

Lateralidad Manual y Especialización Hemisférica en Chimpancés (*Pan troglodytes*)

Evaluación experimental y observacional

por
Miquel Llorente Espino



TESIS DOCTORAL

Programa de doctorado en
INVESTIGACIÓN PSICOLÓGICA
Bienio 2004-2006



Universitat Ramon Llull

TESI DOCTORAL

Títol LATERALIDAD MANUAL Y ESPECIALIZACIÓN HEMISFÉRICA
EN CHIMPANCÉS. EVALUACIÓN OBSERVACIONAL Y
EXPERIMENTAL

Realitzada per MIQUEL LLORENTE ESPINO

en el Centre FACULTAT DE PSICOLOGIA, CIÈNCIES DE
L'EDUCACIÓ I DE L'ESPORT BLANQUERNA

i en el Departament PSICOLOGIA

Dirigida per DRA. MARINA MOSQUERA MARTÍNEZ



Facultat de Psicologia,
Ciències de l'Educació
i de l'Esport **Blanquerna**



Universitat Ramon Llull

Lateralidad manual y especialización hemisférica en chimpancés (*Pan troglodytes*).

Evaluación experimental y observacional.

por Miquel Llorente Espino

Directora:

Dra. Marina Mosquera Martínez, Grup d'Autoecologia Humana i del Quaternari,
Universitat Rovira i Virgili & Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social
(IPHES)

Tutor:

Dr. Miquel Fabré i Carreras, Facultat de Psicologia, Ciències de l'Educació i de l'Esport
Blanquerna, Universitat Ramon Llull.

A Suani
A Eneko
A mi familia

Ellos son mis primates preferidos

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	XIII
INTRODUCCIÓN	XIX
PRODUCCIÓN CIENTÍFICA	XXII
PARTE I: FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA.....	27
CAPÍTULO 1: LA LATERALIZACIÓN HUMANA.....	29
1.1. LATERALIZACIÓN EN EL SER HUMANO	30
1.1.1. Asimetrías neuroanatómicas.....	30
1.1.2. Asimetrías funcionales no manuales: el lenguaje.....	43
1.1.3. Asimetrías funcionales manuales.....	47
1.1.4. Asimetrías neuroanatómicas, funciones lingüísticas y lateralidad manual	63
CAPÍTULO 2: LA LATERALIZACIÓN ANIMAL	67
2.1. LATERALIZACIÓN EN EL REINO ANIMAL.....	68
2.1.1. Asimetrías neuroanatómicas y funcionales.....	68
2.2. LATERALIZACIÓN EN PRIMATES NO HUMANOS	80
2.2.1. Asimetrías neuroanatómicas.....	80
2.2.2. Asimetrías funcionales manuales.....	93
2.2.2.1. Conceptos previos sobre la lateralidad manual en primates.....	93
2.2.2.2. Una aproximación a la lateralidad manual primate desde los meta-análisis	96
2.2.2.3. Lateralidad manual en prosimios (<i>Strepsirrhini</i> y <i>Tarsiidae</i>).....	99
2.2.2.4. Lateralidad manual en monos del Nuevo Mundo (<i>Platyrrhini</i>).....	108
2.2.2.5. Lateralidad manual en Monos del Viejo Mundo (<i>Catarrhini</i> , <i>Cercopithecidae</i>).....	118
2.2.2.6. Lateralidad manual en simios antropomorfos (<i>Catarrhini</i> , <i>Hominoidea</i>).....	129
2.3. LATERALIZACIÓN EN CHIMPANCÉS (<i>PAN TROGLODYTES</i> , <i>PAN PANISCU\$</i>).....	145
2.3.1. Asimetrías funcionales manuales: conceptos previos	145
2.3.2. Estudio de acciones motoras simples.....	152
2.3.2.1. Acciones motoras simples en cautividad.....	154
2.3.2.2. Acciones motoras simples en libertad.....	163

2.3.2.3.	Acciones motoras simples en ambientes intermedios	166
2.3.3.	Estudio de acciones motoras complejas	169
2.3.3.1.	Acciones motoras complejas en cautividad	171
2.3.3.2.	Acciones motoras complejas en libertad	177
2.3.3.3.	Acciones motoras complejas en ambientes intermedios.....	181
2.3.4.	Conclusiones acerca de la lateralización manual en primates no humanos.....	184
CAPÍTULO 3: MODELOS TEÓRICOS DE LATERALIZACIÓN MANUAL.....		187
3.1.	INTRODUCCIÓN A LOS MODELOS TEÓRICOS.....	188
3.1.1.	Homología <i>versus</i> Homoplasia.....	188
3.1.2.	Ventajas y desventajas de estar lateralizado.....	195
3.2.	PRINCIPALES MODELOS TEÓRICOS	201
3.2.1.	Modelos computacionales.....	201
3.2.2.	Teoría del origen postural	202
3.2.3.	Teoría del bipedismo.....	204
3.2.4.	Teoría del uso de instrumentos.....	206
3.2.5.	Teoría de la complejidad de la tarea.....	208
3.2.6.	Teoría del origen gestual del lenguaje.....	209
3.2.7.	Modelos genéticos de lateralidad manual	213
3.2.8.	Nuevos modelos teóricos: neuronas espejo.....	215
3.3.	RESUMEN DE LAS PRINCIPALES HIPÓTESIS SOBRE LA EMERGENCIA DE LA LATERALIDAD MANUAL.....	217
PARTE II: INVESTIGACIÓN EMPÍRICA		219
CAPÍTULO 4: MÉTODO OPERATIVO.....		221
4.1.	OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN.....	222
4.2.	JUSTIFICACIÓN DE LA INVESTIGACIÓN Y GRADO DE INNOVACIÓN PREVISTO.....	224
4.3.	ZONA DE ESTUDIO.....	227
4.4.	ENTORNO FÍSICO: INSTALACIONES	229
4.5.	ENTORNO SOCIAL Y MUESTRA DE ESTUDIO.....	232
4.6.	ESPECIE DE ESTUDIO	237
4.6.1.	Taxonomía	237
4.6.2.	Distribución y hábitat	239
4.6.3.	Características biológicas	247

4.6.4.	Etoecología de <i>Pan troglodytes</i> en libertad.....	251
4.6.5.	Estatus de conservación.....	255
4.7.	MATERIALES.....	258
4.7.1.	Materiales genéricos.....	258
4.7.2.	Materiales fase experimental.....	259
4.7.2.1.	Experimento 1: <i>tube task</i>	259
4.7.2.2.	Experimento 2: <i>simple reaching</i>	260
4.7.3.	Soporte informático.....	261
4.7.4.	Instalaciones de investigación.....	261
4.8.	PROCEDIMIENTO.....	264
4.8.1.	Estructura del proyecto de investigación.....	264
4.8.2.	Fase 1: Estudio observacional.....	266
4.8.2.1.	Variables de comportamiento de la fase observacional.....	266
4.8.2.2.	Organización de las sesiones de observación.....	281
4.8.3.	Fase 2: Estudio experimental.....	286
4.8.3.1.	Variables de comportamiento de la fase experimental: <i>tube task</i>	286
4.8.3.2.	Variables de comportamiento de la fase experimental: <i>simple reaching</i>	287
4.8.3.3.	Métodos de muestreo intersesional e intrasacional.....	289
4.8.3.4.	Técnicas de registro.....	289
4.8.3.5.	Organización de las sesiones de observación.....	290
4.8.4.	Entrenamiento de los observadores.....	294
4.9.	TRATAMIENTO Y ANÁLISIS DE DATOS.....	296
4.9.7.	Cálculo de la preferencia manual a nivel individual.....	296
4.9.8.	Cálculo de la preferencia manual a nivel poblacional.....	297
4.9.9.	Cálculo de la consistencia en el uso de las manos.....	297
4.9.10.	Influencia de variables asociadas a la muestra.....	297
4.9.11.	Comparación entre experimentos y tareas.....	298
4.10.	CRITERIOS ÉTICOS.....	299
CAPÍTULO 5: RESULTADOS FASE OBSERVACIONAL: COMPORTAMIENTOS ESPONTÁNEOS. 301		
5.1.	INTRODUCCIÓN SOBRE LOS RESULTADOS EN COMPORTAMIENTOS ESPONTÁNEOS.....	302
5.2.	RESULTADOS GLOBALES: COMPORTAMIENTOS MANUALES, PODOALES Y OTROS.....	304
5.3.	PREFERENCIAS MANUALES: COMPORTAMIENTOS UNIMANUALES.....	309
5.3.1.	Análisis conjunto.....	309
5.3.1.1.	Preferencias individuales.....	309
5.3.1.2.	Tipo de manipulación-prensión.....	333

5.3.1.3.	Tipo de postura.....	343
5.3.1.4.	Zona donde se lleva a cabo la acción	352
5.3.1.5.	Acciones instrumentales y no instrumentales.....	359
5.3.1.6.	Consistencia de las preferencias manuales	367
5.3.1.7.	Preferencias a nivel poblacional	370
5.3.1.8.	Tablas resumen del apartado.....	370
5.3.2.	Análisis con la mano 2 desocupada	372
5.3.2.1.	Preferencias individuales	372
5.3.2.2.	Preferencias a nivel poblacional	393
5.3.3.	Análisis con la mano 2 realizando soporte postural	394
5.3.3.1.	Preferencias individuales	394
5.3.3.2.	Preferencias a nivel poblacional	414
5.3.4.	Análisis con la mano 2 realizando otra conducta del etograma	415
5.3.4.1.	Preferencias individuales	415
5.3.4.2.	Preferencias a nivel poblacional	438
5.3.5.	Comparación de los resultados unimanuales según las variables de estudio.....	439
5.4.	PREFERENCIAS MANUALES: COMPORTAMIENTOS BIMANUALES	445
5.5.	PREFERENCIAS MANUALES: COMPORTAMIENTOS UNIMANUALES Y BIMANUALES COMPLEMENTARIOS CONJUNTAMENTE.....	447
5.6.	PREFERENCIAS PODOALES.....	449
5.7.	PREFERENCIAS EN OTROS COMPORTAMIENTOS INDICADORES DE LATERALIDAD	451
5.8.	PREFERENCIAS LATERALES EN CONTEXTOS SOCIALES Y NO SOCIALES.....	455
5.9.	RESUMEN GLOBAL DE LOS RESULTADOS EN COMPORTAMIENTOS ESPONTÁNEOS	459
CAPÍTULO 6: RESULTADOS FASE EXPERIMENTAL		465
6.1.	INTRODUCCIÓN A LOS RESULTADOS DE LA FASE EXPERIMENTAL.....	466
6.2.	EXPERIMENTO 1: <i>TUBE TASK</i>	467
6.2.1.	Preferencias individuales en el uso de las manos	467
6.2.2.	Preferencias manuales a nivel poblacional.....	473
6.2.3.	Uso de los dedos en la extracción del alimento del tubo	474
6.2.4.	Consistencia en el uso de las manos	479
6.2.5.	Comparación de los resultados fase test y re-test	481
6.3.	EXPERIMENTO 2: <i>SIMPLE REACHING</i>	488
6.3.1.	Preferencias individuales en el uso de las manos	488
6.3.2.	Preferencias manuales a nivel poblacional.....	492
6.3.3.	Tipo de prensión en la obtención del alimento.....	492

6.3.4.	Postura adoptaba para llevar a cabo la acción	493
6.3.5.	Comparación de los resultados fase test y re-test	495
6.4.	COMPARACIÓN DE LOS EXPERIMENTOS	500
6.4.1.	Comparación general	500
6.4.2.	Preferencias manuales a nivel poblacional	504
6.5.	COMPARACIÓN TAREAS EXPERIMENTALES Y ESPONTÁNEAS	507
6.5.1.	Introducción a la comparación de los resultados.....	507
6.5.2.	Preferencias laterales según el test Binomial.....	507
6.5.3.	Valores de los índices de lateralidad	509
6.5.4.	Valores de los índices de lateralidad absolutos.....	512
6.5.5.	Preferencias laterales a nivel poblacional.....	515
6.5.6.	Conducta instrumental, bimanualidad y prensión de precisión: experimental <i>versus</i> observacional.....	517
CAPÍTULO 7: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES		521
7.1.	INTRODUCCIÓN A LA DISCUSIÓN	522
7.2.	FASE OBSERVACIONAL.....	524
7.2.1.	Resultados globales	524
7.2.2.	Comportamientos unimanuales espontáneos.....	527
7.2.2.1.	Preferencias individuales.....	527
7.2.2.2.	Preferencias poblacionales.....	533
7.2.2.3.	Tipo de prensión y manipulación	535
7.2.2.4.	Tipo de postura.....	536
7.2.2.5.	Zona donde se lleva a cabo la acción.....	538
7.2.2.6.	Conductas instrumentales.....	538
7.2.2.7.	Consistencia de las preferencias manuales	540
7.2.3.	Comportamientos bimanuales espontáneos	542
7.2.4.	Comportamientos no manuales.....	544
7.2.5.	Patrón de lateralidad en contextos sociales e individuales	546
7.3.	FASE EXPERIMENTAL	547
7.3.1.	Experimento 1: <i>tube task</i>	547
7.3.2.	Experimento 2: <i>simple reaching</i>	554
7.4.	DISCUSIÓN GLOBAL DE LOS RESULTADOS.....	559
7.5.	CONCLUSIONES	571

ÍNDICE DE FIGURAS	573
ÍNDICE DE TABLAS	579
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	586

Agradecimientos

En primer lugar quiero expresar mi más sincero agradecimiento a la Dra. Marina Mosquera, directora de esta tesis, por su constante apoyo, ánimo y motivación en todas y cada una de las fases de este largo proceso. Gracias por creer en mí y por hacerme creer que sirvo para esto. La energía que me has transmitido nunca ha sido en vano. Quiero agradecer también al Dr. Miquel Fabré la tutorización del presente trabajo y por animarse a tutorizar una tesis etoprimatológica en el seno de la *Facultat de Psicologia, Ciències de l'Educació i de l'Esport Blanquerna*. Para mí han sido enormemente enriquecedoras sus respectivas aportaciones, tanto desde el ámbito de la Arqueología y la Evolución Humana, como desde el ámbito de la Medicina. Además, quiero manifestar mi especial agradecimiento al *Institut Català de Paleoeecologia Humana i Evolució Social (IPHES)* y a su director, el Dr. Eudald Carbonell, por la financiación de mi trabajo durante tres años (2006-2009) a través una beca predoctoral, y por creer que desde la Primatología y la Etología se puede contribuir al estudio del proceso de hominización conductual.

A Olga Feliu y al resto del patronato de *Fundació Mona* – Amparo Barba y Manel Marañón – por apoyar este proyecto y permitir que se desarrollase en el Centro de Recuperación de Primates. Por creer en la importancia de investigar en un lugar como ese. Por apostar en mí y darme la responsabilidad de hacer crecer la Unidad de Investigación y Laboratorio de Etología de la organización. Por esta década junto a vosotros.

El trabajo de campo no se hubiera podido llevar a cabo sin la colaboración desinteresada de todo el equipo de cuidadores y voluntarios de Fundación Mona: Cristina Valsera, Amelia Sandoval, Alba Gomara, Pau Brugués y Jordi García. Agradezco también a Paloma Corbí y a Mireia Olivé - alumnas del Máster de Primatología de la *Universitat de Barcelona* – su ayuda durante el trabajo de campo en el segundo experimento. Gracias también a todas las personas que han participado y colaborado en la preparación del trabajo de campo y en las grabaciones de los tests experimentales, especialmente a Sílvia Rocha y a Gonzalo Jesús de la *Universidade Lusófona de Lisboa*.

Los cuatro años de trabajo de campo de la fase observacional no se podrían haber llevado a cabo sin la ayuda desinteresada de Mei Ventura, Xènia Domínguez y Almudena

Armellas. Gracias por las horas interminables que pasásteis en la torre de observación. Igualmente, mis agradecimiento a Judith van Strijp (*Larenstein Van Haal Institut*), Laura Salas (*Universitat de Barcelona*), Ivette Arumí (*Universitat de Girona*), Zulma Sepúlveda (Universidad Cooperativa de Colombia) y Laura Hom (*Universitat Autònoma de Barcelona*), que participaron puntualmente en la grabación de sesiones observacionales.

A todos los estudiantes y becarios que han trabajado conmigo durante todos estos años: Magali Petit, Gema Hernández, Leonor Arós, Almudena Armellas, Karina A. López, Judith van Strijp, Roser Frigola, Zulma Sepúlveda, Ale Rodríguez, Charles Duke, Carme Montemar, Aina Campí, Jessica Ferretti, Elena Yajeya y a los alumnos y alumnas del Practicum de Psicología de la *Universitat de Girona*.

A David Riba, – ¡amigo mío! - gracias por tu ayuda, intercambio de información, sugerencias y motivación. Y, como no, por ir juntos en este viaje desde el año 2002. Espero sinceramente que podamos llegar donde nos hemos propuesto. Te deseo todo lo mejor en lo personal y en lo profesional.

A todos aquellos que durante el transcurso de mi investigación han mostrado interés y han sido una fuente constante de ayuda, reflexión y aprendizaje: Montserrat Colell (*Universitat de Barcelona*), Alison Fletcher (*University of Chester*), William Hopkins (*Yerkes National Primate Research Center*), Carles Rostán (*Universitat de Girona*), Ana Morcillo (Universidad Autónoma de Madrid) y Natalie Uomini (*University of Liverpool*). A Carles Virgili (*Universitat Ramon Llull*) por su ayuda y consejo en el análisis de datos de la fase experimental.

Una mención especial al Prof. Jordi Sabater Pi. Él encendió la mecha. Él me abrió las puertas. Cuánto me hubiera gustado que tuviera esta tesis sobre sus manos.

Cómo no agradecer también a mi familia, a mis padres y a mi hermano su apoyo constante: Paco, Rafi, Xavi, Sílvia, Laura, Hugo, Teresa, Julio y Marien. A mis padres por hacerme ver que la mejor carrera y los mejores estudios se aprenden en la Universidad de la Vida, por motivarme a trabajar por lo que uno quiere, por enseñarme que las cosas no se regalan, que todo cuesta. A ellos les dedico especialmente el resultado final de todo este largo y sinuoso trabajo.

Antonio, Pili, Joel: gracias por esos momentos en torno a una mesa, con un buen vino, una buena comida y una mejor charla. Siempre saben a poco.

A César,... cuánto me hubiera gustado que estuvieras aquí. Cuántas veces te tengo presente. Nunca te olvidaremos. Sé que estás allí, con Romie, Paquito, Pepito, Pancho y Parín. Un abrazo infinito a todos vosotros.

Mi agradecimiento más especial a Suani Armisen, porque sin ella no estaría dedicando mi tiempo y parte de mi vida a los primates. Por ayudarme a no desesperar, por estar ahí, y revisar y revisar, por tener tanta paciencia con la tesis y conmigo. Por ser un primate tan especial para mí. Por todo. *Iratzarri nintzen zure alboan negoela ametz eginez. Beti egongo naiz zurekin.*

Finalmente, a mi hijo Eneko, quien ha vivido conmigo estos dos últimos años que para él han sido los primeros. Enekoitz! perdóname por todas las horas que no te he podido dedicar. Yo también te perdono por todas las horas de sueño que me has quitado estos meses. Gracias por enseñarme tanta Psicología Evolutiva *in vivo*, y darme cuenta de cuán primates somos desde que nacemos.

El presente trabajo ha recibido el apoyo económico de las siguientes instituciones y personas:



Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social:

Beca predoctoral 2006-2009 de investigació al autor del projecto y adquisició de material fungible para la grabación en vídeo digital.

Universitat Rovira i Virgili:

ACCES 1355 U07 N-2005ACCES-13: *Observació continuada i tancament de dades del comportament de ximpanzés de la Fundació Mona (Girona).*

Ayuda 2009AIRE-05: *PRIMTEC - Ximpanzés i Humans: especialització cerebral, lateralització manual i activitats complexes. L'origen del comportament tecnològic en l'evolució humana.*

Universitat Ramon Llull (Facultat de Psicologia, Ciències de l'Educació i l'Esport Blanquerna):

Adquisició de material fungible para la grabación en vídeo digital.

Ministerio de Ciencia e Innovación:

HAR2009-07223: *ARQUEOMONA - La evolución de la cognición humana a través del estudio del comportamiento de humanos y chimpancés (*Pan troglodytes*).*

Acciones de mecenazgo:

Sra. Birgit Harms: Mecenazgo para la adquisición de una cámara de vídeo digital para la Unidad de Investigación y Laboratorio de Etología de Fundación Mona, modelo Samsung VP-D303.

Sra. Jordi Clopés: Donación de material auxiliar de investigación.

Introducción

En ocasiones me resulta difícil entender qué me trajo hasta aquí. Supongo que fue el interés propio de un primate por saber más acerca de lo desconocido. Por ser curioso por naturaleza. Rasgo por otra parte inherente a todos aquellos que en mayor o menor grado nos dedicamos a la investigación. En mi caso me atrae saber más sobre nuestro comportamiento, sobre cómo nos ha moldeado la evolución para ser lo que somos o en lo que nos hemos convertido, y mucho más sobre lo que compartimos con nuestros parientes primates. Ellos son nosotros, o a caso al revés. Pero no tan sólo esto: aquello que nos diferencia es, en realidad, lo que nos une. De hecho, siempre le he dado más importancia a la pregunta ¿qué nos hace primates? que a la laureada ¿qué nos hace humanos?

Con facilidad me traslado a mi formación en Psicología en la *Universitat de Barcelona*, a mediados de los años 90. En primer lugar, tuve la suerte de asistir a una conferencia del Prof. Sabater Pi que me hizo abrir los ojos. En segundo lugar, pude aprender todo lo que necesitaba sobre el comportamiento de los primates gracias a la Dra. Montserrat Colell. Mis primeros trabajos de investigación todavía como estudiante en el *Parc Zoològic de Barcelona*, con mangabeys [*Cercobeus torquatus torquatus*, *Cercocebus atys lunulatus*, *Lophocebus albigena*] (lateralidad manual) y con chimpancés [*Pan troglodytes*] (comportamiento social) son, por tanto, el inicio de mi carrera investigadora. *Moltes gràcies Montse, sempre t'estaré molt agraït.*

Una vez finalizada la licenciatura, la imposibilidad de combinar estudios y mundo laboral hicieron que comenzase a trabajar en el sector de los Recursos Humanos y la Psicología Empresarial. No obstante, esto no hizo menguar mi motivación, sino que la fortaleció todavía más. Me convertí en un autodidacta, como nunca hasta entonces. Tiempo después, conociendo a Olga Feliu, fundadora y directora de Fundación Mona, me ofreció la oportunidad de responsabilizarme de la gestión de la investigación etológica del Centro de Recuperación de Primates. Este fue el lugar que realmente me proporcionaría la ocasión de adentrarme en el mundo de los primates. Y también fue el lugar donde tuve el primer

contacto con uno de los principales grupos de investigación de Evolución Humana: el *Grup d'Autoecologia Humana de la Universitat Rovira i Virgili* (URV) de Tarragona, que forma parte del equipo de investigación de las excavaciones de Atapuerca (Burgos). Poco después aquel contacto se transformó en un proyecto de investigación común entre Fundación Mona y la URV, liderados por el Dr. Eudald Carbonell (actual director del IPHES) y la Dra. Marina Mosquera: el proyecto PANLAT de estudio de la lateralidad manual y la especialización hemisférica en chimpancés, al cual pertenece el presente estudio. Una vez iniciado el proyecto en el año 2003, necesitaba iniciar mi formación investigadora, y fue en 2005 cuando finalmente decidí que la *Facultat de Psicologia, Ciències de l'Educació i de l'Esport Blanquerna*, sería el lugar idóneo para hacerlo. Es ahora, y con el apoyo y el marco de investigación de cuatro instituciones -IPHES, FPCEE Blanquerna, Fundació Mona y URV- cuando este proyecto de estudio de la lateralidad manual en chimpancés adquirió la forma que estaba buscando para llevar a cabo mi proyecto de tesis doctoral.

La lateralidad manual es un ámbito de estudio en el que confluyen disciplinas tan dispares como la Etología, la Psicología Educativa, la Psicología del Desarrollo, la Psicobiología, la Arqueología, la Primatología, o las modernas Neurociencias. Resulta curioso pensar cómo un tema aparentemente tan simple como es la lateralidad adquiere gran complejidad una vez nos adentramos en él. Este esfuerzo vale la pena. Considerando que una de las características fundamentales del encéfalo humano es su especialización hemisférica reflejada en funciones como el lenguaje o la lateralidad manual, se hace imprescindible conocer más sobre estas funcionalidades en nuestros parientes evolutivos más cercanos. Es motivador además abordar el tema en una situación como la actual, con un gran número de investigaciones empíricas sobre el tema, pero centradas en unos pocos equipos internacionales. Y una situación en la que no hay consenso a la hora de establecer si los primates no humanos, y más concretamente los chimpancés, muestran una lateralización manual homóloga o análoga a la nuestra.

La posibilidad adicional de abordar la problemática con la realización de un estudio en el Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona, convierte esta investigación en pionera *per se*, teniendo en cuenta que a día de hoy Fundación Mona es la única zona intermedia entre los estudios en cautividad y libertad donde se desarrollan estudios de lateralización manual en primates.

En conclusión, en los próximos capítulos repasaremos de forma general los fundamentos teóricos de la lateralización humana y animal, haciendo especial énfasis en la situación actual de los conocimientos en chimpancés. Posteriormente, presentaremos la investigación empírica realizada tanto a través de metodología observacional, estudiando las bases de la lateralización en las conductas espontáneas y del día a día de los individuos de la muestra, como a través de metodología experimental no invasiva y replicando algunas de las principales tareas para el estudio de la lateralidad manual, la *tube task* y la *simple reaching* propuestas por William Hopkins.

Para finalizar, tan sólo desearía anotar que el presente estudio tiene un interés fundamentalmente evolutivo, con el objetivo de que desde la Psicología y la Etología de Primates se proporcionen modelos primatológicos para el estudio de la lateralización humana; vertiente evolutiva que adquiere si cabe más relevancia teniendo en cuenta que durante el pasado 2009 se celebró el 200 aniversario del nacimiento de Charles Darwin y el 150 aniversario de la publicación del “Origen de las especies”. Desde aquí, mi más humilde homenaje al Sr. Darwin.

Producción científica

Del presente trabajo se han generado las siguientes publicaciones:

- Llorente, M. (2007). Especialización hemisférica y lateralización cerebral en chimpancés: implicaciones evolutivas y cognitivas en el cerebro humano. En R. I. Ojeda Martínez, y R. E. Mercadillo Caballero (Eds.), *De las neuronas a la cultura. Ensayos multidisciplinarios sobre cognición* (pp. 58-80). México: INAH - Escuela Nacional de Antropología e Historia.
- Llorente, M., Fabré, M., y Mosquera, M. (2008). Lateralización cerebral en chimpancés: una aproximación filogenética al estudio del cerebro humano. *Estudios de Psicología*, 29(2), 147-161.
- Llorente, M., Mosquera, M., y Fabré, M. (2008). Handedness for simple reaching and bimanual coordinated tasks in naturalistic housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Folia Primatologica*, 79(5), 284.
- Llorente, M., Mosquera, M., y Fabré, M. (2009). Manual laterality for simple reaching and bimanual coordinated task in naturalistic housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 30(1), 183-197.
- Llorente, M., Palou, L., Carrasco, L., Riba, D., Mosquera, M., Colell, M., et al. (2009). Population-level right handedness for a coordinated bimanual task in naturalistic housed chimpanzees: replication and extension in 114 animals from Zambia and Spain. *Folia Primatologica*, 80(6), 405-406.
- Riba, D., Llorente, M., Mosquera, M., y Feliu, O. (2009). Hand preference in simple and complex tasks in naturalistically housed chimpanzees at the Mona Foundation (Spain). *Folia Primatologica*, 80(6), 406.
- Llorente, M., Riba, D., Mosquera, M., Fabré, M., y Feliu, O. (2009). Functional asymmetry in fifty-eight spontaneous actions in naturalistically housed chimpanzees from the Mona Foundation (Spain). *Folia Primatologica*, 80(6), 405.
- Llorente, M., Riba, D., Palou, L., Carrasco, L., Mosquera, M., Colell, M., et al. (2010). Population-level right handedness for a coordinated bimanual task in naturalistic housed chimpanzees: replication and extension in 114 animals from Zambia and Spain. *American Journal of Primatology*, DOI: 10.1002/ajp.20895.

Del presente trabajo se han presentado las siguientes comunicaciones científicas:

- Llorente, M. (2007). *Individual differences in chimpanzee handedness*. Comunicación presentada en International Conference: Behavior and individuality: primates and other mammals (Lisboa, Portugal)
- Llorente, M., Mosquera, M., y Fabr , M. (2007). *Handedness for simple reaching and bimanual coordinated tasks in naturalistic housed chimpanzees (Pan troglodytes)*. Comunicaci n presentada en el I Iberian Primatological Conference (Peniche, Portugal).
- Llorente, M., Palou, L., Carrasco, L., Riba, D., Mosquera, M., Colell, M., y Feliu, O. (2009). *Population-level right handedness for a coordinated bimanual task in naturalistic housed chimpanzees: replication and extension in 114 animals from Zambia and Spain*. Comunicaci n presentada en II Iberian Primatological Conference, Miraflores de la Sierra, Madrid (Spain).
- Llorente, M., Riba, D., Mosquera, M., Fabr , M., y Feliu, O. (2009). *Functional asymmetry in 58 spontaneous actions in naturalistic housed chimpanzees from the Mona Foundation (Spain)*. Comunicaci n presentada en II Iberian Primatological Conference, Miraflores de la Sierra, Madrid (Spain).
- Riba, D., Llorente, M., Mosquera, M., y Feliu, O. (2009). *Hand preference in simple and complex tasks in naturalistic housed chimpanzees from the Mona Foundation (Spain)*. Comunicaci n presentada en II Iberian Primatological Conference, Miraflores de la Sierra, Madrid (Spain).
- Llorente, M., Riba, D., Mosquera, M., y Feliu, O. (2010). *Lateralidad manual en tareas espont neas y experimentales en chimpanc s (Pan troglodytes) alojados en ambientes naturalizados*. Paper presented at the XIII Congreso Nacional y X Iberoamericano de Etolog a, Ciudad Real (Spain).



NOTA:

Las fotografías en las que no se explicita la autoría son obra de Miquel Llorente Espino.

If we seek to model the evolutionary origins of human brain and behaviour from our phylogenetically closest living kin, then we need Pan to make sense of Homo.

