuencial y por sus habilidades lingüísticas (Kolb y Whishaw, 1986).

Estas diferencias genéricas pueden concretarse en una serie de funciones que se consideran lateralizadas en los seres humanos: la preferencia manual y el lenguaje son dos de las asimetrías más conocidas y estudiadas, pero no son las únicas. El reconocimiento de rostros, las expresiones faciales, las habilidades visuo-espaciales, los cambios espontáneos en la dirección de la mirada, las habilidades musicales y el conocimiento del esquema corporal, para citar algunas entre las más importantes, están controladas preferentemente por uno de los dos hemisferios cerebrales. (Falk, 1987).

El uso predominante de una mano es una asimetría asociada -en una significativa mayoría de la especie humana- al hemisferio izquierdo; por ello la mayoría de personas exhiben una dominancia manual diestra.

Asimismo, las habilidades lingüísticas también se encuentran vinculadas al hemisferio izquierdo. Entre los sujetos diestros, el 96% tiene lateralizado el lenguaje en este hemisferio y, aproximadamente el 70% de los seres humanos zurdos o ambidiestros, presenta también dicha lateralización verbal izquierda (Rassmussen y Milner, 1977).

La posible relación entre las asimetrías manuales y lingüísticas en el ser humano, es una pregunta abierta que puede ser considerada desde muy diversos enfoques. Nuestra formación etológica nos lleva a plantear la cuestión desde un punto de vista evolutivo.

Efectivamente, el origen y la propia existencia de estas asimetrías funcionales son algunos de los aspectos más debatidos de los procesos de la hominización conductual. Las cuestiones básicas formuladas sobre el tema hacen referencia al cuándo y por qué apareció una dominancia manual diestra en la evolución de los homínidos y cómo ésta se relaciona con la

lateralización del lenguaje.

¿Desde cuándo podemos hablar de una dominancia manual diestra en el hombre? Hay evidencias, en los restos fósiles, de que la lateralización de esta función existía ya en los homínidos.

En efecto, según Toth (1985), el uso predominante de la mano derecha lo encontramos ya en los útiles de piedra tallada del Paleolítico Inferior y Medio, procedentes de los yacimientos de Koobi Fora (Kenya) y Ambrona (España), con una antigüedad de 1.9 a 1.4 millones de años y de 0.4 a 0.3 millones de años, respectivamente. En la mayoría de los cantos rodados de donde se extraían las lascas, se observa un sentido de rotación hacia la izquierda, mientras que las lascas, significativamente, presentan el borde cortante orientado hacia la derecha. Este patrón corresponde al obtenido por un tallador diestro que sostenga el canto con la mano izquierda y percuta con la derecha. Los homínidos que fabricaron y utilizaron estos instrumentos líticos fueron Homo habilis, Homo erectus y presumiblemente Australopithecus boisei, por lo que Toth afirma que hace entre 1.9 y 1.4 millones de años ya se había desarrollado una lateralización funcional del cerebro homínido.

Además del análisis de los útiles líticos se ha utilizado una original técnica que permite conocer de forma indirecta la posible lateralización manual de los Homo sapiens neanderthalensis. Varios autores (Lumley, 1973; Trinkaus, 1983) han hipotetizado que los neandertales empleaban cuchillos de piedra para cortar objetos que sostenían entre los dientes. Inadvertidamente debían incidir también sobre el esmalte dental, lo que explicaría la presencia de estriaciones sobre la superficie de los dientes anteriores. Bermúdez de Castro y colaboradores (1988) analizaron macro y microscópicamente las marcas dentales presentes en diversos especímenes de los

yacimiento de Atapuerca/Ibeas (España), la Quina 5 (Francia) y Cova Negra (España), pertenecientes a homínidos del Pleistoceno Medio y Superior, llegando a la conclusión de que, efectivamente, las estriaciones eran el resultado de un proceso antemortem, probablemente producidas por lascas cortantes y -en base a la direccionalidad de los cortes- realizadas por homínidos diestros.

Desde una perspectiva funcional (Toth, 1985; Bermúdez de Castro et al., 1988) podemos afirmar que el género Homo, y posiblemente Australopithecus, están lateralizados. Diversos estudios confirman esta lateralización también a nivel estructural: Holloway y De La Coste-Lareymondie (1982) examinaron las asimetrías presentes en los cráneos de 190 homínidos (Australopithecus, Homo erectus y Homo sapiens neanderthalensis) y hallaron que el patrón petalial de las asimetrías no difería significativamente del de los Homo modernos.

Aunque aceptemos que el hombre presenta desde sus orígenes una preferencia manual determinada y, seguramente otras funciones lateralizadas, quedan aún muchas dudas por resolver. ¿Por qué la mano derecha? o, expresado de otro modo, ¿por qué el hemisferio izquierdo para el lenguaje y la preferencia manual?

