

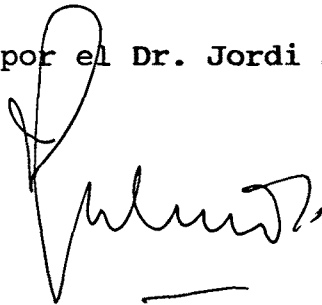
LATERALIDAD MANUAL EN
CHIMPANCES (Género Pan) Y
ORANGUTANES (Pongo pygmaeus)

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 -

5.4.1. Edad, sexo y preferencias manuales.

En el apartado 5.1. se consideraron las preferencias manuales mostradas por los sujetos en función de su sexo y edad. En cambio, no nos pareció oportuno hacer este análisis a nivel de muestra para todas y cada una de las acciones de resolución de los aparatos, ya que las mismas formaban parte de una secuencia conductual. Sin embargo, creemos enriquecedor exponer un comentario de tipo cualitativo (el tamaño de las submuestras no permite un tratamiento estadístico) considerando los perfiles de lateralidad manual de los 24 chimpancés que hicieron, al menos un aparato.

| <u>Edad</u> | <u>Sexo</u> | <u>N</u> | <u>Z</u> | <u>ZM</u> | <u>M</u> | <u>DM</u> | <u>D</u> |
|-------------|-------------|----------|----------|-----------|----------|-----------|----------|
| 0-7 años | machos | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 |
| | hembras | 9 | 8 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | total: | 12 | 8 | 0 | 0 | 3 | 1 |
| >7años | machos | 6 | 1 | 0 | 1 | 1 | 3 |
| | hembras | 6 | 0 | 1 | 0 | 1 | 4 |
| | total: | 12 | 1 | 1 | 1 | 2 | 7 |
| Total | | 24 | 9 | 1 | 1 | 5 | 8 |

Tabla n. 64. Perfiles de lateralidad manual de los chimpancés que realizaron, al menos, un aparato, en función de su sexo y edad.

Se observa que la mayoría de adultos (9 de 12, un 75%) se encuentra en los grupos de diestros mixtos y diestros, mientras que la mayoría sujetos menores de 8 años (8 de 12, un 67%) son zurdos. De la lectura de la tabla se infiere que esto último es debido a que 8 de las 9 hembras infantiles (un 89%) son zurdas. Por el contrario, todas las hembras adultas, excepto una, se encuentran en los grupos de diestros mixtos y diestros.

5.4.2. Relaciones parentales y preferencias manuales.

Los grupos A, B y D de chimpancés son los únicos formados por individuos relacionados genéticamente. Todos los sujetos de estos grupos han realizado, al menos, un aparato, por lo que conocemos sus perfiles de lateralidad manual.

En la tabla n.65, detallamos la lateralidad manual de los miembros de las parejas de progenitores y la lateralidad manual de la correspondiente prole.

| <u>Padre</u> | | <u>Madre</u> | | <u>Hijo-a</u> | |
|--------------|------|--------------|------|---------------|------|
| BOLONDO | - d | BATA | - d | CHOLO | - D |
| BOLONDO | - d | CHITA | - d | LLAMPEC | - DM |
| BOLONDO | - d | PECAS | - ZM | DESI | - D |
| BOLONDO | - d | VIEJA | - DM | PRINCESA | - DM |
| BOLONDO | - d | CUCA | - ? | BONDO | - DM |
| LLAMPEC | - DM | PECAS | - ZM | SHEILA | - Z |
| CHOLO | - D | NINA | - D | SERAFIN | - D |
| CHOLO | - D | GIGI | - D | MARIA | - D |
| COCO | - D | MIRINDA | - D | CHISPI | - Z |

Tabla n.65. Relaciones parentales y preferencias manuales exhibidas por los sujetos.

d = preferencia manual diestra (sujetos estudio Boleda et al. 1975).

D = diestro DM = diestro mixto;

Z = zurdo ZM = zurdo mixto

? = no se tienen datos de la lateralidad manual del sujeto

Las preferencias manuales de los individuos "Bolondo", "Bata" y "Chita", fallecidos al iniciar nuestro estudio, nos son conocidas gracias al trabajo de Boleda et al. (1975), que analizaron la posible lateralidad manual de estos sujetos en las acciones de "manipular objetos", "pedir alimento" y "beber con la mano" entre otras. "Bata" y "Chita" exhibieron una preferencia por el uso de la mano derecha en todas las actividades contempladas, mientras que "Bolondo" se mostró

diestro en la mayoría de ellas. Aunque la metodología empleada en este estudio y el número de registros obtenidos por sujeto no fue muy elevado, utilizaremos estos datos como referencia, ya que, cuanto menos, si parecen indicar una cierta tendencia por el uso de una mano (se da una consistencia interacciones). De "Cuca", madre de "Bondo" no tenemos datos.

En 8 de las 9 parejas consideradas, el hijo-a mostraba la misma direccionalidad en la mayoría de las preferencias manuales exhibidas que uno de sus progenitores.

De las 6 parejas en que los padres mostraban la misma preferencia manual, sólo en una la cría ("Chispi") presenta una direccionalidad de las preferencias de signo contrario.

De las dos parejas en que los padres tenían preferencias manuales opuestas, en una la hija ("Desi") exhibía la misma preferencia manual que el padre, mientras que en el otro caso, la hija ("Sheila") mostraba una preferencia manual zurda, como la madre.

En general, la lateralidad manual de la prole parece seguir el patrón conductual de los padres. Es difícil discernir si esta coincidencia es fruto de un factor hereditario o del aprendizaje por imitación de la madre, con la que los chimpancés pasan en estrecho contacto la mayor parte del tiempo de su niñez. Esta última explicación no parece pausable en los casos de "Desi" y "Chispi", que exhiben unas preferencias manuales opuestas a las de sus madres. Sobre todo ésta última, que tiene sólo a su madre como modelo a imitar, con la que comparte una instalación de reducidas proporciones desde el momento de su nacimiento.

5.4.3. Origen de los sujetos, condiciones físico-sociales de su entorno cotidiano y preferencias manuales.

Si agrupamos a los sujetos en dos submuestras correspondientes a animales nacidos en zoos y animales nacidos en su hábitat natural, observamos que no podemos aplicar una prueba de significación estadística para comparar las distribuciones de las preferencias manuales en los sujetos de los dos grupos. Tanto si contemplamos las preferencias manuales exhibidas en la acción de recoger comida por los sujetos de nuestra muestra de 33 chimpancés, como si nos limitamos a comparar los perfiles de los sujetos que realizaron los aparatos, tenemos una submuestra de sujetos originarios de zoos y criados por sus madres de tan sólo 9 individuos. Además estos sujetos son todos bastante jóvenes y 7 de ellos proceden del mismo parque zoológico, por lo que todas estas variables podrían enmascarar cualquier posible diferencia debida al origen de los sujetos.

Del mismo modo, las submuestras correspondientes a zoos diversos son excesivamente pequeñas o están formadas por individuos relacionados genéticamente, por lo que la realización de un análisis estadístico en función de la riqueza ambiental físico-social del entorno de los sujetos no nos parece pausable, si no queremos caer en el mismo error imputado a otros estudios; es decir, trabajar con muestras insuficientes de sujetos. P.ej. la muestra de 12 chimpancés del Zoo de Barcelona está formada por 10 sujetos diestros y 2 zurdos, pero no creemos que ello nos permita inferir que la distribución de las preferencias manuales de la población de chimpancés sea de un 80% de sujetos que emplean preferentemente la mano derecha y un 20% de sujetos que utilizan la mano izquierda.

5.4.4. Resumen.

- De acuerdo con las preferencias manuales exhibidas por los sujetos en cada acción, se han clasificado en cinco categorías o perfiles de lateralidad manual: zurdo, zurdo mixto, mixto, diestro mixto y diestro. Esta distribución se ha utilizado para los 24 chimpancés y los 2 orangutanes que han realizado alguno de los aparatos, considerando también los datos obtenidos en la acción de "recoger comida" y en otras conductas espontáneas observadas.

- Al considerar los perfiles de la submuestra de 24 chimpancés se observa que la mayoría de los sujetos adultos se ubican en los grupos de diestros y diestros mixtos, mientras que los menores de 8 años se sitúan en los grupos de zurdos y zurdos mixtos. Esto último es debido, principalmente, a que todas las hembras infantiles, excepto una -"Princesa", la mayor del grupo- presentan un perfil de lateralidad manual zurdo.

- En general, los perfiles de lateralidad manual de la prole parecen seguir el patrón de preferencias manuales de los progenitores, pero el tamaño de nuestra muestra de sujetos relacionados genéticamente limita nuestras conclusiones al respecto; además, sólo aquellas parejas cuyos miembros tienen un perfil manual del mismo signo nos permiten efectuar una comparación con el perfil de lateralidad manual exhibido por sus hijos-as que sea relevante. De las 6 parejas en que los padres mostraban la misma preferencia manual, sólo en una advertimos que la direccionalidad de la lateralidad manual de la cría fuese diversa a la mostrada por sus padres.

6. DISCUSION

En este capítulo, nos proponemos un triple objetivo: 1) analizar cuál ha sido la influencia de diversos factores en la expresión de la lateralidad manual de estos sujetos, 2) considerar si podemos hablar de asimetría manual en los chimpancés (el tamaño de la muestra de los orangutanes no permite esta valoración), de acuerdo con la distribución de las preferencias mostradas por los individuos observados; y 3) discutir las hipótesis actuales más relevantes sobre la lateralidad manual de los póngidos, a la luz de los resultados obtenidos en la presente investigación.

6.1. Incidenca de diversos factores en la expresión de la lateralidad manual de los sujetos.

Para facilitar la exposición hemos agrupado los factores que consideramos relevantes en dos apartados:

- A) Factores relacionados con los sujetos estudiados y su entorno:
 - orgánicos: edad, sexo, relaciones de parentesco.
 - anamnésticos: procedencia (nacidos en libertad/en cautividad), experiencias tempranas (crianza, existencia de entrenamientos previos).
 - físico-sociales del entorno cotidiano.
 - filogenéticos: especie y hábitat asociado.

- B) Factores relacionados con las conductas observadas y las tareas (aparatos) propuestas:
 - novedad y complejidad
 - contexto de las observaciones.

6.1.1. Factores relacionados con los sujetos estudiados y su entorno.

6.1.1.1. Factores organísmicos.

Centraremos la discusión de la posible relación entre los factores organísmicos (edad, sexo y relaciones parentales) y la expresión de unas preferencias manuales, basándonos en los resultados obtenidos en la muestra de chimpancés, ya que el número de orangutanes observado no permite hacer inferencias al respecto.

6.1.1.1.1. Edad de los sujetos.

Los resultados obtenidos en la muestra de chimpancés, posiblemente relacionados con la variable edad, son los que resumimos a continuación:

- empleo frecuente de la boca, entre los sujetos más pequeños de la muestra, para recoger comida del suelo.
- correlación positiva entre la realización de prensiones unimanuales y la edad de los sujetos.
- cambios en la direccionalidad de la preferencia manual mostrada en la acción de recoger comida, en un sujeto entre los 2 y los 5 años.
- consistencia temporal de las preferencias manuales exhibidas por los sujetos adultos (>7años) de los que se obtuvieron dos series de registros.
- en la submuestra de chimpancés adultos, el número de individuos que mostraron una preferencia manual diestra en la acción de recoger comida es significativamente mayor al de sujetos que exhibieron una preferencia manual zurda.
- al resolver los aparatos propuestos, la mayoría de sujetos menores de 8 años emplean preferentemente estrategias unimanuales de resolución zurdas, mientras que los adultos

utilizan mayoritariamente estrategias unimanuales diestras.

- al distribuir a los sujetos en las categorías de zurdos, zurdos mixtos, mixtos, diestros mixtos y diestros, se observa que la mayoría de los individuos adultos (9 de 12 si consideramos la muestra de sujetos que hizo, al menos, un aparato) forma parte de estas dos últimas categorías.

El hecho de que en los sujetos infantiles de nuestra muestra encontremos un uso generalizado de la boca en la acción de recoger comida, no es sorprendente, ya que en los mamíferos el desarrollo del polo oral precede al de otros sistemas neuromusculares. Este dato nos aporta información indirecta sobre el grado de maduración del control motor de los individuos, factor relevante en el desarrollo y expresión de la lateralidad manual en los primates, humanos y no humanos (Gesell y Ames, 1947; Robinson, 1979).

De acuerdo con nuestras observaciones, el empleo de la boca como elemento manipulador, se extiende a lo largo de los 6 primeros años, llegando en un sujeto hasta los 8. De todos modos, creemos que se trata de un rasgo característico de los chimpancés menores de 4 años, ya que en los restantes sujetos de la muestra de individuos infantiles (<8 años) las frecuencias obtenidas son irrelevantes.

El caso de "Desi", el sujeto adolescente que emplea la boca con una cierta frecuencia (respecto de sus coetáneos), puede ser explicado habida cuenta de que en el momento en que se obtuvieron los registros, esta hembra de chimpancé mantenía todavía una serie de comportamientos infantiles, mostrando una dependencia muy acusada de su madre, lo que nos hace apuntar la posibilidad de un retraso maduracional generalizado.

El progresivo desarrollo del control manual y la capacidad para realizar prensiones manipulativas de precisión se traduce

en variaciones conductuales a lo largo de los primeros años de crecimiento del sujeto, digamos desde el nacimiento hasta los 4-5 años, que es el momento en que la mayoría de individuos de nuestra muestra realizan prensiones manuales, de forma casi exclusiva, para recoger ítems de comida de pequeño tamaño.

Estos cambios madurativos no sólo implican el incremento de las actividades manuales frente a las bucales, sino, además, la preferencia por la realización de prensiones unimanuales (el total de prensiones bimanuales observadas en la acción de recoger comida fue irrelevante).

Nuestros resultados coinciden plenamente con los presentados por Ward y colaboradores (1990) referidos a un grupo de primates muy alejado en la filogenia de los póngidos: los lemures. Estos autores han descrito el cambio, de uso de la boca al de las manos en la acción de recoger comida, que en los lemures se produce de modo progresivo durante los 3 primeros años de vida, muy semejante al observado en los sujetos de nuestro estudio.

Diversas investigaciones de ontogenia de la lateralidad motora realizadas en diferentes especies de primates humanos y no humanos, sugieren que la lateralidad manual se desarrolla y establece en los primeros años de la vida de un individuo y que este periodo se caracteriza, además, por cambios en el grado y direccionalidad de las preferencias manuales de los sujetos. Según Gesell y Ames (1947), en los niños humanos, la mano preferida o "dominante" se usa más frecuentemente a partir de los 4 años, pero en algunos casos, se da un periodo de transición, alrededor de los 7 años, en el que todavía se utilizan con frecuencia las dos manos o la mano no dominante. A partir de los 8 años las variaciones en el grado y la direccionalidad de las preferencias manuales son mínimas, en la mayoría de los sujetos.

Todos los estudios sobre ontogenia de la lateralidad manual en póngidos (Bard et al. 1990b; Brésard y Bresson, 1983; Chorazina, 1976; Cunningham, 1989; Hughes & Redshaw, 1975; Redshaw, 1976; Robinson, 1979), han puesto de manifiesto cambios en las preferencias manuales mostradas por los sujetos. En estos trabajos sólo se han realizado seguimientos, limitados temporalmente, de animales muy jóvenes (menores de 27 meses, excepto Robinson, 1979, que contaba en su muestra con un chimpancé de 4 años). Por esta razón, no es posible hablar de unas preferencias manuales definidas, ya que sería necesario llevar a cabo el seguimiento continuado del mismo sujeto durante toda su infancia o contar con muestras representativas de grupos de edad diversos.

Aunque nuestro estudio no presenta un enfoque ontogenético, sí deseábamos constatar la consistencia temporal de las preferencias manuales exhibidas por los chimpancés y, al efecto, obtuvimos dos series de registros de la conducta de recoger comida, para 6 de nuestros sujetos, separadas más de dos años en el tiempo. Únicamente uno de los sujetos, "Sheila", mostró diferencias significativas en la direccionalidad de las preferencias manuales mostradas en las dos fases de observación. Este chimpancé contaba con 2 años y 8 meses al efectuar el primer registro y 5 años y 3 meses al llevar a cabo el segundo. Tal como especificamos en el apartado de resultados, las realizaciones de este sujeto fueron muy diferentes en las dos fases. La primera se caracterizó por la dificultad de obtener registros unimanuales válidos, ya que, en la mayoría de las ocasiones, el chimpancé recogía el alimento con la boca; en cambio, en la segunda fase, este comportamiento fue prácticamente inexistente. Pero el aspecto más interesante de este caso fue la inversión de la direccionalidad de la preferencia manual mostrada por el sujeto, que pasó de utilizar exclusivamente la mano derecha a emplear preferente y significativamente la mano izquierda.

Esta preferencia manual zurda en la segunda serie de registros, resultó ser consistente con la preferencia exhibida por el sujeto en las acciones de coger comida de los aparatos (resueltos cuando "Sheila" contaba con 3 años y 10 meses). Creemos, por tanto, que a lo largo del tiempo que separa los dos registros, ciertos factores han conducido a favorecer la utilización de la mano izquierda en las acciones de coger alimentos de pequeño tamaño, factores que, en principio, parecen ser de orden madurativo.

En todo caso, y tomando a "Sheila" como ejemplo, podemos confirmar que los cambios en las preferencias manuales mostradas por los sujetos, en los primeros 3-4 años, no son, probablemente, una excepción. Es interesante no olvidar la composición de edad de la muestra si se desean hacer inferencias de la lateralidad manual a nivel de población. En este caso, parece razonable considerar muestras integradas por sujetos adultos, en los que la posible dominancia manual ya esté bien establecida, so pena de llegar a conclusiones erróneas. Es preciso recordar aquí todos los trabajos que se han realizado utilizando primates de diversas especies, con muestras formadas por individuos muy jóvenes (véase apartado 1.3.3).