William McGrew & Linda Marchant (2001, p.356)



PARTE I: FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA



Capítulo 1: La lateralización humana



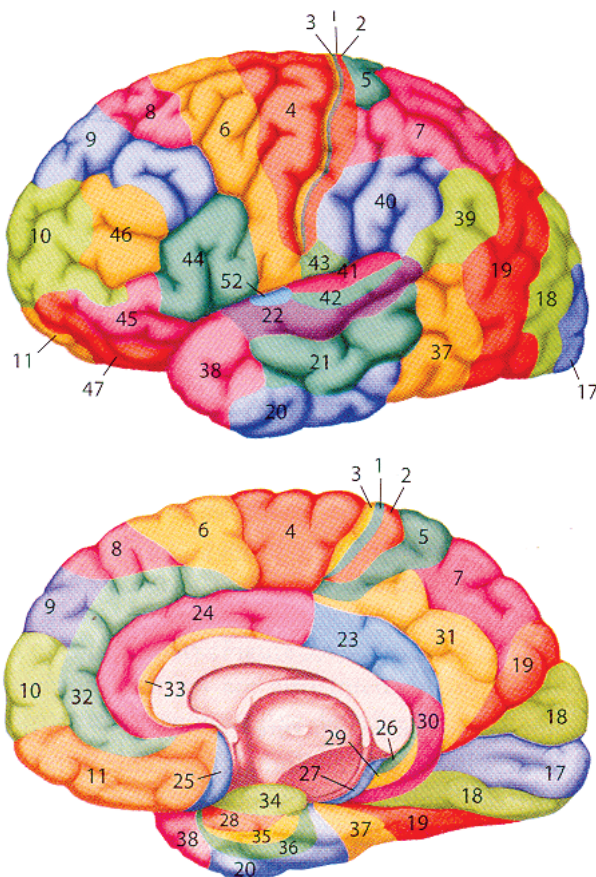
1.1. LATERALIZACIÓN EN EL SER HUMANO

1.1.1. Asimetrías neuroanatómicas

La asimetría es una propiedad intrínseca a la naturaleza del ser humano y otras especies animales. Tanto exteriormente como interiormente nuestras estructuras y órganos presentan una clara asimetría. El corazón, los pulmones, el sistema circulatorio, el abdomen, así como nuestras manos, brazos, piernas y todo lo que va por parejas presentan diferencias más o menos marcadas entre ambos lados (McManus, 2002). En el encéfalo también existen estas asimetrías, tanto en su nivel anatómico y neurofisiológico, como neuroquímico y funcional. Desde el punto de vista anatómico, el encéfalo consta de dos hemisferios y la corteza cerebral está dividida en los lóbulos frontal, temporal, parietal, occipital y la ínsula de Reil. El hemisferio izquierdo controlaría el movimiento motor de las extremidades del hemicuerpo derecho, mientras que el hemisferio derecho controlaría las del lado izquierdo del cuerpo.

Una de las evidencias más importantes relacionada con las asimetrías anatómicas entre los dos hemisferios es la que se refiere al *planum temporale* (área de Brodmann 22, Figura 1). Es una región cortical, de forma triangular, que se localiza en la superficie superior del lóbulo temporal y caudal al giro de Heschl, constituida por córtex asociativo auditivo (Galaburda, 1995). El *planum temporale* (PT) constituye una parte del área de Wernicke, que está implicada en la comprensión del lenguaje. Geschwind y Levitsky (1968) observaron en 65 pacientes que el 65% de sus cerebros presentaba un *planum temporale* izquierdo mayor, el 24% no presentaba diferencias entre hemisferios y en un 11% era mayor en el hemisferio derecho. También en fetos humanos se ha observado que en el 56-79% de los casos el PT era mayor en el hemisferio izquierdo que en el derecho (Chi, Dooling, y Gilles, 1977b). Parece ser que esta región del córtex temporal estaría relacionada con la especialización izquierda para el lenguaje, contribuyendo al sustrato neuroanatómico de dicha especialización.

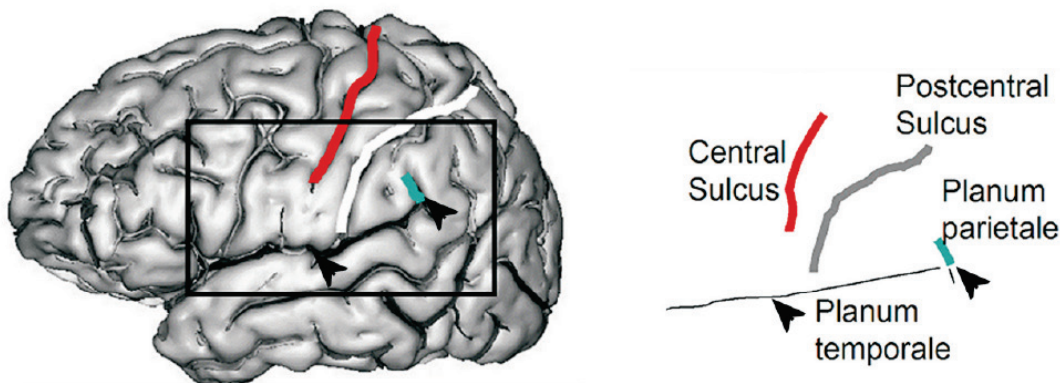
Figura 1: Áreas de Brodmann en el cerebro humano.



En otros estudios más recientes los resultados indican que la asimetría izquierda del *planum temporale* puede llegar a estar presente en el 70-75% de los cerebros humanos (Shapleske, Rossell, Woodruff, y David, 1999). Pero además de esta clara diferencia a nivel macroscópico, también se ha observado la presencia de asimetrías a nivel citoarquitectónico en el área temporal auditiva (área Tpt) que incluye parte del PT y del giro temporal posterior superior, siendo mayores en el hemisferio izquierdo que en el derecho (Galaburda y Sanides, 1980). Adicionalmente, algunos estudios han encontrado diferencias en el PT según el sexo, mostrando una menor asimetría izquierda en el cerebro de la mujer que en el del hombre (Shapleske, et al., 1999), mientras que otros no han encontrado diferencias significativas entre ambos sexos (Knaus, Bollich, Corey, Lemen, y Foundas, 2006). Estas aparentes diferencias pueden ser debidas a la utilización de diferentes criterios metodológicos en los estudios. También a nivel microscópico se ha

evidenciado la lateralización de las minicolumnas celulares del *planum temporale*, siendo diferentes entre el hemisferio izquierdo y el derecho (Buxhoeveden, Switala, Litaker, Roy, y Casanova, 2001). Las fibras de materia blanca del fascículo arqueado, implicadas en las conexiones que intervienen en el procesamiento del lenguaje, también presentan una asimetría hemisférica predominante izquierda (Vernooij, et al., 2007).

Figura 2: Localización del *planum temporale*. Tomado de Leonard y Eckert (2008).



Por otro lado, la cisura de Silvio, que separa los hemisferios frontal, temporal y parietal, muestra también una fuerte asimetría entre ambos hemisferios (Toga y Thompson, 2003; Van Essen, 2005). Se trata de una de las áreas corticales primarias de más temprana maduración (Tabla 1). En el hemisferio izquierdo, el extremo posterior es más horizontal y con mayor extensión. En el derecho es más corta y presenta un giro hacia arriba, originando que su último extremo se sitúe a un nivel superior o dorsal. La existencia de esta asimetría en la cisura de Silvio afecta igualmente a las regiones perisilvianas como el giro de Heschl (GH) y a las áreas frontales y anteriores del lenguaje, el *pars triangularis* y el *pars opercularis*, aunque a nivel de maduración ontogenética el desarrollo de estas circunvoluciones es más tardío (Tabla 1 y Figura 2).

Tabla 1: Maduración ontogenética de las áreas corticales perisilvianas. Adaptado de Cykowski y colaboradores (2008).

<i>Surco</i>	<i>Clasificación</i>	<i>Estimación de la maduración^a</i>
Cisura de Silvio	Primaria	10-15 semanas, 16 SO
Surco circular de la ínsula (CrSI)	Primaria	16-23 semanas, 25-28 SO
Surco central (CS)	Primaria	20-26 semanas, 21 SO
Surco precentral (PeC)	Primaria	24-27 semanas, 25-28 SO
Surco postcentral (PoC)	Primaria	24-30 semanas, 29 SO
Surco supratemporal transversal (TSS)	Secundaria	32-35 semanas, 32 SO
Surco diagonal (DgS)	Terciaria	> 36 semanas
Surco subcentral anterior (ASC)	Terciaria	> 36 semanas
Surco subcentral posterior (PSC)	Terciaria	> 36 semanas
Rama Variante (VR) de la cisura de Silvio	Terciaria	> 36 semanas
Rama ascendente anterior (AAR) y Rama horizontal anterior (AHR) de la cisura de Silvio ^b	Desconocido	Desconocido

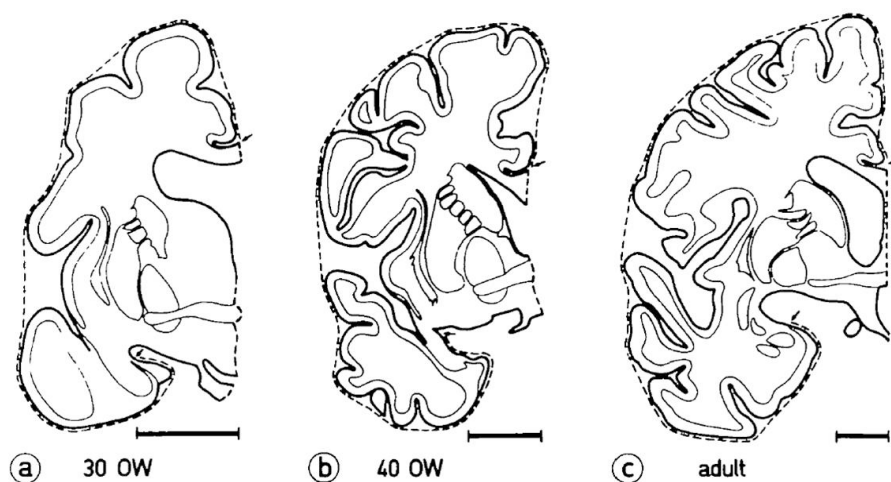
Nota: SO: Semanas ontogenéticas

^a Rango recopilado de diversos estudios (Chi, Dooling, y Gilles, 1977a; Tamraz y Comair, 2006). Rango de SO (Armstrong et al. 1995).

^b De acuerdo con Chi y colaboradores (1977), los componentes del *pars triangularis* y *pars opercularis* correspondientes al *gyrus* frontal interior pueden ser distinguidos a las 28 semanas de desarrollo, con lo que se sugiere que estos surcos están presentes a las > 30 semanas.

En relación a las asimetrías en giro de Heschl (área 41/42 de Brodmann), formado por córtex auditivo primario y con una importante función en el procesamiento elemental auditivo, se han obtenido resultados contradictorios. Mientras que algunos estudios indican que es mayor en el hemisferio izquierdo que en el derecho (Musiek y Reeves, 1990), otros no detectan diferencias interhemisféricas (Penhune, Zatorre, MacDonald, y Evans, 1996). Un tercer grupo revela que la asimetría se presenta en el hemisferio derecho en lugar de en el izquierdo (Campain y Minckler, 1976). No obstante, investigaciones recientes sí parecen certificar esta asimetría izquierda del GH, aunque siendo más pequeña de lo que *a priori* se podría pensar (Knaus, et al., 2006). Los estudios citoarquitectónicos del GH también se han revelado contradictorios y variables (Galaburda y Sanides, 1980; Rademacher, Caviness, Steinmetz, y Galaburda, 1993). En relación a la variable sexo, las mujeres parecen tener una mayor asimetría izquierda para el GH, mientras que en los hombres dicha asimetría es hacia la derecha, aunque leve y estadísticamente no significativa (Knaus, et al., 2006).

Figura 3: Comparación del desarrollo ontogénico de las circunvoluciones corticales (girificación) en el ser humano. Tomado de Armstrong y colaboradores (1995).



El *pars triangularis* (PTR) (área de Brodmann 45) está constituido por córtex asociativo heteromodal y está implicado en funciones lingüísticas de orden superior como la semántica y la sintaxis. El *pars opercularis* (POP) (área de Brodmann 44) está constituido por córtex asociativo motor y está implicado en los aspectos motores y articulatorios del lenguaje. La conjunción del PTR y del POP configurarían lo que conocemos por área de Broca. En estudios *postmortem* se ha constatado una asimetría hemisférica izquierda del área de Broca en el 60-75% de cerebros humanos (Falzi, Perrone, y Vignolo, 1982). En estudios volumétricos con resonancia magnética también se ha observado que el PTR izquierdo es mayor que el derecho en el 70-88% de los individuos diestros (Foundas, Leonard, Gilmore, Fennell, y Heilman, 1996), mientras que el POP izquierdo lo es en el 56% (Foundas, Browning, y Weinberger, 1998a). No obstante, recientes resultados aumentan la confusión sobre el tema, indicando unas leves y no significativas asimetrías izquierda para el PTR y derecha para el POP (Knaus, et al., 2006).

La relación existente entre asimetrías neuroanatómicas y el grado de dominancia manual parece haber quedado reflejada en estudios donde se ha observado que aquellos individuos con un mayor grado de preferencia manual diestra muestran mayores asimetrías anatómicas en las áreas del PT, GH, PTR y POP. Al mismo tiempo, se ha relacionado un mayor rendimiento en tareas de tipo lingüístico con mayores asimetrías izquierdas en las cuatro áreas anteriormente citadas. De igual manera, autores como Habib y colaboradores (Habib, Robichon, Levrier, Khalil, y Salamon, 1995) han relacionado el volumen de la

asimetría izquierda del PT con el grado de dominancia manual diestra de los sujetos. Esta relación entre PT y dominancia manual diestra también se ha revelado en otros trabajos en los que se ha comparado el índice de asimetría¹ del PT con la preferencia manual (Steinmetz, 1996). De las 154 resonancias magnéticas analizadas, se observó que los individuos diestros mostraban un mayor índice de asimetría del PT que los individuos zurdos, no hallándose además efectos asociados al sexo de los individuos.

Desde el punto de vista ontogenético son muy pocos los estudios pediátricos que se han llevado a cabo para evaluar las asimetrías corticales y su relación con los cambios durante el proceso madurativo. Además, estos suelen centrarse en individuos patológicos o en sujetos *post-mortem* (Armstrong, et al., 1995), y no interesándose por el desarrollo de sujetos pediátricos normales. Sin embargo, sólo los estudios ontogenéticos pueden ayudarnos a descifrar las relaciones temporales existentes entre las asimetrías neuroanatómicas y funcionales, evaluando el desarrollo progresivo de funciones lateralizadas como el lenguaje y la dominancia manual durante la infancia (Dubois, et al., 2009). Según algunos autores (Blanton, et al., 2001), las medidas de los patrones corticales simétricos y asimétricos en sujetos normales resultan de especial interés para poder definir los límites anatómicos y los mapas de funcionamiento cerebral en niños y adolescentes. Es entendiendo además la correcta neuroanatomía del desarrollo de sujetos normales cuando podemos establecer una mejor evaluación de las posibles desviaciones asociadas a desórdenes del desarrollo neurológico, y también determinar si los cambios volumétricos de determinadas regiones cerebrales pueden estar relacionados con cambios en la reorganización cortical.

En estudios *post-mortem* se ha observado que algunas circonvoluciones corticales como el giro frontal superior, el giro temporal superior y el giro de Heschl aparecen en el hemisferio derecho entre una y dos semanas antes que en el izquierdo (Chi, et al., 1977b), y recientes estudios de neuroimagen en recién nacidos prematuros han revelado que el surco temporal derecho es mayor que el izquierdo (Dubois, et al., 2007). A diferencia, otros trabajos sugieren que el *planum temporale* y el giro de Heschl son mayores en el hemisferio izquierdo en fetos y bebés (Chi, et al., 1977b), siguiendo el mismo patrón que los sujetos adultos (Penhune, et al., 1996; Rademacher, et al., 1993).

¹ El índice de asimetría utilizado por Steinmetz (1996) para comparar los volúmenes del *planum temporale* observados a través de resonancia magnética se calculan a través de la siguiente fórmula: $IA = (derecho - izquierdo) / 0,5(derecho + izquierdo)$.

Uno de los pocos estudios que sí se ha centrado en el estudio de las asimetrías neuroanatómicas en una población pediátrica normal ha sido el de Blanton y colaboradores (Blanton, et al., 2001), donde evaluaron a 24 niños (6-11 años; n=13) y adolescentes (12-16 años; n=11) a partir de MRI tridimensional. Los autores encontraron que la cisura de Silvio izquierda era más grande y más larga que la derecha; la cisura de Silvio y el surco temporal superior conjuntamente se extendían más posteriormente en el hemisferio izquierdo; el surco frontal inferior derecho se proyectaba más anterior y dorsalmente en comparación con el izquierdo; el surco temporal inferior, temporo-occipital e intra-parietal eran más elevados en el hemisferio derecho que en el izquierdo; finalmente, los adolescentes presentaban una mayor asimetría que los niños en todas estas áreas, aunque no de manera significativa. Globalmente, estos resultados son consistentes con diversos estudios en neonatos, niños y adultos (Galaburda, LeMay, Kemper, y Geschwind, 1978; Habib, Robichon, Lévrier, Khalil, y Salamon, 1995; Preis, Jancke, Schmitz-Hillebrecht, y Steinmetz, 1999; Witelson y Kigar, 1992), donde principalmente se revela una marcada asimetría izquierda en el *planum temporale*, tal como hemos descrito anteriormente. Otros estudios recientes *in vivo* a través de la técnica de imagen por difusión de la tensión (DTI) parecen demostrar que globalmente existen unas asimetrías izquierdas a nivel micro y macroestructural ya en una época temprana del desarrollo ontogenético humano (Dubois, et al., 2009). En resumen, esta pauta común de asimetría sugeriría que su aparición es producto de una lateralización funcional del hemisferio izquierdo para el lenguaje y que está establecida en el desarrollo del cerebro inmaduro en un período relativamente temprano (Preis, et al., 1999), antes de su exposición continuada a las estimulaciones ambientales (Dubois, et al., 2009).

A modo de resumen, algunas áreas específicas perisilvanas relacionadas con el lenguaje muestran asimetrías en los individuos diestros (PT), mientras que otras parecen mostrar una mayor variabilidad en cuanto al tamaño y pautas de asimetría (GH, POP, PTR). El *planum temporale* sería la asimetría neuroanatómica más consistente en el cerebro humano, siendo además la que presenta una mayor diferencia entre el hemisferio izquierdo y el derecho, que podría ser de hasta el 30% (Habib y Robichon, 2003).

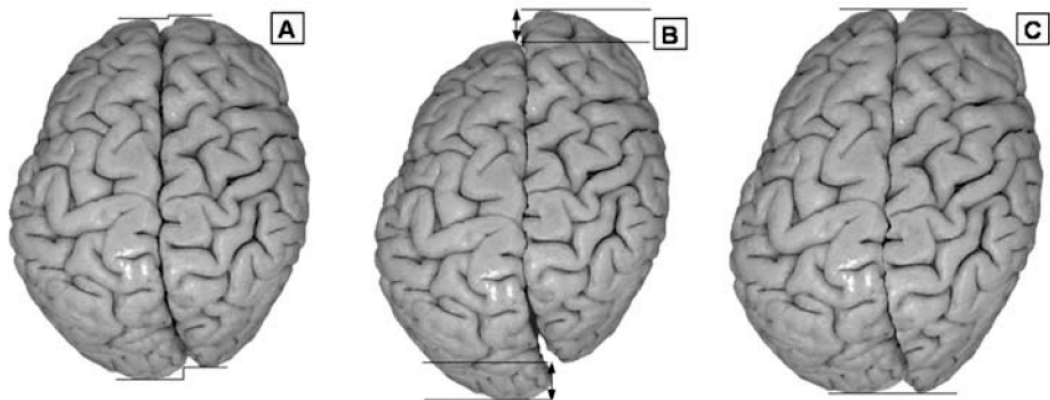
Otras de las asimetrías evidentes a nivel macroscópico son las que hacen referencia a la petalia frontal y occipital, y a la torsión lateral² de los hemisferios cerebrales (LeMay, 1976). Las petalias son unas marcas dejadas en la parte interior del cráneo por las profusiones de

² También se acostumbra a hacer referencia con la nomenclatura inglesa de *Yakovelian torque*.

un hemisferio respecto al otro. El lóbulo derecho frontal se extiende más allá del izquierdo en su parte anterior, mientras que el lóbulo occipital izquierdo se extiende más allá del derecho en su parte posterior (Figura 3). La petalia parece ser mucho más marcada en individuos diestros (Kertesz, Black, Polk, y Howell, 1986). La segunda de las evidentes asimetrías macroscópicas de los hemisferios que anteriormente hemos mencionado es la relativa a la torsión lateral. Consiste en un giro contrario a las agujas del reloj que implica la extensión del lóbulo occipital izquierdo más allá de la zona medial (es decir, del lóbulo occipital derecho), doblando la cisura interhemisférica hacia la derecha.

Aunque hasta la actualidad la mayor parte de los estudios sobre las asimetrías cerebrales humanas se han centrado en su nivel macroestructural, el estudio de las asimetrías microestructurales también puede aportar información de cómo las redes neuronales de determinadas especializaciones hemisféricas están en el sustrato de algunas lateralizaciones funcionales del córtex. Uno de los principales intereses ha sido comparar áreas homotópicas de ambos hemisferios a nivel citoarquitectónico, sobre todo aquellas que están implicadas en el procesamiento del lenguaje. Este interés ha sido argumentado por algunos autores aludiendo que las asimetrías funcionales interhemisféricas en el córtex cerebral podrían surgir en parte como respuesta a diferencias en la conectividad y microestructura de las áreas corticales homotópicas (Hutsler y Galuske, 2003). No obstante, no queda claro de qué manera las asimetrías macroscópicas vistas anteriormente están reflejadas a nivel microestructural. Hasta día de hoy, se han llevado a cabo diversos estudios que han examinado las diferencias interhemisféricas a través del análisis histológico sobre el volumen regional, la densidad celular, la estructura dendrítica o el tamaño celular de aquellas áreas cerebrales que muestran unos claros patrones asimétricos a nivel macroestructural. En recientes trabajos pueden encontrarse recopilaciones sobre las investigaciones más relevantes en esta área (Schenker, Sherwood, Hof, y Semendeferi, 2007). Tal como se observa en la tabla 2 las asimetrías microestructurales han sido documentadas principalmente en cuatro regiones cerebrales humanas: el córtex primario motor, primario visual y en las áreas lingüísticas de Broca y Wernicke (Figura 4). Una de las principales limitaciones de estos estudios es el pequeño tamaño de la muestra utilizado en la mayoría de ellos y la dificultad de detectar desviaciones a nivel poblacional en las asimetrías debido a la alta variabilidad individual.

Figura 4: Petalia de los hemisferios cerebrales. Tomado de Chance y Crow (2007).

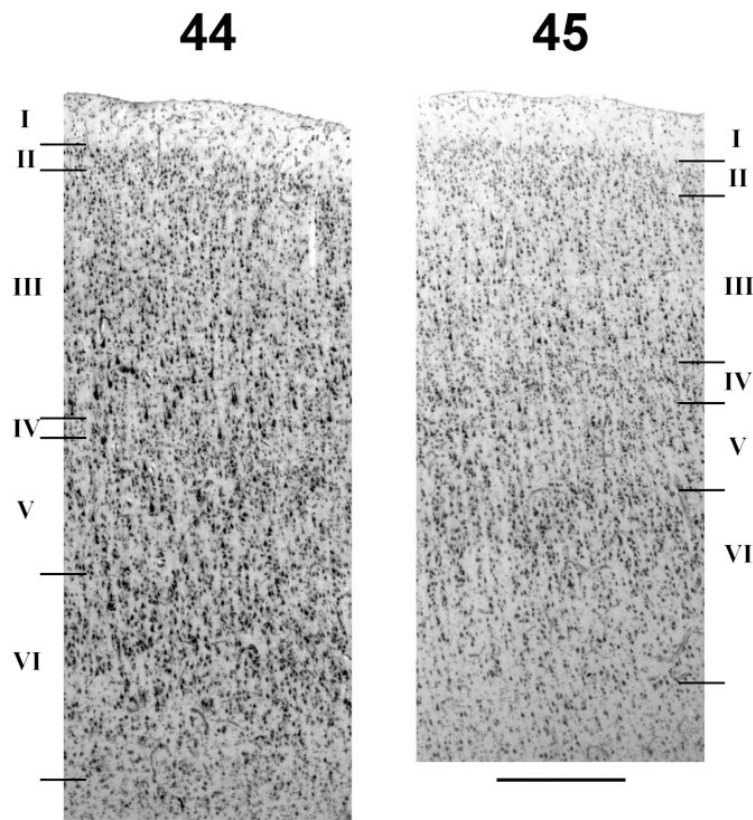


Nota: La figura A muestra un cerebro humano desde arriba con la petalia frontal hacia la derecha y la petalia occipital izquierda. La figura B muestra una posición exagerada en el movimiento de los hemisferios para marcar más las petalias, y la figura C una disminución de la torsión.

Tabla 2: Principales asimetrías microestructurales del córtex cerebral humano. Elaborado a partir de Schenker y colaboradores (2007).

<i>Tipo de evaluación</i>	<i>Área</i>	<i>Resultado</i>	<i>Estudio</i>
Volumen	Córtex primario motor (área de representación de la mano)	Asimetría izquierda (significación cercana al nivel poblacional)	(White et al., 1997)
	Córtex visual primario	Asimetría derecha a nivel poblacional	(Andrews, Halpern, y Purves, 1997; Murphy, 1985)
	<i>Pars opercularis</i> (área 44)	Asimetría izquierda	(Amunts et al., 1999; Schleicher, Amunts, Geyer, Morosan, y Zilles, 1999; Uylings, Jacobsen, Zilles, y Amunts, 2006)
	<i>Pars triangularis</i> (área 45)	Asimetría izquierda	(Amunts et al., 1999; Schleicher et al., 1999; Uylings et al., 2006)
	Área 1pt (parte posterior de área 22)	Asimetría izquierda	(Galaburda y Sanides, 1980)
	Córtex primario motor (área de representación de la mano)	Mayor GLI hemisferio derecho	(Amunts et al., 1996)
	<i>Pars opercularis</i> (área 44)	Mayor GLI hemisferio izquierdo	(Amunts et al., 1999)
	<i>Pars triangularis</i> (área 45)	No asimetría	(Amunts et al., 1999)
	Broca (área 44+45)	Mayor GLI hemisferio derecho	(Amunts, Schleicher, Dittmeich, y Zilles, 2003)
	Córtex primario motor (región orofacial)	Número de segmentos dendríticos mayor en hemisferio izquierdo	(Scheibel et al., 1985)
Geometría somatodendrítica de las células piramidales		Longitud dendrítica total ligeramente mayor en hemisferio derecho	(Scheibel et al., 1985)
	Región opercular frontal	Longitud dendrítica total mayor hemisferio izquierdo	(Scheibel et al., 1985)
	<i>Pars triangularis</i> (área 45): células magnopiramidales	Longitud dendrítica total mayor hemisferio derecho	(Hayes y Lewis, 1996)
		Complejidad dendrítica mayor hemisferio derecho	(Hayes y Lewis, 1996)
		Densidades de espinas mayores en hemisferio derecho	(Hayes y Lewis, 1996)
	<i>Platum temporale</i> (área 22)	Ligera asimetría izquierda en la longitud dendrítica total	(Jacobs y Scheibel, 1993)
		Ligera asimetría izquierda en número espinas dendríticas	(Jacobs y Scheibel, 1993)
		No asimetría en la longitud media del segmento dendrítico	(Jacobs y Scheibel, 1993)
	<i>Platum temporale</i> (área 22)	Ligera asimetría izquierda en la longitud dendrítica total	(Jacobs y Scheibel, 1993)
		Ligera asimetría izquierda en número espinas dendríticas	(Jacobs y Scheibel, 1993)
Columnas celulares y conectividad		No asimetría en la longitud media del segmento dendrítico	(Jacobs y Scheibel, 1993)
		Ligera asimetría izquierda en número espinas dendríticas	(Jacobs y Scheibel, 1993)
		No asimetría en la longitud media del segmento dendrítico	(Jacobs y Scheibel, 1993)
		Asimetría derecha longitud dendrítica total	(Anderson y Rutledge, 1996)
		Asimetría derecha número de ramas dendríticas	(Anderson y Rutledge, 1996)
		Asimetría derecha número de espinas dendríticas	(Anderson y Rutledge, 1996)
	Área 1pt (parte posterior de área 22)	Mayor anchura de las mircolumnas en hemisferio izquierdo	(Bushoeden y Casanova, 2000)
		Mayor volumen del espacio neuropilo en hemisferio izquierdo	(Bushoeden y Casanova, 2000)
		Distancias entre clusters mayor en el hemisferio izquierdo	(Galuske, Schlotte, Bratzke, y Singer, 2000)
		Hemisferio izquierdo tiende a tener mayores neuronas que el derecho	(Jenker, Rosen, y Galaburda, 1999)
Tamaño celular y número	Córtex visual primario	No diferencias interhemisféricas en el tamaño de las células magnopiramidales de lámina III	(Hayes y Lewis, 1995)
	Área 4 dorsal	Células magnopiramidales de lámina III mayores en hemisferio izquierdo	(Hayes y Lewis, 1995)
	<i>Pars triangularis</i> (área 45)	Células magnopiramidales de lámina III mayores en hemisferio izquierdo	(Hayes y Lewis, 1995)
	Área 46	Células magnopiramidales de lámina III mayores en hemisferio derecho	(Hayes y Lewis, 1995)
	<i>Pars opercularis</i> (área 44)	Mayor número de neuronas en hemisferio izquierdo	(Uylings et al., 2006)

Figura 5: Imágenes de la profundidad compleja del córtex en las áreas de Brodmann 44 y 45 del cerebro humano. Tomado de Schenker y colaboradores (2008).



Desde el punto de vista filogenético, el material craneal fósil también nos brinda la oportunidad de poder realizar evaluaciones de las preferencias manuales en homínidos a través del método indirecto del estudio de los moldes endocraneales. Desde esta perspectiva paleoneurológica, el estudio de la superficie endocraneal proporciona información acerca del posible tamaño, estructura y organización cortical del cerebro homínido. Aunque el interés principal de este tipo de estudios ha sido averiguar las capacidades lingüísticas de estas especies, indirectamente es posible también realizar tentativas sobre la evaluación de las preferencias manuales debido a la relación existente entre estas asimetrías y determinadas especializaciones funcionales (lenguaje y lateralidad manual), como veremos posteriormente.

Estudios endocraneales realizados con *Australopithecus*³ han constatado una serie de asimetrías hemisféricas marcadas a nivel del lóbulo parietal izquierdo y frontal derecho (Holloway, 1988, 1996), lo que no parece estar relacionado en este caso con un lenguaje oral, a la luz del último descubrimiento del hioides⁴ de Dikika (Alemseged, et al., 2006). Una evidencia similar, aunque más desarrollada, la encontramos en *Homo rudolfensis*⁵ y en *Homo ergaster*⁶ en la lateralización de sus estructuras cerebrales, así como en *Homo floresiensis*⁷ donde también se ha encontrado una asimetría del neurocráneo similar a la de otros homínidos y grandes simios (Baab y McNulty, 2008). Naturalmente, *Homo neardenthalensis*⁸ también presenta las mencionadas asimetrías en el córtex perisilviano, las cuales son áreas relacionadas con las funciones del lenguaje (Hutsler, Gillespie, y Gazzaniga, 2002), como hemos comentado anteriormente. En relación a este rasgo cognitivo son cada vez más numerosas las evidencias de que ya el ancestro de *Homo neardenthalensis*, *Homo heidelbergensis*⁹, poseía una estructura del aparato fonador y del oído medio tan moderna como la nuestra, lo cual refuerza la hipótesis de que esta especie ya poseía un lenguaje articulado complejo (Martínez, et al., 2004).

Según Holloway y De La Coste-Lareymondie (1982), cuando se compara la asimetría de *Homo sapiens* modernos, *Australopithecus* y los primeros *Homo*, no se encuentran diferencias significativas en los patrones de las petalias occipitales y frontales. Sin embargo, si la comparación se realiza entre *Australopithecus* y *Homo* con grandes simios, las diferencias se hacen evidentes. Otros autores, han encontrado resultados similares a través del estudio de cráneos de *Homo rudolfensis* y *Homo habilis*¹⁰ (Falk, 1983), y *Homo erectus*¹¹ (Begun y Walker, 1993; Holloway, 1980). Sin embargo, recientemente algunos autores parecen indicar que la mayor parte de las evidencias de asimetrías anatómicas cerebrales de los homínidos dependen de cómo ha sido evaluada la petalia, y ponen en cuestión igualmente utilizar este

³ Género de homínidos fósiles africanos datados entre los 4,2 a los 2,5 millones de años.

⁴ El hioides es un hueso que sustenta la laringe.

⁵ Homínido fósil africano datado entre los 2,4 a 1,9 millones de años.

⁶ Homínido fósil africano datado entre los 1,8 a 1,4 millones de años.