Existen dos posturas teóricas claramente diferenciadas que intentan responder a estas preguntas. Una considera el lenguaje fruto de una larga historia evolutiva, desarrollo último de las vocalizaciones de los primates: la otra, en cambio, afirma que la capacidad lingüística es un logro relativamente reciente, posterior a la adquisición de unas habilidades manipulativas considerables, una comunicación gestual elaborada y, ciertamente, un dextrismo manual establecido.

Siguiendo a Frost (1980) denominaremos "hipótesis del lenguaje" a la primera y "hipótesis de la conducta instrumental" a la segunda. Veamos algunos de los principales exponentes de ambas posiciones teóricas, refiriéndonos, en primer lugar, a los autores que defienden la hipótesis de la conducta instrumental.

Hewes planteó, en 1973, que un lenguaje gestual podía ser suficiente para mantener la fabricación de instrumentos y otras tradiciones culturales; destacaba la dificultad de situar en las vocalizaciones de los primates el origen de un lenguaje proposicional, dado el carácter emocional de las mismas. Además citaba las evidencias anatómicas (Lieberman et al, 1972) que demostraban la adquisición relativamente reciente de una capacidad lingüística fonatoria-articulatoria compleja; la reconstrucción del tracto faríngeo de los neandertales (cuyos restos datan de hace sólo 150.000 años), evidenciaba una imposibilidad física de producir y articular la vasta y rica gama de sonidos que constituyen el habla humana. Por ello, Hewes propuso el origen gestual del lenguaje. Dado que en los seres humanos hay una asociación entre preferencia manual diestra y dominancia hemisférica izquierda, sugirió que las presiones selectivas, producto de un requerimiento mayor de precisión manual para la utilización y la fabricación de instrumentos, habrían involucrado un desarrollo paralelo del lenguaje gestual-manual, controlado por el mismo hemisferio izquierdo.

Esta hipótesis, se vió favorecida por las investigaciones de Kimura (1976, 1979), que confirmó la existencia de una íntima relación entre actividad manual y lenguaje, al observar en cerebros humanos la superposición de los substratos neurales mediadores del habla y de la actividad manual.

Frost (1980), reconsidera las aportaciones de Hewes y

Kimura y afirma que la dominancia manual diestra y la comunicación gestual elaborada habrían evolucionado antes que el habla. La utilización preferente de la mano derecha y la representación lateralizada del lenguaje, serían una consecuencia de la especialización diferencial de los miembros superiores, requerida para el uso y la fabricación de instrumentos.

De hecho, la conducta instrumental se caracteriza por el empleo asimétrico de las manos: generalmente, la mano izquierda sostiene o mantiene inmóvil el objeto que está siendo manipulado, mientras la mano derecha realiza unos movimientos de prensión y de manipulación que requieren mayor habilidad y precisión.

Frost (1980) sugiere que la especialización manual necesaria para el mantenimiento de una conducta instrumental sistemática, habría seleccionado una lateralización cerebral durante la evolución hominoidea, que, progresivamente, afectaría a otras funciones más complejas, entre ellas el lenguaje.

Para Calvin (1982), el rápido desarrollo del cerebro homínido, la preferencia manual diestra y el lenguaje, habrían tenido un origen común en la selección de los circuitos neurológicos involucrados en una conducta instrumental específica, altamente adaptativa: el lanzamiento de piedras, con una mano, para cazar o ahuyentar pequeños animales.

Aunque la línea de razonamiento seguida por los autores mencionados es coherente, presenta, sin embargo, algunos problemas que no pueden ser obviados. La dificultad mayor con la que se enfrenta esta hipótesis de la conducta instrumental, se centra en la transición de un sistema de lenguaje gestual a uno vocal.

Como veremos a continuación, otros autores opinan que aún en el supuesto de que los procesos cognitivos requeridos para la fabricación de útiles líticos no sean muy diferentes de los necesarios para generar el lenguaje, ello no presupone, forzosamente, la prioridad de aparición de la conducta instrumental respecto de las capacidades lingüísticas.

Según Holloway (1969), los primeros homínidos debían tener una conducta similar al lenguaje, ya que ello se reflejaba en su conducta instrumental. Para este autor, la fabricación de útiles líticos reúne las mismas características de transmisión tradicional, productividad, dualidad, semánticidad y gramaticalidad del lenguaje y no hubiese sido posible desarrollarla de haber carecido de un sistema de comunicación simbólico.

Para Falk (1980, 1987) y Bradshaw (1988) el lenguaje vocal humano es un desarrollo de los sistemas vocálicos de nuestros ancestros primates. Se trataría, por tanto, de una adquisición temprana de los homínidos, mientras que el uso preferente de la mano derecha se desarrollaría más tarde, debido a un "efecto de campo" neurológico del hemisferio izquierdo (fig.1); la especialización del hemisferio izquierdo, que inicialmente estaría limitada al control de las áreas de asociación relacionadas con el aparato vocal, se habría extendido hasta incluir las áreas de asociación adyacentes, relacionadas con las regiones de la mano derecha, una vez el bipedismo se hubiese establecido como sistema prioritario de marcha, liberándose, en consecuencia, las extremidades anteriores de las estrictas obligaciones locomotoras.