En nuestro estudio, considerando la submuestra de sujetos adultos, se observa que el número de individuos con una preferencia manual diestra, es significativamente mayor al de sujetos que presentan una preferencia manual zurda. Además, estos resultados coinciden con los obtenidos al analizar las estrategias unimanuales de resolución de los aparatos. La mayoría de sujetos de 8 o más años emplearon preferentemente estrategias diestras, mientras que la mayoría de los pequeños utilizaron preferentemente estrategias unimanuales de resolución zurdas.

Este cambio de la direccionalidad de las preferencias manuales en función de la edad, ha sido descrito en otras especies de primates, como los lemures. Así, Forsythe y Ward (1988) , describen un cambio del uso preferente de la mano izquierda al de la mano derecha entre los 5 y los 7 años, mientras que Ward y colaboradores (1990), afirman que en los lemures, los individuos más viejos tienden a usar preferentemente la mano derecha para recoger comida, en tanto que los más jóvenes utilizan más la mano izquierda.

No hemos encontrado referencias al respecto en los diversos estudios realizados con póngidos, pero los datos obtenidos en lemures y los correspondientes a nuestra muestra de sujetos coinciden con los descritos en numerosos trabajos sobre lateralidad manual en humanos (Fleminger et al., 1977; Lansky et al., 1988; Weller & Latimer-Sayer, 1985).

Las posibles interpretaciones del por qué de estas diferencias en la direccionalidad de las preferencias manuales según la edad de los sujetos son diversas. Porac y Coren (1981) enumeran las más importantes: la presencia de factores madurativos que favorecerían el dextrismo (Annett, 1985), una serie de presiones ambientales que favorecerían el uso de la mano derecha (en términos de Lansky y col., 1988: "vivimos en un mundo diestro") y, especialmente, una fuerte presión cultural -si bien decreciente en las últimas décadas- para utilizar la mano derecha al escribir, uno de los ítems generalmente considerados en los test de lateralidad.

Los datos obtenidos en nuestros chimpancés, con un mayor número de sujetos diestros entre los adultos, parecen más acordes con el modelo de desarrollo neuroanatómico propuesto por Geschwind y Galaburda (1985), según el cual, el desarrollo anatómico del hemisferio derecho en los fetos humanos precede al del hemisferio izquierdo y el desarrollo de este último se

extiende a lo largo de la vida del sujeto. Este desarrollo diferencial hace más vulnerable al hemisferio izquierdo a la acción de factores endógenos y exógenos, que pueden interferir o enlentecer su desarrollo. Ello explicaría la mayor proporción de sujetos diestros entre los adultos.

Algunos autores afirman que el factor madurativo no sólo afecta a la direccionalidad de las preferencias manuales exhibidas por los primates, sino también a la intensidad de las mismas. Así, sugieren que las frecuencias de uso de la misma mano en los sujetos más jóvenes han de ser inferiores a las de los sujetos adultos y presentan resultados de trabajos realizados con varias especies del género Macaca que apoyan esta hipótesis (Brooker et al., 1981; ; Itani et al, 1963; Lehman, 1978; Lehman, 1980). Pero otros estudios aportan datos negativos al respecto (Tokuda, 1969; Fagot et al., mencionado en Fagot & Vauclair, 1991).

En póngidos, los resultados obtenidos han sido negativos (Fagot & Vauclair, 1978) o contradictorios: en efecto, en estudios realizados en gorilas (Shafer, 1988) y en chimpancés, gorilas, orangutanes y siamangs (Heestand, 1986), el número de individuos que presentan una preferencia manual fuerte es mayor entre los animales inmaduros que entre los adultos.

Considerando los índices de lateralidad de nuestros sujetos en las diversas acciones contempladas, no podemos hablar de diferencias significativas en el grado de las preferencias manuales exhibidas, entre las submuestras de edad consideradas. En todo caso, son los sujetos adolescentes los que presentan unos índices de lateralidad manual más bajos: de los 7 sujetos que clasificamos en la categoría de lateralidad manual mixta, sólo "Vieja" era totalmente adulta. De los restantes sujetos, uno era el más pequeño de la muestra, "Flo", con apenas año y medio, y los otros 5 tenían entre 7 y 12 años

en el momento de recoger los datos.

La discusión de la relación entre preferencia manual y edad, nos lleva a concluir que, de acuerdo con nuestros datos, el modelo chimpancé no difiere del modelo humano. Ambos reúnen las siguientes características:

- cambios en la direccionalidad de las preferencias manuales de los sujetos durante los primeros años de desarrollo post-natal.
- la mayoría de sujetos zurdos y mixtos se encuentran en la población infantil y adolescente, mientras que la mayoría de individuos diestros pertenecen a la población adulta.
- se da una estabilidad temporal de la direccionalidad de las preferencias manuales en los sujetos adultos.

6.1.1.1.2. Sexo de los sujetos.

Al valorar nuestros resultados en función del factor sexo, observábamos que:

- no se daban diferencias significativas en la distribución de las preferencias manuales mostradas en la acción de recoger comida en las submuestras de hembras y machos.
- tampoco encontrábamos tales diferencias al comparar el tipo de estrategias unimanuales de resolución de los aparatos utilizadas por los sujetos.

Estos datos son coincidentes con los obtenidos en la mayoría de estudios realizados con muestras relativamente importantes de póngidos: gorilas (Heestand, 1986; Annett y Annett, 1991), chimpancés (Finch, 1941; Marchant, 1981; Heestand, 1986) y orangutanes (Heestand, 1986).

En los estudios en los que se ha encontrado algún tipo de asociación entre el género y la lateralidad, se ha trabajado con submuestras de edad (adultos/juveniles). Así, Stafford et al (1990), observaron que, en una muestra de 19 gibones, las

hembras adultas se mostraban más lateralizadas que los machos y la preferencia manual mostrada era diestra. La lectura de los perfiles de lateralidad manual de nuestros sujetos muestra una tendencia similar a la que acabamos de exponer, pero el reducido tamaño de nuestras submuestras de machos adultos/machos infantiles/hembras adultas/hembras infantiles no nos permite formular conclusiones significativas al respecto.

En los estudios de lateralidad manual realizados en seres humanos, se ha observado que la preferencia por el uso de la mano derecha es más marcada en las mujeres que en los hombres (Annett, 1980; Porac y Coren, 1981). De todos modos, hay estudios que no revelan esta diferencia y otros donde ésta se magnifica. Según Porac y Coren, las auténticas diferencias sexuales, si existen, deben ser pequeñas.

6.1.1.1.3. Relaciones parentales.

Son muy pocos los estudios realizados con póngidos que han considerado esta variable y, únicamente en dos investigaciones, ambas en gorilas, se han podido analizar las preferencias manuales en función de las relaciones parentales. Nos referimos a los trabajos de Lockard (Lockard et al., 1984, 1987) y de Shafer (1988). En el primer caso, los individuos relacionados genéticamente presentaban la misma preferencia manual (no dice de cuántos sujetos se trataba, pero la muestra total era de 9 individuos), mientras que Shafer, sin detallar cifras, afirma que las crías seguían el modelo de preferencia manual paterno.

Veámos, al finalizar el último apartado del capítulo anterior (pag.303) que, en general, los patrones de lateralidad de los sujetos coinciden con los de sus progenitores; en cinco de las seis parejas en las que los miembros mostraban la misma direccionalidad en sus preferencias manuales, el hijo-a también la exhibía.

Podemos preguntarnos hasta qué punto la preferencia manual exhibida por los sujetos en las diferentes acciones consideradas, es fruto de la imitación de los modelos parentales. En todos los primates y, especialmente en los póngidos, este tipo de aprendizaje juega un rol extremadamente importante en la adquisición de nuevas conductas. Por tanto, la coincidencia en las preferencias manuales de sujetos relacionados genéticamente y que viven juntos en condiciones similares, podría ser explicada en términos de aprendizajes realizados y experiencias sufridas a lo largo del desarrollo ontogenético.

De hecho, sabemos que las preferencias manuales de diversas especies de animales (desde roedores al hombre), pueden ser aprendidas o alteradas mediante un aprendizaje o entrenamiento dirigido, donde se refuerza selectivamente el uso de una mano (véase fig.45). Pero ello no excluye la existencia de una lateralidad manual innata.



Fig. 45. Dos orangutanes y cinco chimpancés "tomando la sopa". Posiblemente, les enseñaron a manejar la cuchara con la mano derecha.

En nuestro estudio, dos observaciones independientes nos llevan a dudar de la importancia de los modelos externos en la manifestación de una preferencia manual determinada. Son los casos de "Mirinda" y "Chispi" y "Pecas" y "Sheila", ambas madre e hija (todavía muy dependiente) respectivamente.

"Mirinda" y "Chispi" comparten un recinto de reducidas dimensiones (véase pag.135) en el Zoo de Valencia. La cría, con 3 años en el momento de llevar a cabo el estudio, nunca había sido separada de su madre y jamás había interactuado con otro chimpancé que no fuese "Mirinda". En las observaciones de conducta espontánea, "Chispi" mostró una fuerte preferencia por el uso de la mano izquierda, empleándola con gran acierto y habilidad para lanzar objetos y recoger comida, mientras que "Mirinda" exhibió una ligera preferencia por el uso de la mano derecha al recoger los ítems de alimento. Pero más relevante todavía, es el hecho de que "Chispi" observó a su madre resolver la caja 1 numerosas veces, antes de comprender cómo se resolvía. Cuando finalmente fue capaz de llevar a término la secuencia de movimientos requerida, exhibió una estrategia de resolución opuesta a la de su madre. Mientras "Mirinda" empleaba significativamente la mano derecha para levantar la tapa y coger la comida, "Chispi" utilizaba casi exclusivamente la mano izquierda. Tal vez había aprendido por imitación cómo resolver la tarea, pero aunque copió los movimientos de su madre no utilizó la misma mano que ella, sino que mantuvo la direccionalidad de la preferencia manual mostrada en la acción de recoger comida.

El caso de "Pecas" y "Sheila" es similar, aunque en este caso madre e hija presentan, en general, un perfil de lateralidad zurdo. Aunque "Sheila" no tuvo problemas para resolver las cajas 1 y 2, sí demostró grandes dificultades para comprender la secuencia de acciones del panel horizontal. Muy interesada por los ítems de comida, que no sabía como

obtener (de hecho, movía el panel, pero no alineaba correctamente alguno de los agujeros del mismo con el del soporte), se colocaba prácticamente encima de su madre para observar cómo ésta lo resolvía. Sólo después de numerosas sesiones de exposición y cuando "Pecas" ya casi había cumplido el mínimo de ensayos requerido, pareció comprender el mecanismo y ocupando el lugar de su madre empezó a realizar correctamente la tarea; pero, mientras "Pecas" desplazaba generalmente el panel hacia la derecha, con la mano izquierda, "Sheila" movía el panel con la derecha y, lo desplazaba, además hacia la izquierda.

Estos ejemplos (y otros observados, que no comentamos porque involucraban un mayor número de individuos), parecen indicar que los sujetos pueden aprender por imitación cómo resolver un problema y cuál es la secuenciación de acciones que es preciso realizar, pero, sin embargo, no se produce una imitación de la mano utilizada preferentemente por el modelo.

6.1.1.2. Factores anamnésicos: procedencia (nacidos en libertad/en cautividad) y experiencias tempranas (crianza, existencia de entrenamientos previos).

Como ya hemos comentado anteriormente, las submuestras de chimpancés nacidos en libertad o en zoo cuentan con un número insuficiente de sujetos y no nos permiten llevar a cabo una valoración de las posibles diferencias existentes en el grado y la direccionalidad de las preferencias exhibidas por los individuos de cada grupo; además, las particulares condiciones físico-sociales de los zoos donde se encuentran se solapan, en la mayoría de los casos, con el factor origen (todos los chimpancés de los zoos de Madrid, N'Sele y Reus nacieron en Africa).

De todos modos, consideramos que este es un aspecto

importante, no tanto por la procedencia en sí de los sujetos, sino por el hecho de que los animales nacidos en libertad, son capturados cuando son muy pequeños (generalmente entre 1 y 3 años) y, debido a ello, se ven privados de la madre a una edad muy temprana. Las mayoría de las madres de los primates y, ciertamente las madres chimpancé y orangután, acostumbran a sostener y transportar a sus bebés sobre el lado izquierdo de su cuerpo (Horr, 1977; Manning y Chamberlain, 1990). ¿De qué modo influye esta práctica en la lateralidad manual que desarrolla el pequeño? Todos nuestros sujetos nacidos en zoos han sido criados por sus propias madres o, en el caso de "Bondo" por una madre adoptiva de su propia especie. En cambio, los individuos procedentes de Africa han tenido un contacto más directo con cuidadores humanos, al menos hasta los 4-5 años.

Sin embargo, los únicos animales de nuestras muestras de chimpancés y orangutanes que han recibido entrenamiento intensivo en habilidades manipulativas han sido "Nina" y "Gigi" y "Coco" y "Mirinda" (véase apartado 4.1.1.). Estos cuatro sujetos presentan una lateralidad manual definida, de direccionalidad diestra, consistente intertareas y, en el caso de "Gigi", sabemos que esta preferencia también es estable en el tiempo. Los cuatro animales no actúan desde hace muchos años (entre 10 y 20), aunque todavía recuerdan algunas de sus habilidades (fumar un cigarrillo o manejar una cuchara). ¿Generalizaron estos sujetos unas preferencias manuales impuestas por aprendizaje (que sólo podemos suponer que fueron diestras) o eran animales con una lateralidad diestra que se vio reforzada por un entrenamiento intensivo en tareas de manipulación complejas?. Una vez más no tenemos suficientes datos para responder a esta pregunta. En todo caso, cabe destacar la estabilidad de estas preferencias y el hecho de que, aunque estos sujetos presentan una lateralidad manual manifiesta, otros individuos de la muestra estudiada tienen índices de lateralidad manual iguales o mayores que los suyos.

6.1.1.3. Factores físico-sociales del entorno cotidiano.

La mayoría de los chimpancés y orangutanes de nuestro estudio muestran unas preferencias manuales consistentes y, en principio, no hay motivo para pensar que las características del entorno cotidiano de estos sujetos afecten directamente a la direccionalidad y grado de las mismas. Cuanto menos, no podemos sistematizar las diferencias que presentaban las diversas instalaciones donde se llevaron a cabo los registros y por tanto, es imposible medir su efecto.

De todos modos, sí cabe afirmar que las condiciones en las que viven los sujetos inciden -aunque sea indirectamente- sobre la expresión de su posible lateralidad manual. Así, por ejemplo, la variabilidad postural de los sujetos de los zoológicos de Valencia, N'Sele y Reus fue muy limitada. Dado que, según nuestras observaciones, algunas posturas facilitan el uso de la mano "dominante" de los sujetos, si éstos no tienen oportunidad de adoptarlas, sus preferencias manuales pueden ser menos manifiestas.

Así mismo, la pobreza estimular ambiental, el espacio limitado y el aislamiento social, se reflejaban, en general, pero sobre todo en los machos adultos ("Tarzán", "Chicote", "Cocó", "Bubú" y "Panchito"), en una pasividad ante las tareas propuestas y/o una agresividad desmedida hacia el observador, que nos impidió realizar algunas de las pruebas e incluso -con el grupo de 4 chimpancés adultos del Zoo de Madrid, 3 machos y 1 hembra, que comparten una instalación de muy reducidas proporciones- llevar a cabo ningún tipo de observación sistemática. Sin duda, los factores físico-sociales que conforman el ambiente cotidiano de un sujeto pueden alterar o modular su conducta y, no hay que olvidar, que las preferencias manuales mostradas por un sujeto forman parte de sus pautas de comportamiento.

6.1.1.4. Factores filogenéticos: especie y hábitat asociado.

Se ha hipotetizado que los requerimientos del hábitat en el que viven los individuos de una especie y sus características morfo-conductuales, pueden determinar el grado y direccionalidad de su posible lateralidad manual (Olson et al., 1990).

Así, las mayores demandas espaciales de un hábitat arbóreo predispondrían a una especie a exhibir una preferencia manual zurda, mientras que la adopción frecuente de una postura o locomoción bípeda favorecería una especialización de la mano derecha en acciones manipulativas. La habilidad manual y la posibilidad de realizar prensiones digitales de precisión, también podría facilitar el establecimiento una asimetría manual en una determinada especie.

Hemos realizado nuestro estudio con dos géneros (tres especies) de póngidos: orangutanes y chimpancés (común y pigmeo), que, no obstante su proximidad filogenética, difieren en los aspectos mencionados en la hipótesis anterior: tipo de locomoción preferente, hábitat y capacidades prensiles.

Tal como exponíamos en el capítulo 3, el orangután es una especie eminentemente arborícola y, en su hábitat natural, nunca se ha observado que adopte una postura bípeda (aunque lo haga frecuentemente en cautividad). Suele desplazarse por la selva mediante un tipo de braquiación modificada, en la que los pies juegan un papel activo, similar al de las manos. Sus dedos son largos y finos, pero poseen un pulgar corto, lo que se ha supuesto limita las posibilidades de realizar prensiones manipulativas de precisión (Napier 1961, 1962). No obstante, nuestras observaciones no confirman esta aseveración (véase pag.110).

Los chimpancés comunes, en cambio, son mucho más terrestres y pueden caminar erguidos con facilidad, lo que hacen especialmente si tienen las manos ocupadas (transportando alimentos, por ejemplo). Son excelentes manipuladores y utilizan las manos con eficiencia para fabricar y emplear instrumentos.

Finalmente, los chimpancés pigmeos o bonobos, aun siendo más arborícolas que los chimpancés comunes, adoptan la postura bípeda y, se desplazan erguidos sobre las ramas de los árboles con mayor frecuencia y facilidad que aquéllos. Aunque, en la naturaleza, no se les ha visto emplear objetos naturales como instrumentos, son tan buenos manipuladores como los chimpancés comunes.