⁷ Los restos de *Homo floresiensis* encontrados hasta día de hoy son muy recientes, de no más de 20.000 años – y por tanto coetáneo de *Homo sapiens* – y no está plenamente aceptado que se trate de una especie como tal, sino de un individuo con algún tipo de anomalía o microcefalia.

⁸ Homínido fósil euroasiático datado entre 150.000 a 30.000 años.

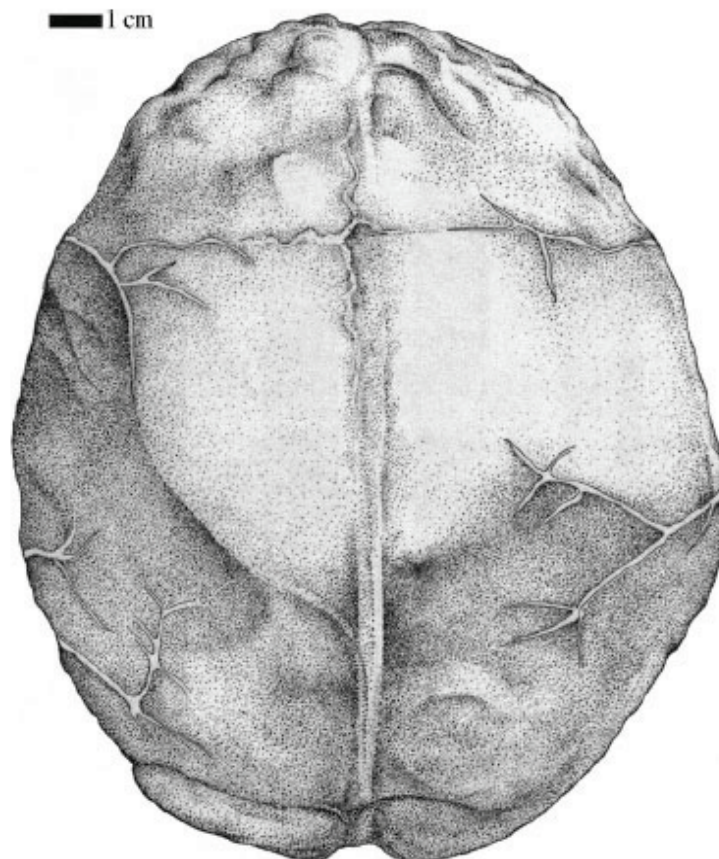
⁹ Homínido fósil europeo datado entre los 500.000 a 200.000 años.

¹⁰ Homínido fósil africano datado entre los 2,5 a 1,4 millones de años.

¹¹ Homínido fósil asiático datado entre los 1,8 a 50.000 años.

rasgo asimétrico en relación a la lateralización para el lenguaje (Chance y Crow, 2007). A modo de ejemplo, argumentan que la petalia está invertida en aquellos humanos que presentan *situs inversus*¹², y que éstos parecen mostrar una dominancia hemisférica normal para el lenguaje, una asimetría normal del *planum temporale* y son mayoritariamente diestros. Así, estas evidencias parecerían sugerir que el desplazamiento físico de los hemisferios, que es el principal rasgo de la petalia, no estaría relacionado con la lateralización del lenguaje. El único componente de la petalia que según ellos sí que estaría relacionado con la lateralización lingüística sería la distribución asimétrica antero-posterior del tejido entre los hemisferios, o lo que llaman “torsión de volumen”. Esta estaría correlacionada con el volumen del giro temporal superior que forma parte del límite inferior de la cisura de Silvio (Chance, Esiri, y Crow, 2005).

Figura 6: Vista superior de endocráneo de *Homo erectus* (Hexian, provincia de Anhui, China). Tomado de Wu et al. (2006).



¹² El *situs inversus* es una malformación de tipo genético que consiste en una alineación errónea de los órganos dentro del cuerpo, colocándolos en el lado opuesto al que les corresponde.

1.1.2. Asimetrías funcionales no manuales: el lenguaje

En el ser humano existe una lateralización de ciertas funciones cerebrales, es decir una división del trabajo respecto a determinadas funciones entre las que destaca el lenguaje y las funciones visuoespaciales. Una de las primeras constataciones de la asimetría funcional del cerebro para el lenguaje fue la aportada por Paul Broca a finales del siglo XIX en relación al control del habla por parte del hemisferio izquierdo (Broca, 1865). Poco después, Carl Wernicke (1886) lo hizo en otra zona del hemisferio izquierdo asociada a la comprensión del lenguaje. Históricamente, la lateralización funcional hemisférica para el lenguaje ha sido evaluada a través de la escucha dicótica (Strauss, Gaddes, y Wada, 1987), el test de Wada (Wada, 1949), las técnicas de neuroimagen como el PET¹³ (Bookheimer, et al., 1997) y, más recientemente con la BOLD fMRI¹⁴ (Schmidt, et al., 2007). Estas técnicas determinan qué hemisferio y qué zonas están más activas y, por tanto, son dominantes para el lenguaje.

De la gran cantidad de estudios que se han llevado a cabo sobre la funcionalidad hemisférica cerebral, sobresale la fuerte relación existente entre hemisferio izquierdo y lenguaje. La parte izquierda de nuestro cerebro sería el centro lingüístico por excelencia, especialmente las zonas temporal, frontal e ínsula de Reil. El hemisferio izquierdo se caracterizaría por ser el hemisferio verbal, secuencial, temporal, digital, lógico, analítico y racional. El hemisferio derecho sería superior al izquierdo en tareas visuoespaciales, y se ocuparía del procesamiento de tareas de tipo no verbal, simultáneas, analógicas, holísticas, intuitivas y emocionales (McManus, 2002; Rubia, 2000). No obstante, en los últimos años se han aportado datos que evidencian las implicaciones del hemisferio derecho en ciertas capacidades lingüísticas (Monsalve-González y Cuetos, 1996). De manera más específica, el hemisferio derecho permitiría identificar las letras individuales (Zaidel, 1998), reconocer ciertas palabras concretas (Eviatar, Menn, y Zaidel, 1990) y sustantivos frecuentes (Nieto, Santacruz, Hernández, Camacho-Rosales, y Barroso, 1999), o realizar procesamientos semánticos (Taylor, Brugger, Weniger, y REGARD, 1999). De todas formas, tendría ciertas limitaciones en el procesamiento de los verbos (Nieto, et al., 1999) o en la menor rapidez para procesar palabras. Ahora bien, aunque los dos hemisferios se dividen en la tarea de controlar diferentes aspectos y funciones, siempre hay un hemisferio dominante. En las

¹³ Tomografía por emisión de positrones.

¹⁴ Resonancia magnética funcional dependiente del nivel de oxigenación sanguínea.

personas diestras el hemisferio dominante sería el izquierdo, para un 95-96% de la población, mientras que para las zurdas la dominancia del izquierdo sería del 61-70% (Rasmussen y Milner, 1977). Globalmente, las investigaciones realizadas tanto con pacientes clínicos como con individuos sanos muestran que el hemisferio izquierdo es clave en las funciones lingüísticas de la mayoría de individuos (Tabla 3). Además, los trabajos más recientes sugieren que los procesos de los diferentes componentes que forman parte del lenguaje podrían tener diferentes formas de lateralización. Algunos, como la producción y la fonología, tenderían a estar más intensamente lateralizados en el hemisferio izquierdo que otros (Baynes y Long, 2007). Como vemos, la lateralización lingüística es un hecho complejo y requiere una amplia evaluación de aspectos que incluyen la comprensión y la producción del discurso leído y hablado, y dentro de estas modalidades, la lateralización fonológica, sintáctica y semántica.

Esta separación entre la estructura (neuroanatómica) y la función (procesamiento) de los hemisferios es lo que denominamos lateralización. Hoy día parece aceptado que la lateralización de las funciones cerebrales tiene un componente genético¹⁵ (Toga y Thompson, 2005). Ya en el feto, el hemisferio derecho se desarrolla de manera más rápida que el izquierdo. Esta diferencia en desarrollo ontogenético sugeriría ventajas evolutivas, ya que tareas como el análisis del espacio externo, la orientación del cuerpo, o la percepción y expresión de las emociones – procesadas por el hemisferio derecho – son fundamentales para la supervivencia del individuo. Los recién nacidos humanos de apenas cuatro días de edad parecen poseer también la capacidad para discriminar los fonemas categóricamente, así como la de percibir las sílabas de manera correcta. Igualmente, manifiestan ventajas de procesamiento asimétricas en función del tipo de estímulos que se les presenten (lingüísticos o musicales), y tienen la capacidad de distinguir el ritmo del discurso hablado desde estas primeras edades. Todo parece señalar, por tanto, que el procesamiento del lenguaje estaría lateralizado desde el nacimiento, o al menos podría decirse que los humanos nacen con ciertas capacidades que facilitarían la adquisición del lenguaje (Ramus, Hauser, Miller, Morris, y Mehler, 2000), como por otra parte ya concluía Chomsky (1975). Por ello, la asociación existente entre lenguaje y hemisferio izquierdo estaría más determinada por la propia genética humana que por posteriores aprendizajes (Carreiras, 1997).

¹⁵ De tipo hereditario.

Tabla 3: Distribución de la dominancia para el lenguaje utilizando diferentes técnicas de evaluación en sujetos normales (N) y pre-quirúrgicos (PQ). Adaptado de Baynes y Long (2007).

Técnica de evaluación	Estudio	Tipo de sujetos	Dominancia izquierda (%)	Dominancia derecha (%)	Bilateral (%)
Wada	(Wada y Rasmussen, 1960)		100	0	0
	(Branch, Milner, y Rasmussen, 1964)		90	10	0
	(Rasmussen y Milner, 1977)	Diestros PQ	96	4	0
	(Risse, Gates, y Fangman, 1997)		87	4	9
	(Benke, et al., 2006)		89.3	3.6	7.1
fMRI	(Springer, et al., 1999)	50 pacientes PQ	78	6	16
		100 pacientes N	94	0	6
	(Gaillard, et al., 2002)	24 pacientes PQ diestros	83	8	4
		4 pacientes PQ zurdos	75	0	0
		2 pacientes PQ ambidiestros	100	0	0
		22 sujetos N	100	0	0
	(Hund-Georgiadis, Lex, Friederichi, y von Cramon, 2002)	17 sujetos N diestros	94	6	0
		17 sujetos N zurdos	53	41	6
	(Szaflarski, et al., 2002)	50 sujetos N zurdos y ambidiestros	78	8	14
	(Woermann, et al., 2003)	80 pacientes PQ diestros	80	20	NA
20 pacientes PQ zurdos		35	65	NA	

Más interesante si cabe es la lateralización de los lenguajes gestuales¹⁶ que parece obedecer a los mismos principios que la del lenguaje oral. Los signos, aun teniendo un componente altamente visuoespacial, siguen idénticas pautas globales de lateralización en el hemisferio izquierdo que el de las lenguas orales: las áreas cerebrales de ambos tipos de lenguaje son las mismas (Corina, Vaid, y Bellugi, 1992), aunque el hemisferio derecho también tenga un papel en el lenguaje gestual (Newman, Bavelier, Corina, Jezzard, y Neville, 2002). En definitiva, el hemisferio izquierdo parecería estar preparado de manera biológica para procesar información secuencial, teniendo en cuenta además que tanto el lenguaje oral como el gestual son secuenciales por definición.

¹⁶ Nos referimos a los estudios realizados con el ASL (lengua de signos americana).

Además de la lateralización funcional para el lenguaje y de la lateralización motora para el uso de la mano (en las que posteriormente profundizaremos), existen otras lateralizaciones funcionales en las que están implicadas otras partes del cuerpo. Se han observado correlaciones entre estas distintas maneras de lateralización, sobre todo aquellas que hacen referencia a manos, pies, ojos y oído (Annett, 2000; Bourassa, McManus, y Bryden, 1996; Dargent-Pare, De Agostini, Mesbah, y Dellatolas, 1992; Fagard y Dahmen, 2004; McManus, Porac, Bryden, y Boucher, 1999; Warren, Stern, Duggirala, Dyer, y Almasy, 2006). Por ejemplo, se ha observado una ventaja en el procesamiento de la información auditiva por el oído izquierdo en niños a partir de los 3 años (Ingram, 1975), así como también en el procesamiento de estímulos discursivos en neonatos (Bertoncini, et al., 1989). Gaillard (1996), también detalla toda una serie de asimetrías funcionales y su evolución a lo largo del desarrollo ontogenético de los individuos. Así, en recién nacidos se ha observado que tanto la rotación espontánea de la cabeza como el reflejo de los puntos cardinales presentan una preferencia direccional diestra. También el reflejo de agarre y el reflejo elevador del pie están más desarrollados en el lado derecho que en el izquierdo, aunque tanto éstas como otras asimetrías acostumbran a ser inconsistentes y estadísticamente no significativas. El movimiento de rotación diestro de la cabeza se sigue manteniendo de 0 a 1 mes, aunque de 1 a 3 meses se produce una disminución de éste que acabará desapareciendo a los 3 meses. A nivel de lateralización auditiva se sabe que los estímulos lingüísticos y musicales activan de forma diferente los sistemas perceptivos del oído izquierdo o derecho en los recién nacidos de 4 días (Bertoncini, et al., 1989). Sin embargo, estas respuestas lateralizadas tienden a desaparecer durante el curso del primer año para reaparecer posteriormente. A nivel de preferencias oculares, algunos autores han observado que ya están presentes entre los 24 y los 36 meses en el 66-86% de los sujetos, mientras que a los 18 meses tan sólo se presentan en el 17% de los individuos (Treves, Goldschmidt, y Korczyn, 1983). Por último, merece la pena comentar que en relación a las preferencias podales se ha observado que la lateralización no se adquiere antes de los 18 meses (Treves, et al., 1983), tanto para el inicio de la marcha como para la conducta de chute, manteniéndose constante a lo largo de la vida y relacionándose además con la lateralidad manual (Peters, 1988).

1.1.3. Asimetrías funcionales manuales

Desde el punto de vista del comportamiento, la preferencia manual es la asimetría funcional más claramente establecida en los seres humanos. Aproximadamente entre el 85% y el 90% de los seres humanos presenta una lateralización diestra en el uso de las manos (Annett, 2002). Como es sabido, la lateralidad manual parece ser un indicador de la especialización hemisférica cerebral para las tareas motoras e indirectamente nos proporcionaría información sobre las funciones lingüísticas en el cerebro humano. El 96% de los seres humanos manualmente diestros presentan una dominancia cerebral izquierda para el lenguaje. Por contra, en los zurdos este porcentaje se situaría en el 70% (Knecht, et al., 2000). Esta relación entre la preferencia manual y la especialización cerebral para las funciones lingüísticas ha sido considerada por algunos autores como una coevolución única y singular del cerebro humano (Annett, 1985; Corballis, 2002). Según esta perspectiva, en los humanos la evolución de la dominancia manual estaría relacionada con la emergencia no sólo del lenguaje oral sino también del lenguaje gestual, el uso y fabricación de instrumentos y otras funciones cognitivas superiores (Bradshaw y Rogers, 1993).

En la mayoría de ocasiones, la lateralidad manual se evalúa en relación a la preferencia en el uso de la mano para realizar diversos comportamientos como escribir, lanzar, golpear, y otro tipo de actividades cotidianas. Algunos estudios han desarrollado escalas estandarizadas de preferencia para medir la dominancia manual en niños (Porac y Coren, 1981). Sin embargo, estos tipos de evaluación no reflejan la distribución continua de la lateralidad manual. Lo que hacen es clasificar a los individuos en una serie de categorías más o menos homogéneas, teniendo en cuenta diferentes grados de preferencia entre lo diestro y lo zurdo. Otro método utilizado es determinar la competencia relativa de cada mano en actividades que requieren cierto grado de precisión. Este sistema permite realizar distinciones sutiles en el grado de preferencia sobre una escala cuantitativa (Bishop, 1989). Algunos autores han creado índices simples de lateralidad basados en tests de preferencia que evalúan (1) el uso espontáneo de una u otra mano para un grupo de tareas espontáneas, y (2) el desempeño en tareas complejas inducidas como la *peg-moving task* o la *crack-rotation task* (Fagard y Corroyer, 2003). Esta utilización conjunta de diversas tareas, sobre todo las que son inducidas, resultan especialmente aconsejables si tenemos en cuenta que la lateralidad manual puede ser un rasgo multidimensional y no unidimensional (Rigal,

1992; Wesley, et al., 2002), y que un único test o tarea no sería suficientemente exhaustivo, ni representativo, para evaluar la asimetría manual.

Desde el punto de vista ontogenético, los comportamientos lateralizados ya tienen su reflejo desde el primer trimestre de vida, tanto en movimientos de las extremidades superiores (Hepper, McCartney, y Shannon, 1998), como en otras conductas como la succión digital (Hepper, Wells, y Lynch, 2005). La dominancia manual derecha a nivel poblacional se ha constatado igualmente durante el primer período postnatal (Michel, 1998). Cabe decir que, en la mayoría de los seres humanos, la mano derecha también es la dominante y la más rápida en aquellas actividades que requieren habilidad, precisión, o movimientos secuenciales de los dedos (Bradshaw, Bradshaw, y Nettleton, 1990). Por tanto, un elemento que parecería estar modulando las asimetrías manuales serían los cambios que tienen lugar a lo largo del ciclo vital del individuo (Teixeira, 2008).

En este mismo contexto ontogenético, algunos estudios indican que los niños utilizan inicialmente ambas manos de manera indistinta (Rönnqvist y Domellöf, 2006) y posteriormente, hacia los 18 meses, la lateralidad manual comenzaría a estar más clara (Fagard y Marks, 2000) quedando finalmente establecida en los siguientes años (Ingram, 1975). Junto a esto, se han observado preferencias manuales diestras en el comportamiento espontáneo de recién nacidos a término (Ottaviano, Guidetti, Allemand, Spinotoli, y Seri, 1989) en aspectos como el movimiento del brazo en dirección a un objeto (Gaillard, 1996) entre los 0 y 1 meses. De igual manera, los bebés con un desarrollo normal comienzan a realizar la conducta “coger con la mano un objeto” a las 12-15 semanas posteriores al nacimiento (von Hofsten, 1984). A los 3-4 meses la recogida de objetos se produce más a menudo con ambas manos y cuando los ítems a coger son manejables (Bruner y Klossowski, 1972). A la edad de 6 meses continúan utilizando ambas manos para coger objetos grandes, pero ya utilizan una única mano para recoger objetos pequeños, favoreciendo además el uso preferente de una de ellas (Clifton, Rochat, Litovsky, y Perris, 1991), siendo un patrón que se mantiene también durante los 7-8 meses de edad (Fagard, 2000).

Las preferencias manuales han sido incluso observadas durante los períodos de desarrollo embrionario y fetal del ser humano, mucho antes del posterior desarrollo del lenguaje. A modo de ejemplo, O’Rahilly y Müller (1987) observaron que en la mayoría de embriones humanos la mano derecha estaba más desarrollada que la izquierda a las 7 semanas.

Hepper, Shahidullah y White (1991) observaron a través de ecografías que a las 15 semanas la mayoría de fetos preferían succionar su pulgar derecho, sugiriendo que la dominancia manual podría estar presente antes del nacimiento. Posteriormente, y tras un seguimiento de una muestra de 75 individuos, se encontró que 60 de los fetos que preferían succionar su pulgar derecho eran diestros en la adolescencia, y que de los 15 que preferían succionar su pulgar izquierdo, 5 eran diestros y 10 eran zurdos (Hepper, et al., 2005). Además, y tal como hemos comentado anteriormente, los cerebros de fetos humanos de 10 a 44 semanas presentan asimetrías neuroanatómicas en diversas áreas corticales como el *gyrus temporalis* (Chi, et al., 1977a; Chi, et al., 1977b; Galaburda, et al., 1978). En relación a la estabilidad de las preferencias, la lateralidad manual cambia y se va mostrando más consistente a lo largo de los años durante la infancia (Bryden, Pryde, y Roy, 2000). Otros autores también afirman que la dominancia manual resulta cada vez más estable a partir de los 3-4 años de vida (Corbetta y Thelen, 1996; Corbetta y Thelen, 1999; McManus, 2002), mostrando una mayor habilidad en actividades manuales complejas (coordinación bimanual), que también mejorarán con la edad (Wolff, Kotwica, y Obregon, 1998).

Un primer argumento para explicar estos cambios durante el desarrollo apunta a que la integración interhemisférica varía a lo largo de la infancia. El *corpus callosum* es uno de los últimos sistemas que se mielinizan durante la infancia, tal como muestran los estudios neuroanatómicos (Salamy, 1978) y de potenciales evocados (Hagelthorn, Brown, Amano, y Asarnow, 2000). La modificación de esta estructura conectiva de sustancia blanca entre ambos hemisferios asociada a la edad es un elemento que podría afectar globalmente a la asimetría manual en la infancia y en la vejez. En estudios comportamentales también se ha observado esta mejora en la integración interhemisférica a lo largo del desarrollo ontogenético en muchas tareas de transferencia interhemisférica (Greiner y Fitzgerald, 1992), que algunos autores sitúan alrededor de los 5 años (Fagard y Corroyer, 2003). Dentro de esta línea de la influencia de cambios estructurales asociados a las preferencias manuales, Dolcos y colaboradores (2002) han propuesto dos modelos de asimetrías hemisféricas asociadas a la edad: (1) el modelo del hemisferio derecho envejecido, y (2) el modelo de reducción de la asimetría hemisférica en adultos. El primero propone que el hemisferio derecho presenta un mayor deterioro asociado a la edad que el izquierdo. Desde este punto de vista sería esperable un aumento de las asimetrías motoras en la vejez. El segundo modelo propone que la actividad frontal durante la ejecución cognitiva o motora tiende a estar menos lateralizada en individuos más viejos que en adultos jóvenes; es decir, la edad favorecería una tendencia hacia la simetría en el uso de las manos. No

obstante, Teixeira (2008) ha presentado recientemente unos resultados que indican que globalmente no se produce una disminución de las asimetrías manuales en función de la edad. De ahí que, se estarían contradiciendo algunas de las hipótesis enumeradas anteriormente como la del envejecimiento del hemisferio derecho (Dolcos, et al., 2002) o la de la disminución del tamaño del *corpus callosum* (Hayakawa, et al., 1989). Por tanto, los cambios estructurales o funcionales que tienen lugar en el cerebro a lo largo de la edad no producirían cambios globales a nivel de asimetrías manuales. Más bien estos cambios asociados a la edad parecerían estar relacionados con la propia experiencia motora del uso de las manos que a lo largo de los años modularía la disposición innata a estar lateralizado manualmente. No obstante, la detección de estos cambios durante el desarrollo dependerían en parte del método de evaluación utilizado. Con la utilización de escalas de preferencia se ha observado que los niños utilizan menos su mano preferente que los adultos (Brito, Lins, Paumgartten, y Brito, 1992), y que a medida que van madurando el uso de esta mano preferente va aumentando y adquiere mayor habilidad (McManus, et al., 1988). Sin embargo, cuando se utilizan los test de diferencias en el rendimiento¹⁷, los cambios observados con la edad son menores (Annett, 1972).

Un segundo argumento para explicar las diferencias interlaterales en el uso de la mano con la edad es que las preferencias manuales pueden depender en gran parte de la tarea que se esté llevando a cabo. Su hipótesis principal es que una determinada tarea provoca unos requerimientos sensoriomotores específicos sobre la organización neuronal de la conducta que influye sobre la lateralidad manual a la hora de resolver la tarea (Teixeira, 2008). Por ejemplo, en las tareas de repiqueteo repetitivo rápido¹⁸ existe una preferencia consistente por el uso de la mano derecha (Teixeira, 2008), detectada tanto en la infancia temprana (Fagard, 1987; Ingram, 1975), como en adultos jóvenes (Agnew, Zeffiro, y Eden, 2004; Hammond, Bolton, Plant, y Manning, 1988; Lutz, Koeneke, Würsterberg, y Jänchke, 2005; Schmidt, Oliveira, Krahe, y Filgueiras, 2000). Por el contrario, cuando los movimientos secuenciales rápidos son llevado a cabo con diferentes dedos se encuentra una ejecución simétrica entre ambas manos (Hausmann, Kirk, y Corballis, 2004). En tareas de tiempo de reacción con requerimientos de análisis espacial, se ha observado una respuesta más rápida de la mano izquierda sobre la derecha, tanto en tareas de tipo simple (Barthélémy y Boulinguez, 2001), como en aquellas que implican elección (Barthélémy y Boulinguez,

¹⁷ Del inglés *performance-difference tests*.

¹⁸ *Fast repetitive tapping task*.

2002). Estos datos sugerirían una dominancia del hemisferio derecho para tareas visuoespaciales, favoreciendo el uso de la mano izquierda en aquellas tareas que requieren un análisis espacial complejo.

En resumen, lo que observamos es una diversidad de perfiles de uso manual en función de la tarea evaluada, encontrando tres grandes grupos de preferencias asociadas a cada tarea: (1) las que se realizan preferentemente con la mano derecha, (2) las que muestran una simetría en el uso de las manos, y (3) las que lo hacen con la mano izquierda. En primer lugar, dentro del grupo de tareas caracterizadas por una preferencia en el uso de la mano derecha se encuentran: escribir (Blank, Miller, y von Voß, 2000; Rigal, 1992), apuntar a un objeto estático (Boulinguez, Barthélémy, y Debû, 2000; Sainburg, 2002), lanzar a distancia (Teixeira y Gasparetto, 2002; Watson y Kimura, 1989), y la fuerza manual (Ingram, 1975; Rigal, 1992). En segundo lugar, algunas tareas que muestran una ejecución simétrica entre ambas manos son: tiempo de respuesta anticipatorio (Teixeira, 2000), agarrar objetos en movimiento (Teixeira, 1999), y tareas industriales como atornillar o taladrar (Salazar y Knapp, 1996). Por último, las actividades caracterizadas por una preferencia de la mano izquierda incluyen tareas posturales con la mano (Ingram, 1975; Kimura y Vanderwolf, 1970). Siguiendo dentro de los argumentos sobre la influencia de la complejidad de la tarea en el desarrollo de la lateralidad manual a lo largo del desarrollo, se ha observado que mientras que el repiqueteo cronometrado (Fagard, 1987) y las acciones de coordinación corporal global (Denckla, 1974) están caracterizados por una disminución de las asimetrías manuales, la escritura lo está por un incremento en las asimetrías de la infancia a la adolescencia y la edad adulta (Rigal, 1992; Teixeira, 2008). En conclusión, esta gran diversidad en las preferencias manuales parece indicar que la lateralidad manual podría ser específica a la tarea, dependiendo de los requerimientos funcionales particulares de cada acción motora más que tratarse de un componente general del comportamiento motor (Teixeira, 2008)¹⁹.

¹⁹ Sin olvidar el componente genético de predisposición que hemos comentado anteriormente en el apartado de fetos y neonatos humanos.

Factores culturales asociados a la lateralidad manual

Como acabamos de ver, actualmente parece aceptado que las asimetrías manuales pueden estar más condicionadas por factores biológicos que socioculturales (Annett, 2002; McManus, 2002), y que éstas tienen un componente hereditario (Coren, 1995; Laland, Kumm, Van Horn, y Feldman, 1995). Sin embargo, algunos modelos (Mandal y Dutta, 2001) atribuyen las diferencias individuales en la lateralidad manual a factores ambientales y culturales más que a un efecto directo de genes polimórficos. Es por ello que desde esta aproximación antropológico-etnológica diversos estudios han comparado diferentes colectivos culturales y geográficos entre sí. Fundamentalmente se han centrado en la expresión fenotípica de la lateralidad manual y en cómo ésta está más o menos condicionada por presiones socioculturales hacia el uso de la mano derecha, o lo que es lo mismo: en contra del uso de la mano izquierda (Mandal y Dutta, 2001). Estos trabajos, realizados en su mayoría en sociedades occidentales²⁰, se han centrado sobre todo en la evaluación de las preferencias manuales a través de la conducta de escribir, altamente sujeta a presiones de tipo cultural. También se han utilizado índices basados en la utilización de instrumentos o artefactos específicos de éstas culturas occidentales o occidentalizadas (cepillos de dientes, raqueta de tenis, etc.). No obstante, pocos han sido los trabajos realizados en sociedades tradicionales agráficas o pre-industriales donde los métodos educativos occidentales aún no han sido introducidos y donde podamos adentrarnos mejor en la verdadera evolución de la lateralidad manual. Desde este punto de vista, el estudio de la lateralidad manual en estas muestras se debería llevar a cabo con tareas para las que los individuos estuvieran habituados y especializados en sus propias culturas. Dado que una de las mejores vías de evaluación de la lateralidad manual se realiza a través de tareas complejas, es normalmente a través del estudio de las conductas instrumentales donde mejor podrían evaluarse (Faurie, Schiefenhövel, Le Bomin, Billiard, y Raymond, 2005).

La observación del comportamiento espontáneo de los individuos ha sido uno de los métodos de evaluación más utilizados en el estudio de la lateralidad manual en las sociedades tradicionales (Marchant y McGrew, 1998). Partiendo de la base de que estas sociedades (las cazadoras-recolectoras y las de agricultura de subsistencia) están casi desaparecidas a día de hoy o bien están en fase de occidentalización, este tipo de trabajos resulta especialmente valioso sobre todo para comprender el contexto (pre)histórico de la

²⁰ El tipo de sociedades occidentales donde más se han llevado a cabo los trabajos han sido la norteamericana-anglosajona.

lateralidad manual. Sin embargo, a día de hoy las sociedades tradicionales están desapareciendo rápidamente. Por un lado, los cazadores-recolectores que fueron predominantes durante el Paleolítico casi han desaparecido por completo en las últimas décadas. Por otro lado, las sociedades tradicionales de agricultura de subsistencia que prevalecieron entre el Neolítico y el inicio de la era industrial también han disminuido considerablemente desde mediados del siglo XIX. Dentro de esta línea, y a modo de ejemplo, Marchant y otros (Marchant, McGrew, y Eibl-Eibesfeldt, 1995) llevaron a cabo un estudio sobre la lateralización manual de tres grupos culturales preindustriales humanos utilizando una metodología etológica. Se observó un amplio rango de comportamientos espontáneos habituales en los G/wi (Botswana), los Himba (Namibia) y los Yanomamo (Venezuela). Los resultados indicaron que existía una dominancia manual diestra a nivel poblacional para todas las tareas y unas preferencias más intensas en las conductas de tipo instrumental. Los resultados fueron consistentes en las tres culturas, apoyando la hipótesis de la universalidad de este rasgo dentro de la especie *Homo sapiens*. No obstante, aunque podemos encontrar estudios que sugieren ciertas diferencias en *H. sapiens* para la lateralidad manual, éstas están focalizadas en unas pocas actividades condicionadas por la cultura (Ida y Bryden, 1996), aunque recientemente algunos autores hayan informado sobre unas mayores diferencias en sociedades preindustrializadas. Faurie y colaboradores (2005) han llevado a cabo un reciente estudio en el que evaluaron la lateralidad manual de cuatro muestras/casos diferentes. En dos de ellos se hizo un trabajo de campo en sociedades tradicionales con un mínimo de occidentalización. En los otros dos casos se trató de estudios retrospectivos a través del análisis de fotografías de sociedades tradicionales que actualmente están occidentalizadas. Los resultados (Tabla 4) indicaron que existía una variación en la frecuencia de zurdos a través de las cuatro culturas estudiadas. No obstante, el trabajo presenta algunas inconsistencias metodológicas como la utilización de fotografías como mecanismo de evaluación de las preferencias manuales.