Steklis (1985) recoge una serie de estudios que aportan datos sobre las características de las vocalizaciones de los primates no humanos actuales, lo que le permite concluir que las llamadas efectuadas por diversos géneros de primates

pertenecientes al suborden de los Anthroidea, no son simplemente expresiones elementales, sino que muchas de ellas se caracterizan por su complejidad estructural (sintaxis) y funcional (semántica). Estos resultados parecen favorecer las hipótesis de un origen vocal del lenguaje, asociado a una temprana lateralización hemisférica, ya que -como abordaremos más adelante- la organización lateralizada de las funciones lingüísticas también existe en algunos primates no humanos.

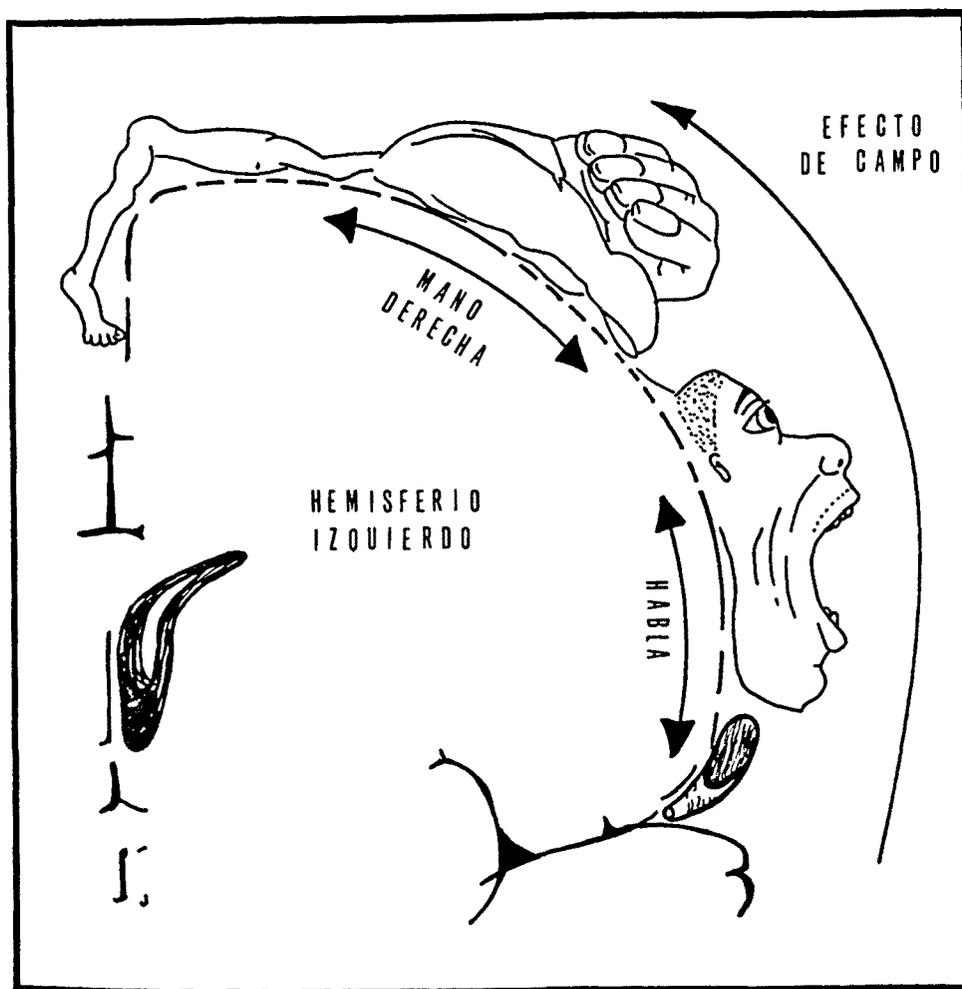


Fig.1. Hipótesis del "Efecto de Campo Unidireccional" propuesta por D. Falk (1980). Según la misma, el habla precedió al dextrismo.

Parece bastante evidente que ninguna de las hipótesis expuestas, que algunos de los propios autores que las han formulado (Frost,1980; Falk,1980) reconocen como especulativas, puede ser comprobada con los datos que actualmente poseemos sobre los procesos de hominización.

Podría creerse que nuestra pregunta inicial, referida al origen y desarrollo de las asimetrías manuales y lingüísticas en el ser humano, no tiene una respuesta concluyente, ni siquiera una adecuada aproximación empírica (exceptuando los ya citados estudios de restos fósiles). Pero sin abandonar la perspectiva evolucionista, tenemos otra posibilidad para abordar este tema: la realización de estudios comparativos, observando primates humanos y no humanos.

Ciertamente, no podremos abordar el tema de las asimetrías lingüísticas, porque los primates no humanos no utilizan un lenguaje vocal articulado de características semejantes al de los seres humanos; pero, dado que los primates no humanos sí hacen un uso abundante y diverso de sus manos, los podemos utilizar como "fósiles vivientes" para el estudio de las asimetrías manuales. En este marco se encuadra precisamente el tema que vamos a tratar en esta tesis: las preferencias manuales de los chimpancés y los orangutanes.