Dado que de los bonobos sólo obtuvimos datos de la conducta "recoger comida", no podemos establecer comparaciones entre las tres especies que contemplan todas las acciones consideradas, pero sí es posible llevar a cabo este análisis a nivel de género, comparando chimpancés y orangutanes.

Las realizaciones de los sujetos pertenecientes a los dos géneros (Pan y Pongo), fueron, ciertamente, diversas y podemos resumir las principales diferencias en los siguientes puntos:

- los orangutanes presentaron una variabilidad postural mucho mayor que los chimpancés, adoptando una postura bípeda con frecuencia, aunque siempre manteniendo una mano (o ambas) cogidas o apoyadas en alguna superficie o estructura de su instalación.
- además, en uno de los orangutanes, "Boneka", se dió una relación significativa entre la postura adoptada (cuadrúpeda o sentada) y la mano utilizada preferentemente, en algunas de las acciones de resolución de los aparatos.
- mientras que los chimpancés utilizaron únicamente las manos para resolver los aparatos, los orangutanes emplearon, además,

los pies y la boca al manipularlos, concretamente en las acciones de levantar y sostener el panel vertical y en la de desplazar el panel horizontal.

- en los orangutanes, las prensiones de precisión digital no involucraban siempre el dedo pulgar; la mayoría de los registros obtenidos en las acciones de coger comida de los aparatos (especialmente del panel vertical y del panel horizontal), se hicieron tomando el ítem de comida con los dedos índice y medio o empleando un solo dedo -el índice-.

- en general, los orangutanes mostraron mayor interés por los aparatos que por la tarea-problema que planteaba cada uno de ellos. Especialmente el macho, que, aunque raramente realizaba un ensayo completo -se mostraba indiferente ante la recompensa-, sí pasaba largos periodos moviendo de arriba a abajo o lateralmente los paneles, o tratando de arrancar la tapa o el pestillo de las cajas 1 y 2. En los chimpancés esta conducta exploratoria sólo se producía en las primeras exposiciones. Una vez explorado el aparato y averiguado como se resolvía el problema, el dispositivo carecía de interés si estaba vacío.

Sin duda, estas características intrínsecas de cada especie han afectado, directa o indirectamente a la expresión de las preferencias manuales de los sujetos. De hecho, en el caso de los orangutanes, podemos ampliar este concepto al de preferencias laterales, hablar de coordinación manuo-podal en acciones simultáneas y/o secuenciales e incluso plantearnos la existencia de patrones individuales de coordinación mano-pie.

De todos modos, por lo que respecta, estrictamente, a las preferencias manuales exhibidas, encontramos más similitudes que diferencias entre chimpancés y orangutanes (véase, p.ej., los resultados obtenidos por miembros de ambas especies en la acción de recoger comida inclinado sobre el agua o en la resolución de los aparatos).

Un aspecto que creemos necesario destacar, a la luz de los resultados obtenidos, es la simplificación excesiva que subyace en algunos presupuestos teóricos, como la hipótesis expuesta al inicio de este capítulo, que establece una relación lineal entre tipo de hábitat y direccionalidad de las preferencias manuales. En nuestro caso, p. ej., no se confirma la hipótesis que relaciona hábitat arbóreo y lateralidad manual zurda o hábitat terrestre y lateralidad manual diestra. Los 3 orangutanes mostraron unas preferencias manuales diestras, dato que coincide con los resultados aportados por diversos estudios (Brésard & Bresson, 1983; Cunningham et al., 1989; Yeager, 1991), mientras que no podemos hablar de una direccionalidad significativa de las preferencias manuales de los chimpancés en la muestra contemplada.

6.1.2. Factores relacionados con las conductas observadas y las tareas (aparatos) propuestas.

En los seres humanos, la habilidad requerida para llevar a cabo una tarea incide en la expresión de la lateralidad manual de los sujetos. Steenhuis y Bryden (1989) demostraron que acciones complejas, que exigían un cierto nivel de habilidad y concentración, como p.ej. manejar un instrumento, producían distribuciones más asimétricas de las preferencias manuales a nivel de población, que tareas simples como coger un objeto.

Según estos autores, la habilidad necesaria para efectuar una tarea, es decir su nivel de complejidad, puede evaluarse en función de los requerimientos temporales, espaciales y motores de la misma, mientras que Fagot y Vauclair (1991), añaden, además, la consideración de lo novedosa que resulta la tarea para el sujeto.

Desde esta perspectiva, las conductas consideradas en nuestro estudio, pueden agruparse fácilmente en dos categorías bien diferenciadas:

1. Conductas "espontáneas", en las que hemos incluido la de recoger comida (con registros obtenidos para todos los sujetos de las muestras de chimpancés y orangutanes), beber con la mano, provocar corrientes en el agua y lanzar objetos.

2. Conductas de resolución de los 4 aparatos propuestos a los sujetos, que implicaban, en todos los casos, la realización de acciones secuenciales, algunas de ellas con una componente visuo-espacial importante o que exigían prensiones digitales de precisión.

Consideraremos los resultados obtenidos por los sujetos en las diversas acciones contempladas desde el punto de vista de la novedad, la habilidad manual requerida (control motor, tipo de prensión manual), la componente visuo-espacial, la secuenciación temporal, la coordinación bimanual y la reorganización postural, asociadas a cada una de las mismas.

6.1.2.1. Conductas espontáneas.

6.1.2.1.1. Recoger comida.

"Recoger comida (y llevársela a la boca)", es la típica conducta que Fagot y Vauclair (1991) caracterizan como una tarea de bajo nivel: es una acción cotidiana, que entraña una escasa dificultad para los sujetos, que no requiere coordinación bimanual y con una componente visuo-espacial poco importante.

Según estos autores, las preferencias manuales obtenidas

en una muestra de sujetos mientras realizan una acción de este tipo, serán débiles, presentarán, probablemente, una distribución simétrica y, en realidad, no reflejarán la posible lateralidad manual de los individuos.

A partir de los resultados obtenidos en nuestra investigación, sólo podemos estar parcialmente de acuerdo con estos supuestos. Ciertamente, creemos que la facilidad de la tarea -tanto a nivel motor como cognitivo-atencional-, puede enmascarar la existencia de una asimetría manual en algún sujeto: de hecho, hubo individuos de nuestra muestra que no exhibieron una preferencia manual significativa en la acción de recoger comida, o bien lo hicieron de forma débil (con índices de lateralidad manual de ± 1), mientras que en las acciones de resolución de los aparatos mostraron unas preferencias manuales fuertes y consistentes (véanse los resultados de "Lucky", "Ula", "Lara", "Cocó" y "Mirinda").

Sin embargo, nos resulta difícil aceptar la hipótesis de que las preferencias manuales exhibidas por los sujetos no reflejen una asimetría funcional, máxime cuando los índices obtenidos por los sujetos fueron, en general, bastante elevados y se dio una consistencia entre la direccionalidad de la preferencias manual mostrada en esta conducta y la exhibida en las restantes acciones, especialmente en aquellas que exigían una habilidad o precisión manual mayor. De hecho, de los 24 chimpancés y los 2 orangutanes que hicieron alguno de los aparatos, sólo un chimpancé mostró una inversión de la direccionalidad de la preferencia manual exhibida al recoger comida en la situación de conducta espontánea. En todo caso, "Pecas" sería el único sujeto que se ajusta claramente al modelo que diferencia entre "handedness" y especialización manual, ya que presenta unas preferencias manuales zurdas muy marcadas en todas las acciones de resolución de los aparatos, pero se muestra significativamente diestra en la acción

cotidiana y frecuente de recoger comida.

Este es el único individuo que presenta tal inconsistencia; en los demás sujetos "handedness" y especialización manual coinciden y, por tanto, no nos parece justificado afirmar que la conducta de recoger comida sea un indicador inapropiado para medir la lateralidad manual; además, no hay que olvidar que, aunque tal vez no sea la asimetría manual más marcada, también la mayoría de los seres humanos que manifiestan una preferencia manual definida en diversas acciones, tienden a recoger objetos con la mano preferida (Harris & Carlson, 1988 citado en Annett & Annett, 1991).

Por todo ello, consideramos que la acción de recoger comida, más que un indicador inadecuado, es una medida insuficiente de las preferencias manuales de los sujetos, que debe ser comparada y completada con la obtención de otros registros de conductas que supongan un mayor grado de complejidad.

¿Por qué en otros estudios la mayoría de los sujetos no presentan una preferencia manual determinada en la acción de recoger comida o exhiben unas preferencias poco consistentes? Creemos poder responder a ello en términos diversos de los propuestos por Fagot & Vauclair (1991). Recordamos que en la mayoría de estudios realizados:

- no se consideraba la posición del objeto respecto del sujeto.
- no se controlaba el tamaño del alimento.
- no se hacían presentaciones discretas de los ítems de comida.

En cambio, en los trabajos donde estas variables fueron controladas (prosimios) se obtuvieron índices de lateralidad similares a los obtenidos por nuestros sujetos, con una mayoría significativa de individuos exhibiendo una preferencia manual.

Un aspecto que merece la pena mencionar es que el contexto físico donde se realizaron las observaciones correspondientes a la conducta de recoger comida, tuvo una cierta influencia en los resultados obtenidos. Así, los sujetos que, por el diseño de su instalación, podían adoptar la postura "inclinado sobre el agua", mostraron una preferencia mucho más significativa por el uso de la misma mano.

La adopción de la postura "inclinado sobre el agua" suponía una reorientación de todo el cuerpo hacia el objetivo, de modo que, en principio, se evitaba la tendencia existente en los primates a recoger los objetos o alimentos con la mano más cercana a los mismos (Lehman, 1970).

Según Forsythe et al. (1988), que observaron el uso casi exclusivo de la misma mano para recoger ítems flotando en el agua del foso que rodeaba la instalación, en los individuos de un grupo de lemures negros, la precaria postura de inclinado sobre el agua facilitaría el uso de la mano preferida (dominante) del animal en la acción de coger, ya que el sujeto estaría adoptando una postura en la que la utilización de esta mano se optimiza .

Nuestras observaciones con chimpancés y orangutanes nos llevan a las mismas conclusiones. Merece la pena poner de relieve la similitud de la postura adoptada por nuestros sujetos y la de los lemures del estudio mencionado.

Sugerimos también que la adopción de esta postura, exige una cierta especialización manual: la mano que no se emplea en la acción de recoger comida soporta el peso de todo el cuerpo (en mayor medida de lo que ocurre en la postura cuadrúpeda) y, además, esta mano-soporte realiza un agarre de fuerza al borde exterior de la instalación. En cambio, la mano empleada para recoger comida parece ser la más hábil: el ítem de alimento que

flota en el agua es recogido con una prensión de precisión y, ciertamente, es más difícil de obtener que el que se recoge del suelo; en ocasiones, el sujeto debe provocar corrientes en el agua para atraer primero el objeto hacia sí, estirando al máximo el brazo y tomando el ítem de alimento entre dos dedos, generalmente el índice y el medio.

Dado que las frecuencias de uso de una mano (la derecha y la izquierda) coinciden con los resultados obtenidos por los sujetos en las restantes acciones de coger, creemos que "recoger comida de la superficie del agua" es un buen indicador de la lateralidad manual del sujeto, mejor incluso que "recoger comida".

La acción de "recoger comida al vuelo" también se caracterizó por producir un incremento de la utilización de la misma mano -la preferida-, en el sujeto que exhibía esta conducta. Como hemos mencionado anteriormente, éste se mantenía en posición bípeda y recogía el ítem de comida alargando el brazo por encima de su cabeza y cerrando el puño sobre el alimento. Esta acción, por tanto, tenía un componente importante de coordinación visuo-motora y exigía rapidez de movimientos y habilidad manual. Dado que el sujeto se mantenía sobre los dos pies, las dos manos estaban libres y, mientras una se empleaba en la acción descrita, el otro brazo ayudaba a mantener el equilibrio postural.

Esta forma de alcanzar el alimento ha sido descrita anteriormente en el estudio de Kawai (1967); algunos de los macacos japoneses estudiados por este autor, "pescaban" al vuelo las unidades de alimento proporcionadas por los investigadores, empleando una o ambas manos simultáneamente. Los macacos que efectuaban esta acción unimanualmente, exhibían preferencias manuales muy marcadas. Creemos que las peculiares características de esta forma de realizar la acción de "recoger

comida":

- las dos manos están libres
 - hay una reorientación de todo el cuerpo hacia el objetivo
 - se requiere coordinación visuo-motora y habilidad manual
- facilitarían la expresión de la lateralidad manual del sujeto.

6.1.2.1.2. Beber con la mano y provocar corrientes en el agua.

Vamos a considerar los resultados obtenidos por 10 sujetos en estas dos conductas bajo el mismo apartado, porque ningun individuo mostró un cambio en la direccionalidad o el grado de las preferencias manuales exhibidas en cada una de ellas.

Aunque ambas conductas, también son tareas de bajo nivel y se dan frecuentemente en todos los sujetos considerados, podemos hacer distinciones cualitativas entre los requerimientos que suponen estas acciones:

Así, la conducta de beber con la mano es la más simple de las dos; los movimientos que realizan los sujetos, al tomar agua del foso, se perciben como estereotipados y no parecen exigir concentración o atención por parte del sujeto que los realiza, que, generalmente, puede estar siguiendo con la vista al público que se agrupa frente a la instalación o mirando de reojo a los congéneres cercanos.

Provocar corrientes en el agua implica un esfuerzo superior. Los individuos suelen clavar la mirada en el objetivo que se desea conseguir y la postura que se adopta es más forzada, con el peso del cuerpo soportado por un brazo, similar a la de "inclinado sobre el agua", aunque en ocasiones, el sujeto todavía extiende más su cuerpo y un brazo sobre la superficie del agua, agarrándose con fuerza al borde de la instalación. Además, debe dar una direccionalidad a la

corriente que forma en el agua, controlando la intensidad de la misma.

Las preferencias manuales exhibidas resultaron ser muy fuertes (los índices fueron de ± 3 en todos los casos) y consistentes en direccionalidad con las preferencias mostradas en la mayoría de acciones realizadas por los sujetos. No podemos aquí considerar la novedad de la tarea, ni tampoco su dificultad. Una vez más debemos hablar en términos de reorganización postural; en las conductas de hacer corrientes y beber también se optimiza el uso de la mano más hábil.

La realización de acciones simultáneas que implican una coordinación bimanual puede aportar más información sobre la especialización manual que las acciones resueltas utilizando sólo una mano.

6.1.2.1.3. Lanzar objetos dirigidos.

En cuanto a lanzar, es una acción que requiere habilidad, precisión y fuerza. Los cuatro chimpancés de nuestra muestra que podemos calificar de "lanzadores", exhibieron una puntería excelente en todas las ocasiones. Estos cuatro sujetos lanzaron objetos contra un blanco -generalmente, el observador- empleando, casi exclusivamente, la misma mano (2 la derecha y 2 la izquierda) y con una técnica muy parecida. Además, las preferencias manuales mostradas por los sujetos en esta conducta son coincidentes con las exhibidas en las restantes acciones consideradas. Asimismo, lanzar es la única conducta en la que hemos observado cómo, si el individuo recoge un objeto con la mano más próxima al mismo, lo pasa a la otra mano, probablemente la más hábil, antes de arrojarlo.

Un aspecto que sorprende y al que no podemos responder, es el por qué sólo lanzan algunos individuos. Además, los 4

chimpancés que exhiben esta conducta ("Nina", "Chispi", "Jordi", "Uti"), se encuentran entre los sujetos que presentan unas preferencias manuales más fuertes y consistentes en la mayoría de acciones contempladas.

En este caso, nuestros resultados coinciden con los obtenidos por Marchant (1981), también en chimpancés: los sujetos mostraban unas preferencias manuales muy marcadas en la acción de lanzar. Asimismo, Annett (1970) expone que, en los seres humanos, lanzar es una de las conductas más lateralizadas y es casi inevitable recordar aquí la hipótesis de Calvin (1982 y 1987), sugiriendo que en la conducta de lanzar se encuentra el origen de la asimetría manuales humanas.

Recordemos también que, como ocurría en las conductas "recoger alimento de la superficie del agua", "beber", "provocar corrientes en el agua" y "coger comida al vuelo", "lanzar un objeto dirigido", requiere una reorganización postural de todo el cuerpo y una orientación hacia el blanco.

Por estos motivos, concluimos que la acción de lanzar es un buen indicador de la lateralidad manual de un sujeto.

6.1.2.2. Resolución de los aparatos

La discusión de los resultados obtenidos por los sujetos, en la resolución de los aparatos propuestos, exige una valoración previa de la novedad y complejidad de dichas tareas.

Ninguno de los chimpancés y orangutanes de nuestro estudio había manipulado, anteriormente, aparatos similares a los utilizados en la presente investigación. Por ello, las tareas

de resolución de los mismos exigían a los sujetos la realización de acciones nuevas, ciertamente más complejas que las requeridas, usualmente, en su vida cotidiana.

De todos modos, la complejidad de las tareas, es decir, el grado de dificultad de cada aparato era diferente, como lo era, a su vez, el de las acciones necesarias para su resolución.

En orden decreciente, la complejidad de los aparatos propuestos a los sujetos era la siguiente: panel vertical, panel horizontal, caja 2 y, finalmente, caja 1.

Tanto el panel vertical como el horizontal implicaban una componente visuo-espacial alta y el panel vertical exigía, además, un uso simultáneo de las manos. Casi todos los sujetos mostraron una dificultad inicial para comprender cómo se manipulaban estos dos aparatos y fue preciso enseñar a los chimpancés menores de 5 años el modo de manejarlos. Aún así, dos de los sujetos más pequeños ("Sheila" y "Lucky") no lograron entender cómo se solucionaba el panel vertical, aunque intentaban, a menudo, su resolución: levantaban el panel con una mano, ajustando el orificio del mismo al del soporte, pero entonces parecían ser totalmente incapaces de utilizar la otra mano para coger la comida.