Siguiendo con las variaciones culturales que pueden producirse en la lateralidad manual, y más específicamente en el porcentaje de individuos zurdos, algunos autores (Zverev y Mipando, 2007) han distinguido entre culturas no formales o permisivas (la europea o la norteamericana) y culturas formales o más restrictivas (africana, asiática y latinoamericana) en relación a la presión que ejercen sobre el uso contrario de la mano izquierda. Se estima que estas presiones culturales en la orientación hacia la lateralidad manual pueden suponer hasta el 23,5% de las variaciones trans-culturales en las pautas de lateralidad manual (Porac, Rees, y Buller, 1990). No obstante, otros sostienen que la frecuencia de zurdos se ha

presentado tradicionalmente como estable a través de culturas, manifestándose en aproximadamente el 10% de la población (Annett, 1985). Sin embargo, la mayor parte de los trabajos que defienden estos argumentos se han llevado a cabo en Europa y Estados Unidos, evaluando la tarea de escribir que está altamente sujeta a presiones de tipo cultural.

Tabla 4: Variación de las preferencias manuales zurdas en cuatro sociedades humanas. Basado en Faurie et al. (2005).

<i>Sociedad</i>	<i>Tipo de sociedad</i>	<i>Tarea</i>	<i>Tipo evaluación</i>	<i>N muestra</i>	<i>Resultado</i>
Baka (Gabón)	Cazadores-recolectores nómadas	Uso de machete	Entrevista + observación directa	403	LH 10.75%-H LH 9.52%-M
Bobo-Dioulasso (Burkina Faso)	Agricultura tradicional en poblados permanentes	Uso de machete	Entrevista + observación directa	1129	LH 6.9%-H LH 0%-M
Eipo (Papua Nueva Guinea)	Horticultores tradicionales	Tiro con arco	Fotografías	1295 hombres	LH 26.9%-H
Inuit (Ártico)	Cazadores recolectores	Uso de instrumentos	Fotografías	186	LH 2.2%-H LH 5.4%-M

Nota: LH: % de individuos zurdos; H: Hombres; M: Mujeres

Otros estudios recientes (Mandal y Dutta, 2001) también han encontrado que la tasa de individuos zurdos puede variar del 1 al 20% en función de la localización geográfica (Tabla 5) lo que sugeriría que la manifestación de la lateralidad manual estaría modulada por factores culturales, ambientales o sociales. Dawson (1977) sugirió que las sanciones culturales contra el hecho de ser zurdo son más comunes en sociedades agrícolas que en sociedades cazadoras-recolectoras. En su estudio encontró que mientras en las primeras²¹ el índice de zurdera era del 1-3%, en las segundas²² era del 10%, lo que reflejaría un entrenamiento cultural o presión social de algunos tipos de sociedades en contra del uso de la mano izquierda. En otros casos en los que se ha estudiado la conducta de escribir en sociedades orientales urbanas se ha observado que el uso de la mano izquierda es muy bajo: 1,7% en Japón (Ida y Bryden, 1996), 0,7% en China (Teng, Lee, Yang, y Chang, 1976) y 3,3% en India (Mandal, Pandey, Singh, y Asthana, 1992). Sin embargo, en aquellas personas orientales que estudian en sociedades occidentales donde la presión social es menor, la incidencia de la zurdera se incrementa hasta el 6,5% (Hardyck, Goldman, y Petrinovich, 1975).

²¹ Las sociedades agrícolas estudiadas fueron los *Hakka* de Hong Kong y los *Temne* de Sierra Leona.

²² Las sociedades cazadoras-recolectoras estudiadas fueron los Esquimales de Alaska, los Arunta de Australia y los barqueros de Hong Kong.

Tabla 5: Índice de zurdera a través de países.

Localización geográfica	% de zurdos	Estudio
Nigeria	0,3	(Payne, 1987)
Japón	1,4	(Ida y Bryden, 1996)
Taiwan	1,5	(Teng, et al., 1976)
Japón	3,1	(Hatta y Nakatsuka, 1976)
Orientales	4,6	(Porac, et al., 1990)
Sierra Leona (Temne)	3,4	(Dawson, 1972)
Nigeria	4,5	(Payne, 1981)
Uganda	4,8	(Holder y Kateeba, 2004)
Nigeria	4,9	(Perelle y Ehrman, 1994)
Sudán	5,1	(De Agostini, Khamis, Ahui, y Dellatolas, 1997)
India	6,8	(Mandal, et al., 1992)
Emiratos Árabes Unidos	7,5	(McManus, 2002)
Costa de Marfil	7,9	(De Agostini, et al., 1997)
Canadá	8,6	(Ida y Bryden, 1996)
Caucásicos	8,7	(Porac, et al., 1990)
Hispanos	9,1	(Gilbert y Wysocki, 1992)
Asiáticos	9,3	(Gilbert y Wysocki, 1992)
Reino Unido	11,2	(Ellis, Ellis, Marshall, Windridge, y Jones, 1998)
Norteamérica	12,0	(Gilbert y Wysocki, 1992)
Bélgica	15,7	(Perelle y Ehrman, 1994)

En relación a las posibles presiones culturales contra la zurdera, la literatura antropológica sugiere que existen mitos y supersticiones establecidos desde hace siglos que han promovido el uso de la mano derecha y han sancionado el de la izquierda (McManus, 2002). De hecho, en el propio lenguaje la palabra “zurdo/siniestro” asume un significado negativo en multitud de culturas, lo que hace presumir que la zurdera haya sido asociada a algo maligno, diabólico o sucio en diferentes países y culturas. No obstante, y a pesar de la presión social, parece que existe un límite equilibrado entre la proporción de diestros y zurdos que algunos autores sitúan entre el 10 y el 12% (McManus, 2002).

Lateralidad manual y evolución humana

El cerebro es quizá uno de los órganos más maleables y plásticos en los que sus componentes pueden modificar su identidad y rol en un relativo corto período de tiempo evolutivo (Gannon, Kheck, y Hof, 2008). Tanto desde la paleoantropología como desde la arqueología se ha intentado investigar cuál ha podido ser el camino filogenético que ha seguido la lateralidad manual hasta nuestros días. Al fin y al cabo, la dominancia manual es resultado de la lateralización cerebral y por tanto un producto de la evolución. Si bien desde la Etología y la Primatología se parte del método comparado para establecer cómo es y cuándo se pudo producir el surgimiento de la lateralización manual en las diferentes especies de primates, también desde la Evolución Humana se intenta responder a preguntas similares desde aproximaciones y metodologías complementarias. Desde este punto de vista, las principales aportaciones vienen de disciplinas como la paleoantropología, el análisis de microdesgaste dental, la tecnología lítica, la zooarqueología, el arte prehistórico o la paleoneurología²³. Sin embargo, como veremos posteriormente, existen importantes problemas a la hora de evaluar la lateralidad manual a través del registro homínido fósil y arqueológico. Los más importantes son: en primer lugar, la escasez de material disponible para estudiar y, en segundo lugar, la inconsistencia empírica de los métodos de análisis utilizados.

Desde la paleoantropología, una primera aproximación para el estudio de la lateralidad manual de la familia homínida ha sido el estudio del material óseo. A modo de ejemplo, Walker y Leakey (1993) encontraron que el espécimen KNM-WT de *Homo ergaster* poseía una asimetría en la longitud de las extremidades superiores. Fuera de África, las diferencias óseas postcraneales en algunos especímenes de *Homo georgicus*²⁴ no son tan claras en la pauta de dominancia lateral diestra (Lordkipanidze, et al., 2007). A partir de *Homo neanderthalensis*²⁵ (Steele y Uomini, 2005), la cantidad de material fósil útil para evaluar la lateralidad es mucho mayor, y tal como indican algunos autores parece existir una tendencia hacia la dominancia lateral diestra al haberse observado una asimetría en la longitud de los huesos de las extremidades superiores y hombros (Trinkhaus, Churchill, y Ruff, 1994; Vandermeersch y Trinkhaus, 1995). Finalmente, conviene comentar que

²³ Los estudios paleoneurológicos ya quedan desarrollados en el apartado 1.1.1. Asimetrías neuroanatómicas

²⁴ Homínido fósil euroasiático. Vivió aproximadamente hace 1,8 millones de años, estableciéndose como especie en el año 2002 a partir de los restos encontrados en el yacimiento de Dmanisi (República de Georgia).

²⁵ Homínido fósil euroasiático. Vivió entre los 230.000 a 29.000 años aproximadamente.

aunque las excavaciones en la Sierra de Atapuerca (Burgos, España) han proporcionado una extensa colección de fósiles de homínidos del Pleistoceno Inferior y Medio, la escasez de material óseo de las extremidades superiores y manos, unido a la ausencia de pares de huesos (la parte derecha e izquierda), han hecho inviable hasta el día de hoy poder realizar estudios sobre esta asimetría ni para *Homo antecessor*²⁶ (Carretero, Lorenzo, y Arsuaga, 1999; Lorenzo, Arsuaga, y Carretero, 1999), ni para *Homo heidelbergensis* (Carretero, Arsuaga, y Lorenzo, 1997).

Una segunda aproximación ha sido el estudio de indicadores dentales como medida indirecta de asimetría manual; es decir, los patrones de microdesgaste dental de tipo cultural²⁷. La utilización conjunta de la boca con las manos en diversas acciones puede resultar en el contacto de diversos materiales con los dientes (incisivos) produciendo marcas de orientación diagonal sobre la superficie dental conocidas como “desgaste de uso cultural”. Tanto en *Homo heidelbergensis*, *Homo neardenthalensis* como en *Homo sapiens* modernos este tipo de marca está bien documentada (Bermúdez de Castro, Bromage, y Fernández Jalvo, 1988; Lalueza-Fox, 1992; Lalueza-Fox y Frayer, 1997). Por ejemplo, Bermúdez de Castro y colaboradores (1988) identificaron las estriaciones realizadas sobre los incisivos y caninos por instrumentos en homínidos del Pleistoceno medio. De los 19 incisivos encontrados en la Sima de los Huesos de la Sierra de Atapuerca los autores concluyeron que parecerían pertenecer a sujetos diestros. La localización y la orientación de las estriaciones sugirieron que algún alimento y otro material pudo ser sostenido entre los dientes y cortado o raspado con la mano derecha, quedando marcas de tales cortes en el esmalte de estos incisivos. Resultados similares también se han encontrado en Neardentales (Fox y Frayer, 1997). Sin embargo, algunos autores ponen en cuestión estos resultados ya que al estudiar las estriaciones dentales en individuos de comunidades humanas modernas no han evidenciado una relación entre la pauta de dominancia manual y la orientación de las estriaciones (Bax y Ungar, 1999). Nos obstante, a la luz de recientes estudios con *Homo heidelbergensis* estas afirmaciones parecen no tener fundamento (Lozano, Mosquera, Bermúdez de Castro, Arsuaga, y Carbonell, 2009)²⁸. En el reciente trabajo de

²⁶ Homínido fósil europeo (Sierra de Atapuerca, España) con una datación de hasta 1,2 millones de años de antigüedad.

²⁷ Este tipo de patrón de estriación cultural suele ser producido por la conducta de *stuff and cut*.

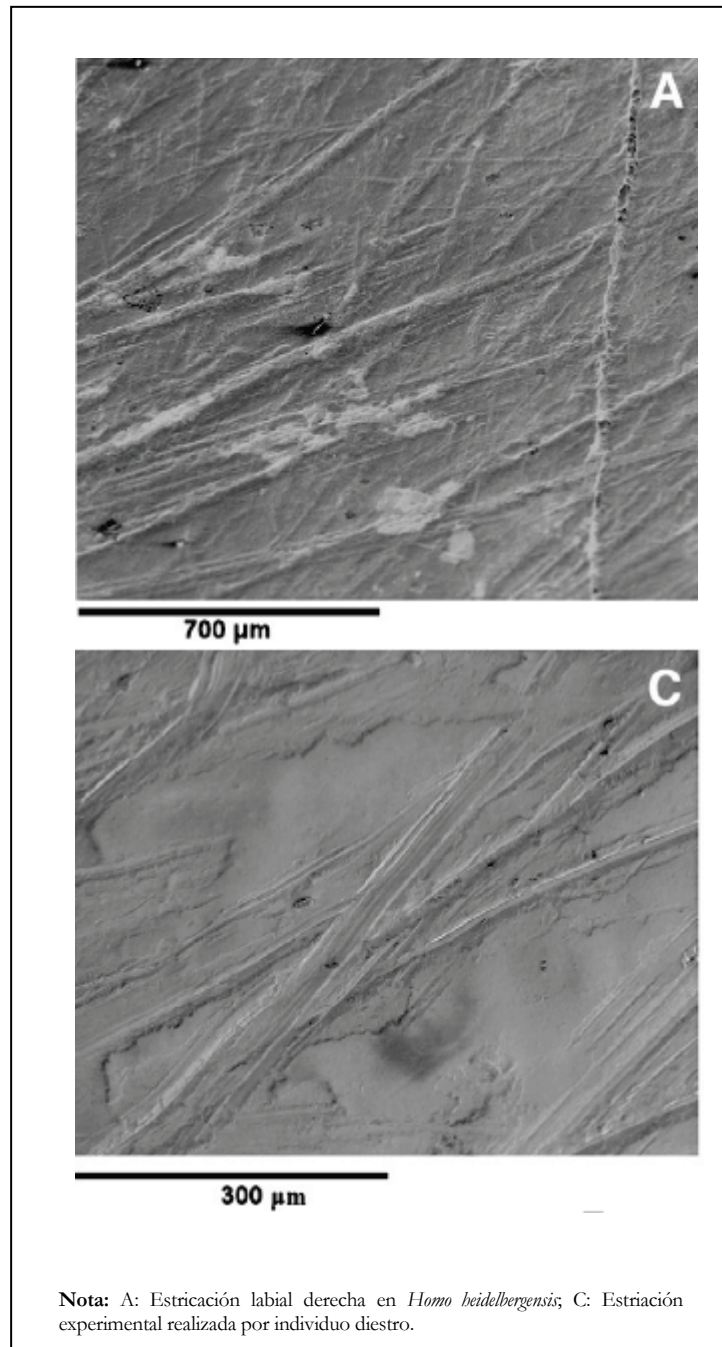
²⁸ En el trabajo de Bax y Ungar (1999) se estudiaron las estriaciones labiales en cuatro poblaciones de Amerindios con diversos patrones de subsistencia. Los autores concluyeron que las estriaciones verticales obtenidas no proporcionaban información sobre la lateralidad manual, rechazando además la posibilidad que las estriaciones labiales del registro fósil pudieran reflejar el uso preferente de una de las manos. Sin embargo, ninguna de las estriaciones estudiadas por estos autores tenía morfología de marca de corte; es decir, en ningún caso hubo interacción entre un instrumento lítico y el esmalte dental, por lo que sus críticas a los resultados encontrados en el registro fósil no serían razonables.

Lozano y colaboradores, se analizó la muestra total de dientes anteriores (n=163) de individuos de la Sima de los Huesos (Atapuerca, España), pertenecientes a *Homo heidelbergensis*. Se estimó que la muestra correspondía a un mínimo de 28 individuos. Adicionalmente, también se estudiaron de manera experimental los patrones de las marcas de corte sobre dientes (n=23) de humanos modernos. Los resultados indicaron que del total de la muestra fósil, el 94,48% (n= 19 individuos) de los dientes presentaba estriaciones sobre la superficie labial con una orientación oblicua derecha preferente (n=15 individuos). A través del trabajo experimental, se pudo observar que la orientación oblicua derecha indicaba un uso preferente de la mano derecha, por lo que los autores pudieron concluir que la población de *Homo heidelbergensis* de la Sima de los Huesos era diestra.

Una tercera aproximación ha sido el estudio de las evidencias arqueológicas (tecnología lítica) de la preferencia manual de los homínidos. Las primeras apariciones de herramientas de piedra modificadas intencionadamente aparecen en el registro arqueológico hace aproximadamente unos 2,5 millones de años, pero incluso antes de esta fecha es posible que los homínidos utilizaran herramientas y otros materiales difícilmente fosilizables u otras materias primas como bastones, ramas, hierba, hojas o piedras sin modificar (Keely y Toth, 1981; Panger, Brooks, Richmond, y Wood, 2002). Al fin y al cabo, este tipo de comportamientos instrumentales no fosilizables son similares a los que actualmente encontramos en algunas especies de grandes simios como chimpancés [*Pan troglodytes*] (Bermejo, Illera, y Sabater-Pi, 1989; Mercader, Panger, y Boesch, 2002; Sabater-Pi, 1978), orangutanes [*Pongo pygmaeus*] (van Schaik, et al., 2003), bonobos [*Pan paniscus*] (Bila-Isa, 2003; Ingmanson, 1996) y gorilas [*Gorilla gorilla*] (Breuer, Ndoundou-Hockemba, y Fishlock, 2005). La ventaja de esta aproximación respecto a las anteriores es la amplia cantidad de muestras bien preservadas de que se disponen para al menos el último millón de años²⁹. El problema ha sido encontrar la manera de inferir la preferencia manual del material lítico de una forma fiable y válida. Y no sólo eso, sino que esa preferencia se verían a través de la reconstrucción de las secuencias de talla, y aunque siempre es posible disponer de las piezas líticas no siempre es posible hacerlo de las secuencias de talla.

²⁹ Aunque las secuencias de Gona de unos 2,6 ma son estudiables.

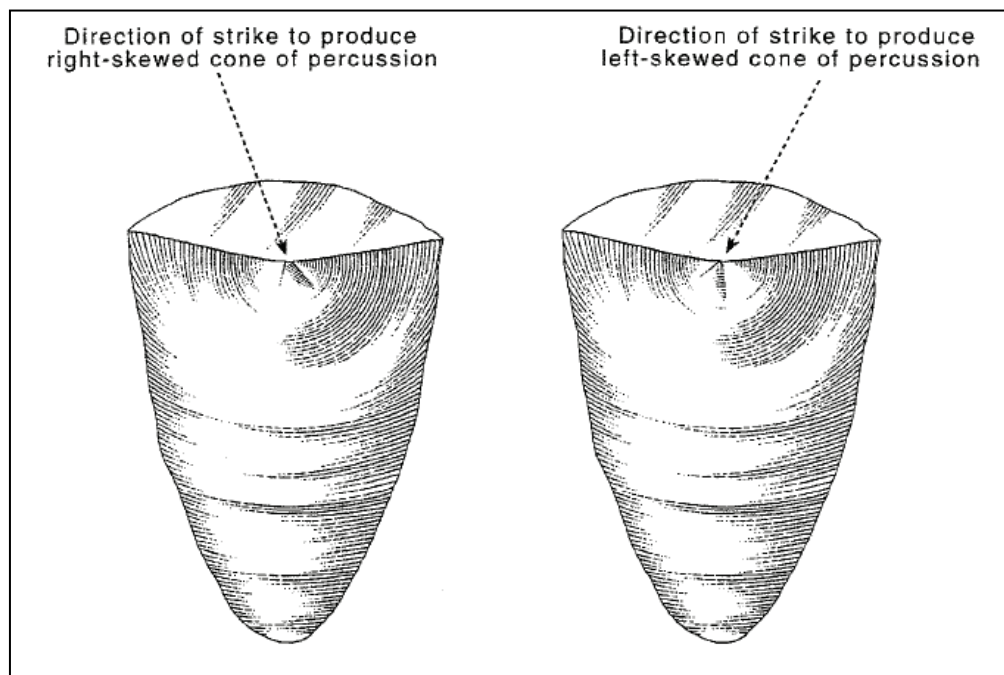
Figura 7: Marcas de corte dental de individuos diestros.
Tomado de Lozano et al. (2009).



Dentro de esta línea, Toth (1985a) es quizá uno de los autores que más ha trabajado para identificar la lateralidad manual desde el registro fósil. Su método se basa en estudiar las características observables de las lascas. Según este autor, existen evidencias de dominancia manual diestra en el Pleistoceno Medio e Inferior, apuntando además que la lateralización cerebral pudo producirse entre 1,9 y 1,4 millones de años (Toth, 1985a, 1985b, 1987). Sin embargo, su metodología ha sido duramente criticada por otros autores, al encontrar que

los indicadores de lateralidad del instrumento tallado no se correspondían con la autoevaluación de la lateralidad manual dada por el tallador (Pobiner, 1999). La razón es que la categorización como diestro o zurdo según el método de Toth parece estar afectada por la rotación del núcleo durante la talla (Mosquera, com. pers.), así como por la forma del núcleo y la forma del instrumento que se pretende fabricar. Recientemente se han propuesto métodos complementarios al de Toth, basados en los mecanismos de producción de instrumentos de sílex a través de las técnicas de percusión directa. No obstante, sigue tratándose de un método poco viable por sus inconsistencias metodológicas. En un experimento (Rugg y Mullane, 2001) llevado a cabo con ocho individuos talladores (cuatro diestros y cuatro zurdos) del total de 299 lascas seleccionadas, sólo 75 fueron apropiadas para estudiar. Las 224 restantes no pudieron ser evaluadas por su escaso tamaño o por las características de la percusión poco definidas. La tasa de acierto en la asignación de la preferencia manual asociada a cada instrumento se situó en el 75%. Por ello, los propios autores indican que sería conveniente tomar con cautela los resultados debido a la baja tasa de fiabilidad, el tamaño de la muestra y porque no siempre un tallador (diestro o zurdo) produce unas lascas claramente asignables a una preferencia manual.

Figura 8: Dirección de las marcas de talla sobre las lascas.
Tomado de Rugg y Mullane (2001).



Siguiendo con la aproximación arqueológica, algunos investigadores afirman, a partir del estudio de las marcas de uso en los instrumentos, que la mayoría de muestras que han estudiado apuntan a que fueron utilizadas por personas diestras (Uomini, 2008), siendo coincidentes con los resultados obtenidos en *Homo heidelbergensis* (Trincherá Galería, Sierra de Atapuerca) en cronologías de entre 400 a 200.000 años (Ollé, 2003). Parece ser además que esta pauta se mantiene a través de los estudios, tipo de instrumentos y épocas estudiadas: perforadores del Mesolítico y Neolítico (Cahen y Keely, 1980; Cahen, Keely, y Van Noten, 1979; Spenneman, 1984); hachas de mano del Paleolítico inferior (Keely, 1977); o guijarros grabados (d'Errico, 1988, 1992). Tomados en su conjunto, los resultados de estos trabajos sugieren que una dominancia manual diestra para la manufactura de útiles se remonta a principios de los instrumentos olduvayenses (Cashmore, Uomini, y Chapelain, 2008).

Una tercera aproximación, la zooarqueológica, se ha interesado por estudiar las marcas de cortes ocasionadas por instrumentos sobre huesos al realizar la acción de descarnar la presa. Autores como Bromage y Boyde (1984) han demostrado la utilidad de estudiar este tipo de marcas para asignar la preferencia manual de los individuos que las ocasionaron. Siguiendo esta línea, también de manera experimental se han analizado las marcas de corte en yacimientos del Pleistoceno Medio (Olorgesailie, Kenia), encontrando que la mayoría de individuos que las realizaron eran diestros (Bromage, Bermúdez de Castro, y Jalvo, 1991). Sin embargo, recientes trabajos ponen en cuestión la eficacia de estas metodologías debido a la complejidad y a la cantidad de variables no controladas durante el proceso de despiece por parte de los individuos (Pickering y Hensley-Marschand, 2008). Si bien estos resultados ponen a la luz las limitaciones existentes en las actuales metodologías, no se descarta esta aproximación zooarqueológica como válida para estudiar la lateralidad manual desde un punto de vista evolutivo, siempre y cuando se propongan nuevas técnicas que corrijan las limitaciones existentes.

La cuarta y última aproximación ha sido el estudio del arte parietal³⁰. En primer lugar, la representación de la mano (tanto en su forma impresa³¹ como silueta³²) es una de las formas más perdurables y numerosas del arte prehistórico, proporcionando una gran

³⁰ Expresiones pictóricas sobre paredes y techos de piedra.

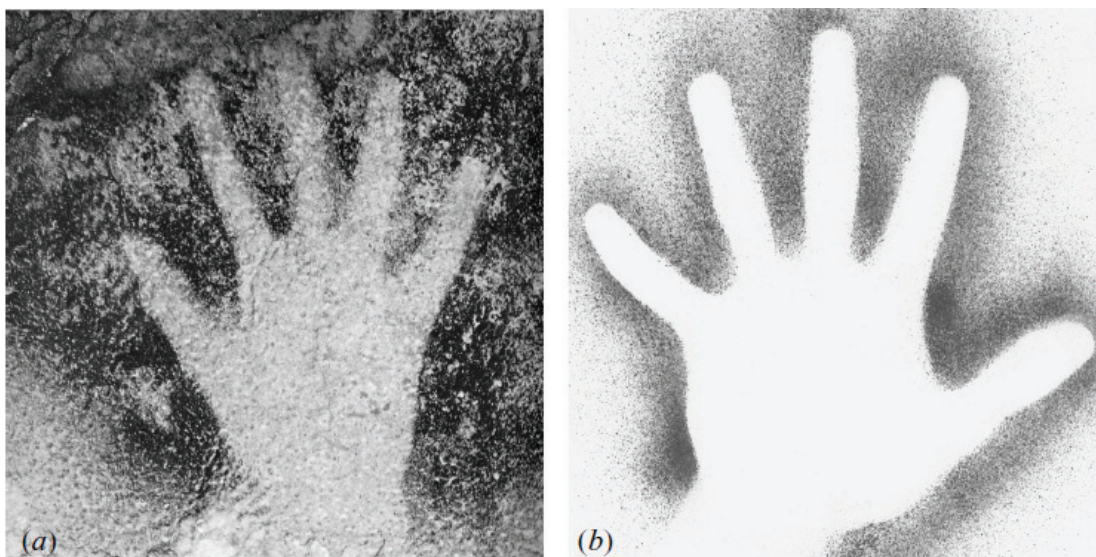
³¹ La impresión de la mano (*hand print*) se crea cubriendo la palma de la mano con un pigmento y creando un positivo de la mano sobre una superficie.

³² La silueta de la mano (*hand stencil*) se crea colocando la mano sobre una superficie y aplicando posteriormente un pigmento alrededor de la mano para crear una marca negativa de la mano.

cantidad de material sobre el que poder evaluar la lateralidad manual. Según algunos autores únicamente se podría evaluar la preferencia manual a través del estudio de los dibujos de siluetas de las manos, ya que su forma impresa (*hand print*) podría realizarse tanto con la mano dominante como con la no dominante (Pager, Swartz, y Willcox, 1991). Aunque algunos autores dudan de la validez empírica de esta aproximación, otros sugieren que tanto las huellas como las siluetas reportadas en diferentes lugares de Europa, Australia, América y Borneo, indican un uso preferente de la mano derecha (Steele y Uomini, 2005). En segundo lugar, también se ha propuesto la posibilidad de evaluar las preferencias manuales a través de la orientación de los animales en las pinturas. Sin embargo, actualmente no se acepta como un método fiable de evaluación (Cashmore, et al., 2008).

En resumen, como podemos observar las pruebas prehistóricas sobre la lateralidad manual presentan dos principales problemas: en primer lugar, la escasez y conservación del material fósil y, en segundo lugar, la ambigüedad o la aparente falta de objetividad en los métodos de evaluación utilizados en el registro arqueológico. Es decir, aunque los datos arqueológicos y paleoantropológicos para el estudio de la lateralidad manual existen, conviene reflexionar y evaluar su verdadero potencial de utilización.

Figura 9: Negativos de la mano en arte parietal. Tomado de Faurie y Raymond (2004).



Nota: (a) Negativo de la mano derecha de la cueva de Le Pech-Merle (Lot, Francia); (b) Negativo de la mano izquierda realizado de manera experimental.

1.1.4. Asimetrías neuroanatómicas, funciones lingüísticas y lateralidad manual

La lateralización de las funciones lingüísticas en el hemisferio izquierdo en la mayor parte de *Homo sapiens* diestros es una de las relaciones más aceptadas y menos comprendidas entre cerebro y comportamiento. El control del lenguaje y la coordinación de la mano derecha por parte del hemisferio izquierdo sugiere que existen características inespecíficas del hemisferio izquierdo que lo hacen más ventajoso a la hora de desarrollar el lenguaje y las habilidades motoras que el hemisferio derecho; y es entendiendo estas características cuando podremos formular cuáles son los principios cognitivos que rigen la organización cerebral (Baynes y Long, 2007).

Hasta ahora las escasas evidencias directas de asociación entre lateralidad manual y lenguaje se han basado casi exclusivamente en estudios con pacientes neurológicos. No obstante, desde nuestro punto de vista este tipo de trabajos tiene un relativo interés debido a que no se trata de encéfalos sanos. Afortunadamente, en estos últimos años han surgido técnicas no invasivas que permiten estudiar amplias muestras de sujetos sanos con el principal objetivo de clarificar la asociación existente entre el uso preferente de la mano y el lenguaje. Una de las más destacadas es la fTCD³³, basada en los mismos principios y funcionalidades que la resonancia magnética funcional (fMRI). Knecht y otros (2000) estudiaron la asociación existente entre lenguaje y dominancia manual en una muestra de 326 sujetos sanos. La lateralidad manual fue evaluada a través del Inventario de Edimburgo (Oldfield, 1971). Los resultados revelaron que la distribución de la dominancia hemisférica para el lenguaje variaba en función del grado de dominancia manual: a medida que los sujetos eran más diestros, menor era la incidencia de la dominancia hemisférica derecha para el lenguaje, y viceversa. En los individuos zurdos extremos la incidencia de la dominancia hemisférica derecha para el lenguaje era de un 27%, mientras que en los sujetos diestros tan sólo era de un 4%. También se comprobó que los sujetos en los que existía la misma dominancia hemisférica para lenguaje y mano tenían una lateralización mucho más fuerte que aquellos en los que estaba dissociada: (1) diestros con dominancia lingüística izquierda y no diestros³⁴ con dominancia lingüística derecha, mostraban una

³³ Ultrasonografía funcional transcraneal Doppler.

³⁴ Los individuos no diestros hacen referencia tanto a los zurdos como a los individuos ambipreferentes.

lateralización global más fuerte que los (2) diestros con dominancia lingüística derecha y los no diestros con dominancia lingüística izquierda. En definitiva, lo que han evidenciado estos autores por primera vez en sujetos sanos es la relación lineal y consistente entre el grado de dominancia manual y la dirección de la dominancia para el lenguaje. Estos resultados serían consistentes con otros estudios sobre la relación entre lenguaje y dominancia manual a través de técnicas de fMRI (Pujol, Deus, Losilla, y Capdevila, 1999). En resumen, lo que observamos es que la mayoría de estudios presentan resultados similares respecto a la preferencia manual y su relación con la lateralización hemisférica para el procesamiento del lenguaje. A modo de ejemplo, Witelson y Kigar (1992) encontraron que el 97% de los diestros mostraban una localización en el hemisferio izquierdo para el lenguaje, mientras que tan sólo un 3% mostraban una localización derecha o bilateral. Mientras tanto, en los sujetos zurdos la ratio sería de 70% y 30% respectivamente (Coren, 1992).