Como último punto describiremos aquí, aunque sea muy someramente, los aspectos básicos que se conocen sobre la lateralidad manual humana, lo que nos servirá de criterio referencial en la discusión de los resultados obtenidos en nuestro trabajo.

Como afirmábamos al inicio de este capítulo, se acepta, en general, que la especie humana tiene una lateralidad manual claramente definida y muy direccional; casi el 90% de la población humana es diestra, un 10% zurda y un porcentaje

mínimo puede considerarse ambidiestra (Annett, 1970). Además, diversos estudios (Hecaen & Ajuriaguerra, 1963; Corballis, 1983) señalan que la preferencia por el uso de la mano derecha es independiente de la procedencia social, geográfica o cultural de la muestra considerada.

De todos modos, la lateralidad manual no es una característica invariable de un individuo, como podría ser el color de los ojos. Ya Gesell y Ames, en 1947, habían destacado la complejidad de este rasgo, afirmando que no podía hablarse de dos patrones únicos de dominancia manual.

Todo estudio sobre lateralidad debería considerar la estabilidad temporal de la preferencia manual mostrada y la consistencia entre tareas o actividades diversas. De hecho, se producen variaciones de la lateralidad manual a lo largo del desarrollo ontogenético del ser humano (Gesell & Ames, 1947) y, además, se observan casos de lateralidad mixta, es decir, sujetos que utilizan una mano u otra en función de la tarea que llevan a cabo.

En una investigación reciente (Lansky et al, 1988) realizada con un total de 2083 individuos adultos se obtuvo que solo un 2.4% de la muestra podían ser considerados zurdos y un 70% diestros. El 27.6% restante presentaban una lateralidad manual mixta, utilizando preferentemente la mano izquierda (zurdos mixtos) o la derecha (diestros mixtos) para escribir, pero empleando la otra mano para realizar una o más de las restantes actividades propuestas -dibujar, utilizar unas tijeras, usar un cepillo de dientes y lanzar una pelota-.

Estos resultados confirmaron los obtenidos por Annett (1972), con una muestra de 2000 sujetos. En este estudio se observó que el 30% de los individuos que se consideraban a sí mismos diestros utilizaban la mano izquierda en tareas tales

como cortar con tijeras o enhebrar una aguja. De hecho, la acción más lateralizada de todas las propuestas fue - aparte de escribir, preferencia que tiene una clara significación cultural- golpear con un martillo y, en menor medida, lanzar un objeto hacia un objetivo, habilidades ambas muy relacionadas con las actividades de los primeros homínidos, de modo que, como ya hemos mencionado anteriormente, se ha sugerido que las presiones selectivas relacionadas con este tipo de destrezas podrían haber especializado un lado del cerebro y su correspondiente mano asociada.

Esta lateralización se ha mantenido a lo largo de la historia de la humanidad. Coren y Porac (1977) analizaron 1180 representaciones artísticas realizadas entre el año 3000 a. J.C. y 1950 d. J.C. y obtuvieron que el 92.6% de las pinturas suponían el uso de la mano derecha. Además, la distribución temporal indicaba que este porcentaje de dextrismo se había mantenido casi inalterable a lo largo de 50 siglos.

1.2. Asimetrías funcionales en otros animales.

La dominancia manual a nivel de especie, no parece darse en otros vertebrados superiores, aunque sí hay evidencias de la existencia de una lateralización cerebral, en algunas estructuras y funciones, en varios "phyla" del reino animal (Denenberg, 1981; Glick, 1985).

A nivel funcional, los estudios que aportan más datos en este sentido, son los de Nottebohm (1977, 1980) sobre la lateralización del canto en los paseriformes y el de Denenberg y colaboradores (1978) sobre la lateralización cerebral de las ratas como consecuencia de experiencias tempranas.

De acuerdo con Levy (1988), es lícito pensar que estas asimetrías funcionales son analogías, debidas a presiones selectivas comunes, fruto de la organización neural óptima, relacionada con asimetrías moleculares compartidas por todos los organismos vivos. Así, la especialización del hemisferio izquierdo para secuencias complejas de vocalizaciones sería común a paseriformes y humanos y el hemisferio derecho controlaría la expresión de las emociones en ratas y seres humanos.

Pero es el estudio de las asimetrías en los primates no humanos -especialmente en los póngidos, filogenéticamente más cercanos al hombre- el que nos permitirá comprender mejor la evolución de la lateralización cerebral, ya que posibilita la utilización de modelos homólogos que nos dan una perspectiva más ajustada del desarrollo de esta especialización neural.

En este tipo de investigaciones, se utilizan unos métodos que permiten detectar las asimetrías de los primates. Falk (1987) expone los más usuales:

1. Exploración clínica en sujetos que presentan lesiones cerebrales, o con el cuerpo calloso quirúrgicamente seccionado, y también en sujetos sanos a los que se inyecta amital sódico en las arterias carótidas.