Observaciones similares efectuadas posteriormente en papiones, nos confirman este punto: algunos individuos adultos y la mayoría de los juveniles muestran grandes dificultades al resolver este aparato (Colell y Morales, en prep.). Levantan el panel con una mano, pero no emplean la otra para recoger el ítem de comida (o sostener el panel), sino que intentan obtenerlo utilizando la lengua y, generalmente, no consiguen su propósito.

El panel horizontal también plantea problemas similares.

Los papiones, cuando finalmente comprenden que deben mover el panel lateralmente, lo hacen, pero sin llegar a superponer completamente los agujeros, con lo que no pueden alcanzar el ítem de alimento. Realizado el movimiento amplio de desplazamiento lateral -imitado de un modelo-, se muestran incapaces de hacer un ligero ajuste y, generalmente mueven el panel hacia la dirección contraria, pero, una vez más sin llegar a hacer coincidir los agujeros del panel y del soporte. Esta misma realización se dió en los chimpancés más jóvenes y, de hecho, "Lucky" no llegó a comprender cómo se resolvía este aparato, mientras que "Sheila" precisó de 3 meses de exposición al mismo -permitiendo que lo manipulase y que viese cómo su madre lo solucionaba- antes de ser capaz de manejarlo correctamente.

Las dificultades que presentaban los chimpancés más jóvenes ante estos dos aparatos, podrían explicarse, probablemente, apelando a factores de tipo madurativo, relacionados con la capacidad cognitiva de los sujetos y el desarrollo de una coordinación bimanual eficiente. Una observación que refuerza esta hipótesis es que, en los sujetos de menor edad de nuestra muestra, encontramos un uso más frecuente de estrategias unimanuales.

Si el panel vertical era el más difícil, seguido del panel horizontal, el aparato más fácil de resolver era la caja 1, que planteó pocos problemas a la mayoría de los individuos. En cambio, la caja 2 tenía la dificultad añadida de desplazar el pestillo. A menudo los sujetos intentaban resolver este aparato como si fuese la caja 1 y, sólo al observar que la tapa no cedía al intentar levantarla, manipulaban el pestillo.

En cuanto a las acciones, podemos clasificarlas, en primer lugar, según la habilidad manual requerida para realizarlas. Además del tipo de prensión utilizado -de precisión (en pinza)

o de fuerza (dígito-palmar)-, el hecho de que algunas acciones fuesen efectuadas bimanualmente -en el caso de algunos chimpancés- o con la boca o un pie -en los orangutanes-, nos proporciona también una información indirecta de los requisitos motores de cada acto.

Así, a partir de nuestras observaciones, podemos agrupar las acciones involucradas en la resolución de los cuatro aparatos según el grado de control motor requerido para realizarlas (de mayor a menor):

- las cuatro acciones de coger el alimento
- manipular el pestillo de la caja 2
- abrir las cajas 1 y 2
- desplazar el panel horizontal y levantar el panel vertical
- sostener el panel vertical.

Además, se debe considerar que las acciones de levantar el panel vertical y desplazar el horizontal, tenían una componente visuo-espacial mayor que las restantes.

Y, finalmente, cabe destacar el número de orden de cada acción en la resolución secuencial de los aparatos. Así, podemos hablar de:

- acciones iniciales: levantar el panel vertical, desplazar el panel horizontal, abrir la caja 1 y manipular el pestillo de la caja 2
- acciones intermedias: sostener el panel vertical y abrir la caja 2
- acciones finales: coger el alimento (en todos y cada uno de los aparatos).

Aunque los aparatos (y las acciones implicadas en su resolución) son, tanto por su novedad como por su complejidad, tareas de alto nivel (según la terminología empleada por Fagot y Vauclair, 1991), más que revelar una distribución asimétrica

-a nivel de muestra- de las preferencias manuales de los sujetos, nos han permitido conocer la existencia de patrones de coordinación manual individuales.

Según Kimura y Archibald (1974), en la mayoría de los seres humanos el hemisferio izquierdo está especializado en la coordinación bimanual, el procesamiento temporal y las actividades que suponen un control motor fino. Así, la realización de una tarea que requiera el uso secuencial y/o simultáneo de ambas manos, puede reflejar la existencia de un programa motor de coordinación manual, plasmado en la utilización consistente de una determinada mano en cada una de las acciones que componen dicha tarea.

Pero, ¿en qué acciones se utiliza la mano preferida, "dominante", del sujeto? Marchant (1981), siguiendo a Kimura y Archibald, afirma que, si se trata de tareas que requieren la utilización simultánea de ambas manos, la dominancia hemisférica -y por ende, la dominancia manual- quedará plasmada en la utilización predominante y consistente de la misma mano en la acción final o consumatoria de dicha tarea, es decir, en nuestro caso, en la de coger la recompensa de alimento.

Sin embargo, la existencia de acciones secuenciales que pueden ser resueltas unimanualmente plantea otros problemas. Ramsay y Weber (1986), trabajando con dos muestras de niños de 1 y de 2 años, aportan datos contradictorios con la hipótesis expuesta. En una tarea muy similar a nuestra caja 1, formada por las acciones secuenciales de abrir y extraer un objeto, estos autores observaron que:

- no se daban estrategias de resolución unimanuales en los niños mayores y éstas eran prácticamente inexistentes entre los menores
- los niños mayores iniciaban la secuencia con la mano preferida -la conducta criterio para establecer cuál era ésta

había sido coger un objeto-, mientras que los más pequeños lo hacían con la no preferida.

Una posible explicación a estos resultados -obviando el hecho de que los sujetos de Ramsay y Weber eran muy jóvenes-, podría residir en las características diferenciales de la tarea propuesta:

- no se trataba de acciones simultáneas, como podrían ser sostener y coger; en realidad, como hemos expuesto, eran acciones secuenciales: abrir y coger.

- la acción final de coger no requería una prensión digital de precisión; los sujetos tenían que coger juguetes de un tamaño suficientemente grande, como para permitir una prensión palmar.

En nuestro caso, el único aparato que exigía una utilización simultánea de las dos manos, era el panel vertical, aunque, en ocasiones, los sujetos emplearan también estrategias bimanuales en la resolución de las restantes tareas.

El panel vertical cumple los requisitos descritos por Marchant: una acción de sostener simultánea a una de coger, que exige, además, una prensión digital de precisión. De los 18 sujetos que resolvieron dicho panel (16 chimpancés y 2 orangutanes), 16 utilizaron significativamente la mano preferida -es decir, la más frecuentemente empleada por el sujeto a lo largo de nuestras observaciones- en la acción de coger el alimento, usando la otra para sostener el panel. De acuerdo con la reflexión de Kimura y Archibald (1974), estos 16 sujetos mostraron, en esta tarea, un marcado patrón de coordinación bimanual.

Por otra parte, la caja 1 era muy similar a la tarea propuesta por Ramsay y Weber y nuestros resultados, en cierto modo, son coincidentes con los de estos autores: de los 26 sujetos que realizaron este aparato (24 chimpancés y 2

orangutanes) sólo 1 no utilizó más frecuentemente la mano preferida en la acción inicial de abrir la caja. La diferencia con los sujetos del estudio de Ramsay y Weber consiste en que la mayoría de los chimpancés y orangutanes utilizaron estrategias unimanuales al resolver este aparato, de modo que también emplearon la mano preferida en la acción final de coger.

Si contemplamos los resultados obtenidos por los sujetos al resolver la caja 2, vemos que no son contradictorios con la hipótesis formulada por Marchant, ni con los datos del estudio de Ramsay y Weber: todos los sujetos utilizan predominantemente la mano preferida en la primera acción (manipular el pestillo) y, de nuevo, en la acción final de coger comida.

La consistencia en las preferencias manuales exhibidas por los sujetos, muestra que, con estrategias de resolución uni o bimanuales, la mayoría de los individuos presentan un programa de coordinación manual, utilizando significativamente la mano preferida en la acción resolutoria de coger. Además, también emplean esta mano en la acción inicial si ésta requiere una prensión de precisión, es decir, un control motor fino, como es el caso de abrir la caja 1 y manipular el pestillo de la caja 2.

Es importante destacar el hecho de que estos patrones de coordinación manual persistan en acciones diferentes (las 4 acciones de coger, abrir la caja 1 y manipular el pestillo de la caja 2) y en contextos de resolución (aparatos) diversos.

Las mayores inconsistencias en las preferencias manuales mostradas por los sujetos, se dan en las acciones de levantar el panel vertical y desplazar el panel horizontal. Esto no es extraño si consideramos las características específicas de estas dos acciones: ambas se llevan a cabo mediante prensiones

de fuerza y poseen una componente visuo-espacial importante, plasmada en la exigencia de lograr superponer los orificios del panel y del soporte.

En estas acciones, la especialización del hemisferio derecho en las habilidades de tipo espacial, puede competir, creando interferencia, con la intervención preferente del hemisferio izquierdo en las funciones manipulativas más hábiles y precisas.

Un aspecto a destacar es que los sujetos diestros fueron menos consistentes en sus preferencias manuales y por ello el número de diestros mixtos es más elevado que el de zurdos mixtos. Además, los sujetos zurdos exhibían estrategias unimanuales de resolución con mayor frecuencia que los diestros. Así, mientras la mayoría de los sujetos con una preferencia manual zurda en las acciones de coger, mantienen esta preferencia en las acciones de mover, los sujetos con una preferencia manual diestra en las acciones de coger, utilizan frecuentemente la otra mano en las acciones de mover (véanse, p.ej. "Desi", "Princesa", "Cholo", "Panchito" y los resultados obtenidos en el estudio adicional de la caja 2, pag.249).

En nuestro caso, estas diferencias entre las realizaciones de los sujetos diestros y zurdos, pueden explicarse, quizás, por la superposición de la variable edad con la preferencia manual exhibida. La mayoría de los sujetos zurdos son menores de 6 años y hemos comprobado que una coordinación bimanual eficiente requiere una cierta maduración funcional. Por ello, el uso de estrategias de resolución unimanuales, es frecuente entre los componentes de esta submuestra de edad y, así, la consistencia de las preferencias manuales inter-acciones intra-aparatos es elevada.

Además, la especialización del hemisferio derecho en las

acciones con una alta componente visuo-espacial, así como su activación predominante en la adquisición de las habilidades exigidas para realizar tareas nuevas para el sujeto -como es el caso de la resolución de nuestros aparatos-, (Goldberg y Costa, 1981), no creará interferencias en la expresión de la preferencia manual de los individuos zurdos, mientras dicha interferencia puede darse en el caso de los individuos diestros.

¿A qué conclusiones nos llevan los datos expuestos sobre las realizaciones de los sujetos en las pruebas de lateralidad (aparatos)?

Sin duda, la más evidente, es que las características de la tarea propuesta a los sujetos inciden, directa o indirectamente, en la expresión de las preferencias manuales de los mismos.

Por ello, no creemos lícito calcular medias de las preferencias manuales mostradas por un sujeto en conductas o tareas diferentes, sin tener en cuenta que las características y requerimientos de las mismas pueden enmascarar la posible asimetría manual del individuo. Este procedimiento puede tener como resultado la formulación de conclusiones poco fiables y, podría explicarnos, por ejemplo, los resultados negativos obtenidos por Finch (1941) en chimpancés.

Hemos sugerido, también, que la novedad de la tarea y/o la componente visuo-espacial de la misma, puede alterar la frecuencia de utilización de la mano preferida, especialmente, en los sujetos con una lateralidad manual diestra.

En general, considerando también las conductas espontáneas de los sujetos, podemos afirmar que las conductas o tareas más útiles para evaluar cuál es la mano preferida del individuo -y

sólo este tipo de lateralización funcional- no serían las más novedosas y complejas para el sujeto (las tareas de alto nivel, en términos de Fagot y Vauclair, 1991), sino aquellas que presentasen unos requerimientos de precisión y habilidad manual, acompañados por una reorganización postural de todo el cuerpo hacia el objetivo.

Asimismo, aunque el uso simultáneo de las manos en acciones diversas puede revelar patrones de lateralidad manual (tal como Beck y Barton ya habían observado en macacos, en su estudio de 1972), hay que tener en cuenta el factor complejidad, que puede suponer una desventaja para los sujetos más pequeños.

Valorando las características de las acciones que realizaban los sujetos, creemos que la mayor interferencia en la expresión de la lateralidad manual genuina de los individuos, fue la componente visuo-espacial de la tarea, especialmente en la acción de desplazamiento y ajuste del panel horizontal. Mientras en el panel vertical las preferencias manuales mostradas por los sujetos son, pese a todo, bastante consistentes con las mostradas en otros aparatos y los índices de lateralidad obtenidos son altos, en el panel horizontal encontramos las mayores inconsistencias y los índices de lateralidad manual más bajos.

Por este motivo, tal vez podríamos concluir que la resolución del panel horizontal no es la mejor tarea para conocer cuál es la mano preferida de un sujeto. Sin embargo, queremos destacar que es el único aparato cuya manipulación ha revelado una asimetría a nivel de la submuestra de 18 chimpancés que lo resolvieron. Esta asimetría se manifiesta en la direccionalidad preferente hacia la que los sujetos desplazaban el panel.

Todos los individuos mostraron una preferencia relevante por el lado hacia el que mover el panel. Y una mayoría significativa lo desplazaba de izquierda a derecha. Además, cada uno de los chimpancés movía el panel hacia el lado contrario al de la mano que utilizaba para manejarlo, de modo que cruzaba, con el brazo, el eje longitudinal de su cuerpo.

Pensamos que, en este caso, la direccionalidad del movimiento proporciona mayor información sobre la lateralización hemisférica que la mano utilizada, porque quizás ésta sea objeto-dependiente: se utilizaría la mano más próxima a aquel orificio del panel seleccionado con la mirada, desplazándolo hasta hacerlo coincidir con el agujero del soporte.

6.2. Valoración de la posible existencia de una lateralidad manual en el conjunto de la muestra de chimpancés estudiada.

Nuestros sujetos han mostrado sus preferencias manuales realizando acciones diversas.

McKeever (1987) expone los requisitos que se han de cumplir para poder hablar de "handedness" (preferencia manual):

"What is required is consistency of preferences, within individual animals, across some universe of coherent, skilled, discrete, sequenced manual acts, and ultimately some evidence of structural correlates and the hereditary transmission of them."

De acuerdo con estos criterios y, a partir de los resultados obtenidos, concluimos que la mayoría de los

chimpancés y los 3 orangutanes exhiben preferencias manuales individuales, es decir, están manualmente lateralizados.

Pero estas preferencias manuales difieren en grado y direccionalidad según los sujetos; no todos los individuos exhiben una lateralidad manual igualmente fuerte, consistente intertareas, ni del mismo signo.

En el apartado del capítulo de resultados veíamos que, si consideráramos la muestra completa de los 33 chimpancés que realizaron la acción de recoger comida, el número de individuos con una preferencia manual diestra era mayor que el de sujetos con una preferencia manual zurda, pero esta diferencia no llegaba a ser significativa.

En las restantes conductas espontáneas - excepto lanzar, de la que sólo obtuvimos registros de 4 sujetos-, el número de diestros era siempre mayor que el de zurdos, pero el reducido tamaño de la muestra (N=9) y el hecho de que todos pertenecieran al mismo zoo y algunos de ellos estuviesen relacionados genéticamente, no nos permite formular conclusiones válidas al respecto.

En cuanto a la resolución de los aparatos, tanto el análisis de cada una de las acciones realizadas empleando una mano, como de las estrategias unimanuales utilizadas, nos ha revelado distribuciones simétricas de las preferencias manuales, con un número similar de sujetos zurdos y diestros.

En términos de McKeever (1987):

"If it should be found that a great majority of non human primates do indeed manifest a right-hand superiority in such manual acts, and they show evidence of hereditary transmission of manual prefe-

rences, then the hypothesis of a continuity of handedness between subhuman primates and humans would be powerfully supported."

A partir de los resultados obtenidos, no podemos hablar de una mayoría significativa de sujetos que exhiban una preferencia manual diestra, consistente intra e inter-tareas y tampoco poseemos datos suficientes para valorar la posible transmisión hereditaria de las preferencias manuales exhibidas por los sujetos.

Pero hay un factor que cabe considerar: la edad de los individuos. En todas las acciones contempladas, la mayoría de los sujetos zurdos formaban parte del grupo de menores de 8 años, mientras que la mayoría de sujetos diestros se encontraban entre los adultos. Además, mientras la direccionalidad de las preferencias manuales mostradas en la acción de recoger comida se mantenía en el tiempo en los sujetos adultos -e incluso en un sujeto que contaba 6 años y medio en la primera sesión y 8 y medio en la segunda-, esta direccionalidad se invertía entre los dos registros obtenidos del sujeto de menor edad.

Si las preferencias manuales mostradas por los sujetos de la submuestra del grupo de infantiles son más lábiles y pueden cambiar a lo largo del desarrollo ontogenético, tal vez sea una mejor estrategia, si queremos hablar de la posible direccionalidad de la lateralidad manual de los chimpancés, considerar la submuestra de sujetos adultos, que, probablemente, exhiban unas preferencias manuales definidas y estables -al menos en cuanto a direccionalidad de las mismas-.

Si consideramos los adultos que resolvieron al menos 1 aparato - para poder asegurar que sus preferencias manuales son consistentes interacciones-, obtenemos la siguiente

distribución: 7 diestros, 2 diestros mixtos, 1 mixto, 1 zurdo mixto y 1 zurdo; es decir, sobre un total total de 12 sujetos, un 75% diestros, un 17% zurdos y un 8% mixtos, o bien, siendo más restrictivos, un 58% diestros, un 33% mixtos y un 8% zurdos: una distribución asimétrica, con una proporción significativa de sujetos que emplean preferentemente la mano derecha.