Junto a esto se han encontrado evidencias sobre las relaciones existentes entre la función manual y las asimetrías neuroanatómicas de las áreas neocorticales implicadas y no implicadas en el procesamiento lingüístico, fundamentalmente el *gyrus* precentral (Hammond, 2002), el *gyrus* frontal inferior (Foundas, Hong, Leonard, y Heilman, 1998b) y el *planum temporale* (Beaton, 1997; Moffat, Hampson, y Lee, 1998; Shapleske, et al., 1999). Igualmente, en otras estructuras del metencéfalo, como el cerebelo, se ha constatado una pauta de torsión lateral mayor en los individuos diestros que en los “no diestros” (zurdos y ambidiestros) siguiendo una pauta de torsión similar a la observada en el neocórtex (Snyder, Bilder, Wu, Bogerts, y Lieberman, 1995). Adicionalmente, se ha revelado la importancia del cerebelo en las acciones manuales y bimanuales a través de estudios con resonancia magnética funcional, mostrando de esta manera el rol que ocupa en las tareas motoras coordinadas (Nair, Purcott, Fuchs, Steinberg, y Kelso, 2003). Algunos estudios, a través de imagen por fuente magnética (MSI)³⁵, han mostrado que la representación cortical de la mano derecha en la corteza primaria somatosensorial es mayor que la de la mano izquierda en los diestros y el patrón contrario en los zurdos (Sörös, et al., 1999). Además, el surco central izquierdo es más profundo que el derecho en los individuos diestros (Amunts, et al., 1996). Otras investigaciones con neuroimagen han indicado que el hemisferio izquierdo de individuos diestros posee una serie de propiedades estructurales que podrían estar correlacionadas con una superioridad en el desempeño de determinadas

³⁵ MSI: del inglés “magnetic source imaging”

tareas motoras por parte de la mano derecha. Por ejemplo, se ha evidenciado una correlación entre el volumen de materia gris del surco central de los hemisferios cerebrales con la asimetría en la ejecución en una tarea de *finger tapping*³⁶ en individuos diestros (Hervé, Mazoyer, Crivello, Perchey, y Tzourio-Mazoyer, 2005), lo que sugiere una especialización hemisférica izquierda para los movimientos repetitivos rápidos en estos sujetos. Aún así, no todas las evidencias apuntan a que el control manual sea ejecutado exclusivamente por el hemisferio contralateral. En concreto, algunos investigadores han encontrado que (1) mientras que la ejecución de una tarea repetitiva simple de *tapping* fue llevada a cabo con una activación hemisférica ipsilateral inferior, (2) en tareas secuenciales de *tapping* se requería de una activación hemisférica ipsilateral mayor (Verstynen, Diedrichsen, Albert, Aparicio, y Ivry, 2005). Estos resultados sugieren que los hemisferios cerebrales derecho e izquierdo actuarían de diferente manera en función de los requerimientos funcionales particulares de cada tarea motora (Teixeira, 2008), tal como hemos comentado anteriormente.

Las comparaciones interhemisféricas también han revelado un incremento significativo en la representación del movimiento de la mano y los dedos en el córtex primario motor opuesto a la mano lateralizada (Volkman, Schnitzler, Witte, y Freund, 1998). Volkman y colaboradores (1998) observaron que las asimetrías estructurales detectadas en el córtex primario motor correlacionaban con la ejecución asimétrica en tareas que requerían movimientos digitales y de muñeca. Mientras mayor era la ventaja de la mano derecha en la ejecución motora, mayor era la diferencia en el tamaño del área primaria motora izquierda en comparación con la derecha. Estos resultados parecen sugerir que en estas asimetrías estructurales podría subyacer la superioridad de la mano derecha observada para un conjunto de actividades motoras en individuos diestros. Finalmente, algunos estudios se han interesado en la relación existente entre dominancia manual y transferencia interhemisférica, sobre todo durante el desarrollo ontogenético. A modo de ejemplo, se ha observado que en sujetos adultos el *corpus callosum* es mayor en zurdos y en ambidiestros que en diestros (Witelson, 1985). Por último, es interesante constatar que diversos trabajos correlacionan estas asimetrías estructurales en los humanos (como el *planum temporale* y otras áreas primarias auditivas del córtex asociativo que rodean la cisura de Silvio) con la preferencia manual (Galaburda, et al., 1978). De manera general (Galaburda, 1995; Witelson, 1991), en el cerebro humano se observa que el hemisferio izquierdo es algo

³⁶ Tarea de repiqueteo con los dedos.

mayor que el derecho en su parte anterior. La cisura de Silvio es más larga y elevada en el hemisferio izquierdo, así como el *planum temporale*, que está más desarrollado en el izquierdo que en el derecho.

Pero no siempre se ha estado de acuerdo con la relación entre asimetrías cerebrales y dominancia manual (Scott, 1955). De hecho, aunque como hemos visto existe una relación entre la dominancia manual diestra y ciertas estructuras implicadas en el procesamiento del lenguaje como el *planum temporale* y otras áreas primarias y asociativas del córtex auditivo, según algunos autores la dominancia para el lenguaje y la dominancia manual no estarían perfectamente correlacionadas (Toga y Thompson, 2003).

Capítulo 2: La lateralización animal



2.1. LATERALIZACIÓN EN EL REINO ANIMAL

2.1.1. Asimetrías neuroanatómicas y funcionales

Actualmente podemos decir que la especialización hemisférica cerebral no es un rasgo exclusivamente humano. Nuestra especie comparte la lateralización cerebral con muchas otras especies animales, y parece ser que la lateralización pudo aparecer pronto en la evolución de los vertebrados (Vallortigara, Rogers, y Bisazza, 1999). En los últimos años numerosos estudios han proporcionado evidencias de asimetrías laterales a nivel poblacional en diversas especies para funciones motoras, cognitivas o perceptivas. No obstante, algunos autores consideran que estas asimetrías funcionales podrían ser realmente un reflejo de convergencias adaptativas si las comparamos con las del ser humano: debido a presiones selectivas comunes a diferentes especies animales se habría evolucionado hacia una expresión asimétrica de diferentes funciones conductuales.

Desde el punto de vista anatómico, son escasos los estudios específicos existentes sobre las asimetrías cerebrales en invertebrados y vertebrados, y la gran mayoría se centran en el estudio del cerebro de los primates no humanos. En relación a las asimetrías en los vertebrados, éstas se reflejan en una diferencia en el tamaño de determinadas estructuras bilaterales, mientras que en los invertebrados son mucho más sutiles y lo hacen fundamentalmente en las pautas de expresión genética y en la posición de determinadas células individuales. El caso del nemátodo *Caenorhabditis elegans* sería un buen ejemplo de ello, donde se ha encontrado una asimetría bilateral de las neuronas olfativoreceptoras (Hobert, Johnston Jr., y Chang, 2002), con lo que cabría suponer una lateralización de sus capacidades químicosensitivas (Wes y Bargmann, 2001). También en invertebrados, en la ampliamente estudiada mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) se han encontrado estructuras asimétricas entre ambos hemisferios, que además parecen tener una importante función en la formación y recuperación de la memoria a largo plazo (Pascual, Huang, Neveu, y Préat, 2004).

Dentro de los vertebrados, el cerebro de las aves ha sido quizá uno de los modelos más útiles de evaluación para probar las diferentes hipótesis sobre la lateralización estructural y

funcional del cerebro humano (Rogers, 2008). Por ejemplo, en el gallo doméstico (*Gallus gallus*) se ha encontrado que la exposición a la luz durante la última etapa de incubación hace que el lado izquierdo del núcleo geniculado lateral del tálamo desarrolle más proyecciones al hiperalio contralateral (Rogers y Deng, 1999) e ipsilateral (Koshiba, Nakamura, Deng, y Rogers, 2003), que el del lado derecho. De ahí que el ojo derecho tenga las conexiones talamofugales hacia ambos hemisferios más marcadas que el ojo izquierdo. En la paloma doméstica (*Columbia livia*) el patrón de asimetrías anatómicas difiere notablemente de la del gallo doméstico. Recientes estudios han revelado asimetrías morfológicas en el *nucleus subpretectalis* (NSP) que pueden estar relacionadas con asimetrías funcionales en la visión (Freund, Güntürkün, y Manns, 2008). De hecho, las palomas están lateralizadas visualmente con una predominancia del ojo derecho/hemisferio izquierdo que podría estar asociado a diferencias morfológicas en la vía tectofugal, que transfiere la información visual vía el *tectum* óptico mesencefálico y el *nucleus rotundus* diencefálico al prosencéfalo (Güntürkün, 1997a; Güntürkün y Hahmann, 1999). El NSP presenta neuronas más grandes en el hemisferio izquierdo que en el derecho, mostrando la misma asimetría en el tamaño que el *nucleus rotundus* (Manns y Güntürkün, 1999), y el *tectum* óptico también presenta asimetrías en el tamaño de las células (Güntürkün, 1997b). Finalmente, y también en aves, en el estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) se ha encontrado una especialización hemisférica izquierda en la activación de las neuronas del área auditiva primaria ante estímulos sonoros propios de la especie (George, Vernier, Richard, Hausberger, y Cousillas, 2004).

En relación a la lateralización funcional, son pocos los estudios que se han llevado a cabo en invertebrados. Por ejemplo, trabajos pioneros encontraron que determinados taxones de invertebrados como los anélidos (Swartz, 1929), piojos [*Pediculus humanus corporis*] (Wigglesworth, 1941) o escarabajos [*Aleochara bilineata*] (Putnam, 1962) presentaban asimetrías en la conducta de giro³⁷. Diversas especies de abejas también exhiben asimetrías rotacionales significativas durante sus visitas a las flores (Kells y Goulson, 2001). Los formícidos muestran igualmente asimetrías en el giro durante la búsqueda de comida en las ramas de los árboles, habiendo sido replicados los mismos resultados en situaciones controladas de laboratorio (Jander, 1990). En heteropteros como el chinche gigante de agua (*Belostoma flumineum*), recientes estudios parecen indicar que están lateralizados a nivel poblacional en la conducta de rotación (Kight, Steelman, Coffey, Lucente, y Castillo, 2008).

³⁷ *Turn bias* en inglés.

Finalmente, en la primera evidencia de lateralización funcional en arácnidos, Aedes y Novaes Ramires (2002) encontraron que 20 de las 22 arañas tigre (*Scytodes globula*) que estudiaron estaban lateralizadas en la conducta de “tocar a una presa” con la pata I, y 16 de las 20 con la pata II, estando lateralizadas en su conjunto y a nivel poblacional hacia la derecha.

En los vertebrados inferiores existen evidencias de lateralización a nivel poblacional en diferentes especies de peces, anfibios y reptiles (Tablas 7 y 8). En peces, por ejemplo, el girardinus de vientre amarillo (*Girardinus falcatus*) está lateralizado hacia la derecha a nivel poblacional en la conducta de escapatoria durante las presentaciones iniciales de un estímulo de miedo, desarrollando progresivamente una lateralización izquierda a medida que se van produciendo más presentaciones (Cantalupo, Bisazza, y Vallortigara, 1995). En el caso del pez cíclido convicto (*Archocentrus nigrofasciatus*) se han encontrado preferencias a nivel individual en la conducta de exploración de ambientes familiares y novedosos, y en este último caso con una tendencia hacia la izquierda (Reddon y Hurd, 2009). En experimentos con diversas especies de sapos (Bisazza, Cantalupo, Robins, Rogers, y Vallortigara, 1997a; Bisazza, Cantalupo, Robins, Rogers, y Vallortigara, 1996) también se han hallado diversas preferencias hacia la derecha (*Bufo bufo*; *Bufo marinus*) y hacia la izquierda (*Bufo viridis*) en el uso de las extremidades superiores, y en otras especies de anuros, los renacuajos prefieren acercarse a sus conespecíficos por su campo visual izquierdo (Dadda, Sovrano, y Bisazza, 2003). En los estudios con reptiles se han constatado preferencias por el hemicampo visual izquierdo en la conducta predatoria en machos de lagartija de árbol (*Urosaurus ornatus*) en libertad (Hews y Worthington, 2001). También en lagartos machos se ha observado que suelen atacar a los conespecíficos situados en su lado izquierdo (Deckel, 1995). A modo de ejemplo, y en uno de los pocos estudios existentes con quelonios, Stancher y colaboradores (2006) estudiaron la lateralización en la conducta de *righting*³⁸ en 34 ejemplares de tortuga mediterránea (*Testudo hermanni*). Los autores observaron que 24 de los 34 animales presentaban preferencias individuales en la dirección en la que se enderezaban, encontrándose una preferencia significativa a nivel poblacional hacia la derecha.

³⁸ Enderezarse cuando el animal se encuentra apoyado en el sustrato sobre su parte dorsal y no ventral.

Tabla 6: Evidencias de lateralización funcional en vertebrados inferiores (Peces). Actualizado y modificado de Bisazza, Rogers y Vallortigara (1998).

Orden	Especie	Conducta	Nivel de Preferencia	Estudio
<i>Cypriniformes</i>	<i>Brachydanio rerio</i>	Preferencias en el uso del ojo	Poblacional	(Miklósi, Andrew, y Savage, 1997)
<i>Cyprinodontiformes</i>	<i>Girardinus falcatus</i>	Conducta de escapada	Poblacional	(Cantalupo, et al., 1995)
	<i>Jenynsia lineata</i>	Conducta de escapada	Individual	Bisazza, Cantalupo, y Vallortigara, 1997
	<i>Gambusia holbrooki</i>	Conducta de giro	Poblacional	(Bisazza, Pignatti, y Vallortigara, 1997b)
		Nado rotacional	Poblacional	(Bisazza y Vallortigara, 1997)
		Nado rotacional	Individual	(Bisazza y Vallortigara, 1996)
	<i>Xiphophorus maculatus</i>	Conducta de cortejo y cópula	Individual	(Aronson y Clark, 1952)
<i>Xiphophorus hellerii</i>	Conducta de cortejo y cópula	Individual	(Aronson y Clark, 1952)	
<i>Perciformes</i>	<i>Betta splendens</i>	Preferencias en el uso del ojo	Individual	(Cantalupo, Bisazza, y Vallortigara, 1996)
	<i>Neolamprologus fasciatus</i>	Conducta de caza	Individual	(Takeuchi y Hori, 2008)
	<i>Oreochromis mossambicus</i>	Nado rotacional	Individual	(Nepomnyashchikh y Gremyatchikh, 1993)
	<i>Archocentrus nigrofasciatus</i>	Exploración del entorno	Individual	(Reddon y Hurd, 2009)
	<i>Oreochromis niloticus</i>	Elección en laberinto T	Individual	(Gonçalves y Hoshino, 1990)
<i>Salmoniformes</i>	<i>Coregonus nasus</i>	Conducta de escapada	Poblacional	(Reist, Bodaly, Fudge, Cash, y Stevens, 1987)
	<i>Coregonus clupeaformis</i>	Conducta de escapada	Poblacional	(Reist, et al., 1987)

Figura 10: Conducta de caza con asimetría izquierda en el pez *Neolamprologus fasciatus*. Tomado de Takeuchi y Hori (2008).



Tabla 7: Evidencias de lateralización funcional en vertebrados inferiores (Anfibios y Reptiles). Actualizado y modificado de Bisazza, Rogers y Vallortigara (1998).

Orden	Especie	Conducta	Nivel de Preferencia	Estudio
<i>Anura</i>	<i>Bufo bufo</i>	Preferencia manual	Poblacional	(Bisazza, et al., 1997a; Bisazza, et al., 1996)
	<i>Bufo marinus</i>	Preferencia manual	Poblacional	(Bisazza, et al., 1997a; Bisazza, et al., 1996)
	<i>Bufo viridis</i>	Preferencia manual	Poblacional	(Bisazza, et al., 1997a; Bisazza, et al., 1996)
	<i>Rana pipiens</i>	Control neural de las vocalizaciones	Poblacional	(Bauer, 1993)
	<i>Hyla regilla</i>	Respuesta de escape	Poblacional	(Dill, 1977)
<i>Caudata</i>	<i>Triturus vulgaris</i>	Conducta sexual	Poblacional	(Green, 1997)
<i>Squamata</i>	<i>Anolis carolinensis</i>	Respuesta de agresión	Poblacional izquierda	(Deckel, 1995) (Deckel y Jevitts, 1997)
	<i>Anolis sagrei</i> ¹⁷	Respuesta de agresión	Poblacional izquierda	(Deckel, 1995)
	<i>Urosaurus ornatus</i>	Respuesta de agresión	Poblacional izquierda	(Hews y Worthington, 2001)
	<i>Sceloporus virgatus</i>	Respuesta de agresión	Poblacional izquierda	(Hews, Castellano, y Hara, 2004)
<i>Sauropsida</i>	<i>Testudo hermanni hermanni</i>	Enderezarse	Poblacional derecha	(Stancher, Clara, Regolin, y Vallortigara, 2006)
	<i>Testudo hermanni boettgeri</i>	Enderezarse	Poblacional derecha	(Stancher, et al., 2006)

Figura 11: Conducta de *righting* (enderezarse) en la tortuga mediterránea (*Testudo hermanni*). Tomado de Stancher et al. (2006).



Los estudios con aves han sido muy numerosos, seguramente por el interés que despierta la siringe, órgano vocal bilateral controlado por los nervios hipoglosos y que a nivel morfológico parece estar lateralizado en algunas especies (Burke, Adkins-Regan, y Wade, 2007). No obstante, la lateralización en aves ha sido investigada fundamentalmente en estudios llevados a cabo en laboratorio, principalmente con pollos domésticos (*Gallus gallus*) y palomas (*Columbia livia*). A modo de ejemplo, se ha detectado una lateralización

cerebral de la brújula orientadora en las aves migratorias como el petirrojo (*Erithacus rubecula*) con una marcada dominancia del ojo derecho/hemisferio cerebral izquierdo (Wiltschko, Traudt, Güntürkün, Prior, y Wiltschko, 2002). En cuervos de Nueva Caledonia (*Corvus moneduloides*), se han observado fuertes preferencias individuales en la conducta de fabricación de instrumentos en animales en libertad (Hunt, Corballis, y Gray, 2001; Rutledge y Hunt, 2004), así como en cautividad (Weir, Kenward, Chappell, y Kacelnik, 2004). No obstante, en uno y otro caso, las preferencias diestra y zurda estaban divididas en la muestra, no quedando clara la preferencia lateral a nivel poblacional. También en cuervos, en este caso en los cuervos de gran pico del Japón (*Corvus macrorhynchos*) se han encontrado fuertes preferencias individuales – aunque no poblacionales – en el uso de las extremidades inferiores (Izawa, Kusayama, y Watanabe, 2005).

Figura 12: Conducta de uso de instrumentos lateralizada a nivel individual en *Corvus moneduloides* en libertad. Tomado de Rutledge y Hunt (2004).



En otro estudio, Franklin y Lima (2001) encontraron asimetrías laterales en la conducta de exploración antipredatoria del junco de ojos oscuros (*Junco hyemalis*), con una preferencia del ojo derecho; y del gorrión arbóreo americano (*Spizella arborea*), con una preferencia del ojo izquierdo. También en la cigüeñela americana (*Himantopus himantopus*) se han hallado preferencias poblacionales hacia el lado derecho en la conducta predatoria y hacia el

izquierdo en la de cortejo (Ventolini, et al., 2005). En otras aves como la cucaburra riente (*Dacelo novaeguinae*) se han encontrado preferencias del ojo izquierdo en la conducta de buscar presas que estén en el suelo, y en la urraca australiana (*Gymnorhina tibicen*) se ha observado un uso preferente del hemisferio izquierdo para procesar *inputs* previamente a la aproximación de un predador y del hemisferio derecho antes de huir de él (Koboroff, Kaplan, y Rogers, 2008). También en las codornices (*Coturnix coturnix*; *Coturnix japonica*) se han encontrado preferencias por el uso del hemicampo visual derecho o izquierdo en la conducta de giro: hemicampo visual izquierdo cuando se le aproxima un individuo conocido y derecho cuando se le aproxima un extraño (Rutherford, et al., 2008). En lo que respecta a conductas de descanso (*resting behaviour*) recientemente se han podido detectar preferencias tanto a nivel individual como poblacional (hacia la derecha) en la direccionalidad del cuello en flamencos alojados en zoológicos (Anderson, Williams, y O'Brien, 2009). Finalmente, conviene comentar otro reciente estudio (Randler, 2007) sobre preferencias podales en la conducta de “posarse” llevado a cabo con una muestra de 4646 individuos de 25 especies de aves pertenecientes a 4 órdenes diferentes: Anseriformes, Charadriiformes, Gruiformes y Ciconiiformes. Los resultados revelaron que cuatro de las 25 especies mostraban una preferencia poblacional significativa hacia la pata derecha: la avoceta (*Recurvirostra avosetta*), el pato cucharero (*Anas chapeata*), el zarapito real (*Numenius arquata*), y el ostrero euroasiático (*Haematopus ostralegus*). En las 21 especies restantes no se observaron preferencias significativas, y en ningún caso se produjo hacia la izquierda. Estas observaciones sugerirían que las preferencias en el uso de las extremidades en aves podrían estar provocadas por una preferencia durante el control postural, tal como se ha anotado en algunas especies de primates (Morcillo, Fernández-Carriba, y Loeches, 2006). Finalmente, en especies insectívoras como la golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) se han observado asimetrías laterales izquierdas en la conducta de cópula sobre el suelo (Peterson, Lombardo, y Power, 2001), aunque no en la acción de evitar obstáculos durante el vuelo en condiciones experimentales (Mandel, Ratcliffe, Cerasale, y Winkler, 2008).

Pero quizá el de las psitácidas sea el caso más claro, sorprendente y documentado sobre preferencias laterales a nivel poblacional desde hace años. Las principales evidencias provienen de dos estudios principales. En primer lugar, Friedmann y Davis (1938) en un trabajo pionero estudiaron a 20 individuos de 15 especies diferentes de loros sudamericanos. Encontraron que 15 individuos presentaban una preferencia izquierda en el uso de sus patas para agarrar y sostener el alimento, mientras que el resto mostraban unas preferencias débiles, excepto tres individuos en los que la preferencia podal era

diestra. En segundo lugar, Rogers (1980) reanalizó los datos de este primer estudio encontrando que 7 de las 15 especies mostraban preferencias podales significativas, siendo 6 zurdas y 1 diestra (*Tanygnathus megalorhynchos*). Adicionalmente, Rogers (1980) estudió a nueve especies diferentes de loros australianos en libertad y en cautividad. Los resultados revelaron un uso preferente de la pata izquierda en aproximadamente el 90% de los ensayos de 8 especies, excepto en una [Rosella carmesí (*Platycercus elegans*)] con preferencias diestras. Rogers concluyó que tanto los loros australianos como los sudamericanos eran predominantemente zurdos y que en muchas de estas especies el grado de lateralización era similar al humano. Posteriormente, se han realizado otros estudios con psitácidos habiéndose reportado tanto resultados positivos como negativos. Cabe destacar un interesante trabajo (Snyder y Harris, 1997) en el que se estudiaba la relación entre el tamaño del lexicón³⁹ y la preferencia podal en 524 loros de especies de Australasia (*Cacatuidae*; n=116), África (*Psittacus*; n=91 · *Poicephalus*; n=29), y Sudamérica (*Amazona*; n=83 · *Anodorhynchus* y *Ara*; n=51 · *Aratinga*; n=59). Los resultados indicaron que 329 de los individuos (64%) eran zurdos, con un rango situado entre el 82% de los *Cacatuinae* al 48% de loros grises (*Psittacus erithacus*). En relación a la asociación entre preferencia podal y lexicón (vocabulario), en el loro gris encontraron que los individuos diestros tenían mayores vocabularios que los zurdos de manera significativa. La misma relación se encontró en las especies de Amazonas, aunque no de manera significativa. Teniendo en cuenta ambas especies en conjunto (loros grises y amazonas) se observó una diferencia significativa entre el tamaño del vocabulario entre diestros y zurdos. Recientes estudios piloto con loros grises siguen apuntando a una importante lateralización de los individuos en el uso de sus extremidades inferiores y con una preferencia hacia la pata derecha (Hernández Molina, 2007).

³⁹ Medido por la cantidad de vocabulario capaz de utilizar.

Figura 13: Conducta de *neck resting* (descanso del cuello) diestra en flamencos. Crédito: Flickr.



Dentro de los mamíferos, en los roedores se han evidenciado lateralizaciones individuales en tareas de recogida de comida a través de un tubo (Collins, 1985), aunque más recientemente y con muestras mayores parecería que esta lateralización se daría a nivel poblacional (Waters y Denenberg, 1994). Adicionalmente, aunque se han estudiado en menor medida, también podemos encontrar otros mamíferos con diferentes tipos de lateralizaciones funcionales. Éste sería el caso de las vacas frisonas (*Bos taurus*), ovejas (*Ovis aries*), elefantes asiáticos (*Elephas maximus*) o perros (*Canis familiaris*). En el ganado bovino, por ejemplo, se ha encontrado un desgaste asimétrico en las pezuñas que sugeriría una lateralización en la conducta de caminar (Phillips, Patterson, Ap Dewi, y Whittaker, 1996) o en la preferencia a la hora de entrar en la sala de ordeño (Paranhos da Costa y Broom, 2001). En ovejas y corderos se han encontrado preferencias poblacionales diestras al evitar un obstáculo, y preferencias individuales significativas en diferentes comportamientos rutinarios como rumiar (Versace, Morgante, Pulina, y Vallortigara, 2007). En elefantes,

Martin y Niemitz (2003) encontraron que de los 41 elefantes asiáticos salvajes de Sri Lanka que estudiaron, todos presentaron preferencias significativas en el uso de la trompa en las conductas relacionadas con la alimentación, aunque no a nivel poblacional: (1) dirección del giro de la trompa en la recolección de hierba, (2) llevar hierba hasta la boca y (3) movimiento de la trompa después de haberla llevado a la boca. Recientemente, Haakonsson y Semple (2009) estudiaron ocho elefantes asiáticos en cautividad en contextos alimenticios y no alimenticios: alimentación, balanceo, autocontacto y baño de arena. Los resultados indicaron que todos los elefantes presentaban preferencias significativas en al menos tres de las conductas estudiadas, aunque no se encontraron preferencias a nivel poblacional, observando, además, que la intensidad de la lateralización era mayor en las conductas de contexto alimenticio que en las de no alimenticio. Finalmente, en perros la lateralización comportamental se ha documentado para diversas funciones que incluyen el movimiento asimétrico de la cola o preferencias en el uso de las patas (Quaranta, Siniscalchi, Frate, y Vallortigara, 2004; Quaranta, Siniscalchi, y Vallortigara, 2007; Wells, 2003). Las preferencias podales en perros han sido medidas utilizando diferentes tareas como por ejemplo (1) retirar una cinta adhesiva colocada sobre la nariz (Quaranta, et al., 2004), (2) apartar una manta de la cabeza y recuperar comida de un comedero (Wells, 2003) o extraerla de un Kong⁴⁰ (Branson y Rogers, 2006). En los perros se ha observado también que la intensidad de la preferencia podal está asociada a la fobia al ruido (Branson y Rogers, 2006): los individuos con preferencias podales no significativas eran más reactivos a los sonidos de fuegos artificiales y truenos que aquellos con preferencias podales significativas. Dentro de esta línea, algunos autores consideran que el hemisferio derecho parece estar involucrado en la detección de algunas características acústicas del discurso humano (Adams, Molfese, y Betz, 1987). Más recientemente, se ha observado que en los perros el hemisferio izquierdo podría estar especializado en el procesamiento de las vocalizaciones con específicas y estímulos familiares, mientras el derecho en otro tipo de estímulos con carga emotiva como los truenos, aunque no se ha encontrado ninguna relación entre la preferencia podal y la orientación de la cabeza a estímulos auditivos (Siniscalchi, Quaranta, y Rogers, 2008).

En el orden de los cetáceos (*Cetacea*), aunque son pocos los estudios sistemáticos que se han llevado a cabo, también podemos encontrar algunas manifestaciones de lateralización en ballenas jorobadas (*Megaptera novaengliae*) y delfines mulares (*Tursiops truncatus*) en

⁴⁰ Los Kongs son juguetes de goma para perros que sirven de mordedores y en los que se puede colocar comida en su interior.

cautividad. En las ballenas jorobadas (Clapham, Leimkuhler, Gray, y Mattila, 1995), se ha estudiado la posible lateralización en tres comportamientos característicos de la especie (*breaching*⁴¹, *flippering*⁴² y *tail breaching*⁴³) y también a través de indicadores indirectos de uso como las abrasiones en las mandíbulas provocadas durante la búsqueda y consumo de peces del género *Ammodytes* en el fondo del mar. Los autores encontraron que en el caso de las abrasiones, el 80% de los individuos presentaban lesiones en la mandíbula izquierda, siendo una asimetría significativa a nivel poblacional. Sin embargo, de las tres conductas estudiadas, tan sólo *flippering* presentó unas asimetrías consistentes hacia la derecha (77,3%), aunque a nivel individual. En delfines, algunos estudios han detectado asimetrías consistentes en la dirección del giro durante la conducta de nado en el sentido de las agujas del reloj [hacia la derecha] (Marino y Stowe, 1997; Ridgway, 1972) aunque no en los movimientos circulares de la cabeza (Marino y Stowe, 1997). A nivel visual también se ha observado una ventaja en el procesamiento de la información situada en el campo visual derecho (Delfour y Marten, 2006), lo que podría asociarse a la preferencia diestra en el giro durante el nado ya que dejaría al ojo derecho en una posición que le permitiría acceder a información visual relevante para el individuo.

Figura 14: Conducta de *flippering* en ballena jorobada (*Megaptera novaengliae*). Tomado de Clapham et al. (1995).



⁴¹ Conducta de salto fuera del agua con la cabeza en primer lugar en la que el individuo gira sobre una dirección (derecha o izquierda).

⁴² Conducta en la que el individuo levanta una aleta en el aire y la golpea hacia la superficie del agua.

⁴³ Conducta en la que el individuo alza el extremo posterior de su cuerpo por encima del agua orientando la aleta dorsal en una dirección (derecha o izquierda).

Todo lo explicado anteriormente sugeriría que el lenguaje no es razón suficiente que los vertebrados presenten una especialización hemisférica cerebral. De ahí que autores como Rogers (2002) apunten a que todos los vertebrados comparten una especialización hemisférica izquierda para el procesamiento de objetos específicos y tareas secuenciales, y una especialización hemisférica derecha para tareas de procesamiento visual. Por ello, durante el capítulo 3 desarrollaremos cuáles han podido ser las ventajas evolutivas tanto a nivel individual como a nivel poblacional de la lateralización comportamental.

2.2. LATERALIZACIÓN EN PRIMATES NO HUMANOS

2.2.1. Asimetrías neuroanatómicas

Desde un punto de vista evolutivo, resulta especialmente interesante entender no sólo cuáles son las asimetrías neuroanatómicas existentes en el ser humano sino también en aquellas especies que potencialmente pueden ser un mejor modelo comparado de estudio, como es el caso de los primates no humanos. Esta aproximación comparada puede ayudarnos a comprender mejor cuál ha podido ser la trayectoria evolutiva que, tanto a nivel de micro como de macroasimetrías, ha venido trazando el cerebro humano, sobre todo en aquellas áreas homólogas implicadas en el procesamiento del lenguaje. Las áreas lingüísticas (u homólogas al lenguaje) en humanos y primates no humanos nos proporcionan un ejemplo de cómo el cerebro utiliza plataformas comunes para lograr adaptaciones especie-específicas a lo largo de los principales cambios adaptativos (Fuxe y Schroeder, 2005). La existencia o no de asimetrías hemisféricas para las áreas del lenguaje en primates no humanos (a nivel macroscópico, citoarquitectónico, neuroquímico o funcional) puede servir para poder comprender mejor cuál ha sido el contexto evolutivo que hizo surgir la solución poliespecífica para la comunicación interindividual multisensorial.

Históricamente, han sido cuatro las aproximaciones generales que se han utilizado para evaluar las asimetrías neuroanatómicas en los primates no humanos. En primer lugar, a través de la medición directa de los volúmenes cerebrales o la longitud de algunos surcos a través de tejido *post-mortem* o endocráneos. En segundo lugar, a través de la evaluación de las pautas generales de las petalias utilizando tomografía axial computerizada, rayos X o endocráneos. En tercer lugar, y más recientemente, estudiando tanto surcos, volumen global o petalias a través de herramientas de neuroimagen de alta calidad como la resonancia magnética. Y en cuarto lugar, los estudios histológicos o microasimétricos.