2. Test de escucha dicótica y tests visuales taquisoscópicos en individuos intactos.

3. Estudios electrofisiológicos (EEG, potenciales evocados...).

4. Estudios anatómicos.

5. Observaciones de asimetrías somatosensoriales y motoras.

Los dos últimos métodos son los más frecuentemente utilizados por los autores de los trabajos que consideran,

respectivamente, las asimetrías estructurales y las asimetrías funcionales de los primates no humanos.

1.3. Asimetrías en primates no humanos.

1.3.1. Asimetrías estructurales.

Como es sabido, las asimetrías funcionales de los hemisferios cerebrales se acompañan de las asimetrías estructurales correspondientes.

Fue Cunningham, en 1892, el primero en advertir la existencia de asimetrías entre los hemisferios cerebrales derecho e izquierdo del ser humano (citado en LeMay et al., 1980). Destacaba, especialmente, la distinta longitud y altura de la parte final de las cisuras de Sylvio derecha e izquierda. Estudió también los cerebros de diversas especies de póngidos y monos, concluyendo que macacos y chimpancés, al igual que los seres humanos, presentaban una cisura sylviana de mayor longitud en el hemisferio izquierdo que en el derecho, mientras que en este último la parte final se encontraba a una altura mayor.

En 1968 Geschwind y Levitsky confirmaron las observaciones de Cunningham, demostrando que, en efecto, existen inequívocas diferencias anatómicas entre los dos hemisferios cerebrales, especialmente en las regiones temporoparietales. Estos autores aportaron datos sobre la extensión del plano temporal en los hemisferios izquierdo y derecho de los seres humanos, que favorecía, en amplitud, al hemisferio izquierdo.

A partir de estas evidencias se inició una línea de investigación sobre las asimetrías estructurales del cerebro de los primates, no humanos y humanos.

Los resultados obtenidos hasta el momento parecen apoyar la hipótesis de una relación entre asimetrías anatómicas y lateralidad funcional, al menos en los seres humanos. Así, la cisura sylviana derecha termina en un punto más alto que la izquierda en los individuos diestros, pero ocurre lo contrario en los zurdos (LeMay y Culebras, 1972, citado en LeMay, Billig y Geschwind, 1980). Además, en estos últimos el número de asimetrías es menor (Galaburda, LeMay, Kemper y Geschwind, 1978). Por otra parte, la amplitud mayor del plano temporal izquierdo se ha relacionado con las habilidades lingüísticas, ya que esta región del cerebro se superpone con el área de Wernicke, implicada en el lenguaje (Geschwind y Levitsky, 1968).

Numerosos estudios han revelado que éstas y otras asimetrías anatómicas (no solo de los hemisferios cerebrales, sino de las paredes laterales de los cráneos), son comunes a hombres, gorilas (Le May y Geschwind, 1975, 1979; Groves y Humphrey, 1973), orangutanes (Le May y Geschwind, 1975), chimpancés (Yeni-Komshian y Benson, 1976; LeMay, 1976), papiones (Cain y Wada, 1975) y macacos rhesus (Falk, Cheverud, Vannier y Conroy, 1986) .

Nos gustaría concluir esta brevísima aproximación al tema de las asimetrías estructurales, recordando la reflexión con la que Yeni-Komshian y Benson (1976) concluían su investigación sobre las asimetrías de los lóbulos temporales del cerebro en los seres humanos, chimpancés y macacos rhesus. Dichos autores se expresaban en los siguientes términos: "Si la hipótesis de que las asimetrías anatómicas están asociadas con asimetrías funcionales es correcta, las asimetrías en las funciones hemisféricas (capacidad lingüística, dominancia manual...) no debe-

rían estar limitadas a los seres humanos y por tanto es predecible la existencia de asimetrías funcionales en el chimpancé" ... y en otros primates que presenten asimetrías estructurales similares a las existentes en los hemisferios cerebrales humanos (el añadido es nuestro).

1.3.2. Asimetrías funcionales (no manuales).

Como acabamos de ver, la existencia de asimetrías estructurales entre los hemisferios cerebrales, a nivel de población, parece bastante clara en algunos grupos de primates no humanos. Sin embargo, no ocurre lo mismo con las asimetrías funcionales, tal como veremos a continuación.

Presentamos, en primer lugar, una revisión de los principales trabajos realizados sobre lateralidad funcional, excluyendo aquellos relacionados con el uso de las manos, que serán estudiados posteriormente (véase apartado 1.3.3).

Destacan, aquí, los trabajos realizados con diversas especies del género Macaca. Dewson (1977, 1978) estudió macacos rhesus (Macaca mulatta) y macacos de Java (Macaca fascicularis) y observó que ablaciones del tercio medio de la circunvolución temporal superior izquierda, pero no de la derecha deterioraban la ejecución de una tarea de discriminación y memoria de un sonido. Petersen et al. (1978) realizaron un estudio con 5 macacos japoneses (Macaca fuscata), sobre el procesamiento auditivo diferencial de vocalizaciones emitidas por miembros de su propia especie. Los resultados obtenidos mostraban el papel relevante del oído derecho (hemisferio izquierdo) en la tarea de discriminación propuesta.