Ciertamente, no incurriremos en el error de otros trabajos de presentar con muestras pequeñas resultados grandes. Sin embargo, sí queremos hacer constar la existencia de un uso preferente de la mano derecha en la mayoría de los individuos adultos de la muestra de chimpancés.

Asimismo, cabe destacar el hecho de que esta lateralidad manual diestra no puede ser explicada, en nuestro caso, por una procedencia común de los sujetos, ni por sus relaciones genéticas; tampoco por la similitud de sus entornos físico-sociales, ni por la uniformidad de las experiencias tempranas vividas por los sujetos. Por ello, creemos necesario poner de relieve esta tendencia hacia el dextrismo manual, aunque la submuestra considerada esté compuesta por un número relativamente bajo de individuos.

6.3. Relación entre nuestros resultados y algunos de los principales planteamientos teóricos sobre el tema de la lateralidad manual.

Consideraremos aquí los estudios de Warren (1977;1979; 1980), Fagot y Vauclair (1991) y MacNeilage (1987a;1987b; MacNeilage y colaboradores, 1987).

Según Warren (1977;1979;1980), sólo podemos hablar de lateralidad manual si en la muestra estudiada, existe una

distribución asimétrica significativa de las preferencias manuales. De acuerdo con este punto de vista, las preferencias manuales exhibidas por los primates no humanos, serían cualitativamente diferentes de la lateralidad manual existente en el hombre.

Nosotros, siguiendo a Preilowsky y Leder (1985), creemos que la consistencia interindividual de una preferencia significativa por el uso de una determinada mano no debería ser considerada como el único criterio válido de lateralidad manual.

Si bien es cierto que, en nuestra muestra, las preferencias manuales están simétricamente distribuidas (aunque, como hemos expuesto, se de una tendencia no significativa por el uso de la mano derecha, en los sujetos estudiados), ello no quiere decir que estas asimetrías funcionales detectadas en los sujetos no se correspondan con una determinada especialización de los hemisferios cerebrales, quizás, todavía no definitivamente consolidada en el conjunto de la especie (como ocurre, p. ej., en el desarrollo ontogenético humano).

Tampoco podemos hablar de preferencias manuales tarea dependientes, porque, en la mayoría de los sujetos, dichas preferencias son consistentes interacciones ("mover", "coger") y éstas corresponden a situaciones que tienen pocas cosas en común, excepto el nivel de control motor requerido por la acción.

No creemos que la preferencia manual exhibida por cada uno de nuestros sujetos sea el resultado de la práctica o de un entrenamiento reiterativo. Las sesiones de observación se hacían espaciadas en el tiempo y no hay que olvidar, tampoco, la consistencia y estabilidad de las preferencias manuales

mostradas en las conductas espontáneas y en las acciones de resolución de los aparatos.

En cuanto a la hipótesis de Fagot y Vauclair (1991), respecto a la diferenciación entre tareas de bajo nivel y tareas de alto nivel, reveladoras, respectivamente, de la preferencia manual ("handedness") -en acciones simples y cotidianas- y de la real especialización hemisférica/manual -en tareas complejas y nuevas-, ya ha sido muy comentada en el apartado anterior.

A la luz de nuestras observaciones y resultados, la distinción que estos autores proponen (siguiendo a Young et al., 1983) entre "handedness" y especialización manual, no nos parece muy convincente. Si queremos conocer cuál es la mano preferida, "dominante", de un sujeto, debemos intentar observar conductas y/o proponer tareas a los sujetos que revelen precisamente este aspecto. Evidentemente, si, como sucede en los seres humanos, en los restantes primates también se da una especialización hemisférica para funciones diversas, son muchos otros los aspectos que pueden estar lateralizados: veíamos algunos de ellos en la introducción (análisis de rostros, procesamiento auditivo,...). Por este motivo, los componentes sensoriales y cognitivos de una tarea compleja y/o nueva, pueden interferir en la manifestación de la preferencia manual del sujeto. Quizás, un ejemplo de ello es el panel horizontal, en el que la mayoría de individuos mostraron preferencias manuales poco marcadas y, en algunos casos, inconsistencia en la direccionalidad de las mismas. En cambio, hemos advertido cómo algunas conductas simples y cotidianas para los sujetos, pueden ser unos indicadores correctos de las preferencias manuales de los mismos. La precisión manual requerida en los movimientos, la existencia de una coordinación bimanual que exija el uso simultáneo de las dos manos en acciones diversas y la reorganización postural implicada en la tarea son los

factores más relevantes para conocer la lateralidad manual de un sujeto.

Finalmente, nuestros resultados no confirman, en chimpancés y orangutanes, la especialización de la mano izquierda (hemisferio derecho) en la acción de coger -"recoger comida"-, sugerida por MacNeilage y colaboradores (1987). En todo caso, podríamos hablar de una preferencia en la mayoría de sujetos, sin llegar a ser significativa en nuestra muestra, por el uso de la mano izquierda en las acciones de "mover", en la resolución de los aparatos (especialmente, desplazar el panel horizontal y abrir la caja 2).

En cuanto a la especialización de la mano derecha (hemisferio izquierdo) para la manipulación precisa, hemos observado que es una tendencia significativa en la mayoría de sujetos adultos (incluidos los dos orangutanes que realizaron las pruebas de lateralidad), pero si consideramos la muestra de 24 chimpancés -adultos + infantiles- que hicieron, al menos, un aparato, no podemos inferir que dicha especialización manual sea común a todos los individuos.

7. CONCLUSIONES

De acuerdo con los objetivos planteados al iniciar nuestra investigación y a partir de los resultados obtenidos, hemos elaborado las siguientes conclusiones:

1. Los sujetos que componen la muestra de estudio se distribuyen, según las preferencias manuales exhibidas intra y/o interacciones, en: zurdos, zurdos mixtos, mixtos, diestros mixtos y diestros (veáse tabla n.63, pag.301).

2. De los 36 sujetos estudiados, el 81% (27 chimpancés y 2 orangutanes) muestran una preferencia manual significativa, en grado y direccionalidad, en la acción de recoger comida.

3. De los 26 sujetos que resolvieron, al menos, un aparato, el 96% (23 chimpancés y 2 orangutanes) presentan patrones de lateralidad manual individuales.

4. En la muestra de chimpancés, no se observa una distribución asimétrica significativa de los patrones de lateralidad manual, aunque en todas las situaciones contempladas (conductas espontáneas/resolución de los aparatos), el número de diestros y diestros mixtos es superior al de zurdos y zurdos mixtos.

5. La edad de un sujeto es un factor determinante en la expresión de su lateralidad manual. Esto se evidencia en los chimpancés pertenecientes a la submuestra de infantiles (<8 años) en aspectos tales como: el uso de la boca en acciones manipulativas simples, la inestabilidad temporal de las preferencias manuales y una cierta dificultad de comprensión de las tareas que requieren una coordinación bimanual simultánea. En los adultos, en cambio, se observa una consistencia temporal

de las preferencias manuales y una direccionalidad diestra de las mismas en la mayoría de los sujetos.

6. Las características morfo-conductuales de la especie influyen decisivamente en la realización de una tarea e, indirectamente, pueden afectar a los patrones de coordinación y lateralidad manual de los sujetos. Cabe recordar cómo los orangutanes adultos utilizan manos, pies y boca en algunas de las acciones de resolución de los aparatos o exhiben prensiones de precisión digital que no incluyen el empleo del pulgar.

7. Hay una serie de factores en las conductas observadas y/o en las tareas propuestas, que facilitan la expresión de la lateralidad manual de los sujetos. Cabe destacar:

7.1. El alto grado de control motor, especialmente la realización de prensiones digitales de precisión (en pinza).

7.2. El uso simultáneo y coordinado de ambas manos en acciones con exigencias motoras diversas.

7.3. La adopción de posturas que suponen una reorientación de todo el cuerpo hacia el objetivo final de la acción.

8. Otros factores, en cambio, pueden dificultar la expresión de la lateralidad manual de los individuos. En este sentido, son especialmente relevantes:

8.1. La novedad de la tarea.

8.2. La presencia de una componente visuo-espacial importante.

8.3. La complejidad cognitiva de la tarea (especialmente si se trabaja con individuos jóvenes).

9. El estudio de la lateralidad manual de los chimpancés y de los orangutanes, nos proporciona modelos homólogos muy válidos para intentar comprender el origen y desarrollo de esta adaptación conductual. Ninguno de los datos aportados por nuestro trabajo nos indica una ruptura de orden cualitativo entre las preferencias manuales de los póngidos estudiados y las de los seres humanos. Insistimos en que la mayoría de los sujetos de nuestra muestra están manualmente lateralizados y se observa una ligera tendencia hacia el dextrismo -significativa entre los adultos-.

8. PROPUESTA DE INVESTIGACIONES FUTURAS

La presente tesis nos ha permitido formular una serie de afirmaciones respecto a la lateralidad manual de los chimpancés y orangutanes estudiados.

Pero también -y no lo consideramos menos importante- nos ha planteado nuevas cuestiones, que pensamos pueden ser abordadas mediante la realización de algunos de los trabajos que exponemos a continuación.

8.1. Estudios de campo.

Desde una perspectiva evolutiva, si nos planteamos el por qué de una especialización hemisférica que favorezca el uso predominante de una mano respecto de la otra, sólo podemos intentar responder buscando cuál es la razón adaptativa de la misma. Por este motivo creemos que la observación rigurosa y sistemática de los primates no humanos en su ambiente natural, nos puede permitir encontrar las claves que desvelen el origen y el significado adaptativo de las asimetrías motoras o que expliquen la presencia o ausencia de una direccionalidad de las mismas a nivel de población.

Nos referimos al estudio de aspectos tales como cuáles son las actividades en la vida cotidiana de los sujetos que requieren un uso coordinado de las manos; hasta qué punto es necesaria la especialización de una extremidad para el soporte postural; qué exigencias de carácter manipulativo y locomotor se le presentan al sujeto, relacionadas principalmente con las actividades de alimentación en un hábitat determinado (desde la búsqueda y obtención de los recursos tróficos hasta el tipo de dieta de la especie), etc. La lista podría ser mucho más larga.

Este tipo de enfoque es válido para cualquiera de las especies de primates no humanos que puedan ser observadas en su hábitat natural. Pero, aunque los trabajos primatológicos de campo son numerosos, casi ninguno de ellos ha incluido, entre sus objetivos, el estudio de la lateralidad de los sujetos.

De hecho, en condiciones de libertad sólo podemos destacar los trabajos realizados con macacos rhesus (Macaca mulatta) en Cayo Santiago (Quiatt et al.,1990;Rawlins,1986,1990) y con macacos japoneses (Macaca fuscata) en Koshima y Takasakiyama (Itani et al.,1963;Kawai, 1967;Tokuda,1969). Y en ambos casos hay que hacer constar que se trata de colonias de estudio, donde el contacto de los animales con los investigadores es frecuente y puede haber alterado su repertorio conductual. Aún así, estos trabajos han proporcionado algunos de los datos más relevantes y válidos que se poseen actualmente sobre la distribución de las preferencias manuales en poblaciones numerosas de primates del género Macaca.

El resto de referencias sobre lateralidad funcional en otras especies de primates superiores, estudiadas en su hábitat natural son meramente anecdóticas. Cabe citar únicamente, como más rigurosos, los datos de Chivers (1974) sobre las preferencias manuales de un grupo de siamangs (Hylobates syndactylus) estudiados en Malaya.

En cuanto a estudios de campo que hayan considerado algún aspecto de la lateralidad funcional de los póngidos, es absolutamente sorprendente que, tras casi 40 años de estudio continuado de los gorilas, chimpancés y orangutanes en sus hábitats naturales, sólo podamos citar las observaciones de Schaller (1963) y los trabajos de Nishida (1973) y Nishida y Hiraiwa (1982), referidos a aspectos sumamente concretos y puntuales. Tal vez en la reciente comunicación presentada por Yeager (1991) sobre las preferencias manuales de los

orangutanes en la reserva de Tanjung Puting, en la isla de Borneo, podemos ver, finalmente, una puerta abierta a las investigaciones de campo que incluyen esta temática entre sus objetivos.

El estudio de la lateralidad funcional de los póngidos - especialmente del chimpancé, prioritario dada su mayor proximidad filogenética con el hombre-, en condiciones de libertad es importante y urgente, porque la presión humana sobre las poblaciones naturales de primates es cada vez más fuerte y la mayoría de las especies a las que nos referimos se encuentran en peligro de extinción.

En la introducción de esta tesis se intentaba valorar el significado de la elección hemisferio izquierdo/mano derecha en el proceso de la hominización, en términos de fabricación y utilización de instrumentos, desarrollo de la comunicación gestual y aparición de un lenguaje verbal. Una hipótesis muy difundida y defendida es que la lateralización de nuestra especie se encuentra ligada a alguno de estos desarrollos conductuales, o a todos ellos.

Como veíamos en el capítulo III, los chimpancés parecen tener aptitudes para el aprendizaje y empleo de un lenguaje rudimentario, similar al humano y asimismo muestran una conducta instrumental elaborada. Así, podemos afirmar que, en cierto modo, los chimpancés se encuentran en un estadio de desarrollo neurológico y cultural similar al de los primeros homínidos: homínidos que llegaron a desarrollar una dominancia manual mayoritariamente diestra y un lenguaje. Sólo podemos imaginar las presiones ambientales que favorecieron la selección y el desarrollo de estas especializaciones conductuales, pero probablemente no eran muy diferentes de las que actúan sobre algunos de los grupos de chimpancés de la zona ecuatorial africana.

En este momento hay grupos de chimpancés y también de bonobos, gorilas y orangutanes cuyos miembros pueden ser identificados individualmente, de los que se conocen sus relaciones parentales, su historia personal y que son, evidentemente, accesibles al observador humano. Realizar un estudio de la posible lateralidad motora exhibida por estos sujetos (mientras comen, cazan, se desplazan, se acicalan mutuamente o utilizan instrumentos en su hábitat natural) podría aportar más información al controvertido tema del origen y el valor adaptativo de la especialización manual (podal), que cualquier otra investigación que se realice en condiciones de cautividad -especialmente en laboratorios o parques zoológicos-, donde los animales padecen aislamiento social, limitaciones de espacio y pobreza de estímulos ambientales.

Estas reflexiones son extrapolables al resto de primates no humanos. El estudio eto-ecológico de la lateralidad motora de los mismos es, en la actualidad, factible y, dado su interés intrínseco y su validez externa, no puede ser obviado.

8.2. Estudio de la ontogenia de la lateralidad manual.

A partir de los resultados obtenidos en nuestro estudio, hemos constatado que la edad es un factor relevante, al considerar las conductas lateralizadas de los sujetos.

Como ocurre en los seres humanos (Gesell y Ames, 1947), el establecimiento de la lateralidad manual en los chimpancés (Brésard y Bresson, 1983; Chorazina, 1976; Robinson, 1979) y, eventualmente, en otras especies de póngidos (Bard et al., 1990b; Cunningham, 1989; Redshaw, 1976), parece ser, también, un fenómeno progresivo. Además, a lo largo de la infancia se producen fluctuaciones en el grado y la direccionalidad de las preferencias manuales mostradas, por el sujeto, en una misma

actividad (veáse el caso de "Sheila", p.ej.). Pero los datos que se conocen actualmente acerca de cuándo se producen estos cambios, cualitativos y cuantitativos, son mínimos y no permiten hipotetizar la existencia de una regularidad en la aparición de los mismos a nivel de población.

Por tanto, creemos que es imprescindible llevar a cabo un seguimiento longitudinal continuado del desarrollo ontogenético de los sujetos de la especie que se desea estudiar, a fin de establecer cómo surgen y se modifican las preferencias manuales (y/o podales), cuándo se inicia una diferenciación de los roles manuales y en qué momento se da una coordinación mano/podal y/o bimanual eficiente.

Este estudio que proponemos es susceptible de ser efectuado en los parques zoológicos de Barcelona y Madrid y en los de otras ciudades de Europa y EEUU, donde las crías de los primates se encuentran integradas en grupos sociales amplios, lo que permite realizar observaciones sin intervenir directamente sobre los sujetos. Hacemos esta precisión porque la mayoría de estudios realizados hasta la fecha, se han centrado en animales separados de sus madres al nacer y criados por cuidadores humanos. Opinamos que este tipo de enfoque puede distorsionar los datos, ya que las características físico-sociales del entorno cotidiano de los sujetos y, especialmente, las preferencias manuales (y podales) de la madre, los individuos consanguíneos y el resto de componentes del grupo de pertenencia nos parecen de capital importancia para la adecuada configuración de la lateralidad funcional motora de un sujeto.

Asimismo, creemos que el seguimiento debe mantenerse desde el nacimiento hasta el final de la adolescencia, ya que, según los datos de nuestro estudio, entre los individuos adolescentes (en los chimpancés, entre los 7/8 y los 12/13 años) encontramos una mayoría de sujetos ambidextros, con unas preferencias poco

definidas tanto en grado como direccionalidad. A este respecto cabe destacar que en los estudios de preferencias manuales en la población humana, se trabaja con muestras formadas por sujetos mayores de 15 años, pues se considera que únicamente a partir de esta edad puede hablarse de una preferencia lateral definida (Fleminger et al., 1976; Lansky et al., 1988; Seltzer et al., 1990; Weller y Latimer-Sayer, 1985).

8.3. Otros trabajos puntuales.

8.3.1. Preferencia lateral y soporte de la cría.

Observaciones no sistemáticas de algunas de las madres de nuestra muestra de chimpancés: "Pecas", "Nina" y "Gigi" nos han permitido comprobar que sostenían o rodeaban a las crías respectivas -"Sheila", "Serafín" y "María"-con el brazo/mano izquierdo, sobre el hemicuerpo ventro-lateral izquierdo (véase fig.46). Esta tendencia ha sido observada en otras especies de póngidos (Fischer et al., 1982; Fossey, 1979, Horr, 1977; Manning y Chamberlein, 1990) y en humanos (Salk, 1973); así, al sostener un bebé, la mayoría de madres muestran preferencia por mantenerlo sobre el lado izquierdo de su propio cuerpo, rodeándolo con el brazo izquierdo.