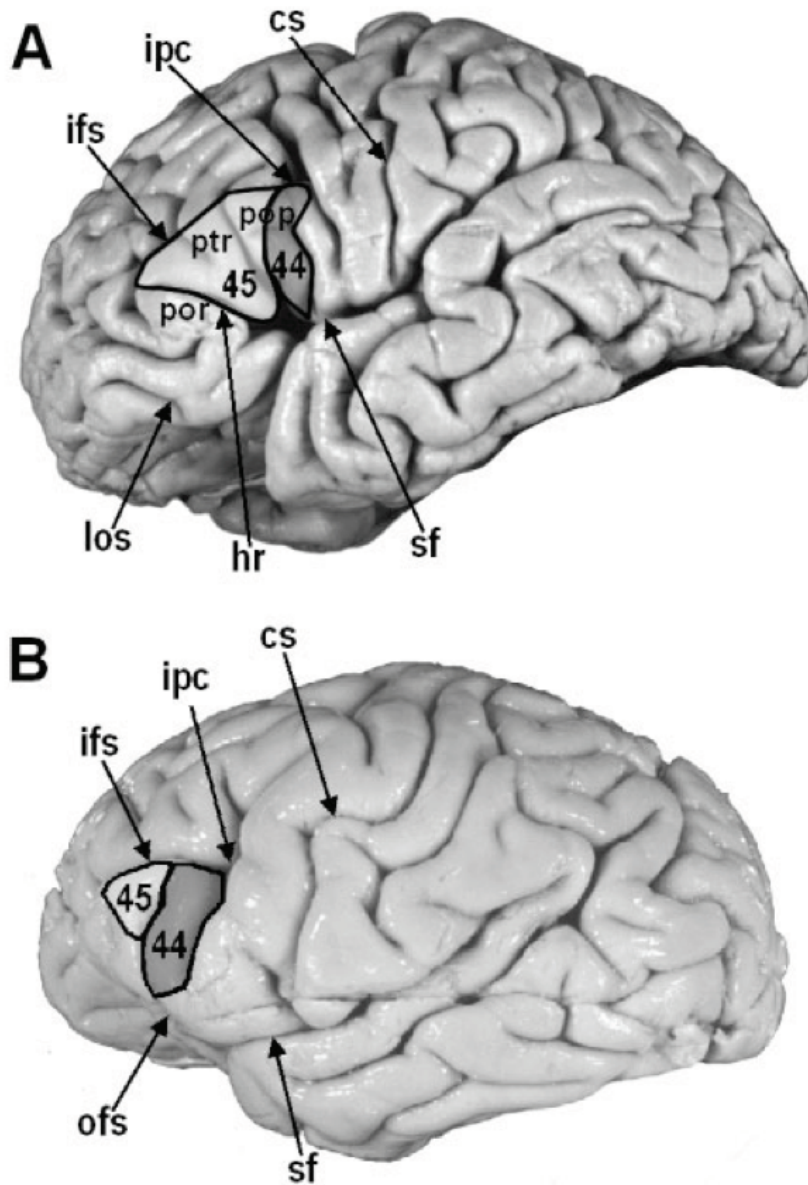
El primer estudio comparativo sobre la asimetría de la cisura de Silvio (CS) en diferentes especies de primates fue el realizado por Cunningham (1892). En él midió la longitud de la cisura en diferentes géneros como *Pan*, *Pongo*, *Macaca*, *Papio*, *Cercocebus* y *Cebus*, sin lograr identificar ninguna pauta de asimetría hemisférica. En un segundo estudio pionero (Yeni-

Komshian y Benson, 1976) con 25 humanos (*Homo sapiens*), 25 chimpancés (*Pan troglodytes*) y 25 monos reshus (*Macaca mulatta*) se observó que la CS era claramente asimétrica en humanos, y en menor grado en chimpancés (asimétrica en el 80% de la muestra), aunque mostrándose simétrica en macacos (asimétrica sólo en el 44% de la muestra). Estudios posteriores, con la intención de replicar los resultados de Yeni-Komshian y Benson (1976), han sido inconsistentes y contradictorios, seguramente por la disparidad de criterios metodológicos usados. Por ejemplo, en un trabajo con endocraneos a través de tecnología computerizada en 3 dimensiones se observó una asimetría hemisférica izquierda significativa en la CS en 10 individuos de *Macaca mulatta* (Falk, Cheverud, Vannier, y Conroy, 1986), siendo coincidentes con los resultados obtenidos en monos del Viejo y del Nuevo Mundo con otro tipo de técnicas de examen como el análisis de cerebros fijados con formaldehído (Heilbroner y Holloway, 1988) o la resonancia magnética (Hopkins, Pilcher, y MacGregor, 2000). No obstante, Falk y otros en un estudio posterior con una muestra ampliada a 335 monos reshus (*Macaca mulatta*) fracasaron en el intento de encontrar asimetrías a nivel poblacional en la longitud de la cisura de Silvio (Falk, et al., 1990).

A diferencia de los estudios con endocráneos, otros autores han examinado la longitud de la CS a través de muestras de cerebros de cadáveres. En concreto, Heilbroner y Holloway (1988) estudiaron los cerebros conservados de una muestra de monos del Nuevo y del Viejo mundo que incluía 30 monos reshus (*Macaca mulatta*), 30 macacos cangrejeros (*Macaca fascicularis*), 27 títis de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*), 31 monos ardilla (*Saimiri sciureus*) y 26 títis de pinceles blancos (*Callithrix jacchus*). A diferencia de los resultados de Yeni-Komshian y Benson (1976) se encontró (1) una asimetría del hemisferio izquierdo a nivel poblacional para *Macaca mulatta*, *Macaca fascicularis*, *Callithrix jacchus* y *Saguinus oedipus*, (2) mientras que para *Saimiri sciureus* no se detectaron asimetrías poblacionales. No obstante, y a diferencia de los resultados evaluados directamente del cerebro de especímenes *post-mortem*, mediante la evaluación de fotografías de estos cerebros no se hallaron asimetrías significativas, seguramente debido a que las imágenes bidimensionales no captan la forma del cerebro correctamente.

Figura 15: Comparación áreas corticales en el cerebro del ser humano y del chimpancé.

Nota: (A) cerebro humano; (B) cerebro chimpancé. Las imágenes no están a escala. Abreviaturas de las imágenes: (ar) Rama ascendente de la cisura de Silvio; (cs) Surco central; (hr) Rama horizontal de la cisura de Silvio; (ifs) Surco frontal inferior; (ipc) Surco precentral inferior; (los) Surco orbital lateral; (ofs) Surco orbitofrontal; (pop) *Pars opercularis*; (por) *Pars orbitalis*; (ptr) *Pars triangularis*; (sf) Cisura de Silvio.



Más recientemente la técnica prefente utilizada ha sido la Resonancia Magnética. Una de las ventajas que tiene respecto a endocráneos, cadáveres y fotografías es que permite medidas a diferentes niveles del córtex, permitiendo por ejemplo el análisis de la variación

de la CS de las vistas lateral y sagital medial. Entre otros, Hopkins y colaboradores (2000) estudiaron las posibles asimetrías de la cisura de Silvio (CS) y del surco temporal superior (STS) en una muestra de primates del Viejo (MVM) y del Nuevo Mundo (MNM) que incluía a 18 chimpancés (*Pan troglodytes*), 4 bonobos (*Pan paniscus*), 4 orangutanes (*Pongo pygmaeus*), 2 gorilas (*Gorilla gorilla*), 2 babuínos (*Papio papio*), 4 mangabeys grises (*Cercocebus atys lununatus*), 10 monos reshus (*Macaca mulatta*), 4 capuchinos (*Cebus apella*) y 4 monos ardilla (*Saimiri sciureus*). Los resultados indicaron que en los grandes simios la CS era significativamente más larga en el hemisferio izquierdo tanto en la región medial como insular, pero no se encontraron asimetrías en el STS. En los Monos del Viejo y del Nuevo Mundo se observó una asimetría izquierda en la región medial de la CS, no presentando tampoco asimetrías en el STS. Mientras que la asimetría izquierda en la CS es detectable tan sólo en la región medial, en los grandes simios ésta era mucho más profunda en el córtex temporal, indicando una mayor área de lateralización. Estos resultados serían consistentes con estudios previos en relación a la muestra de grandes simios, aunque inconsistentes en cuanto a los monos del Viejo Mundo tanto con los estudios a través de endocráneos (Falk, et al., 1986; Heilbronner y Holloway, 1988) como con especímenes cadáveres (Yeni-Komshian y Benson, 1976). Por ello, parecería lógico pensar que las asimetrías existentes en la CS serían sólidas incluso utilizando diferentes métodos de evaluación. Desde un punto de vista comparado, cabe decir que las asimetrías encontradas en la CS de los primates no humanos parecen reflejar una expansión del lóbulo temporal posterior, y de manera particular esta área correspondería aproximadamente al área de Wernicke del cerebro humano.

Una de las hipótesis de la presencia de esta asimetría tanto en grandes simios como en especies de MVM y de MNM propone que el homólogo para el procesamiento del discurso y el lenguaje surgió pronto en la evolución de los primates. Ésta hipótesis se sustentaría en resultados que muestran que en algunas especies como el macaco del Japón (*Macaca fuscata*) (1) existe una ventaja del hemisferio izquierdo para el procesamiento de las vocalizaciones propias de especie (Petersen, Beecher, Zoloth, Moody, y Stebbins, 1978), y que (2) lesiones en la porción posterior del hemisferio izquierdo – pero no del derecho – afectan a la discriminación de este tipo de estímulos (Heffner y Heffner, 1984). Una segunda hipótesis argumenta que las asimetrías en la CS reflejan una ventaja general del hemisferio izquierdo en el procesamiento de información auditiva secuencial más que en las vocalizaciones especie-específicas. Por último, una tercera hipótesis sostiene que estas asimetrías serían la base para diversas funciones en diferentes especies, y de alguna manera

también podrían estar asociadas a otras asimetrías funcionales como la lateralidad manual (Hopkins y Fernández-Carriba, 2002).

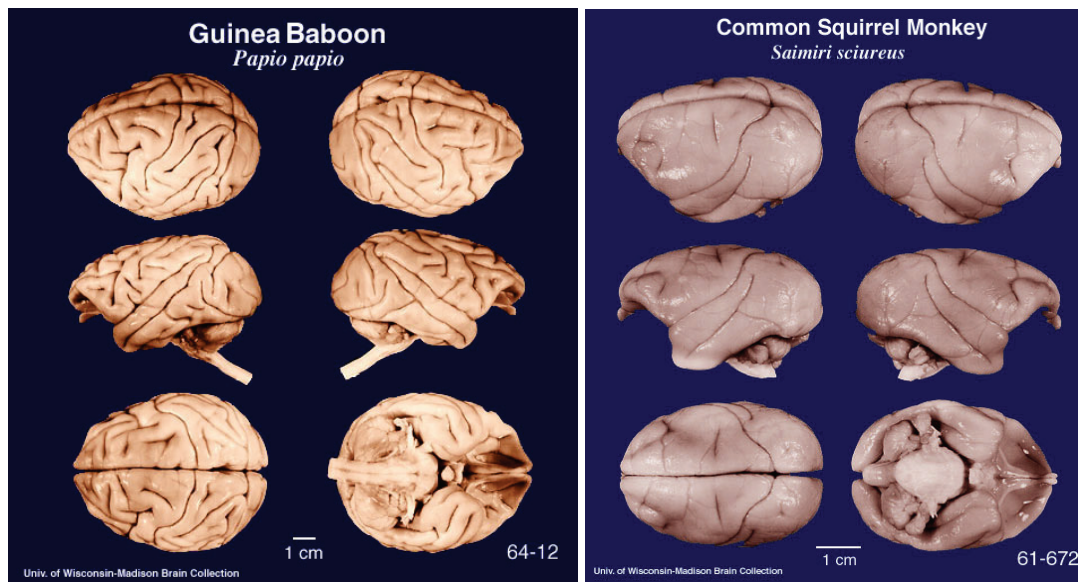
En relación a áreas perisilvianas como el *planum temporale* (PT), hasta hace relativamente poco tiempo se pensaba que en los primates no humanos no podía estar definido anatómicamente. Tal como comentábamos en el apartado de asimetrías neuroanatómicas humanas, el PT coincide en parte con el área de Wernicke, y su estrecha relación con el procesamiento del lenguaje ha hecho pensar históricamente que este tipo de asimetrías corticales eran propias y exclusivas del ser humano. Sin embargo, algunos resultados indican que esta región puede estar definida al menos en grandes simios (Gannon, Holloway, Broadfield, y Braun, 1998). A modo de ejemplo, Cantalupo y colaboradores (2003) en un estudio sobre las asimetrías del PT y la CS estudiaron con resonancia magnética los cerebros de 28 grandes simios: 18 chimpancés, 4 bonobos, 4 orangutanes y 2 gorilas. Los resultados que obtuvieron mostraron una evidencia clara en apoyo a la hipótesis de que los primates no humanos – más específicamente los grandes simios – presentan asimetrías en las regiones perisilvianas del cerebro que originalmente se creían exclusivas del ser humano. En primer lugar, observaron que el área superficial del PT de los grandes simios era consistentemente mayor en el hemisferio izquierdo que en el derecho, tal como sucede en humanos (Shapleske, et al., 1999). En segundo lugar, detectaron que la longitud de la CS post-central era mayor en el hemisferio izquierdo que en el derecho. Finalmente, no encontraron ninguna correlación entre ambas asimetrías, por lo que una y otra parecen ser independientes tal como también sucede en humanos (Foundas, Faulhaber, Kulynych, Browning, y Weinberger, 1999). Finalmente, a nivel citoarquitectónico, el área temporoparietal (Tpt) – parte del *planum temporale* – localizada en el giro temporal superior posterior se ha detectado en especies de macacos [*Macaca fascicularis*] (Gannon, et al., 2008), e incluso en prosimios como el *Galago* (Preuss y Goldman-Rakic, 1991), lo que podría situar el origen evolutivo de esta área alrededor de los 50-60 millones de años. Sin embargo, aunque presente, esta área no está lateralizada a nivel citoarquitectónico en el cerebro de los primates no humanos (Buxhoeveden, et al., 2001).

Otra de las aproximaciones utilizadas para el estudio de las asimetrías neuroanatómicas en primates no humanos ha sido el estudio de los moldes endocraneales. En uno de los primeros trabajos, Holloway y De la Coste-Lareymondie (1982) evaluaron la petalia frontal y occipital de endocráneos de 4 especies de grandes simios: gorilas (*Gorilla gorilla*),

chimpancés (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*) y orangutanes (*Pongo pygmaeus*). La petalia occipital estaba presente en 91 de los 135 sujetos, y en 65 de ellos la asimetría era hacia la izquierda. La petalia frontal se encontró en 65 de los sujetos, y en 53 de ellos la asimetría era hacia la derecha. Finalmente, la combinación de la petalia occipital-izquierda y frontal-derecha tan sólo se encontró en 34 de los 135 primates. Posteriormente, LeMay (1985) concluyó que los grandes simios presentaban una pauta de torsión occipital-izquierda y frontal-derecha, mientras que los monos del Viejo Mundo y los del Nuevo Mundo tan sólo presentaban la occipital-izquierda. A diferencia de estos resultados, otros autores han encontrado una mayor proporción de asimetrías en la petalia frontal derecha, pero no en la occipital izquierda estudiando endocráneos en una muestra de 335 de monos reshus [*Macaca mulatta*] (Falk, et al., 1990). También con endocráneos de monos reshus otras investigaciones han informado que la torsión occipital izquierda era más prominente cuando iba acompañada a su vez por una torsión derecha del lóbulo frontal (Cheverud, Falk, Hildebolt, Moore, y Helmkamp, 1990). Recientemente, y a través de la técnica de la resonancia magnética, Hopkins y Marino (2000) evaluaron las petalias de una amplia muestra de primates del Viejo y Nuevo Mundo compuesta por 9 chimpancés (*Pan troglodytes*), 4 orangutanes (*Pongo pygmaeus*), 2 gorilas (*Gorilla gorilla gorilla*), 4 bonobos (*Pan paniscus*), 9 monos reshus (*Macaca mulatta*), 2 papiones (*Papio papio*), 4 mangabeys grises (*Cercocebus atys lunulatus*), 4 capuchinos (*Cebus apella*) y 4 monos ardilla (*Saimiri sciureus*). Los resultados mostraron que las especies de grandes simios presentaban ambas petalias (frontal-derecha y occipital-izquierda). Sin embargo, en los monos del Nuevo Mundo y del Viejo Mundo no se hallaron torsiones significativas de ningún tipo, contradiciendo así a los resultados con endocráneos aportados por Falk y colaboradores (Cheverud, et al., 1990; Falk, et al., 1990), y a los presentados por LeMay (1985). Sin embargo, sí que son consistentes con los resultados encontrados con humanos utilizando el mismo tipo de técnica de evaluación (Kertesz, et al., 1986). Posteriormente, el mismo equipo de investigadores (Pilcher, Hammock, y Hopkins, 2001), y con una muestra similar aunque incluyendo a gibones (*Hylobates lar*), obtuvieron conclusiones similares. Los grandes simios presentaban un mayor volumen en el área occipital izquierda que era evidente a nivel poblacional. Además, las asimetrías volumétricas para las regiones frontal y occipital eran predictoras de las pautas de asimetría en el *planum temporale* para los grandes simios: (1) cuando la región occipital presentaba una asimetría izquierda el PT también presentaba una asimetría izquierda, y (2) cuando la región frontal presentaba una asimetría derecha el PT presentaba una asimetría izquierda. El significado funcional de las torsiones frontales y

occipitales resulta confuso a día de hoy, no habiéndose hallado ninguna correlación entre preferencia manual y petalia, al menos en grandes simios, hasta la actualidad.

Figura 16: Encéfalos de *Papio papio* y *Saimiri sciureus*. Fuente: University of Wisconsin-Madison

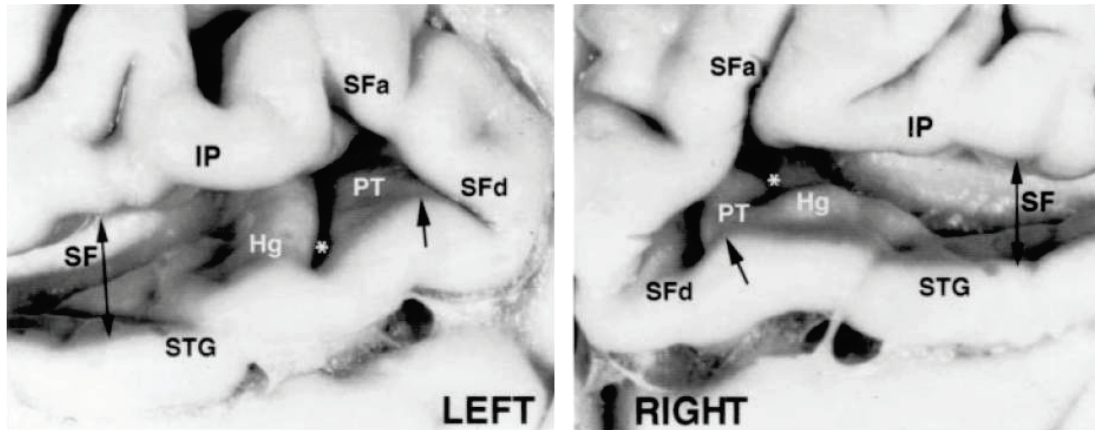


Como hemos podido ver, aunque las evidencias sobre asimetrías neuroanatómicas presentes en diferentes especies de primates no humanos son significativas, en algunas ocasiones los resultados no son concluyentes e incluso pueden llegar a ser contradictorios, sobre todo en lo referente a monos del Viejo y Nuevo Mundo. Una de las explicaciones es que las diferentes metodologías utilizadas para medir las asimetrías producen en mayor o menor grado diferentes resultados. De hecho, alguno de estos métodos - como el de los estudios de endocráneos - no son tan sensibles como otros. En efecto, se ha observado que en los endocráneos no se moldean tan bien las petalias occipitales como las frontales. Por ello, algunos autores (Hopkins y Marino, 2000a) defienden que sería preferible la utilización de cerebros *post-mortem* a los endocráneos, y paralelamente técnicas como la resonancia magnética. Esta última ofrece diversas ventajas entre las que destacan (1) no ser invasiva, (2) no estar sujeta al efecto de contracción del tejido *post-mortem*, (3) realizar mediciones tanto a nivel de superficie como interno y (4) no requerir eutanasia o la muerte del individuo *per se*, pudiendo así correlacionar medidas anatómicas con aspectos funcionales del comportamiento de los individuos.

En relación al último tipo de aproximación para evaluar las asimetrías, desde el punto de vista microscópico se han detectado diferencias entre las minicolumnas celulares del *planum temporale* del cerebro humano y del chimpancé (Cantalupo, et al., 2003; Galaburda, 1995; Gannon, et al., 1998; Yeni-Komshian y Benson, 1976). Aunque a nivel anatómico hallemos similitudes, tal como hemos comentado anteriormente no se puede concluir que la lateralización del PT en chimpancés y humanos ocurra tanto a nivel anatómico como fisiológico. Estas diferencias a nivel celular entre humanos y primates no humanos podrían reflejar una organización diferente de estas áreas corticales. De hecho, en un reciente estudio (Schenker, et al., 2009) de las áreas 44 y 45 de Brodmann (homólogas al área de Broca humana), los resultados negar la existencia de las asimetrías neuroanatómicas anteriormente comentadas. En los 12 chimpancés estudiados por estos autores se observó un alto grado de variabilidad interindividual en la localización topográfica y en la citoarquitectura de las áreas 44 y 45. A diferencia de estudios anteriores, no se encontró una asimetría poblacional izquierda para ninguna de las dos áreas, ni tampoco una relación entre las asimetrías histológicas, neuroanatómicas (a través de Resonancia Magnética) ni funcionales manuales (en dos tareas experimentales). Una de las posibles explicaciones que los autores proponen ante esta incongruencia de resultados es que la muestra utilizada es muy pequeña como para poder detectar estadísticamente asimetrías poblacionales. Otra de las posibles explicaciones es el alto grado de variabilidad interindividual que habría repercutido de nuevo sobre la sensibilidad estadística en la asimetría poblacional. No obstante, aunque preliminar, este trabajo resulta especialmente notable al utilizar por primera vez datos anatómicos, funcionales e histológicos en una de las áreas corticales más relevantes para entender la génesis evolutiva del lenguaje humano.

Figura 17: Localización y asimetría del *planum temporale* y giro de Heschl en el cerebro de *Pan troglodytes*. Tomado de Gannon et al. (1998).

Nota: Abreviaturas de las imágenes: giro de Heschl (Hg) y surco (*); *planum temporale* (PT); giro temporal superior posterior (STG); cisura de Silvio (SF); rama ascendente de la cisura de Silvio (SFa); rama descendente de la cisura de Silvio (SFd); lóbulo parietal inferior (IP).



Por último, debemos comentar otros trabajos relevantes sobre otro tipo de asimetrías menos estudiadas. En primer lugar, en estudios de neuroimagen se ha observado una activación hemisférica asimétrica de las áreas auditivas del *gyrus* temporal superior (GTS) de macacos. En esta línea se ha encontrado que la mayor parte de los estímulos acústicos activan componentes del GTS derecho, mientras que estímulos especie-específicos como las vocalizaciones activan el hemisferio izquierdo (Poremba, et al., 2004; Poremba y Mishkin, 2007). En segundo lugar, se han evidenciado asimetrías en grandes simios en la región motora de la mano (*knob*) a nivel poblacional izquierdo (Sherwood, Broadfield, Holloway, Gannon, y Hof, 2003). En tercer lugar, se ha encontrado una correlación entre la asimetría en el giro precentral y las preferencias manuales en monos capuchinos [*Cebus apella*] (Phillips y Sherwood, 2005). Junto a esto, la representación de la mano en el córtex motor de los monos ardilla (*Saimini sciureus*) es generalmente mayor en el hemisferio dominante que en el no dominante (Nudo, Jenkins, Merzenich, Prejean, y Grenda, 1992). Finalmente, recientes estudios han hecho incapié en la evaluación de las asimetrías del surco lateral y del grosor de la corteza en títis (*Callithrix jacchus*) a través de fotografías y su relación con las preferencias manuales (Gorrie, Waite, y Rogers, 2008). En concreto, se ha detectado una correlación significativa entre la longitud del surco lateral derecho y (1) el porcentaje de preferencia manual diestra, y (2) el grosor del córtex derecho en el borde superior del surco lateral. Es decir, el surco lateral es más largo y más grueso en su extremo

superior a medida que se incrementa el porcentaje de uso manual. Por el contrario, no se ha observado ninguna asociación entre la longitud del surco lateral izquierdo y el porcentaje de preferencia manual diestra. Sin embargo, a pesar de estas correlaciones, no se han evidenciado asimetrías entre ambos hemisferios para el surco lateral.

En resumen, lo que observamos es que a pesar de que históricamente se pensó que las asimetrías neuroanatómicas debían ser exclusivas del cerebro humano debido a su estrecha relación con el procesamiento del lenguaje, en los últimos años, y más recientemente a partir del uso de técnicas de neuroimagen, se está evidenciando lo contrario. No obstante, si bien a grandes rasgos podríamos decir que los grandes simios comparten una pauta similar de asimetría en regiones clave como la CS, PT o petalia, en los monos del Viejo y Nuevo Mundo los resultados no son concluyentes. Ésto podría indicar una discontinuidad en las asimetrías cerebrales en los primates no humanos que algunos autores han atribuido a un mero reflejo de las diferencias temporales en el desarrollo ontogenético, es decir: diferencias interespecíficas en el desarrollo post-natal del cerebro (Pilcher, et al., 2001). De ahí que, mientras que en humanos el tamaño del cerebro de los neonatos supone el 25% de su volumen final, y en chimpancés un 35%, en otras especies de primates (capuchinos y reshus) supone entre el 40% y el 48% (Sacher, 1982).

Pero a pesar de las numerosas evidencias sobre la asociación existente en humanos entre ciertas asimetrías neuroanatómicas y la dominancia manual, encontramos pocos estudios con primates donde se haya demostrado dicha relación. Es por ello que a día de hoy conocemos y comprendemos poco sobre el substrato neurobiológico de la dominancia manual primate. Son escasos los trabajos que hayan relacionado la función manual con las asimetrías neuroanatómicas subyacentes. De todas formas, conviene resaltar la correlación entre las asimetrías en el *knob*⁴⁴ y las preferencias manuales para las acciones no comunicativas (Dadda, Cantalupo, y Hopkins, 2006; Hopkins y Cantalupo, 2004).

⁴⁴ Área motora de la mano. Área cerebral del giro precentral donde la mano y dedos contralaterales están representados dentro de la superficie motora.

Figura 18: Superficie cortical del área del *planum temporale* en los hemisferios derecho e izquierdo del cerebro de 15 chimpancés. Tomado de Gannon et al. (1998).

Nota: El asterisco indica que el derecho es mayor que el izquierdo.

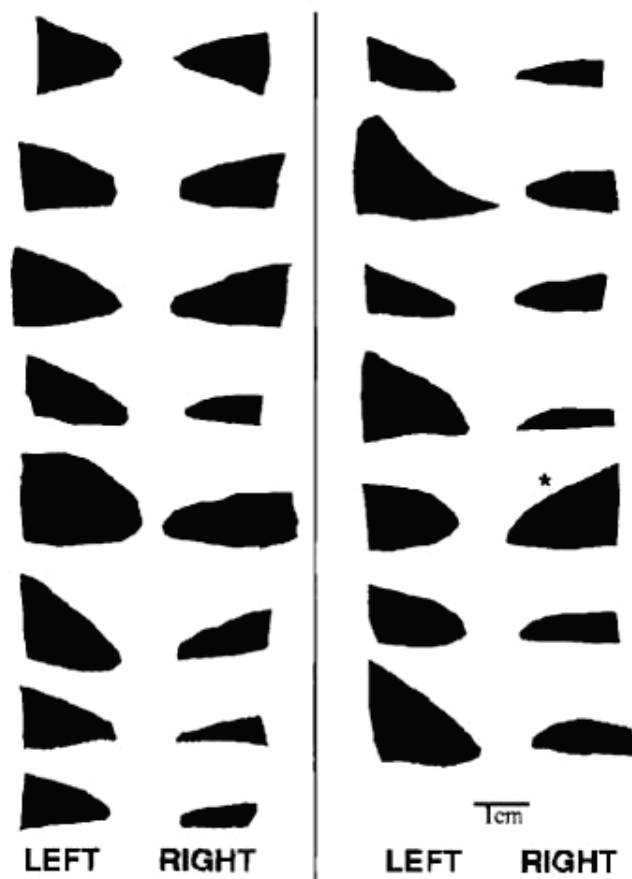


Tabla 8: Comparación de las evidencias de diferentes asimetrías neuroanatómicas macroestructurales y microestructurales entre chimpancés (*Pan troglodytes*) y humanos (*Homo sapiens*). Modificado de Llorente (2007) y Llorente, Fabrè y Mosquera (2008a).

Área	Asimetría	Pauta de lateralización cerebral/ asimetría o presencia	Estudios en chimpancés (<i>Pan troglodytes</i>)	Estudios en Humanos (<i>Homo sapiens</i>)	Comparación Chimpancés-Humanos (<i>Pan t.-Homo s.</i>)
	<i>Planum temporale</i> (área Brodmann 22; giro temporal superior)	Izquierda	Galaburda (1995); Gannon et al. (1998); Hopkins, Marino, Rilling y MacGregor (1998); Gilissen (2001) Pilcher, Hammock y Hopkins (2001) (Cantalupo, et al., 2003)	Wernicke (1886); Geschwind y Levitsky (1968); Yeni- Komshian y Benson (1976); Shapleske et al. (1999); Habib y Robichon (2003)	Similitud
Área de Wernicke	Mínicolumnas celulares del <i>planum temporale</i>	Izquierda	Buxhoeveden, Switala, Litaker, Roy y Casanova (2001)	Buxhoeveden, Switala, Litaker, Roy y Casanova (2001)	Diferencia
	Área Tpt, nivel citoarquitectónico	Izquierda		Galaburda y Sanides (1980)	
	Giro de Heschl (área Brodmann 41, 42)	Izquierda		Musiek y Reeves (1990); Knaus et al. (2006)	
		No diferencias HI-HD			Penhune et al. (1996)
		Derecha		Campaign y Minckler (1976)	
Área de Broca (giro frontal inferior)	Área de Broca (global)	Izquierda	Cantalupo y Hopkins (2001)	Broca (1865); Falzi, Perrone y Vignolo (1982)	Similitud
	<i>Pars triangularis</i> (área Brodmann 45)	Izquierda		(Foundas, et al., 1996); Knaus et al. (2006)	
	<i>Pars opercularis</i> (área Brodmann 44)	Izquierda		Foundas, Browning et al. (1998a)	
		Derecha		Knaus et al. (2006)	
Cisura de Silvio	Cisura de Silvio	Izquierda	Yeni- Komshian y Benson (1976); Hopkins, Pilcher y MacGregor (2000); Cantalupo, Pilcher y Hopkins (2003)	Toga y Thompson (2003); Van Essen (2005); Yeni- Komshian y Benson (1976)	Similitud
		No diferencia	Cunningham (1892)		
Área motora de la mano	Giro precentral, control motor de la mano (<i>knob</i>)	Izquierda	Hopkins y Pilcher (2001)	Boroajerdi et al. (1999)	Similitud
Fascículo arqueado	Fibras de materia blanca fascículo arqueado	Izquierda		Vernooij et al. (2007)	
Hemisferios cerebrales	Pauta de torsión frontal (petalia)	Derecha	LeMay (1976, 1982, 1985); Holloway y de la Costelareymondie (1982); Hopkins y Marino (1998); (Hopkins y Marino, 2000b); Pilcher,	LeMay (1976); Kertesz et al. (1986)	Similitud

		Hammock y Hopkins (2001);		
Pauta de torsión occipital	Izquierda	Pilcher, Hammock y Hopkins (2001); Hopkins y Marino (1998)	LeMay (1976); Kertesz et al. (1986)	Similitud

2.2.2. Asimetrías funcionales manuales

2.2.2.1. Conceptos previos sobre la lateralidad manual en primates

El estudio de la lateralidad manual en los primates no humanos ofrece un importante marco de referencia para responder a cuestiones acerca de la evolución de la especialización hemisférica cerebral, las asimetrías del córtex motor, el lenguaje, y la dominancia manual a nivel poblacional en el ser humano. Como veremos en los siguientes apartados, son muchos los individuos de diferentes taxones primates que de manera consistente utilizan su mano izquierda o derecha para llevar a cabo una tarea (preferencias individuales). Sin embargo, las evidencias sobre preferencias manuales a nivel poblacional están menos documentadas. Los resultados aportados en este tipo de trabajos suelen hacer referencia a dos niveles generales de preferencias laterales: individual y poblacional. En el primero de ellos, la preferencia manual emerge cuando un individuo utiliza más una mano respecto a la otra de manera significativa. En el segundo nivel, la dominancia manual surge cuando la mayoría de los individuos de una población utilizan preferentemente una mano respecto a la otra, para una única tarea o para un grupo de tareas conjuntamente.