Jason y colaboradores (1984), llegaron a la conclusión de

que en una muestra de 9 macacos rhesus (Macaca mulatta) se daba una asimetría funcional, que implicaba una dominancia hemisférica izquierda para la ejecución de tareas con una componente visuo-espacial alta, ya que los resultados empeoraban como resultado de lesiones provocadas en el hemisferio izquierdo, pero no en el derecho, de los monos estudiados. Estos resultados son consistentes con los obtenidos por Hopkins et al. (1990) tras la observación de dos macacos rhesus (Macaca mulatta), mientras llevaban a cabo una tarea de procesamiento de estímulos visuales complejos presentados unilateralmente. Ambos sujetos, 2 machos jóvenes con el cerebro intacto, reaccionaban más rápidamente cuando los estímulos eran presentados en el campo visual derecho, lo que podría indicar una capacidad de discriminación mayor por parte del hemisferio izquierdo.

Las asimetrías funcionales también han sido estudiadas en otras especies. En 1984, Pohl realizó un estudio sobre discriminación auditiva en papiones, trabajando con 4 sujetos. Dos de ellos presentaron una ventaja evidente de su oído izquierdo sobre el derecho, mientras que en los otros dos individuos la ventaja variaba en función del estímulo presentado (tonos puros, coros, vocales y mezcla de consonantes y vocales).

De todos modos, la existencia de una lateralidad funcional en los primates no humanos no es clara. Hay estudios que dan resultados negativos, como el de Overman y Doty (1982), que no encuentran una especialización hemisférica para el análisis de rostros en 6 macacos de cola de cerdo (Macaca nemestrina), aunque los resultados obtenidos en este trabajo podrían ser explicados por la inmadurez de los sujetos observados. En efecto, Hamilton y Vermeire (1983), realizaron un estudio con 18 macacos rhesus (Macaca mulatta), a los que se había seccionado el cuerpo calloso y encontraron una especialización

hemisférica en un subgrupo de sujetos. Las hembras adultas obtenían resultados mucho mejores que los machos jóvenes, en una tarea de discriminación de caras, presentadas a su hemisferio izquierdo. Dado que, considerando la totalidad de la muestra, los sujetos más mayores tendían a mostrar una mayor lateralización hemisférica, los autores propusieron que las diferencias observadas entre los individuos podían ser debidas más al factor edad que al sexo.

No deja de ser sorprendente la escasez de investigaciones sobre lateralidad funcional en otras especies de primates y la casi total ausencia de ellas al considerar los póngidos.

Los únicos estudios que conocemos han sido realizados con chimpancés (Pan troglodytes).

En dos de estos trabajos se han observado los movimientos oculares laterales de los sujetos, que se producían espontáneamente durante la interacción con el observador o mientras llevaban a cabo diversas tareas. Es sabido desde hace tiempo, que la estimulación eléctrica de un hemisferio, produce, en humanos, movimientos conjugados de los ojos en la dirección opuesta al lado estimulado (Penfield y Roberts, 1959), y, asimismo, que los movimientos oculares laterales que se producen espontáneamente en los seres humanos, son consistentes en su dirección, de modo que podemos hablar de sujetos con movimientos laterales hacia la izquierda y sujetos con movimientos laterales hacia la derecha (Bakan, 1971).

En el trabajo de O'Neil et al. (1978) la muestra fue de 8 chimpancés, criados en condiciones de laboratorio y que habían recibido entrenamiento lingüístico: 4 adolescentes y 4 crías. Sólo los dos sujetos de más edad presentaron una asimetría significativa en la dirección de los movimientos laterales oculares. Ambos individuos -un macho y una hembra- exhibieron

una marcada tendencia a mover los ojos hacia la izquierda. La dirección del movimiento lateral de los ojos se registraba, únicamente, cuando los sujetos rompían el contacto visual con el observador, o con los otros chimpancés, siempre que esta desviación de la mirada no fuese debida a algún estímulo externo. O'Neil y colaboradores concluían que la asimetría en la direccionalidad de los movimientos oculares de los dos sujetos más mayores de su muestra, podía reflejar una activación hemisférica lateralizada, similar a la que presentan los seres humanos.

Muncer (1982) observó a dos hembras de chimpancé, de 5 años, que también habían sido sometidas a entrenamiento lingüístico. Propuso tres tareas distintas a los sujetos, que requerían habilidades de producción y comprensión verbal. Una de las chimpancés hizo un número significativamente mayor de movimientos oculares laterales hacia la derecha en todas las situaciones, mientras que la otra no presentó una diferencia significativa en la direccionalidad de sus movimientos oculares, en ninguna de las tres tareas propuestas. Muncer atribuye este resultado a la diferencia de edad existente entre las hembras. La que no mostró preferencia alguna era 6 meses menor que su compañera y estaba mucho menos desarrollada - también sus habilidades lingüísticas eran inferiores-. Muncer opina que sus resultados son consistentes con los obtenidos en el estudio de O'Neil et al. (1978) y que reflejan un modelo de especialización del hemisferio izquierdo para determinadas funciones.