En consecuencia, parece ser que en humanos, probablemente en póngidos y, tal vez, en otras especies de primates (Salk, 1960), podemos hablar de una asimetría a nivel de población -adultos de sexo femenino- que favorece el uso de la extremidad superior izquierda para sostener un bebé sobre el propio hemicuerpo ventrolateral izquierdo.

De las hembras observadas en nuestra muestra, "Pecas" muestra marcadas preferencias manuales zurdas, mientras las

otras dos exhiben sendas preferencias manuales diestras. Este dato es coincidente con los aportados por el estudio de De Chateau y colaboradores (1978, citado en Manning y Chamberlain, 1990), realizado en humanos, según el cuál la conducta de sostener el bebé sobre el lado izquierdo del cuerpo sería independiente de la lateralidad manual de la madre.

Nosotros creemos que esta afirmación debería ser contrastada con nuevos trabajos sobre el tema y ampliada a muestras relevantes de chimpancés, orangutanes y gorilas, ya que, en los póngidos, existe un largo periodo postnatal en el que la cría se encuentra en estrecho contacto físico con su madre, lo que obliga a ésta a seleccionar una mano para sostener al pequeño, mientras con la otra realiza todas las demás actividades cotidianas (comer, fabricar nidos, hacer "grooming" a otro sujeto...). Esta es una situación de coordinación bimanual, que podría ser resuelta de diversas formas y que requiere un estudio detallado y riguroso -tanto en condiciones de campo como en los zoos- por su interés, no sólo como posible indicador de una preferencia lateral de la madre, sino por las consecuencias que, quizás, puede tener sobre el establecimiento de la lateralidad manual de la cría.

Además de la conducta de soporte de la cría, nos parece oportuno registrar también el brazo que utiliza preferentemente la madre al atraer el pequeño hacia sí, para transportarlo en caso de inicio de locomoción o para protegerlo ante un estímulo potencialmente peligroso. El único estudio que conocemos al respecto ha sido realizado en macacos (Macaca fuscata y Macaca radiata) por Hatta y Koike (1991) y, curiosamente, los autores del mismo no relacionan esta conducta con la de soporte de la cría con un brazo sobre un hemicuerpo ventro-lateral, limitándose a exponer que la mayoría de madres de su muestra atraían el pequeño hacia sí con el brazo izquierdo.



Fig. 46.

"Pecas" rodea el cuerpo de su hija, "Sheila", con la mano izquierda, mientras extiende el brazo derecho hacia el observador, solicitando comida.

Zoo de Barcelona.
Abril, 86.

8.3.2. Preferencia manual y reorganización postural.

En nuestro estudio hemos observado como la expresión de la lateralidad manual de un sujeto se ve facilitada por la adopción de posturas corporales que supongan un esfuerzo de mantenimiento del equilibrio, para compensar el desplazamiento

del centro de gravedad. Estas posturas, definidas como "inclinado sobre agua" y "bípedo (al vuelo)", tenían en común, además, el hecho de que en ambas se daba una extensión importante, a veces máxima, de un brazo para conseguir el ítem de comida deseado.

De acuerdo con estos datos, proponemos el estudio de tres situaciones concretas con presentaciones discretas de alimento, que obliguen a una reorganización postural con extensión del brazo/mano implicado en la acción de recoger el ítem de comida:

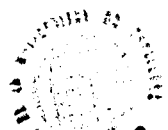
- disponer el alimento sobre el agua del foso que rodea las instalaciones (únicamente puede llevarse a cabo en los parques zoológicos donde se utilice este tipo de delimitación de los recintos).

- situar los ítems de comida frente a la jaula del sujeto, a la distancia de máxima extensión del brazo, que deberá introducirse a través de un agujero circular practicado entre los barrotes.

- colgar los ítems de comida de una caña, por encima de la cabeza del sujeto, de modo que para alcanzarlos deberá sostenerse únicamente sobre sus pies.

Este último tipo de presentación nos permite, además, desplazar el ítem de comida, con mayor o menor rapidez, de modo que podemos recrear unos requisitos similares a los de la acción de recoger comida al vuelo, dado que ésta es una conducta poco frecuente en la mayoría de los sujetos.

Este estudio debería realizarse con una muestra representativa de sujetos adultos de ambos sexos y puede ser llevado a cabo en diversas especies de primates superiores.



8.3.3. Coordinación bimanual y preferencias manuales en una conducta espontánea compleja.

La distinción de roles entre la mano derecha y la izquierda es un aspecto que despierta nuestro interés. De hecho, los aparatos fueron diseñados para revelar la posible existencia de una dominancia manual en una tarea que requería, para ser resuelta, una secuencia coordinada de movimientos. Desde una perspectiva evolutiva estricta, que, en cierto modo, nos llevaría a rechazar la artificialidad de los aparatos propuestos a los sujetos, sugerimos que una conducta espontánea compleja puede ser, quizás, más adecuada para evaluar la coordinación bimanual y la distinción de roles manuales.

Nuestra propuesta consiste en efectuar observaciones de la preparación y utilización de ramas, para la extracción de comida de un termitero artificial, por parte de los sujetos cuya lateralidad se desea estudiar. En el Parque Zoológico de Barcelona, ésta es una práctica habitual de los chimpancés, que también se realiza en otros zoos europeos, a fin de combatir la apatía y el aburrimiento que, generalmente, caracteriza a los animales cautivos.

De hecho, disponemos de horas de video registradas en el Zoo de Barcelona con el grupo A de chimpancés de nuestro estudio, mientras se dedicaban a la actividad descrita y pensamos emplear este material para elaborar un sistema de categorías -correspondientes a las acciones sucesivas que llevan a cabo los sujetos-, que nos permita realizar observaciones sistemáticas de esta conducta, en los zoos que disponen de dispositivos similares, e incluso en otras situaciones en las que se de una fabricación y utilización de instrumentos. Las observaciones de Nishida (1973) y Nishida y Hiraiwa (1982) adolecen de falta de discriminación entre las diversas acciones que componen esta conducta compleja. Tampoco

se hace una distinción entre la mano directora del movimiento y la que no lo es, ni se contempla la posición del sujeto respecto del agujero escogido del termitero o el tipo (o tipos) de prensión manual utilizada. Disponer de un etograma de estas y otras conductas espontáneas complejas permitirá la realización de observaciones más sistemáticas y detalladas.

8.3.4. Preferencias laterales en tareas más complejas y adecuadas a las posibilidades manipulativas de los orangutanes.

Los orangutanes de nuestro estudio han demostrado ser realmente merecedores del término cuadrumanos. ¿Hasta que punto un pie hábil puede suplir la especialización de roles manuales? El estudio de la coordinación podal-bimanual puede ser fascinante y aportar perspectivas más amplias a la cuestión de los orígenes y establecimiento de unas preferencias laterales.

Nuestra propuesta de trabajo intenta tener en cuenta este aspecto y, al mismo tiempo, resolver el problema que supuso el hábito de los orangutanes estudiados de mantener siempre una u otra mano cogida a la reja, mientras manipulaban los aparatos.

Así, hemos diseñado un aparato más complejo, que requiere el uso simultáneo de un pie y las dos manos. Consiste en la combinación del panel vertical con la caja 1: tras levantar el panel y alinear el agujero del mismo con el del soporte, sería necesario sostener el panel y, al mismo tiempo, empujar y mantener abierta una compuerta de plexiglás que limita el acceso directo al ítem de comida, mientras se coge el alimento con la otra mano.

Del mismo modo, pensamos que sería sumamente interesante observar a los orangutanes mientras emplean utensilios para extraer comida del termitero artificial o de dispositivos

similares.

8.3.5. Importancia de la coordinación bimanual y la componente visuo-espacial de una tarea en la expresión de la preferencia manual.

Los resultados obtenidos en el panel horizontal, relacionados con la distribución asimétrica de las preferencias direccionales mostradas por los sujetos de nuestra muestra, al desplazar el panel lateralmente, han sido objeto de discusión y nos han posibilitado hipotetizar la activación diferencial de un hemisferio debida a la componente visuo-espacial de la tarea.

Para poder profundizar en este aspecto, hemos diseñado un nuevo aparato (fig.47) que posee las siguientes características:

- tiene una fuerte componente visuo-espacial
- requiere una secuenciación de movimientos
- exige la utilización simultánea de ambas manos
- elimina el problema de la elección entre dos orificios situados a cada lado del sujeto
- requiere la realización de tres acciones: 1) coger el pomo para hacer girar una rueda de metacrilato (en sentido horario o antihorario) hasta que el orificio de la misma coincida con el del soporte; 2) mantener la rueda quieta, evitando que se desplace a la posición original y 3) con la otra mano, coger el ítem de comida a través de los orificios coincidentes de la rueda y del soporte.

Es una combinación de panel vertical y horizontal, que solventa el problema de una posible elección de la mano en función del agujero escogido con la mirada y permite evaluar la dirección del movimiento, de medio arco, efectuado.

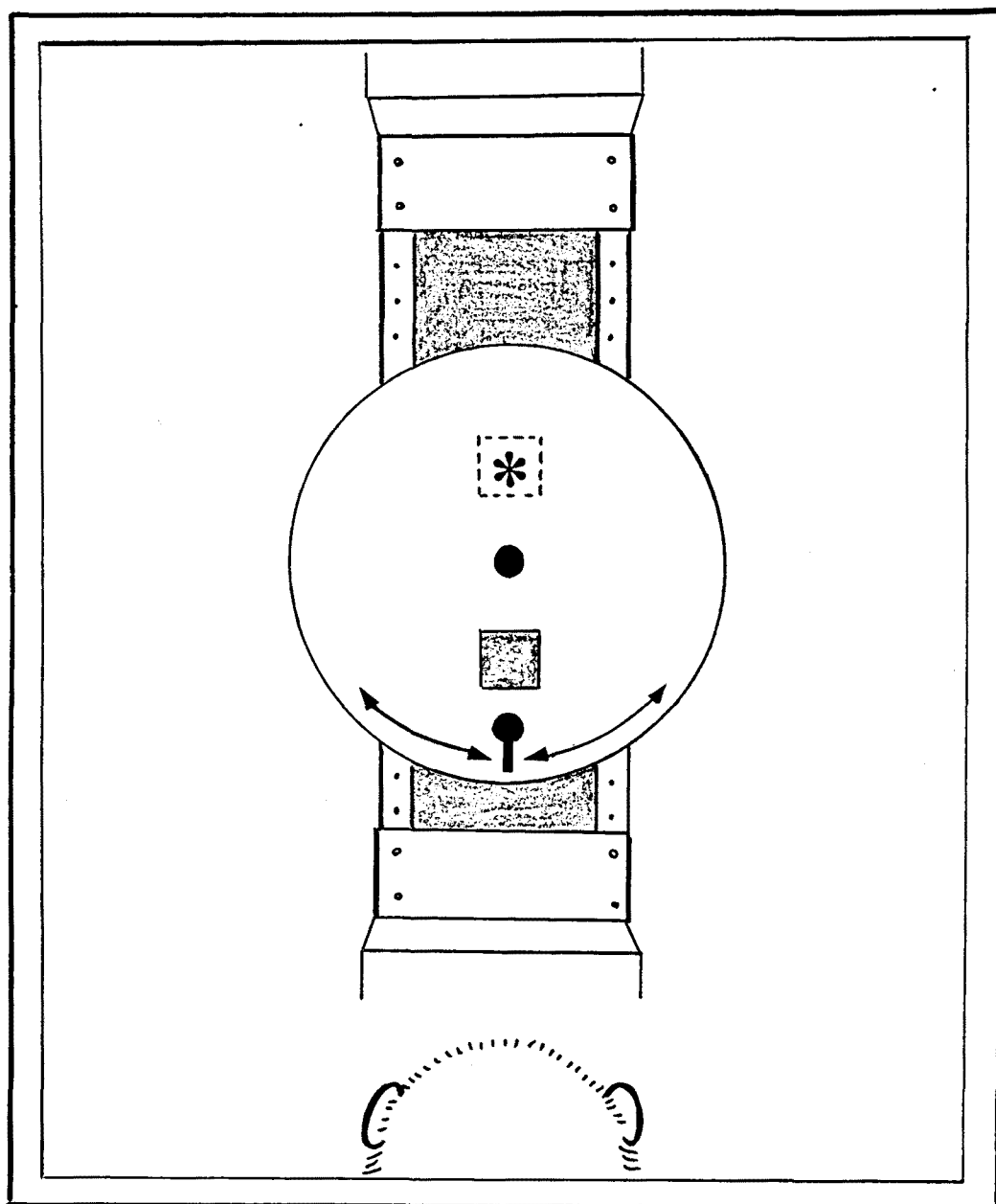


Fig. 47. Boceto del nuevo aparato, que presenta una marcada componente visuo-espacial y cuya resolución requiere, además, la utilización simultánea de ambas manos (para sostener la rueda de metacrilato y coger el alimento, *).

Valorando la complejidad de este nuevo aparato, creemos que es especialmente adecuado para evaluar las preferencias manuales de sujetos adultos, en particular las de los póngidos.

8.3.6. Valoración de la consistencia temporal de las preferencias manuales de los sujetos estudiados.

Replicar nuestra investigación con los mismos sujetos (o la mayoría de ellos), nos permitiría valorar la consistencia temporal del grado y direccionalidad de la lateralidad manual de los mismos.

Destacamos, como especialmente interesante, la posibilidad de examinar de nuevo las preferencias manuales de los chimpancés de nuestra submuestra de sujetos menores de 8 años, utilizando tareas iguales o similares a las ya empleadas. Hemos hipotetizado que, durante la infancia, los cambios en la direccionalidad y el grado de las preferencias manuales pueden ser frecuentes y que sólo se puede hablar de una lateralidad manual definida al considerar sujetos adultos.

Trece de estos chimpancés, cuya edad oscilaba entre los 2 y los 5 años en el momento de la recogida de datos, continúan siendo fácilmente accesibles y sus preferencias manuales podrían ser examinadas de nuevo en el futuro, preferiblemente hacia 1994, momento en el que el más pequeño de ellos será un adolescente de 7 años.

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.

Algunas observaciones informales realizadas con niños mientras manejaban los aparatos utilizados en nuestro estudio, nos han permitido comprobar que los mismos pueden ser empleados

para conocer las preferencias manuales y la coordinación bimanual de sujetos humanos.

Un estudio de este tipo permitiría la validación de los aparatos, ya que puede pedirse a los sujetos que los resuelvan y, posteriormente, pasarles un cuestionario (Annett, 1970) o una batería de pruebas de lateralidad (Klingebiel, 1979; Zazzo y Galifret-Granjon, 1969).

Además, los resultados podrían compararse con los obtenidos por Ramsay y Weber (1986), respecto a la utilización casi exclusiva de estrategias bimanuales y al uso de la mano preferida en la acción inicial.

De todos modos, creemos que es mejor trabajar con sujetos que tengan una lateralidad manual definida y, por tanto, la muestra no debería estar formada por niños, a menos que se contase con diferentes submuestras de niños, adolescentes, jóvenes, etc. En cada una de las submuestras el número de varones y mujeres debería ser el mismo. Asimismo, deberían controlarse las variables usuales.

Dado que se trata de unas tareas muy fáciles, puede ser oportuno desviar la atención del objetivo real de la investigación, pidiéndoles, p.ej., que realicen alguna acción con el ítem-recompensa obtenido en cada registro, que no tiene porqué ser un alimento, mientras las medidas del objeto se mantengan en los límites establecidos.

9. BIBLIOGRAFIA

- * ANNET, M. (1970). A classification of hand preferences by association analysis. British Journal of Psychology 61:303-321.
- * ANNET, M. (1972). The distribution of manual asymmetry. British Journal of Psychology 63: 343-358.
- * ANNET, M. (1985). Left, right, hand and brain: the right shift theory. LEA.
- * ANNETT, M. & ANNETT, J. (1991). Handedness for eating in gorillas. Cortex 27: 269-275.
- * BADRIAN, A. & BADRIAN, N. (1984). Social organization of Pan paniscus at the Lomako Forest, Zaire. In: R.L. Susman (Ed.), The pygmy chimpanzee: evolutionary biology and behavior. New York: Plenum.
- * BAKAN, P. (1971). The eyes have it. Psychology Today 4 (11): 64-69.
- * BARD, K.A., HOPKINS, W.D. & FORT, C.L. (1990a) Lateralized behaviors in chimpanzee infants. American Journal of Primatology 20 (3): 171.
- * BARD, K.A., HOPKINS, W.D. & FORT, C.L. (1990b). Lateral bias in infant chimpanzees (Pan troglodytes). Journal of Comparative Psychology 104 (4): 309-321.
- * BECK, C. & BARTON, R. (1972). Deviation and laterality of hand preference in monkeys. Cortex 7 : 339-363.
- * BERMUDEZ de C., J.M., BROMAGE, T.G. & FERNANDEZ J., Y.(1988). Buccal striations on fossil human anterior teeth: evidence of handedness in the middle and early Upper Pleistocene. Journal of Human Evolution 17: 403-412.
- * BOLEDA, R.M., CHINCHILLA, M., VALLS, R. & PASTOR, J.(1975). El dextrismo en el chimpancé. Zoo 23: 18-20.
- * BOLSER, L.A., RUNFELDT, S. & MORRIS, R.A. (1988). Handedness in language-trained chimpanzes (Pan troglodytes) in daily activities and assessment tasks. Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology 10 (1): 40-41.
- * BOX, H.O. (1977). Observations on spontaneous hand use in the common marmoset (Callithrix jacchus). Primates 18: 395-400.