A partir de estas dos aproximaciones posibles en el estudio de la lateralidad manual, conviene delimitar con una terminología específica a un subconjunto de niveles que ayudan a categorizar el comportamiento manual de un sujeto o grupo de sujetos (Tabla 9). Así, el término “preferencia manual” (*hand preference, manual preference*) hace referencia a que un individuo utilice más una mano que otra para una tarea específica (MacNeilage, Studdert-Kennedy, y Lindblom, 1987). La “especialización manual” (*hand specialization*) hace referencia a que un individuo muestre la misma asimetría para un conjunto de tareas (McGrew y Marchant, 1997a). La “especialización para la tarea” (*task specialization*) hace referencia a que un conjunto de individuos muestren las mismas asimetrías para una tarea específica (McGrew y Marchant, 1997a). Por último, la “dominancia manual” (*handedness, manual dominance*) hace referencia a que un conjunto de individuos presente las mismas asimetrías colectivas en el uso de las manos para una tarea (Hopkins, 1999) o conjunto de tareas (McGrew y Marchant, 1997a). Otros autores además proponen diferenciar entre la propia lateralidad a nivel individual, poblacional y de especie (Harrison y Nystrom, 2008). Dicha consideración sería importante ya que los diferentes niveles representarían diversos estadios en la evolución de la lateralidad manual. Mientras en el nivel de especie la lateralización parecería estar fijada genéticamente, en el nivel poblacional existiría una

mayor flexibilidad en el control genético de la lateralidad. Si bien en la mayor parte de estudios tan sólo se aportan datos a nivel grupal/poblacional, el objetivo ideal sería poder construir una gran base de datos que nos permitiera llegar a conclusiones a nivel específico.

Además de esta distinción entre los diferentes tipos o grados de preferencia manual, otros autores consideran igualmente importante clarificar qué entendemos por “no preferencia” (Hopkins y Morris, 1993). Así pues, habría algunos factores metodológicos y estadísticos relevantes para clasificar a un individuo como “no preferente”: (1) fracasa a la hora de exhibir la conducta; (2) tiene un número insuficiente de datos para poder verificar estadísticamente su preferencia; (3) no presenta una preferencia significativa diestra o zurda para una determinada tarea; o (4) presenta preferencias laterales inconsistentes a lo largo de un conjunto de tareas. Una vez tenemos en cuenta estos factores, clasificaríamos al sujeto que no presenta preferencias como: “preferencia manual ambigua” o bien como “ambidiestro”. El primer caso reflejaría una preferencia manual inconsistente para una tarea específica. El segundo caso reflejaría una preferencia manual inconsistente entre un conjunto de tareas. Uno de los problemas que se encuentran en la literatura primatológica es que en diversas ocasiones se clasifica a individuos como “ambidiestros” cuando en realidad su preferencia sería ambigua.

Tal como veremos en los siguientes apartados, los datos sobre las preferencias manuales de los primates no humanos provienen principalmente de la investigación con individuos cautivos. Este tipo de estudios ofrece una serie de ventajas gracias al control experimental de los sujetos observados y tareas evaluadas, y por facilitar la replicación de resultados en otros grupos y colonias. Además, permite cuantificar los efectos de variables como las condiciones ambientales de cría, el aprendizaje social, las asimetrías posturales en el útero, o las correlaciones existentes entre conducta y substrato neurobiológico. Sin embargo, una de las limitaciones de los estudios en cautividad es que las habilidades manipulativas y locomotoras (posturales) de los sujetos de estudio pueden no representar a aquellas que se dan en los primates que viven en unas condiciones más naturales, tanto desde el punto de vista social como ecológico. No obstante, como veremos, existen pocos estudios sistemáticos sobre la lateralidad manual de los primates en libertad, y cuando se dan la mayor parte hace referencia a grandes simios.

Tabla 9: Precisión terminológica de conceptos clave en el estudio de la lateralidad manual. Extraído de Llorente, Fabré y Mosquera (2008a).

1.	Asimetría cerebral: Diferenciación de los hemisferios cerebrales en relación a aspectos anatómicos, bioquímicos o funcionales (Barroso, 1994). La lateralización cerebral entendida como la existencia de dos hemisferios de constitución y funciones diferentes, podría ser considerada como sinónimo de asimetría o disimetría cerebral (Nogués, 2003).
2.	Asimetría conductual: Diferenciación lateral de un comportamiento que refleja en última instancia una diferencia en el funcionamiento de los dos hemisferios cerebrales (Hellige, 1993).
3.	Especialización hemisférica: División del procesamiento de tareas y del tratamiento de la información de los dos hemisferios cerebrales (Barroso, 1994). La lateralización funcional entendida como la división del trabajo del cerebro para tareas determinadas en un hemisferio cerebral u otro (Rubia, 2000), podría ser considerada como sinónimo de especialización hemisférica.
4.	Preferencia manual: Uso preferente de una de las manos respecto a la otra en un individuo para una determinada tarea o conjunto de tareas, como fenómeno individual y no poblacional o de especie (McGrew y Marchant, 1996). El uso de la mano preferida varía entre los individuos de una población. Para unos individuos la mano dominante puede ser la derecha, mientras que para otros puede ser la izquierda.
5.	Especialización manual: Tipo de lateralización en la que se encuentra un uso asimétrico de las manos para tareas nuevas y para tareas relativamente complejas. La especialización manual pone de manifiesto la especialización de las funciones del hemisferio que controla esta tarea (Fagot y Vauclair, 1991).
6.	Especialización para la tarea: Tipo de lateralización en la que se encuentra una consistencia en el uso de la mano para una determinada tarea en un grupo de individuos (McGrew y Marchant, 1996).
7.	Dominancia manual: Tipo de lateralización en la que hay un uso predominante de la mano en la ejecución de diversas tareas como fenómeno a nivel poblacional o de especie (Lazenby, 2002). Se trata, por tanto, de un fenómeno en el que el uso de la mano es consistente a través de tareas y de sujetos (McGrew y Marchant, 1996).
8.	Lateralidad manual entendida como término genérico de la diferencia lateral en el comportamiento manual. Puede ser considerada como sinónimo de los diferentes términos que se refieren a un uso asimétrico de las manos: preferencia manual y dominancia manual. Las diferencias entre los diferentes tipos de lateralidad manual son más de tipo cuantitativo que cualitativo (Lazenby, 2002).
9.	Ambilateralidad: Situación en la que los individuos muestran un uso indiferente de la mano derecha o la izquierda para una determinada tarea (Lazenby, 2002).

2.2.2.2. Una aproximación a la lateralidad manual primate desde los meta-análisis

A pesar de las evidencias comentadas en el anterior apartado sobre las asimetrías funcionales en el reino animal, todavía hoy existe una gran controversia acerca de la preferencia manual a nivel poblacional en los primates no humanos. A continuación veremos cómo diversos estudios han aportado evidencias de preferencias manuales a nivel individual y poblacional para algunas medidas específicas de la función manual. Sin embargo, todavía son muchos los que se muestran escépticos respecto a este tipo de resultados, sobre todo a aquellos referentes a la lateralización poblacional (Palmer, 2002; Warren, 1980).

Los informes existentes sobre lateralización manual en primates no humanos parecen indicar que la asimetría manual en estas especies aparece de una forma más débil e inconsistente a través de diversas tareas que la expresada en humanos. Sin embargo, y como veremos seguidamente, a lo largo de todo el orden de los primates son numerosas las evidencias no sólo en relación a las preferencias manuales individuales, sino también a las poblacionales. Desde la perspectiva de los meta-análisis cabe destacar cinco trabajos que han tenido como objetivo descifrar si dentro del orden primate y en sus diferentes subórdenes y familias se presentan o no signos de preferencia manual tanto a nivel individual como a nivel poblacional (Hopkins y Morris, 1993; Marchant y McGrew, 1991; McGrew y Marchant, 1997a; Papademetriou, Sheu, y Michel, 2005).

En primer lugar, uno de los meta-análisis más relevantes fue el realizado por Marchant y McGrew (1991). Los autores analizaron un total de 58 trabajos relevantes publicados hasta la fecha sobre lateralidad manual para *Pan*, *Gorilla*, *Pongo*, e *Hylobates*. Se codificó a cada uno de los trabajos en función de 8 variables: función, contexto, muestra, edad, tarea, número, ensayos y complejidad. El objetivo principal era analizar la diversidad de metodologías utilizadas para ver si era o no viable una comparación global que pudiera dar respuesta a si los simios estaban o no lateralizados a nivel individual y poblacional. Una vez producida esta categorización vieron que la mayoría de estudios se centraban más (1) en el estudio del uso de la mano que en otros órganos, (2) en animales cautivos que salvajes, (3) en muestras pequeñas que grandes, (4) en individuos inmaduros que adultos (5), en conductas espontáneas que inducidas, (6) en pocas que en muchas conductas, (7) en pocos que en muchos ensayos, (8) y en tareas simples que en complejas. De hecho, según ellos el

prototipo de estudio encontrado era el de un trabajo sobre la lateralidad manual en chimpancés cautivos, basado en unos pocos sujetos inmaduros y utilizando pocos ensayos para cada tarea, siendo esta tarea de tipo simple, unimanual no secuencial y de movimientos de no precisión. Los autores llegaron a la conclusión que debido a la gran diversidad y disparidad existente, resultaba imposible evaluar correctamente la posibilidad de que el grupo de grandes simios y simios menores estuviera lateralizado a nivel poblacional.

Posteriormente, Hopkins y Robins (1993) llevaron a cabo un meta-análisis centrado de nuevo en grandes simios e hilobátidos. En total analizaron 55 trabajos publicados y no publicados que se distribuían de la siguiente manera: 17 estudios con gorilas, 24 con chimpancés, 11 con orangutanes y 3 con simios menores (gibones y siamangs). El número total de individuos estudiados fue de: 217 gorilas, 310 chimpancés, 46 orangutanes y 40 hilobátidos. Los trabajos hacían referencia tanto a estudios de tipo observacional, experimental o mixto (observacional + experimental), y con muestras superiores a los 5 individuos. Para poder comparar los diferentes trabajos, y teniendo en cuenta la diversidad de criterios metodológicos y estadísticos utilizados, los autores emplearon dos indicadores: (1) la frecuencia de sujetos diestros, zurdos o ambipreferentes, y (2) los sujetos que presentaban preferencias estadísticamente significativas en el uso de las manos para una tarea en particular. Las diferentes medidas (tareas) utilizadas fueron agrupadas en nueve para facilitar su análisis: recogida libre (*free-field reaching*), recogida restringida (*restricted reaching*), operación bimanual (*bimanual operation*), conducta de llevar (*carrying behavior*), manipulación de objetos (*object manipulation*), signos o gestos (*signing or gestures*), autocontacto de cuerpo o cara (*face or body touching of self*), alimentación (*feeding*) e inicio de marcha durante la locomoción (*leading limb in locomotion*). Globalmente los autores encontraron que los sujetos presentaban preferencias poblacionales zurdas para la conducta de llevar, y diestras para la manipulación de objetos, inicio de marcha, gestos y operación bimanual. Los autores concluyeron que la dominancia manual estaba presente en grandes simios, aunque los datos tenían que ser tomados con cautela debido a que tanto algunas medidas como especies estaban sobrerrepresentadas.

En un tercer análisis, McGrew y Marchant (1997) analizaron un total de 241 trabajos publicados. De éstos fueron incluidos finalmente en el meta-análisis aquellos que cumplían con los criterios establecidos por los autores: (1) registro de las conductas teniendo en cuenta el criterio de independencia entre los puntos de datos; (2) registro de una frecuencia

igual o mayor de 6 para cada individuo para cada tarea; (3) mayor parte de sujetos adultos; (4) utilización de categorías conductuales bien definidas y ecológicamente válidas; (5) datos en bruto para poder clasificar a los individuos como “siempre zurdos”, “significativamente zurdos”, “ambipreferentes”, “significativamente diestros”, “siempre diestros”; (6) identificación clara de la especie; y (7) muestra igual o superior a 6 individuos. De los trabajos que cumplían con los criterios, 12 hacían referencia a prosimios (nueve especies), 19 a monos del Nuevo Mundo (seis especies), 7 a monos del Viejo Mundo (5 especies), y 18 a simios (ocho especies). La conclusión global a la que llegaron los autores es que los primates no humanos no estaban lateralizados a nivel poblacional, ni tan sólo en el caso de los chimpancés.

Más recientemente, Papademetriou y colaboradores (2005) analizaron los resultados de un total de 118 artículos publicados entre 1972 y 2001. Estos autores observaron que los prosimios (infraorden *Lemuriformes*, *Lorisoformes* y *Tarsiiformes*) mostraban preferencias significativas a nivel poblacional en el uso de la mano izquierda (60% de uso; $P=0,01$) cuando se evaluaban conjuntamente diferentes tareas manuales (*reaching*⁴⁵, *tool use*⁴⁶, *tactile searching*⁴⁷). Para los monos del Viejo Mundo (superfamilia *Cercopithecoidea*), también encontraron preferencias zurdas a nivel poblacional (61% de uso; $P=0,0001$). Por último, según estos autores, ni los monos del Nuevo Mundo (infraorden *Platyrrhini*), ni los simios menores (familia *Hylotidae*), ni los grandes simios (familia *Hominidae*) mostrarían asimetrías significativas a nivel poblacional para ninguna de las dos manos. Por último, testando la variabilidad entre sujetos, observaron una diferencia significativa, lo que sugeriría una gran variabilidad entre los individuos de todas las especies en la expresión de la lateralidad manual. Estos resultados, referidos al conjunto de las diferentes tareas manuales que realiza un sujeto, son coincidentes también si tan sólo nos centramos en el análisis del comportamiento de *reaching*. Así, tanto prosimios como monos del Viejo Mundo continuarían exhibiendo preferencias zurdas a nivel poblacional, mientras que monos del Nuevo Mundo, simios menores y grandes simios continuarían sin exhibir ninguna preferencia manual a nivel poblacional (Tabla 10). Estos datos difieren en parte con el meta-análisis anterior realizado por McGrew y Marchant (1997a) en el que llegaron a la conclusión que (1) los prosimios, monos del Nuevo Mundo y monos del Viejo Mundo muestran preferencias manuales a nivel individual, pero no a nivel poblacional, y (2) los

⁴⁵ Comportamiento de alcanzar o recoger comida u otros ítems.

⁴⁶ Uso de instrumentos.

⁴⁷ Conducta de búsqueda o rastreo a través del tacto.

grandes simios muestran algunas evidencias de preferencias a nivel poblacional, pero sólo en muestras cautivas.

Tabla 10: Preferencias manuales de los diferentes grupos de primates, según resultados meta-análisis de Papademetriou y colaboradores (2005).

Grupo	Lateralidad manual multitarea			Lateralidad manual <i>simple reaching</i>		
	% uso mano L	P	Poblacional	% uso mano L	P	Poblacional
Prosimios	60%	0,01	SI	61%	0,01	SI
Monos Nuevo Mundo	46%	0,07	NO	47%	0,22	NO
Monos Viejo Mundo	61%	0,0001	SI	66%	0,0001	SI
Simios menores	50%	0,96	NO	50%	0,96	NO
Grandes simios	47%	0,06	NO	47%	0,16	NO

En resumen, a partir de los resultados obtenidos por algunos de los meta-análisis más relevantes publicados, parece ser que existe una gran variabilidad en el comportamiento manual entre las distintas especies de primates, y en algún caso los resultados pueden llegar a ser contradictorios sobre todo en lo que se refiere a grandes simios. La razón fundamental para explicar este suceso radica en que los criterios de inclusión utilizados y la metodología final de análisis empleada es diferente en cada uno de ellos, y más que clarificar confunden aún más sobre la situación real de los primates no humanos respecto a su estado de lateralización manual. Por ello, en los siguientes puntos analizaremos cada uno de los subórdenes y especies así como las conductas y tareas evaluadas para intentar clarificar este puzzle conceptual.

2.2.2.3. Lateralidad manual en prosimios (*Strepsirrhini* y *Tarsiidae*)

Los prosimios⁴⁸ son el grupo de primates más primitivos y comprenden ocho grandes familias (*Cheirogaleidae*, *Lemuridae*, *Lepilemuridae*, *Indridae*, *Daubentoniidae*, *Lorisidae*, *Galagidae* y *Tarsiidae*) que incluyen 24 géneros y hasta 95 especies (Groves, 2005b). Dentro del

⁴⁸ Al hablar de prosimios incluiremos a la familia *Tarsiidae*, aunque en las últimas revisiones taxonómicas está clasificada dentro del suborden *Haplorrhini*. No obstante, a día de hoy no hemos podido documentar ningún trabajo sobre la lateralidad manual de los társidos.

suborden existe una gran diversidad en cuanto a morfologías, dietas, hábitos posturales, nichos ecológicos y etogramas. Sus pesos oscilan entre los 109 gramos del diminuto lémur ratón (*Microcebus murinus*) y los 7500 gramos del indri (*Indri indri*), y sus ciclos de actividad pueden ser nocturnos, diurnos o catemerales (Tattersall, 2003). La gran diversidad de estas especies, sobre todo en aquellos aspectos relativos a las formas de locomoción y orientaciones posturales, permiten examinar muchos caracteres que pueden converger con el objetivo de comprender cómo se produjo la evolución de la lateralidad en el inicio de nuestro orden filogenético, es decir: cuál pudo ser el punto de partida. Además, ya que a nivel de organización y complejidad cerebral tienen una mayor simplicidad que el resto de antropoides permite examinar cuáles son las premisas básicas de la especialización hemisférica.

Históricamente, los primeros estudios que se llevaron a cabo sobre la lateralidad de los prosimios evaluaron fundamentalmente tareas simples como la recogida de alimento (*simple reaching*) y fueron llevados a cabo en ambientes cautivos. Más recientemente, diversas especies de primates prosimios han sido evaluadas en su ambiente natural o en ambientes naturalizados, y la mayor parte de estudios han comenzado a incorporar múltiples tareas que permiten valorar el funcionamiento integrado de múltiples sistemas lateralizados (Tabla 11). Globalmente, los resultados deben analizarse desde un doble punto de vista: el de aquellos que han detectado preferencias a nivel individual, y el de aquellos (muchos menos) en los que las preferencias manuales encontradas han sido a nivel poblacional o de grupo. A continuación veremos los estudios más relevantes hasta la fecha.

En primer lugar, se ha observado la presencia de asimetrías manuales a nivel individual en conductas como *feeding*⁴⁹ (Milliken, Ferra, Kraiter, y Ross, 2005; Ward, Milliken, Dodson, Stafford, y Wallace, 1990), *higher support*⁵⁰ (Rigamonti, Spiezio, Poli, y Fazio, 2005), *postural support*⁵¹ (Milliken, et al., 2005), *quadruperal reaching*⁵² (Larson, Dodson, y Ward, 1989; Sanford, Guin, y Ward, 1984) o *simple reaching*⁵³ (Dodson, Stafford, Forsythe, Seltzer, y Ward, 1992). Recientemente, en lémures de cola anillada (*Lemur catta*) también se han

⁴⁹ Alimentación.

⁵⁰ Comportamiento de soporte postural en las ramas de los árboles en el que el individuo al agarrarse al tronco mantiene una extremidad por encima de la otra.

⁵¹ Comportamiento de soporte postural en el que una mano es utilizada para mantener la estabilidad estando en contacto con la rama de un árbol u otro objeto.

⁵² Comportamiento de recogida o alcance de ítems colocados en el substrato en el que el individuo mantiene una postura cuadrúpeda.

⁵³ Comportamiento de recogida o alcance de ítems colocados en el substrato, sin especificar la postura adoptada.

documentado preferencias individuales (la mayoría de ellas hacia la izquierda) en acciones de marcaje olfativo a través de las glándulas de las extremidades superiores (Mertl-Millhollen, 2007). Además, en tareas más complejas y en contextos experimentales se han detectado preferencias individuales – aunque no poblacionales – en algunas especies de quirogaleidos (Leliveld, Scheumann, y Zimmermann, 2008). Desde esta aproximación experimental, Leliveld y otros (2008) llevaron a cabo un estudio con 63 lémures ratones de dos especies diferentes: *Microcebus murinus* (n=44) y *Microcebus lehilahytsara*⁵⁴ (n=19). La tarea consistía en extraer gusanos de una caja transparente a través de un pequeño orificio. Los individuos tan sólo podían utilizar una de las dos manos para realizar la acción. Los resultados indicaron que ambas especies presentaban preferencias individuales aunque no poblacionales en el uso de las manos. También se observó una diferencia en la intensidad de las preferencias manuales entre ambas especies, siendo el lémur ratón de Goodman (*M. lehilahytsara*) quien presentó una intensidad mayor. Finalmente, no se detectó ninguna influencia de variables como la edad o el sexo, aunque sí de la variable “experiencia para la tarea”: en *M. lehilahytsara* el valor del índice de lateralidad⁵⁵ se incrementó a medida que los individuos tenían mayor experiencia en realizar la acción. Estos recientes resultados son consistentes con los documentados en anteriores estudios con lémures ratón donde también se detectaron preferencias individuales pero no poblacionales (Dodson, et al., 1992). Sin embargo, no están en la línea de otros resultados que indican que en muchas especies de lemúridos se dan preferencias poblacionales zurdas para acciones de alimentación similares (Forsythe, Milliken, Stafford, y Ward, 1988; Masataka, 1989; Ward, et al., 1990). Al contrario, parecerían estar más en acorde con resultados obtenidos con chimpancés (Hopkins, Hook, Braccini, y Schapiro, 2003a), ya que en el caso de *Microcebus murinus* el 60% de los individuos presentaba una preferencia por el uso de la mano derecha. Posteriormente veremos que uno de los posibles argumentos para explicar el por qué no se dan preferencias poblacionales en algunas especies de prosimios es el hecho de que en algunas de éstas existe una fuerte tendencia a utilizar la boca para recolectar alimento, lo que repercutiría sobre una menor lateralización manual. En resumen, estas asimetrías manuales individuales más o menos marcadas y con variaciones hacia la derecha o

⁵⁴ El lémur ratón de Goodman (*Microcebus lehilahytsara*) es una especie de quirogaleido recientemente descubierta que vive en las selvas de Madagascar. En honor al primatólogo Steve Goodman se le llamó *lehilahytsara* que en malgache significa “hombre bueno” (como Goodman en inglés). El primer contacto con este animal se produjo en agosto de 2005 y se dio a conocer a la comunidad científica junto con el también descubierto *Mirza zaza* (Kappeler, Rasoloarison, Razafimanantsoa, Walter, y Roos, 2005).

⁵⁵ Índice de lateralidad = *handedness index*.

izquierda nos indicarían que ya en los primates más primitivos encontramos indicios de lateralización manual.

En segundo lugar, por lo que respecta a la dominancia manual a nivel poblacional, se ha observado que algunas especies presentan una marcada preferencia fundamentalmente hacia la izquierda en tareas como *bipedal reaching*⁵⁶ (Sanford, et al., 1984), *experimental reaching*⁵⁷ (Forsythe, et al., 1988), y *feeding* (Ward, et al., 1990), aunque en algún caso hacia la derecha en la tarea de *simple reaching* (Dodson, et al., 1992; Grassi, Rizzo, Spiezio, y Guidolin, 2005). A modo de ejemplo, Masataka (1989) encontró que 20 de los 22 lémures (*Lemur catta*) que estudió presentaban una dominancia manual izquierda en cuatro comportamientos simples: *pick up food*, *push food into mouth*, *reach* y *grasp*. Los otros dos lémures presentaban una dominancia diestra, y como vemos en su conjunto el 100% de la muestra estaba lateralizada. En la tabla 11 puede verse un resumen de las principales evidencias de lateralización a nivel individual y poblacional documentadas en algunas especies de prosimios. A modo de resumen, los prosimios parecen mostrar una mayoría de preferencias zurdas a nivel poblacional para tareas simples de recogida de comida, así como para aquellas que requieren reajustes posturales.

Si bien, como vemos, las evidencias sobre lateralización en este suborden se dan, también se ha observado que pueden estar moduladas o condicionadas por factores como la postura, la edad y sexo, o el uso de la boca. En primer lugar, se ha visto que las preferencias manuales en tareas que no requieren mucha precisión como *simple reaching* están influenciadas por la postura que adopta el individuo. Por ejemplo, Sanford y colaboradores (1984) observaron en una muestra de gálagos (*Galago senegalensis*) que éstos presentaban preferencias poblacionales zurdas en la acción de recoger gusanos cuando los animales lo hacían en una postura bípeda, pero no cuando lo hacían de manera cuadrúpeda. Forsythe y otros (1988) también evaluaron la influencia de las variables posturales sobre la conducta de *reaching* en una muestra de cinco lémures rufos blanco y negro (*Varecia variegata variegata*). En este estudio se comparaban las preferencias manuales en la recogida de alimento en tres situaciones diferentes: (1) forrajeo libre, (2) presentación discreta de alimento sobre el suelo, y (3) presentación discreta de alimento sobre el agua. Aunque los animales no presentaron preferencias manuales durante el forrajeo libre, tanto

⁵⁶ Comportamiento de recogida o alcance de ítems en el que el individuo debe mantener una postura bípeda.

⁵⁷ Comportamiento de recogida o alcance de ítems en el que se exige que el sujeto adopte determinados reajustes posturales.

para la segunda como para la tercera condición los individuos mostraron claras preferencias manuales zurdas. Los cambios en el grado de dominancia manual se relacionaron directamente con los cambios en la estabilidad postural, encontrándose que en la tercera condición (recogida en el agua), que requería un reajuste postural extremo, el uso de la mano izquierda fue de casi el 100% (98,8%). En trabajos más recientes, otros autores (Milliken, et al., 2005) también han demostrado la relación existente entre postura y lateralidad en 16 individuos de tres especies de sifaka (*Propithecus coquereli*, n=11; *Propithecus verreauxi*, n=2; y *Propithecus tattersalli*, n=3) durante la tarea de *arboreal feeding* y *postural support*. Los resultados indicaron que, aunque existía una leve evidencia de preferencias manuales, se detectó una clara tendencia para diferenciar el uso de las manos entre alimentarse y soporte postural: nueve individuos mostraron preferencias significativas para soporte postural, mientras siete lo hicieron para alimentación y soporte postural conjuntamente. En este último caso, cinco de los individuos preferían la mano izquierda para alimentación y la derecha para mantener la estabilidad postural. En estudios con indris (*Indri indri*) en libertad para *arboreal foraging* y *postural support* (Rigamonti, et al., 2005), los resultados encontrados han sido similares a los obtenidos con sifakas: tasas modestas de lateralización y en aquellos individuos con preferencias para alimentación y soporte postural la mano izquierda era la usada en el primer caso y la derecha en el segundo.

Figura 19: *Clinging posture* en indri, con una mano por encima de la otra. Tomado de Rigamonti et al. (2005).



Tabla 11: Evidencias de lateralización manual en prosimios.

Familia	Especie	Tarea	Nivel de Preferencia	Estudio
Cheirogaleidae	<i>Microcebus murinus</i>	<i>Box test</i>	Individual	(Scheumann y Zimmermann, 2008)
		<i>Simple reaching</i>	Individual	(Dodson, et al., 1992)
		<i>Forced food grasping</i>	Individual	(Leliveld, et al., 2008)
Lemuridae	<i>Microcebus lehilabysara</i>	<i>Forced food grasping</i>	Individual	(Leliveld, et al., 2008)
		<i>Experimental reaching</i>	Poblacional izquierda	(Forsythe, et al., 1988)
	<i>Varecia variegata</i>	<i>Food preferences</i>	Individual	(Forsythe y Ward, 1987)
		<i>Feeding</i>	Poblacional izquierda	(Ward, et al., 1990)
	<i>Lemur catta</i>	<i>Reach for food</i>	Poblacional derecha	(Masataka, 1989) (Grassi, et al., 2005)
		<i>Obtain a pellet</i>	Poblacional derecha	(Grassi, et al., 2005)
		<i>Support action</i>	Poblacional izquierda	(Grassi, et al., 2005)
		<i>Scent marking</i>	Individual	(Mertl-Millhollen, 2007)
		<i>Reach for food</i>	Poblacional derecha	(Rizzo, Spiezio, y Grassi, 2006)
		<i>Obtain a pellet</i>	Poblacional derecha	(Rizzo, et al., 2006)
		<i>Support action</i>	Poblacional izquierda	(Rizzo, et al., 2006)
		<i>Feeding</i>	Poblacional izquierda	(Ward, et al., 1990)
	<i>Eulemur macaco</i>	<i>Simple reaching</i>	Poblacional izquierda	(Forsythe y Ward, 1988)
		<i>Feeding</i>	Poblacional izquierda	(Ward, et al., 1990)
	<i>Eulemur collaris</i>	<i>Feeding</i>	Poblacional izquierda	(Ward, et al., 1990)
	<i>Eulemur coronatus</i>	<i>Feeding</i>	Individual	(Ward, et al., 1990)
	<i>Eulemur mongoz</i>	<i>Feeding</i>	Individual	(Ward, et al., 1990)
	<i>Eulemur rubriventer</i>	<i>Feeding</i>	Individual	(Ward, et al., 1990)
	<i>Eulemur albifrons</i>	<i>Feeding</i>	Individual	(Ward, et al., 1990)
	<i>Eulemur fulvus</i>	<i>Feeding</i>	Individual	(Ward, et al., 1990)
<i>Eulemur rufus</i>	<i>Feeding</i>	Individual	(Ward, et al., 1990)	
<i>Eulemur sanfordi</i>	<i>Feeding</i>	Individual	(Ward, et al., 1990)	
<i>Hapalemur griseus</i>	<i>Simple reaching</i>	Individual	(Stafford, Milliken, y Ward, 1993)	
Indridae	<i>Propithecus coquereli</i>	<i>Arboreal feeding</i>	Individual	(Milliken, et al., 2005)
		<i>Postural support</i>	Individual	(Milliken, et al., 2005)
		<i>Simple reaching</i>	Individual	(Mason, Wolfe, y Johnson, 1995)
	<i>Propithecus verreauxi</i>	<i>Arboreal feeding</i>	Individual	(Milliken, et al., 2005)
		<i>Postural support</i>	Individual	(Milliken, et al., 2005)
	<i>Propithecus tattersalli</i>	<i>Arboreal feeding</i>	Individual	(Milliken, et al., 2005)
		<i>Postural support</i>	Individual	(Milliken, et al., 2005)
<i>Indri indri</i>	<i>Postural support</i>	Individual	(Rigamonti, et al., 2005)	
Daubentonidae	<i>Daubentonia madagascariensis</i>	<i>Digit feed</i>	Individual	(Feistner, Price, y Milliken, 1994)
Galagidae	<i>Galago senegalensis</i>	<i>Hold</i>	Poblacional izquierda	(Sanford, et al., 1984)
		<i>Tapping</i>	Poblacional izquierda	(Sanford, et al., 1984)
		<i>Simple reaching</i>	Poblacional izquierda	(Sanford, et al., 1984)
		<i>Bipedal reaching</i>	Poblacional izquierda	(Sanford, et al., 1984)
		<i>Quadrupedal reaching</i>	Individual	(Sanford, et al., 1984)
	<i>Galago moboli</i>	<i>Simple reaching</i>	Poblacional derecha	(Larson, et al., 1989) (Dodson, et al., 1992)
	<i>Otolemur garnetii</i>	<i>Food reaching</i>	Individual	(Milliken, Stafford, Dodson, Pinger, y Ward, 1991)
		<i>Food holding</i>	Individual	(Milliken, et al., 1991)
		<i>Manipulation food</i>	Individual	(Milliken, et al., 1991)
<i>Manipulation food</i>		Individual	(Sanford, et al., 1984)	

Otra variable que modula la lateralidad manual en prosimios es la edad. Muchos estudios señalan que la intensidad de la preferencia manual se incrementa de la infancia a la madurez tanto en monos antropoides como en prosimios. Por ejemplo, en un estudio con 33 lémures negros [*Eulemur macaco*] (Forsythe y Ward, 1988) los individuos jóvenes preferían utilizar la mano izquierda en la recogida de comida mientras los adultos tendían a utilizar más la derecha. En un segundo estudio con 194 individuos de diez especies de lémures (Ward, et al., 1990) también se observó que la intensidad de las preferencias manuales se acentuaba con la edad de los individuos, de manera similar a lo que sucede en otras especies prosimias no lemúridas como el gálago mayor de Garnett [*Otolemur garnettii*] (Milliken, et al., 1991). En relación a la edad, los machos y las hembras de lémures pueden presentar patrones diferentes de lateralización, al observar que la influencia de la edad afecta más a hembras que a machos. A modo de ejemplo, en un estudio con una muestra de *Otolemur garnettii* se encontró que las hembras estaban áltamente lateralizadas hacia la derecha (Ward, 1991). También en sifakas se ha visto esta relación entre edad y sexo: los machos presentaban asimetrías manuales izquierdas para la alimentación y diestras para estabilidad postural de manera más consistente que las hembras (Milliken, et al., 2005). Factores como el dimorfismo sexual (Milliken, et al., 2005) y las hormonas [testosterona] (Geschwind y Galaburda, 1987) han sido propuestos para explicar esta interacción entre sexo y edad en estas especies.