Otro tipo de investigación fue llevada a cabo por Hopkins y Morris (1989) con dos machos adultos de chimpancé, que habían recibido entrenamiento lingüístico. Propusieron a los sujetos una tarea de discriminación visuo-espacial, en la que la presentación de los estímulos se hacía alternando los campos visuales. Los dos chimpancés realizaban la tarea más

rápidamente cuando los estímulos eran presentados en su campo visual izquierdo.

Por otra parte, Hopkins et al. (1990) estudiaron a estos mismos sujetos y a un tercero -una hembra adulta de chimpancé que también había sido entrenada en el uso del "Yerkish", un lenguaje simbólico- mientras realizaban una tarea de procesamiento de formas visuales complejas, presentadas unilateralmente. En este caso, los resultados obtenidos reflejaron también una ventaja significativa del hemisferio derecho.

Los tres chimpancés de éste último estudio demostraron asimismo una mejor capacidad del hemisferio derecho para la discriminación de rostros humanos quiméricos (Morris et al., en prensa, citado en Hopkins et al., 1990).

En todo caso, aunque las investigaciones descritas son sugerentes y consideran diversas funciones que están lateralizadas en los humanos (reconocimiento de rostros, habilidades lingüísticas,...), el problema que presentan los estudios expuestos es el número de sujetos contemplados, siempre demasiado bajo para poder hacer inferencias significativas, a nivel de especie, sobre la direccionalidad de la lateralización.

Cabe destacar, también, que los resultados obtenidos en la mayoría de los trabajos revisados, presentan un patrón de asimetrías funcionales para los primates estudiados no siempre similar al de los seres humanos. Así, a juzgar por los datos recogidos se diría que, en los macacos, el hemisferio izquierdo parece estar especializado tanto en la discriminación de vocalizaciones como en habilidades de tipo visuo-espacial.

Esto no ocurre en los pocos trabajos realizados con chim-

pancés, que sí muestran un modelo de especialización hemisférica -en cuanto a procesamiento de estímulos visuo-espaciales y reconocimiento de rostros- semejante al nuestro; ahora bien, se trata sólo de asimetrías funcionales mostradas por tres sujetos, que por cierto, también son diestros (Hopkins, Washburn and Rumbaugh, 1989) y "hablan" (Savage-Rumbaugh, 1986).

Creemos que los estudios aquí expuestos aportan datos relevantes para el estudio de la lateralidad funcional en los primates no humanos, pero no hay duda de que son insuficientes para poder extraer conclusiones definitivas al respecto.

Un aspecto que nos gustaría destacar es la importancia de realizar estudios utilizando técnicas no invasivas, trabajando con animales de cerebro intacto. Aunque las técnicas de lesión parcial y/o de sección del cuerpo calloso son importantes para comprender el funcionamiento cerebral y las asimetrías hemisféricas, revelan poco acerca de la lateralidad funcional de sujetos con cerebros intactos. Además de los problemas éticos que puede presentar el uso de tales técnicas en animales tan evolucionados como los primates no humanos y de ellos, en particular, los póngidos.

Si consideramos la preferencia manual como manifestación de una lateralización hemisférica -en los seres humanos, es la asimetría motora más fácilmente identificable- podemos realizar observaciones y pruebas conductuales, sin necesidad de intervenir directamente sobre los sujetos objeto de estudio.

Como veremos en el próximo apartado, las investigaciones sobre este aspecto han sido mucho más numerosas que las realizadas sobre cualquier otro tipo de asimetría funcional, aunque no siempre los resultados obtenidos han contribuido clarificar nuestro conocimiento sobre la lateralización

cerebral de los primates no humanos, tema que se revela cada vez más complejo.

1.3.3. Asimetrías funcionales: lateralidad manual.

La existencia de una lateralidad, preferencia o dominancia, manual en las diversas especies de primates no humanos es uno de los aspectos que se revelan más controvertidos al abordar el tema de las asimetrías funcionales.

Aunque la utilización de las manos es fácilmente observable, durante mucho tiempo se había descuidado este aspecto, tal vez por el enfoque anátomo-fisiológico de la mayoría de estudios realizados sobre las asimetrías animales. De hecho, hasta hace muy pocos años, los trabajos sobre el tema eran casi inexistentes; pero últimamente las publicaciones al respecto han sufrido un incremento espectacular.

En los próximos apartados nos proponemos presentar una revisión completa y detallada de las investigaciones más relevantes sobre un tema, en el que la heterogeneidad de metodologías empleadas y especies observadas es la norma.

Con el objeto de facilitar la ubicación de las especies de primates que se mencionan en esta revisión bibliográfica, incluimos la siguiente tabla (n.1), que recoge la propuesta de Napier y Napier (1985) sobre la taxonomía de los primates actuales. Indicamos, asimismo, los géneros a los que pertenecen las especies de primates no humanos que han sido objeto de trabajos sobre lateralidad manual (tabla n.1bis).