- * BRADSHAW, J.L. (1988). The evolution of human lateral asymmetries: new evidence and second thoughts. Journal of Human Evolution 17: 615-637.
- * BRESARD, B. & BRESSON, F. (1983). Handedness in Pongo pygmaeus and Pan troglodytes. Journal of Human Evolution 12 : 659-666.
- * BRESARD, B. & BRESSON, F. (1987). Reaching or manipulation: left or right? Behavioral and Brain Sciences 10: 265-266.
- * BRINKMAN, C. (1984). Determinants of hand preference in Macaca fascicularis. International Journal of Primatology 5: 325.
- * BROOKER, R.J., LEHMAN, R.A., HEIMBUCH, R.C. & KIDD, K.K. (1981). Hand usage in a colony of bonnet monkeys, Macaca radiata. Behavior Genetics 11 (1): 49-56.
- * BROOKSHIRE, K.H. & WARREN, J.M. (1962). The generality and consistency of handedness in monkeys. Animal Behavior 10: 222-227.
- * CAIN, D.P. & WADA, J.A. (1979). An anatomical asymmetry in the baboon brain. Brain, Behavior and Evolution 16: 222-226.
- * CALVIN, W.H. (1982). Did throwing stones shape hominid brain evolution? Ethology and Sociobiology 3: 115-124.
- * CALVIN, W.H. (1987). On evolutionary expectations of symmetry and toolmaking. The Behavioral and Brain Sciences 10: 267-268.
- * CHIVERS, D.J. (1974). The siamang in Malaya: a field study of primate in tropical rain forest. In: Contributions in Pimatology 4. Basel: Karger.
- * CHORAZINA, H. (1976). Shifts in laterality in a baby chimpanzee. Neuropsychologia 14: 381-384.
- * COLE, J. (1957). Laterality in the use of the hand, foot and eye in monkeys. Journal of Comparative and Physiological Psychology 50: 296-299.
- * COLELL, M. (1986) -Trabajo de curso. No publicado. Lateralidad funcional en un grupo de chimpancés (Pan troglodytes troglodytes) del Zoo de Barcelona.
- * COLELL, M. & ESCOBAR, M. (en prep). Prensiones de precisión en tres especies de póngidos: Chimpancé (Pan troglodytes troglodytes), Bonobo (Pan paniscus) y Orangután (Pongo pygmaeus).

- * COLELL, M. & MORALES, M. (en prep). Preferencias manuales en una colonia de papiones (género Papio) del Parque Zoológico de Barcelona.
- * CORBALLIS, M.C. (1983). Human laterality. New York: Academic Press.
- * COREN, S. & PORAC, C. (1977). Fifty centuries of righthandedness: the historical record. Science 198: 631-632.
- * COSTELLO, M.B. & FRAGASZY, D.M. (1988) Prehension in Cebus and Saimiri: I. grip type and hand preference. American Journal of Primatology 15: 235-245.
- * CUNNINGHAM, D., FORSYTHE, C. & WARD, J.P. (1989). A report of behavioral lateralization in an infant orang-utan (Pongo pygmaeus). Primates 30(2): 249-253.
- * DENIKER, M. (1882). Sur l'orang et le chimpanzé exposés par M. Bidel à Paris. Bulletin de la Societé de Anthropologie de Paris 5: 333-341.
- * DENNENBERG, V.H. (1981). Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience. The Behavioral and Brain Sciences 4: 1-49.
- * DEUEL, R.K. & DUNLOP, N.L. (1980). Hand preference in the rhesus monkey: implications for the study of cerebral dominance. Archives of Neurology 37: 217-221.
- * DEUEL, R.K. & SCHAFFER, S.P. (1987). Patterns of hand preference in monkeys. The Behavioral and Brain Sciences 10: 270-271.
- * DEWSON, J.H. (1977). Preliminary evidence of hemispheric asymmetry of auditory function in monkeys. In: S. Harnard, R.W. Doty, J. Jaynes, L. Goldstein & G. Krauthamer (Eds.), Lateralization in the nervous system. New York: Academic Press.
- * DEWSON, J.H. (1978). Some behavioral effects of removal of superior temporal cortex in the monkey. In: D.J. Chivers & J. Herbert (Eds.), Recent advances in primatology (1). London: Academic Press.
- * DIMOND, S. & HARRIES, R. (1984). Face touching in monkeys, apes and man: Evolutionary origins and cerebral asymmetry. Neuropsychologia 22 (2): 224-233.
- * DOMENECH, J.M. (1977). Bioestadística. Métodos estadísticos para investigadores. Barcelona: Herder.

- * DORST, J. & DANDELLOT, P. (1973). Guía de campo de los mamíferos salvajes de Africa. Barcelona: Omega.
- * ETTLINGER, G. (1961). Lateral preferences in monkeys. Behavior 17: 275-287.
- * ETTLINGER, G. & MOFFET, A. (1964). Lateral preferences in the monkey. Nature 204: 606.
- * FAGOT, J. & VAUCLAIR, J. (1988a). Handedness and bimanual coordination in the lowland Gorilla. Brain, Behavior and Evolution 32: 89-95.
- * FAGOT, J. & VAUCLAIR, J. (1988b). Handedness and manual specialization in the baboon. Neuropsychologia 26 (6): 795-804.
- * FAGOT, J. & VAUCLAIR, J. (1991). Manual laterality in nonhuman primates: a distinction between handedness and manual specialization. Psychological Bulletin 109 (1): 76-89.
- * FAGOT, J., VAUCLAIR, J. & COLELL, M. (1987). Lateralidad y coordinación manual en los gorilas del Zoo de Barcelona. ZooClub 3: 14-15.
- * FALK, D. (1980). Language, handedness and primate brains: did the Australopithecines sign? American Anthropologist 82: 72-78.
- * FALK, D. (1987). Brain lateralization in primates and its evolution in hominids. Yearbook of Physical Anthropology 30: 107-125.
- * FALK, D., CHEVERUD, J., VANNIER, M.H. & CONROY, G.C. (1986). Advanced computer graphics technology reveals cortical asymmetry in endocasts of Rhesus monkeys. Folia Primatologica, 46: 98-103.
- * FINCH, G. (1941). Chimpanzee handedness. Science 94 : 117-118.
- * FISHER, R.B. & NEUNIER, G.F. & WHITE, P.J. (1982). Evidence of laterality in de lowland Gorilla. Perceptual and Motor Skills N.54 : 1093-1094.
- * FLEMINGER, J.J., DALTON, R. & STANDAGE, K.F. (1977). Age as a factor in the handedness of adults. Neuropsychologia 15: 471-473.
- * FORSYTHE, C., MILLIKEN, G.W., STAFFORD, D.K. & WARD, J.P. (1988). Posturally related variations in the hand preferences of the Ruffed Lemur (Variecia variegate variegate). Journal of Comparative Psychology 102 (3) : 248-250.

- * FORSYTHE, C. & WARD, J.P.(1988). Black Lemur (Lemur macaco). Hand preference in food reaching. Primates 29 (3): 369-374.
- * FOSSEY, D. (1979). Development of the mountain gorilla (Gorilla gorilla beringei): the first thirty-six months. In: D.A. Hamburg & E.R. McCown (Eds.), The Great Apes. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Co.
- * FOUTS, R.S. (1977). Ameslan in Pan. In: G.H. Bourne (Ed.) Progress in Ape Research. New York: Academic Press.
- * FRAGASZY, D.M. (1983). Preliminary quantitative studies of prehension in squirrel monkeys (Saimiri sciureus). Brain, Behavior and Evolution 23: 81-92.
- * FRAGASZY, D.M. & MITCHELL, S.R. (1990). Hand preference and performance on unimanual and bimanual tasks in capuchin monkeys (Cebus apella). Journal of Comparative Psychology, 104 (3): 275-282.
- * FROST, G.T. (1980). Tool behavior and the origins of laterality. Journal of Human Evolution 9: 447-459.
- * GALABURDA, A.M., LE MAY, M., KEMPER, T.L. & GESCHWIND, N. (1978). Right-left asymmetries in the brain: structural differences between the hemispheres may underlie cerebral dominance. Science 199: 852-856.
- * GALLUP, G.G. (1970). Chimpanzees: self-recognition. Science 167: 86-87.
- * GALLUP, G.G. (1979). Self-awareness in primates. American Scientist 67: 417-421.
- * GALLUP, G.G. (1982). Self-awareness and the emergence of mind in primates. American Journal of Primatology 2: 237-248.
- * GARDNER, R.A. & GARDNER, B.T. (1969). Teaching sign language to a chimpanzee. Science 165: 664-672.
- * GARDNER, R.A. & GARDNER, B.T. (1984). A vocabulary test for chimpanzees. Journal of Comparative Psychology 98: 381-404.
- * GAUTRIN, D & ETTLINGER, E. (1970). Lateral preferences in the monkey. Cortex 6 : 287-292.
- * GESCHWIND, N. & GALABURDA, A.M. (1985). Cerebral lateralization: biological mechanisms, associations and pathology. Archives of Neurology 42: 428-458, 521-552, 634-654.
- * GESCHWIND, N. & LEVITSKY, W. (1968). Human brain:left-right asymmetries in temporal speech region. Science 161: 186-187

- * GESELL, A. & AMES, L.B. (1947). The development of handedness. The Journal of Genetic Psychology 70: 155-175.
- * GLEZER, I.I. (1987). The riddle of Carlyle: the unsolved problem of the origin of handedness. Behavioral and Brain Sciences 10 (2): 273-275.
- * GLICK, S.D. (Ed.). (1985). Cerebral lateralization in non-human species. Academic Press.
- * GOLDBERG, E. & COSTA, L. (1981). Hemisphere differences in the acquisition and use of descriptive systems. Brain and Language 14: 144-173.
- * GOMPERTS, S. & COSTELLO, M. (1991). Preliminary results of hand use in free-ranging capuchins (Cebus capucinus). American Journal of Primatology 24 (2): 104.
- * GOODALL, J. (1970). Tool using in primates and other vertebrates. In: D.S. Lehrman, R.A. Hinde & E. Shaw (Eds.), Advances in the study of behavior, vol 3. Academic Press.
- * GOODALL, J. (1986). The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior. Harvard University Press.
- * GROVES, C.P. & HUMPHREY, N.K. (1973). Asymmetry in gorilla skulls: evidence of lateralized brain function? Nature 244 : 53-54.
- * GROVES, C.P. & SABATER PI, J. (1985). From ape's nest to human fix-point. Man 20 (1): 22-47.
- * GIJZEN, A. (1972). Bonnes manières á table chez les anthropoïdes en captivité. Zoo Antwerpen 38: 15-20.
- * HALL, K. & MAYER, B. (1966). Hand preferences and dexterities of captive patas monkeys. Folia Primatologica 4: 169-185.
- * HAMILTON, C.R. & VERMEIRE, A. (1983). Discrimination of monkey faces by split brain monkeys. Behavioral Brain Research 9: 263-275.
- * HANNAH, A.C. & MCGREW, W.C. (1987). Chimpanzees using stones to crack open oil palm nuts in Liberia. Primates 28 (1): 31-46.
- * HARLOW, H.F. (1949). The formation of learning sets. Psychological Review: 51-65.
- * HATTA, T. & DIMOND, S.J. (1984). Differences in face touching by Japanese and British people. Neuropsychologia 22: 531-534.

- * HATTA, T. & KOIKE, M. (1991). Left-hand preference in frightened mother monkeys in taking up their babies. Neuropsychologia 29 (2): 207-209.
- * HECAEN, H. & AJURIAGUERRA, J. de. (1963). Les gauchers. Prévalence manuelle et dominance cérébrale. Paris: P.U.F.
- * HEESTAND, J.E. (1986). Behavioral lateralization in four species of apes? Ph.D. University of Washington. Ann Harbor: University Microfilms International.
- * HEWES, G.W. (1973). Primate communication and the gestural origin of language. Current Anthropology 14 (1-2): 5-29.
- * HOLLOWAY, R.L. (1969). Culture: a "human" domain. Current Anthropology 10 (4): 395-412.
- * HOLLOWAY, R.L. & COSTELAREYMONDIE de la, M.C. (1982). Brain endocast asymmetry in pongids and hominids: some preliminary findings of the paleontology of cerebral dominance. American Journal of Physical Anthropology 58: 101-110.
- * HOPKINS, W.D. & MORRIS, R.D. (1989). Laterality for visual processing in two language-trained chimpanzees (Pan troglodytes). Behavioral Neuroscience 103(2): 227-234.
- * HOPKINS, W.D., WASHBURN, D.A. & RUMBAUGH, D.M. (1989). Note on hand-use in the manipulation of joysticks by rhesus monkeys (Macaca mulatta) and chimpanzees (Pan troglodytes). Journal of Comparative Psychology 103 (1): 91-94.
- * HOPKINS, W.D., WASHBURN, D.A. & RUMBAUGH, D.M. (1990). Processing of form stimuli presented unilaterally in humans, chimpanzees (Pan troglodytes) and monkeys (Macaca mulatta). Behavioral Neuroscience 104(4): 577-582.
- * HERR, D.A. (1977). Orang-utan maturation: growing up in a female world. In: S. Chevalier-Skolnikoff & F.E. Poirier. Primate Bio-Social Development. New York: Garland.
- * HORSTER, W. & ETTLINGER, G. (1985). An association between hand preference and tactile discrimination performance in the rhesus monkey. Neuropsychologia 23: 411-413.
- * HUGHES, J. & REDSHAW, M. (1974). Cognitive, manipulative and social skills in gorillas: part 1, the first year. Annual Report of the Jersey Wildlife Preservation Trust 11: 53-60.
- * ITANI, J., TOKUDA, K., FURUYA, Y., KANO, K. & SHIN, Y. (1963). The social construction of natural troops of Japanese monkeys in Takasakyama. Primates 4: 1-42.

- * JASON, G.W. & COWEY, A. & WEISKRANTZ, L. (1984). Hemispheric asymmetry for a visuospatial task in monkeys. Neuropsychologia 22: 777-784.
- * JOLLY, A. (1985). The evolution of primate behavior. New York: Macmillan Publishing Co.
- * JONES, L. & BARD, K. (1991). Grip type and hand preference in young chimpanzees. American Journal of Primatology 24 (2): 110-111.
- * KAWAI, M. (1967). Catching behavior observed in the Koshima troop -a case of newly acquired behavior-. Primates 8: 181-186.
- * KIMURA, D. (1976). The neural basis of language qua gesture. In: H. Whitaker & H.A. Whitaker (Eds.), Studies in Neurolinguistics 2. New York: Academic Press.
- * KIMURA, D. (1979). Neuromotor mechanisms in the evolution of human communication. In: H.D. Steklis & M.J. Raleigh (Eds.), Neurobiology of Social Communication in Primates. New York: Academic Press.
- * KIMURA, D. & ARCHIBALD, Y. (1974). Motor functions of the left hemisphere. Brain 97: 337-350.
- * KLINGEBIEL, P. (1979). El niño zurdo: diagnóstico y tratamiento. Madrid: Cincel.
- * KOLB, B. & WHISHAW, I.Q. (1986). Fundamentos de neuropsicología humana. Barcelona: Labor.
- * KRUPER, D.C., BOYLE, B.E. & PATTON, R.A. (1966). Eye and hand preferences in rhesus monkeys. Psychonomic Science 5: 277-278.
- * KUBOTA, K. (1990). Preferred hand use in the Japanese macaque troop, Arashiyama-R, during visually guided reaching for food pellets. Primates 31 (3): 393-406.
- * KUHL, P.K. (1988). On handedness in primates and human infants. Behavioral and Brain Sciences 11 (4): 727-729.
- * LANSKY, L.M., FEINSTEIN, H. & PETERSON, J.M. (1988). Demography of handedness in two samples of randomly selected adults (N=2083). Neuropsychologia 26 (3): 465-477.
- * LARSON, C.F., DODSON, D.L. & WARD, J.P. (1989). Hand preferences and whole-body turning biases of Lesser Bushbabies (Galago senegalensis). Brain, Behavior and Evolution 33: 261-267.

- * LE MAY, M. (1976). Morfological cerebral asymmetries of modern man, fossil man and non-human primate. Annals New York Academy of Sciences 280: 349-366.
- * LE MAY, M. & GESCHWIND, N. (1975). Hemispheric differences in the brain of great apes. Brain, Behavior and Evolution 11: 48-52.
- * LE MAY, M. & GESCHWIND, N. (1979). Morfological cerebral asymmetries in primates. In: B. Preilowsky and H.C. Engele (Eds.) Is there a Cerebral Hemispheric Asymmetry in Non-Human Primates? Symposium of the VII Congress of the International Primatological Society. Bangalore (India).
- * LE MAY, M. & BILLIG, M.S. & GESCHWIND, N. (1980). Asymmetries of brains and skulls of nonhuman primates. In: Armstrong & Falk (Eds.), Primate Brain Evolution: Methods and Concepts. Plenum Press.
- * LEHMAN, R.A. (1970). Hand preferences and cerebral predominance in 24 rhesus monkeys. Journal of the Neurological Sciences 10: 185-192.
- * LEHMAN, R.A. (1978). The handedness of rhesus monkeys. I. Distribution. Neuropsychologia 16: 33-42.
- * LEHMAN, R.A. (1980). Distribution and changes in strength of hand preference of cynomolgus monkeys. Brain, Behavior and Evolution 17: 209-217.
- * LEHMAN, R.A. (1989). Hand preferences of rhesus monkeys on differing tasks. Neuropsychologia 27 (9): 1193-1196.
- * LEHMAN, R.A. (1991). Hand choice by monkeys is governed not only by preference but also by perseveration. In: A. Ehara (Ed.), Primate today. Elsevier Science Publishers.
- * LEVY, J. (1977). The mammalian brain and the adaptative advantage of cerebral asymmetry. Annals of the New York Academy of Sciences 299: 264-272.
- * LEVY, J. (1988). The evolution of human cerebral asymmetry. In: H.J. Jerison & I. Jerison (Eds.), Intelligence and Evolutionary Biology. NATO ASI Series, vol. G17. Springer-Verlag.
- * LIEBERMAN, P., CRELIN, E.S., & KLATT, A.H. (1972). Phonetic ability and related anatomy of the newborn and adult human, Neanderthal man and the chimpanzee. American Anthropologist 74: 287-307.