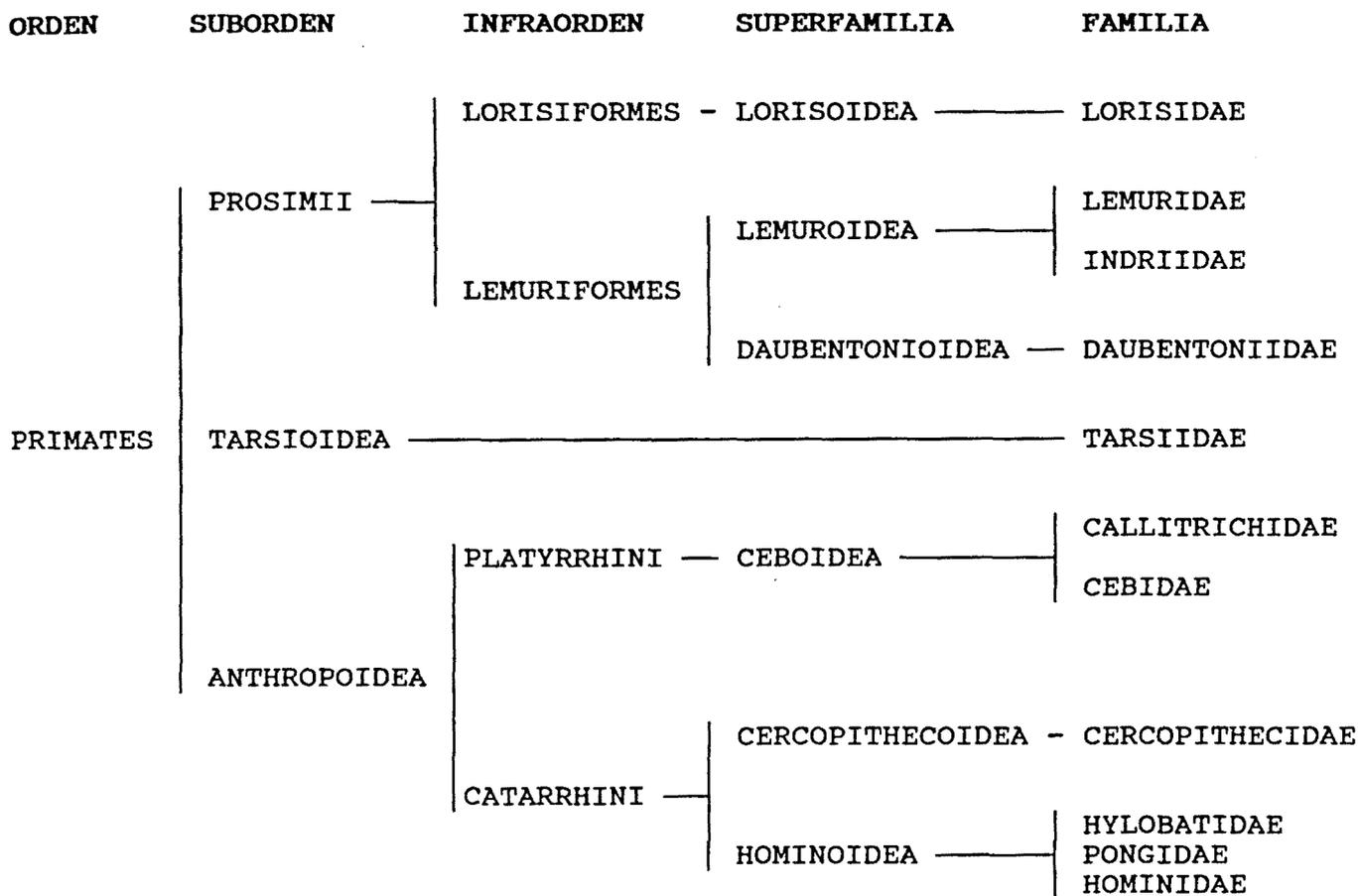


Tabla n.1: Taxonomía de los primates actuales según J.R. Napier y P.H Napier (1985).

LORISIDAE -	<u>Galago</u>	CERCOPITHECIDAE -	<u>Cercopithecus</u> <u>Erythrocebus</u>
LEMURIDAE -	<u>Hapalemur</u> <u>Lemur</u> <u>Varecia</u>		<u>Macaca</u> <u>Mandrillus</u> <u>Papio</u> <u>Rhinopithecus</u>
CALLITRICHIDAE -	<u>Callithrix</u>	HYLOBATIDAE -	<u>Hylobates</u>
CEBIDAE -	<u>Ateles</u> <u>Cebus</u> <u>Saimiri</u>	PONGIDAE -	<u>Gorilla</u> <u>Pan</u> <u>Pongo</u>

Tabla n.1bis. Familias y géneros de primates no humanos con los que se han realizado estudios u observaciones de lateralidad funcional (preferencia manual).