- * LOCKARD, J.S. (1984). Handedness in a captive group of lowland Gorillas. International Journal of Primatology 5 (4): 356.
- * LOCKARD, J.S., MCFARLIN, T.L. & HAWLEY, M.A. (1987). Hand/limb laterality in lowland gorillas. Bulletin of Psychonomic Society 25(5): 332.
- * LUMLEY, M.A. de (1973). Anténéandertaliens et Néandertaliens du Bassin Méditerranéen Occidental Européen. Etudes Quaternaires, Mémoire.2.
- * LUTZ-MAKI, S.G. & MACNEILAGE, P.F. (1991). Right side preference for force application in the chimpanzee. American Journal of Primatology 24 (2): 117.
- * MACKINNON, J. (1974). The behaviour and ecology of wild orang-utans (Pongo pygmaeus). Animal Behaviour 22: 3-74.
- * MACNEILAGE, P.F. (1987a). The evolution of hemispheric specialization for manual function and language. In: S.P. Wise (Ed.), Higher brain functions. New York: Wiley and Sons.
- * MACNEILAGE, P.F. (1987b). The evolution of handedness in primates. In: D. Ottoson (Ed.), Duality and unity of the brain. New York: Plenum Press.
- * MACNEILAGE, P.F., STUDDERT-KENNEDY, M.G. & LINDBLOM, B. (1987). Primate handedness reconsidered. Behavioral and Brain Sciences 10 (2) : 247-303.
- * MACNEILAGE, P.F., STUDDERT-KENNEDY, M.G. & LINDBLOM, B. (1988). Primate handedness: a foot in the door. Behavioral and Brain Sciences 11 (4): 737-744.
- * MACNEILAGE, P.F., STUDDERT-KENNEDY, M.G. & LINDBLOM, B. (1991). Primate handedness: the other theory, the other hand and the other attitude. Behavioral and Brain Sciences 14 (2): 344-349.
- * MANNING, J.T. & CHAMBERLAIN, A.T. (1990). The left-side cradling preference in great apes. Animal Behaviour 39(6): 1224-1227.
- * MARCHANT, L. (1981). Hand preference among captive island groups of chimpanzees (Pan troglodytes). Ph.D. Rutgers University. Ann Harbor: University Microfilms International.
- * MARCHANT, L. & STEKLIS, H.D. (1986). Hand preference in a captive island group of chimpanzees. American Journal of Primatology 10 : 301-313.

- * MASATAKA, N. (1989). Population level asymmetry of hand preference in lemurs. Behaviour 110: 244-247.
- * MASATAKA, N. (1990). Handedness of capuchin monkeys. Folia Primatologica 55: 189-192.
- * MCGONIGLE, B.O. & FLOOK, J. (1978). The learning of hand preferences by squirrel monkeys. Psychological Research 40 (1): 93-98.
- * MCKEEVER, W.F. (1987). Primate handedness should be considered but not "reconsidered" at this point. The Behavioral and Brain Sciences, 10: 281-282.
- * MILES, H.L. (1983). Apes and language: the search for communicative competence. In: J. de Luce & H.T. Wilder (Eds.), Language in Primates. New York: Springer-Verlag.
- * MILLIKEN, G.W., FORSYTHE, C. & WARD, J.P. (1989). Multiple measures of hand-use lateralization in the ring-tailed lemur (Lemur catta). Journal of Comparative Psychology 103 (3): 262-268.
- * MILNER, A.D. (1969). Distribution of hand preferences in monkeys. Neuropsychologia 7: 375-377.
- * MORRIS, D. (1962). The Biology of Art. London: Methuen.
- * MUNCER, S.J. (1982). Functional asymmetry in the chimpanzee. Perceptual and Motor Skills 54: 147-152.
- * NAPIER, J.R. (1961). Prehensibility and opposability in the hands of living primates. Symposia of the Zoological Society, London, 5: 115-132.
- * NAPIER, J.R. (1962). The evolution of the hand. Scientific American 14: 155-161.
- * NAPIER, J.R. & NAPIER, P.H. (1967). A handbook of living primates. London: Academic Press.
- * NAPIER, J.R. & NAPIER, P.H. (1985). The natural history of the primates. British Museum & Cambridge University Press.
- * NISHIDA, T. (1973). The ant-gathering behavior by the use of tools among wild chimpanzees of the Mahali Mountains. Journal of Human Evolution 2 : 357-370.
- * NISHIDA, T. & HIRAIWA, M. (1982). Natural history of a tool-using behavior by wild chimpanzees in feeding upon wood-boring ants. Journal of Human Evolution 11: 73-99.

- * NOTTEBOHM, F. (1977). Asymmetries in neural control of vocalization in the canary. In: S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes & G. Krauthamer (Eds.), Lateralization in the Nervous System. New York: Academic Press.
- * NOTTEBOHM, F. (1980). Brain pathway for vocal learning in birds. Progress in Psychobiology and Physiological Psychology 9: 85-184.
- * O'NEIL, C.R., STRATTON, H.T.R., INGERSOLL, R.H. & FOUTS, R.S. (1978). Conjugate lateral eye movements in Pan troglodytes. Neuropsychologia 16: 759-762.
- * OLSON, D.A., ELLIS, J.E. & NADLER, R.D. (1990). Hand preferences in captive gorillas, orang-utans and gibbons. American Journal of Primatology 20: 83-94.
- * OVERMAN, W.H. & DOTY, R.W. (1982). Hemispheric specialization displayed by man but not macaques for analysis of faces. Neuropsychologia 20 (2): 113-128.
- * PENFIELD, W. & ROBERTS, L. (1959). Speech and brain mechanisms. Princeton: Princeton University Press.
- * PETERSEN, M.R., BEECHER, M.D., ZOLOTH, S.R., MOODY, D.B. & STEBBINS, W.C. (1984). Neural lateralization of species-specific vocalizations by Japanese macaques (Macaca fuscata). Science 202: 324-327.
- * POHL, P. (1984). Ear advantages for temporal resolution in baboons. Brain and Cognition 3: 438-444.
- * PORAC, C. & COREN, S. (1981). Lateral preferences and human behavior. New York: Springer-Verlag.
- * PREILOWSKY, B. (1979). Performance differences between hands and lack of transfer of finger posture and sensory motor skill in intact rhesus monkeys: possible model for the origin of cerebral asymmetry. Neuroscience Letters, Suppl.3: 89.
- * PREILOWSKY, B. (1983). Is there a cerebral specialization in nonhuman primates? In: P.K. Seth (Ed.), Perspectives in Primate Biology. Today and Tomorrow's Printers and Publishers.
- * PREILOWSKY, B. & LEDER, F. (1985). Comparative studies on laterality: Hand use of a captive group of lowland gorillas. In: A. Albert (Ed.), Proceedings of the 34th Congress of the German Society. Viena.

- * PREILOWSKY, B., REGER, M., ENGELE, H.C. (1986) Handedness and cerebral asymmetry in nonhuman primates. In: D.M. Taub & F.A. King (Eds.), Current Perspectives in Human Primate Biology. Van Nostrand Reinhold Co.
- * PREMACK, D. & PREMACK, A.J. (1983). The mind of an ape. New York: Norton.
- * QUIATT, D., DUDGEON, J. & QUIATT, S. (1990). Rhesus monkeys prefer right hand for lifting feeder bin lids. American Journal of Physical Anthropology 81 (2): 283.
- * RAMSAY, D.S. & WEBER, S.L. (1986). Infants' hand preference in a task involving complementary roles for the two hands. Child Development 57: 300-307.
- * RASSMUSSEN, T. & MILNER, B. (1977). The role of early left-brain injury in determining lateralization of cerebral speech functions. In: S. Dimond & D. Blizard (Eds.), Evolution and Lateralization of the Brain. New York: New York Academy of Sciences.
- * RAWLINS, R.G. (1986). Distribution of manual asymmetry among Cayo Santiago macaques (Macaca mulatta). Primate Report 14: 173-174.
- * RAWLINS, R.G. (1989). Locomotive and manipulative use of the hand in the Cayo Santiago macaques (Macaca mulatta). In: H. Preuschoft & D. Chivers (Eds.), The Primate Hand. Firenze: Il Sedicesimo.
- * REDSHAW, M. (1975). Cognitive, manipulative and social skills in gorillas: part II, the second year. Annual Report of the Jersey Wildlife Preservation Trust 12: 56-60.
- * REISS, B.F., ROSS, S., LYERLY, S.N. & BIRCH, H.B. (1949). The behavior of two captive specimens of lowland gorilla (Gorilla gorilla). Zoologica 34: 111-118.
- * RENSCH, B. (1973). Play and art in apes and monkeys. In: Symposiums of the IVth Congress of Primatology. I: Pre-cultural Primate Behavior. Basel: Karger.
- * RIBA C., C. (1988). Estudio observacional de la lateralización de la conducta manual en diez especies de primates. En: Resúmenes del I Io. Congreso Nacional de Etología. Sevilla: Estación Biológica de Doñana y CSIC.
- * ROBINSON, C.H. (1979). The development of hand preference in children and young chimpanzees. Ph.D. University of Nevada. Ann Harbor: University Microfilms International.

- * RONEY, L. & KING, J. (1989). Posture effects on hand preferences of right and left handed squirrel monkeys. American Journal of Primatology 18 (2): 163-164.
- * ROTHE, H. (1973). Handedness in the common marmoset (Callithrix jacchus). American Journal of Physical Anthropology 38 (2): 561-566.
- * RUMBAUGH, D. (1977). Language learning by a chimpanzee. New York: Academic Press.
- * SABATER PI, J. (1978). El chimpancé y los orígenes de la cultura. Barcelona: Promoción Cultural S.A.
- * SABATER PI, J. (1984). Gorilas y chimpancés del Africa Occidental. México: Fondo de Cultura Económica.
- * SABATER PI, J. (1985). Etología de la vivienda humana: de los nidos de gorilas y chimpancés a la vivienda humana. Barcelona: Labor.
- * SALK, L. (1973). The role of the heartbeats in the relations between mother and infant. Scientific American 228: 24-29.
- * SANFORD, C., GUIN, K. & WARD, J. P. (1984). Posture and laterality in the bushbaby (Galago senegalensis). Brain, Behavior and Evolution 25: 217-224.
- * SANFORD, C. & WARD, J.P. (1986). Mirror image discrimination and hand preference in the Bushbaby (Galago senegalensis). The Psychological Record 36: 439-449.
- * SAVAGE-RUMBAUGH, E.S. (1986). Ape language: from conditioned responses to symbols. New York: Columbia University Press.
- * SAVAGE-RUMBAUGH, E.S., MCDONALD, K., SEVCIK, R.A., HOPKINS, W.D. & RUBERT, E. (1986). Spontaneous symbol acquisition and communicative use by pygmy chimpanzees Pan paniscus. Journal of Experimental Psychology: General 115: 211-235.
- * SAVAGE-RUMBAUGH, E.S., RUMBAUGH, D.M. & MCDONALD, K. (1985). Language learning in two species of apes. Neuroscience and Biobehavioral Reviews 9: 653-665.
- * SCHALLER, G. (1963). The Mountain Gorillas: Ecology and Behavior. Chicago: University Chicago Press.
- * SCHILLER, P.H. (1951). Figural preferences in the drawing of a chimpanzee. Journal of Comparative and Physiological Psychology 44: 101-111.

- * SCHULTZ, A.H. (1979). Los primates. Barcelona: Destino.
- * SELTZER, C., FORSYTHE, C. & WARD, J.P. (1990). Multiple measures of motor lateralization in human primates (Homo sapiens). Journal of Comparative Psychology 104(2): 159-166.
- * SHAFER, D.D. (1988). Handedness in gorillas. Gorilla 11 (2): 2-5.
- * SIEGEL, S. (1988). Estadística no paramétrica. México: Trillas.
- * SPRINGER, S.P. & DEUTSCH, G. (1985). Cerebro izquierdo, cerebro derecho. Madrid: Alianza Editorial.
- * STAFFORD, D.K., MILLIKEN, G.W. & WARD, J.P. (1990a). Lateralized hand use in the stereotyped patterns of Hapalemur (Hapalemur spp). American Journal of Primatology 20 (3): 235.
- * STAFFORD, D.K., MILLIKEN, G.W. & WARD, J.P. (1990b). Lateral bias in feeding and brachiation in Hylobates. Primates 31 (3): 407-414.
- * STEKLIS, H.D. (1985). Primate communication, comparative neurology, and the origin of language re-examined. Journal of Human Evolution 14: 157-173.
- * STEKLIS, H.D. & MARCHANT, L.F. (1987). Primate handedness: reaching and grasping for straws? Behavioral and Brain Sciences 10 (2): 284-286.
- * STELLAR, E. (1960). The marmoset as a laboratory animal: maintenance, general observations of behavior and simple learning. Journal of Comparative and Physiological Psychology 53: 1-10.
- * STEENHUIS, R.E. & BRYDEN, M.P. (1989). Different dimension of hand preference that relate to skilled and unskilled activities. Cortex 25: 289-304.
- * SUAREZ, S.D. & GALLUP (Jr.), G.G. (1986). Face touching in primates: a closer look. Neuropsychologia 24 (4): 597-600.
- * SUSMAN, R.L. (1984). The pygmy chimpanzee: evolutionary biology and behavior. New York: Plenum.
- * TELEKI, G. (1973). Group response to the accidental death of a chimpanzee in Gombe National Park -Tanzania-. Folia Primatologica 20: 81-94.

- * THOMPSON-HANDLER, N., MALENKY, R.K. & BADRIAN, N. (1984). Sexual behavior of Pan paniscus under natural conditions in the Lomako Forest, Equateur, Zaire. In: R.L. Susman (Ed.), The pygmy chimpanzee: evolutionary biology and behavior. New York: Plenum.
- * TOKUDA, K. (1969). On the handedness of Japanese monkeys. Primates 10: 41-46.
- * TOTH, N. (1985). Archaeological evidence for preferential right-handedness in the Lower and Middle Pleistocene and its possible implications. Journal of Human Evolution 14: 607-614.
- * TREVARTHEN, C. (1978). Manipulative strategies of baboons and the origins of cerebral asymmetry. In: M. Kinsbourne (Ed.), Asymmetrical Function of the Brain. Cambridge University Press.
- * TRINKAUS, E. (1983). The Shanidar Neandertals. New York: Academic Press.
- * TUTTLE, R.H. (1986). Apes of the world: their social behavior, communication, mentality and ecology. New Jersey: Noyes.
- * VAUCLAIR, J. & FAGOT, J. (1987). Spontaneous hand usage and handedness in a troop of baboons. Cortex 23: 265-274.
- * VEA B., J.J. & CLEMENTE L., I.C. (1988). Conducta instrumental del chimpancé (Pan troglodytes) en su hábitat natural. Anuario de Psicología 39 (2): 29-66.
- * de WAAL, F. (1982). Chimpanzee politics. New York: Harper and Row.
- * de WAAL, F. (1989). Peacemaking among primates. Harvard University Press.
- * WALKER, S.F. (1980). Lateralization of functions in the vertebrate brain: a review. British Journal of Psychology 71: 329-367.
- * WARD, J.P., MILLIKEN, G.W., DODSON, D.L., STAFFORD, D.K. & WALLACE, M. (1990). Handedness as a function of sex and age in a large population of Lemur. Journal of Comparative Psychology 104 (2): 167-173.
- * WARREN, J.M. (1953). Handedness in the Rhesus monkey. Science 118 : 622-623.

- * WARREN, J.M. (1977). Handedness and cerebral dominance in monkeys. In: S. Harnad, R.W. Doty, L., Goldstein, J. Jaynes & G. Krauthamer (Eds.), Lateralization in the Nervous System. New York: Academic Press.
- * WARREN, J.M. (1980). Handedness and laterality in humans and other animals. Physiological Psychology 8 (3) : 351-359.
- * WARREN, J.M. & NONNEMAN, S. (1976). The search for cerebral dominance in monkeys. Annals of the New York Academy of Sciences 280 : 732-744.
- * WELLER, M.P.I. & LATIMER-SAYER, D.T. (1985). Increasing right hand dominance with age on a motor skill task. Psychological Medicine 15: 867-872.
- * WOLFHEIM, J.H. (1983). Primates of the world. Seattle: University of Washington Press.
- * YEAGER, C.P. (1991). Orang-utan (Pongo pymaeus) hand preference in the Tanjung Puting National Park, Kalimantan Tengah, Indonesia. American Journal of Primatology 24(2): 142.
- * YENI-KOMSHIAN, G. & BENSON, D. (1976). Anatomical study of cerebral assymetry in the temporal lobe of humans, chimpanzees and rhesus monkeys. Science 192 : 387-389.
- * YERKES, R.M. (1927). The mind of a gorilla. Genetics Psychology Monographs 2: 1-194.
- * YOUNG, G., CORTER, C.M., SEGALOWITZ, S.J. & THREUB, S. (1983). Manual specialization and the developing brain. New York: Academic Press.
- * YUANYE, M., YUFEN, T. & ZIYUN, D. (1986). Handedness on golden monkeys and leaf monkeys in picking up food. Primate Report 14: 248.
- * ZAZZO, R. & GALIFRET-GRANJON, N. (1984). Génesis y fórmulas de la lateralidad. En: R. Zazzo (Ed.), Manual para el examen psicológico del niño I. Madrid: Fundamentos.