Una última variable que puede tener una influencia sobre la lateralización manual es el rol que desempeña la boca en algunas especies de prosimios. Por ejemplo, se ha observado que *Galago moholi* está intensamente lateralizado en el uso de las manos y muestra poco interés en el uso de la boca para recoger comida. Sin embargo, *Microcebus murinus* prefiere utilizar la boca, dificultando la posibilidad de evaluar el uso de las manos en esta especie. Cuando ésta puede ser evaluada, su preferencia es menos intensa que en el caso de *Galago moholi* (Dodson, et al., 1992). Igual que en *M. murinus*, otras especies de prosimios como el sifaka (*Propithecus sp.*), el aye-aye (*Daubentonia madagascarensis*), el gálago mayor de Garnett (*Otolemur garnettii*), el lemur de cola anillada (*Lemur catta*) o el lemur enano de cola gruesa (*Cheirogaleus medius*) también prefieren utilizar más la boca que la mano en acciones relacionadas con la alimentación. De ahí que se haya argumentado que dicha característica podría estar atenuando la intensidad de las preferencias manuales en estas especies (Feistner, et al., 1994; Milliken, et al., 2005; Ward, 1995).

Figura 20: Imagen de *Microcebus lehilahysara*, una de las últimas especies de prosimios en las que se ha estudiado la lateralidad. Fuente: Wikivisual.



2.2.2.4. Lateralidad manual en monos del Nuevo Mundo (*Platyrrhini*)

Los primates platirrinos⁵⁸ están compuestos por un total de 4 familias (*Cebidae*, *Aotidae*, *Pitheciidae* y *Atelidae*) y un total de 16 géneros y 128 especies (Groves, 2005b) distribuidas exclusivamente en América Central y del Sur. Habitan fundamentalmente zonas tropicales húmedas y la mayoría de las especies son arborícolas y con patrones de actividad diurnos⁵⁹. Son primates de un tamaño medio con un rango que va de los 120-190 gramos del tití pigmeo (*Cebuella pygmaea*) a los 12-15 kilogramos del muriqui (*Brachyteles arachnoides*). Algunas especies de platirrinos poseen una cola prensil (familia *Atelidae*) que es utilizada como una quinta extremidad, siendo susceptible de estar lateralizada. La mayoría de especies poseen una dieta omnívora de frutas, insectos, flores, huevos, resinas, y pequeños mamíferos. Debido a sus hábitos arbóreos, resulta de especial interés estudiar y analizar los patrones de lateralización existentes en estas especies.

La mayor parte de los estudios sobre lateralidad manual en primates platirrinos se han llevado a cabo con especies de la familia *Cebidae*, mientras que los estudios con especies de las familias *Aotidae* o *Pitheciidae* son prácticamente inexistentes hasta la fecha. Dentro de *Cebidae*, son los estudios con capuchinos (género *Cebus*) y en ambientes cautivos los que más abundan. Este hecho puede ser debido en parte a que las especies del género *Cebus* son inusuales dentro de los primates del Nuevo Mundo. En primer lugar, disponen de un encéfalo de gran tamaño (especialmente un neocórtex desarrollado) (Bortoff y Strick, 1993). En segundo lugar, son los únicos platirrinos que poseen un pulgar móvil y la capacidad para mover los dedos independientemente (Costello y Frigaszy, 1988). Además, los capuchinos pueden manipular los objetos utilizando tanto la prensión de precisión como la de no precisión, siendo grandes forrajeadores de alimentos vegetales difíciles de conseguir y accediendo a recursos tróficos animales a través de una estrategia de caza coordinada y cooperativa (Ferreira, Resende, Mannu, Ottoni, y Izar, 2002; Young, Fedigan, y Addicott, 2008). Finalmente, también se ha documentado recientemente la utilización de instrumentos en libertad - como piedras para abrir nueces - en diferentes especies de capuchinos (Liu, et al., 2009; Ottoni y Izar, 2008; Rodrigues Canale, Guidorizzi, Martins Kierulff, y Rodrigues Gatto, 2009; Visalberghi, et al., 2009). Así, se convierten en unas

⁵⁸ Suborden *Haplorrhini*, infraorden *Simiiformes*, pavorden *Platyrrhini*.

⁵⁹ A excepción de las especies pertenecientes al género *Aotus*, que presentan hábitos nocturnos.

especies modelo muy interesantes tanto desde el punto de vista de capacidad cognitiva como manipulativa para el estudio de la lateralidad manual.

Figura 21: *Cebus libidinosus* preparado para realizar *nut cracking*.
Crédito: Thomas Pickering (University of Georgia)



En los monos del Nuevo Mundo se ha observado la presencia de asimetrías a nivel individual, principalmente en tareas simples como *carrying*⁶⁰ (Westergaard, Haynie, Lundquist, y Suomi, 1999a), *food holding*⁶¹ (Hook y Rogers, 2000) o *simple reaching/food reaching*⁶² (de Sousa, Xavier, da Silva, de Oliveira, y Yamamoto, 2001; King y Landau, 1993; Roney y King, 1993). A nivel poblacional, las principales evidencias se han detectado en tareas de tipo más complejo, actividades bimanuales o en aquellas que requieren reajustes posturales. En concreto, algunas especies del nuevo mundo presentan asimetrías diestras a nivel poblacional para *hole reaching task*⁶³ y *horizontal panel task*⁶⁴ (Spinozzi y Truppa, 1999b),

⁶⁰ Llevar o transportar.

⁶¹ Sostener el alimento.

⁶² Recoger un Item de comida y llevarlo a la boca.

⁶³ La tarea consiste en un aparato de metal con una apertura cuadrada en el centro. En cada ensayo se coloca un cacahuetes en la apertura central y se registra la mano utilizada para recoger el alimento.

retrieving food while vertically clinging to wire⁶⁵ (King y Landau, 1993), o *sequential bimanual coordination*⁶⁶ (Spinozzi y Truppa, 2002). En *spontaneous grasping*⁶⁷, *self-touching*⁶⁸ y otras actividades simples de tipo cotidiano también se ha observado una lateralización diestra poblacional en *Saguinus oedipus* (Diamond y McGrew, 1994; King, 1995) y en *Cebus apella* (Westergaard, Kuhn, y Suomi, 1998b), y zurda en *Cebus albifrons* (Westergaard, Wagner, y Suomi, 1999b) y *Saimiri sciureus* (King y Landau, 1993), para *quadrupedal reaching* y *reaching postural adjustment*⁶⁹ respectivamente. Sin embargo, en ocasiones en tareas complejas bimanuales y con requerimientos posturales se han encontrado preferencias individuales pero no poblacionales, principalmente con *Cebus apella*, aunque también con *Saimiri sciureus*, en la *tray task*⁷⁰ (Spinozzi, Truppa, y Lagana, 2004), la *tube task*⁷¹ (Phillips y Sherwood, 2005; Spinozzi, Laganà, y Truppa, 2007), *tool use* (Westergaard, et al., 1999a), *vertical panel task*⁷² (Spinozzi y Truppa, 1999b) y *bipedal reaching* (King y Landau, 1993).

Panger (1998) en uno de los pocos estudios disponibles con platirrinos en libertad, evaluó la lateralidad manual de 58 monos capuchinos (*Cebus capucinus*) en Costa Rica. Se recogieron datos sobre cinco comportamientos que son parte del repertorio habitual de la especie en libertad y que diferían en la dificultad de manipulación. Estas conductas fueron: *reach*⁷³, *tap*⁷⁴, *carry*⁷⁵, *grab*⁷⁶ y *object-substrate use*⁷⁷. Los resultados indicaron que para las

⁶⁴ La tarea consiste en un aparato con paneles transparentes de plexiglás con dos aperturas simétricas en los laterales. El panel está montado sobre un soporte de metal con una apertura cuadrada en el centro. El panel puede deslizarse lateralmente en ambas direcciones a través de una maneta de plástico. El animal debe mover lateralmente el panel hacia la derecha o la izquierda para obtener en cada ensayo un cacahute que se coloca en el centro.

⁶⁵ Tarea que consiste en recuperar un ítem de alimento mientras el sujeto permanece agarrado a la valla de alambre.

⁶⁶ Comportamiento secuencial en el contexto de la *box task* que implica 2 actos seguidos.

⁶⁷ Equivalente al *simple reaching* o recogida simple de alimento, de forma espontánea y en un contexto no experimental.

⁶⁸ Tocarse a sí mismo.

⁶⁹ Tarea de recogida simple o alcance de ítems que requiere un reajuste postural.

⁷⁰ Tarea que consiste en recuperar alimento de una bandeja colocada dentro de una caja y que requiere una prensión de precisión.

⁷¹ Tarea que consiste en un tubo de plástico con alimento en el interior y en el que los sujetos deben introducir un dedo para extraer el alimento, mientras que con la otra mano sujetan el tubo. En el caso de Spinozzi et al. (2007) el tubo se fija dentro de una caja de plexiglás y la acción que realiza el animal es unimanual en lugar de bimanual.

⁷² Tarea que consiste en un aparato con un panel transparente de plexiglás que se desliza y con una única apertura cuadrada. Utiliza el mismo sistema que el panel horizontal. El animal debe mover verticalmente el panel hacia arriba o hacia abajo para obtener en cada ensayo un cacahute que se coloca en el centro.

⁷³ Recoger un ítem de alimento (p.e. una planta o insecto) con un movimiento firme y lento de manera unimanual.

⁷⁴ El individuo utiliza la punta de sus dedos para golpear un objeto (rama o fruto), normalmente de manera repetitiva para verificar si hay insectos, larvas o la madurez de la fruta.

⁷⁵ Un individuo transporta un objeto en las manos o en la boca más de un metro.

⁷⁶ Recoger un ítem de alimento (p.e. un insecto) del substrato realizando un movimiento rápido con una mano.

conductas *reach*, *tap* y *grab*, los sujetos no presentaban ningún tipo de preferencia individual o poblacional. Es decir, los sujetos de la muestra utilizaban indistintamente la mano derecha o izquierda a la hora de realizar cada una de estas tareas. Para *object-use* la autora sí que detectó preferencias a nivel poblacional, y tan sólo en la conducta de *carry* las preferencias fueron de tipo poblacional y hacia la derecha. Una de las razones expuestas para argumentar la dominancia manual diestra en *carrying* fue que en la mayoría de ocasiones esta conducta requería un reajuste postural: la locomoción trípoda que a menudo se asocia a *carrying* se supone menos estable que la locomoción cuadrúpeda habitual que presentan los capuchinos. Otra variable que pudo influenciar en los resultados fue la edad, igual que en el caso de los prosimios (Ward, et al., 1990). En los capuchinos, la autora observó que para la conducta de *carry* los adultos utilizaban más la mano derecha y menos la boca que los individuos juveniles. De hecho, y tal como también sucedía en prosimios (Feistner, et al., 1994; Milliken, et al., 2005), esta desvinculación del uso de la boca podría estar influyendo en el incremento de las preferencias manuales (poblacionales hacia la derecha en el caso de este estudio). Finalmente, la tarea también parece influir sobre la expresión de la lateralidad manual. En primer lugar, las tareas de forrajeo evaluadas (*reach* y *tap*), que no requerían ni reajustes posturales ni capacidades de manipulación compleja, no presentaron ningún tipo de preferencia significativa. La autora argumenta que la distribución aleatoria de los items de alimento explicaría estos resultados negativos. En segundo lugar, en tareas que no requerían habilidades manipulativas finas, pero sí un incremento en los reajustes posturales (*carrying*), se detectaba una asimetría grupal en la mano derecha. Finalmente, en tareas que requerían habilidades manipulativas de precisión, pero no reajustes posturales (*object-use*), aparecían fuertes asimetrías a nivel individual pero no poblacional. Posteriormente, en un segundo estudio en el que se analizaron 213 casos de *carrying* en una muestra de capuchinos de cara blanca (*Cebus capucinus*) en Panamá (Panger y Wolfe, 2000), los autores encontraron que tres de los nueve sujetos estaban lateralizados (2 diestros, 1 zurdo, 6 ambipreferentes), lo que parecería indicar que los capuchinos salvajes tienen leves preferencias individuales y poblacionales.

Recientemente, se han aportado resultados sobre *Cebus capucinus* que parecen contradecir, o al menos no estar totalmente de acuerdo con los aportados por Panger (1998)⁷⁸. En uno

⁷⁷ Un sujeto machaca, frota o fricciona unimanual o bimanualmente un objeto contra el substrato (rama o roca).

⁷⁸ La principal crítica reside en el hecho de que tres de los cinco capuchinos lateralizados para el uso de objetos fueron observados manipulando objetos tan sólo en siete ocasiones o menos. Además, debido a la naturaleza del trabajo de campo no fue posible controlar el tamaño o el tipo de objeto utilizado para frotar o friccionar, o la estabilidad del apoyo que el individuo estaba adoptando.

de los pocos experimentos de campo documentados, Garber, Gomes y Bicca-Marques (2008) estudiaron a dos poblaciones de monos capuchinos: 16 capuchinos de cara blanca (*Cebus capucinus*) en Costa Rica, y 8 capuchinos negros (*Cebus nigrinus*) del sur de Brasil. Los dos grupos de individuos fueron evaluados en un conjunto de tareas que consistía en: (1) levantar una hoja para dejar ver una recompensa oculta de alimento⁷⁹, (2) agarrar la recompensa de alimento⁸⁰ y (3) manipular pasadores colocados en una caja de plexiglás para acceder a una recompensa de alimento⁸¹. Para las tres tareas tan sólo fueron consideradas aquellas acciones que se realizaban únicamente con una mano (unimanuales), ya que las acciones bimanuales tan sólo supusieron menos del 1% del total. Los resultados indicaron que para las dos primeras tareas (levantar hoja y recoger recompensa) se detectaban preferencias individuales pero no poblacionales para ambas especies. En la tercera tarea (manipular pasadores) los capuchinos de cara blanca utilizaron la mano derecha en el 67,5% de las ocasiones, y en los capuchinos negros el porcentaje de uso de la mano derecha fue del 54,9%. Los autores detectaron, por tanto, preferencias poblacionales diestras en la manipulación de pasadores, lo que indicaría que es una tarea que requiere un mayor control motor de precisión que las dos primeras.

Si bien como hemos visto de nuevo la complejidad de la tarea y los factores posturales parecen influenciar en parte en los resultados obtenidos, algunos autores aluden más a las características etoecológicas propias de una especie (o género) como determinante fundamental de estos resultados. Desde este punto de vista, Singer y Schwibbe (1999) estudiaron a 45 individuos de los géneros *Callithrix* (*C. jacchus*, n=4; *C. penicillata*, n=8; *C. geoffroyi*, n=4), *Saguinus* (*S. oedipus*, n=8; *S. labiatus*, n=2; *S. imperator*, n= 3) y *Leontopithecus* (*L. rosalia*, n=6; *L. chrysomelas*, n=6; *L. chrysopygus*, n=3) en cinco tareas que diferían en la modalidad sensorial, requerimientos posturales y complejidad de la tarea⁸². El objetivo era ver cómo las propias diferencias en comportamiento postural y en la conducta de forrajeo influían en la expresión de la lateralidad manual de estas especies, más que evaluar las preferencias poblacionales (y su dirección) en cada uno de los géneros. Por un lado, los autores detectaron diferencias en las preferencias manuales entre *Callithrix* (zurdas) y *Leontopithecus* (diestras). Por otro lado, observaron que los individuos del género *Saguinus*

⁷⁹ *Picking up a large leaf.*

⁸⁰ *Seizing a food reward.*

⁸¹ *Manipulating a wooden dowel.*

⁸² Las tareas evaluadas fueron: (1) tarea familiar de recogida simple; (2) tarea novedosa de recogida simple; (3) tarea visuoespacial de recogida simple en una posición cuadrúpeda; (4) tarea de manipulación extractiva; y (5) tarea visuoespacial de recogida simple en una posición vertical.

presentaban una distribución más simétrica entre zurdos y diestros. Los autores atribuyeron estos resultados a las propias diferencias de género en la conducta postural y de forrajeo, presentando además una pauta filogenética en la lateralidad manual. La alimentación a base de exudados y su posicionamiento vertical estarían asociados principalmente a las especies del género *Callithrix*, requiriendo un uso de la mano derecha para dar soporte postural y de la mano izquierda para realizar una tarea de tipo visuoespacial. Sin embargo, en especies más cuadrúpedas (*Saguinus* y *Leontopithecus*) la mano derecha podría especializarse en otro tipo de tareas más que en aguantar el peso del cuerpo.

Figura 22: Caja de plexiglás con pasadores utilizada en el experimento de campo sobre lateralidad manual de Garber et al.(2008) con *Cebus*.



Como vemos, muchos de los resultados (Tabla 12) sobre la lateralidad manual de los primates platirinos son divergentes y en algún caso inconsistentes. Uno de los principales problemas que encontramos al interpretar globalmente estos resultados es que existe una ausencia de procedimientos comunes de evaluación de la lateralidad manual entre especies y en una misma especie. Esta necesidad de utilizar un marco común de trabajo para poder

comparar estudios y comprender mejor la evolución de la lateralidad manual viene siendo un procedimiento que algunos autores comienzan a aplicar. A partir de esta premisa, son principalmente dos las tareas experimentales utilizadas en las réplicas: la *simple reaching* (tarea de tipo simple y unimanual) y la *tube task* (tarea bimanual coordinada de tipo complejo). Aunque la utilización de ambas tareas se ha aplicado fundamentalmente en chimpancés (Hopkins, 1995; Hopkins, Russell, Hook, Braccini, y Schapiro, 2005c) y otras especies del Viejo Mundo (Vauclair, Meguerditchian, y Hopkins, 2005), algunos autores han comenzado a llevar a cabo este tipo de estudios con especies del Nuevo Mundo (Lilak y Phillips, 2008), fundamentalmente con *Cebus*. A modo de ejemplo, Meunier y Vauclair (2007) estudiaron una muestra de 13 capuchinos de cara blanca (*Cebus capucinus*) en la que se evaluaron las tareas de *simple reaching* y *tube task*. Los resultados fueron consistentes con estudios similares anteriores, encontrando que para ambas tareas los sujetos presentaban fuertes preferencias individuales aunque no poblacionales. También detectaron que las preferencias individuales para la tarea bimanual eran consistentes en el tiempo (re-test realizado 17 meses después del test) y que la intensidad de las preferencias en esta tarea era superior que en la tarea de recogida simple de alimento.

A modo de resumen, los monos del Nuevo Mundo parecen mostrar una mayoría de preferencias individuales para tareas simples y diarias, aunque para aquellas que requieren reajustes posturales, y una coordinación bimanual o de secuenciación de movimientos, se detectan preferencias diestras poblacionales.

Tabla 12: Evidencias de lateralización manual en monos del Nuevo Mundo (Familia *Cebidae*, subfamilia *Saimiriinae*).

Familia	Subfamilia	Especie	Tarea	Nivel de Preferencia	Estudio
Cebidae	<i>Saimiriinae</i>	<i>Saimiri sciureus</i>	<i>Bipedal reaching</i>	Individual	(King y Landau, 1993)
			<i>Catch live prey</i>	Poblacional izquierda	(King y Landau, 1993)
			<i>Simple reaching</i>	Individual	(Roney y King, 1993)
			<i>Retrieving food while vertically clinging to wire</i>	Poblacional derecha	(King y Landau, 1993)

Tabla 13: Evidencias de lateralización manual en monos del Nuevo Mundo (Familia *Cebidae*; subfamilia *Cebinae*).

Familia	Subfamilia	Especie	Tarea	Nivel de Preferencia	Estudio
Cebidae	Cebinae	<i>Cebus albifrons</i>	<i>Quadrupedal reaching</i>	Poblacional izquierda	(Westergaard, et al., 1999b)
		<i>Cebus apella</i>	<i>Carrying</i>	Individual	(Westergaard, et al., 1999a)
			<i>Hole reaching task</i>	Poblacional derecha	(Spinozzi y Truppa, 1999b)
			<i>Horizontal panel task</i>	Poblacional derecha	(Spinozzi y Truppa, 1999b)
			<i>Tool use</i>	Individual	(Westergaard, et al., 1999a)
			<i>Self-touching</i>	Poblacional derecha	(Lilak y Phillips, 2008) (Westergaard, et al., 1998b)
			<i>Sequential bimanual coordination</i>	Poblacional derecha	(Spinozzi y Truppa, 2002)
			<i>Tray task</i>	Individual	(Spinozzi, et al., 2004)
			<i>Tube task</i>	Individual	(Spinozzi, et al., 2007)
				Poblacional derecha	(Phillips y Sherwood, 2005) (Lilak y Phillips, 2008) (Fragaszy y Mitchell, 1990) (Limongelli, Sonetti, y Visalberghi, 1994) (Westergaard y Suomi, 1993; Westergaard y Suomi, 1996a) (Spinozzi, Castorina, y Truppa, 1998)
			<i>Vertical panel task</i>	Individual	(Spinozzi y Truppa, 1999b)
			<i>Simple reaching</i>	Individual	(Lilak y Phillips, 2008)
			<i>Invertebrate foraging</i>	Individual	(Lilak y Phillips, 2008)
			<i>Box task</i>	Individual	(Lilak y Phillips, 2008)
			<i>Finger log</i>	Individual	(Lilak y Phillips, 2008)
			<i>Haptic task</i>	Poblacional izquierda	(Lacreuse y Fragaszy, 1996)
		<i>Visually-guided reaching</i>	Poblacional derecha	(Parr, Hopkins, y de Waal, 1997) (Spinozzi y Cacchiarelli, 2000) (Spinozzi y Cacchiarelli, 2000)	
		<i>Cebus capucinus</i>	<i>Carry</i>	Poblacional derecha	(Panger, 1998)
			<i>Object-use</i>	Individual	(Panger, 1998)
			<i>Picking up leaf</i>	Individual	(Garber, et al., 2008)
			<i>Seizing food reward</i>	Individual	(Garber, et al., 2008)
			<i>Manipulating dowel</i>	Poblacional derecha	(Garber, et al., 2008)
			<i>Simple reaching</i>	Individual	(Meunier y Vauclair, 2007)
<i>Tube task</i>	Individual		(Meunier y Vauclair, 2007)		
<i>Cebus nigrinus</i>	<i>Picking up leaf</i>	Individual	(Garber, et al., 2008)		
	<i>Seizing food reward</i>	Individual	(Garber, et al., 2008)		
	<i>Manipulating dowel</i>	Poblacional derecha	(Garber, et al., 2008)		

Tabla 14: Evidencias de lateralización manual en monos del Nuevo Mundo (Familia *Cebidae*; subfamilia *Callitrichinae*; Familia *Atelidae*; Familia *Pitheciidae*).

Familia	Subfamilia	Especie	Tarea	Nivel de Preferencia	Estudio	
Cebidae	Callitrichinae	<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i>	Feeding	Individual	(Bicca-Marques, Nunes, y Schacht, 1998)	
			Feeding	Poblacional derecha	(Bicca-Marques, et al., 1998)	
		<i>Saguinus oedipus</i>	Dayly activities ⁸³	Poblacional derecha	(Diamond y McGrew, 1994)	
			Simple reaching	Individual	(Roney y King, 1993)	
			Spontaneous grasping	Poblacional derecha	(King, 1995)	
		<i>Callitrix jacchus</i>	Visuospatial reaching	Individual	(King, 1995)	
				Food holding	Individual	(Hook y Rogers, 2000)
			Simple reaching	Individual	(de Sousa, et al., 2001)	
			Reaching with postural demands	Individual	(Box, 1977) (Hook y Rogers, 2008) (Hook y Rogers, 2008)	
		Atelidae	Atelinae	<i>Ateles geoffroy</i>	Increased visuospatial demand	Individual
	Feeding				Individual	(Cameron y Rogers, 1999)
	Leading limb (leaping)				Individual	(Laska, 1996)
	Leading limb (landing)				Individual	(Hook y Rogers, 2002)
	Atelidae	Atelinae	<i>Ateles geoffroy</i>	Haptic discrimination task	Poblacional izquierda	(Hook y Rogers, 2002)
Food reaching				Poblacional izquierda	(Laska, 1996)	
Pitheciidae	Callicebinae	<i>Callicebus cupreus</i>	Feeding	Individual	(Bicca-Marques, et al., 1998)	

⁸³ retrieve, hold, carry, self groom, social groom, hit

2.2.2.5. Lateralidad manual en Monos del Viejo Mundo (*Catarrhini*, *Cercopithecidae*)

Los monos del Viejo Mundo (MVM) pertenecen al parvorden *Catarrhini* y forman la familia de los cercopitécidos (*Cercopithecidae*) del orden Primates. Comprenden un total de 21 géneros y 132 especies aproximadamente (Groves, 2005b). Se distribuyen por África, India y sureste de Asia y habitan un rango diverso de ecosistemas como selva densa tropical primaria, bosques secundarios, bosques terciarios (formaciones heliófilas), pasando por hábitats inundados, zonas semiáridas y sabanas. Tan sólo una especie se mantiene en Europa en la zona de Gibraltar (*Macaca sylvanus*). Los MVM se dividen en dos subfamilias: cercopitecinos (*Cercopithecinae*) y colobinos (*Colobinae*). Los cercopitecinos tienen sacos maxilares que usan para almacenar comida. La mayoría de especies presentan un patrón alimenticio fundamentalmente frugívoro, aunque encontramos algunas pocas especies filófagas (de la subfamilia *Colobinae*) que presentan estómagos especializados en la digestión de vegetales, como los rumiantes. Todas las especies de MVM son diurnas igual que los platirrinos (a excepción del género *Aotus*). Sus hábitos oscilan de las especies arbóreas (*Colobinae*) a las totalmente terrestres (p.e. *Papio spp*), siendo por lo general más terrestres en sus hábitos que las especies americanas. En el caso de algunas especies de colobinos sus manos no tienen pulgares o son muy pequeños. Por lo general, las dimensiones de los MVM son mayores que las del resto de los primates oscilando de los 0,7-1,3 kg del talapoin (*Miopithecus talapoin*), a los 50kg del mandril (*Mandrillus sphinx*). Dada su proximidad filogenética con el ser humano, sus capacidades manipulativas muy mejoradas respecto al resto de primates no humanos, la complejidad de su vida social y sus elevados índices de encefalización, resultan especialmente cruciales para comprender cuál ha podido ser la evolución de la lateralización en aquel grupo de especies del que nos separa un ancestro común hace unos 25-30 m.a.

Como veremos a continuación, la mayor parte de estudios que se han llevado a cabo con los MVM se han centrado en especies que pertenecen a la subfamilia *Cercopithecinae*, siendo realmente escasos los trabajos realizados con los colobinos (subfamilia *Colobinae*). Igualmente, la mayor parte de investigaciones se han realizado en ambientes cautivos, que ofrecen un mayor control sobre las variables de estudio, siendo mucho menos numerosos los realizados en libertad. Una de las principales limitaciones los trabajos con estas especies, en primer lugar, la ausencia de estudios sistemáticos con colobinos, donde resultaría crucial ver el papel que la morfología del dedo pulgar tendría sobre la lateralidad

manual. De hecho, en algunas especies de colobinos se han observado elevadas tasas de ambilateralidad (Wells, 2002). En segundo lugar, los pocos estudios con primates arbóreos en libertad, que podrían ser cruciales para comprender el rol que tanto la postura como la inestabilidad postural ejercen sobre la lateralización manual. Este último aspecto resulta de vital importancia a la hora de poder verificar la hipótesis del origen postural que posteriormente desarrollaremos (MacNeilage, et al., 1987).

Figura 23: Ausencia de dedo pulgar en colobo rojo de Zanzíbar (*Procolobus badius kirkei*). Crédito: Robert D. Siegel (Stanford University)



En los monos del Viejo Mundo se ha observado la presencia de asimetrías a nivel individual tanto en tareas simples y espontáneas como en tareas más complejas⁸⁴ o de tipo experimental. En el primero de los casos (las tareas de tipo simple) diversos estudios han observado preferencias individuales en el uso de las manos en conductas relacionadas con la alimentación y la recogida de alimento en especies como el langur jaspeado [*Pygathrix nemaeus*] (Smith y Scollay, 2001), el langur hanumán [*Semnopithecus entellus*] (Mittra, Fuentes,

⁸⁴ Consideraremos aquellas que requieren un reajuste postural durante su realización, una coordinación bimanual, o son de tipo comunicativo.

y McGrew, 1997), el colobo negro y blanco [*Colobus guereza*] (Wells, 2002), el mono verde [*Chlorocebus aethiops*] (Harrison y Byrne, 2000), el langur cola de cerdo [*Simias concolor*] (Miller y Paciulli, 2002), el macaco de berbería [*Macaca sylvanus*] (Schmitt, Melchisedech, Hammerschmidt, y Fischer, 2008), el langur dorado [*Rhinopithecus roxellana*] (Zhao, Ji, Watanabe, y Li, 2007), o el papión oliva [*Papio anubis*] (Vauclair, et al., 2005). También en otro tipo de tareas simples relacionadas con el comportamiento del día a día se han evidenciado asimetrías individuales en el langur dorado [*Rhinopithecus roxellana*] (Zhao, Li, y Watanabe, 2008b), el mangabey de boina roja [*Cercocebus torquatus torquatus*] (Blois-Heulin, Guitton, Nedellec-Bienvenue, Roparts, y Vallet, 2006), el mono de Brazza [*Cercopithecus neglectus*] (Schweitzer, Bec, y Blois-Heulin, 2007), el mono de Campbell [*Cercopithecus campbelli campbelli*] (Chapelain, Bec, y Blois-Heulin, 2006), o el mono húsar [*Erythrocebus patas*] (Teichroeb, 1999).

En el segundo caso (las tareas de tipo complejo) diversos estudios han observado preferencias individuales manuales en comportamientos bimanuales relacionados con la alimentación en el mono verde [*Chlorocebus aethiops*] (Harrison y Byrne, 2000) y en el langur dorado [*Rhinopithecus roxellana*] (Zhao, et al., 2007). En tareas experimentales que requieren la acción bimanual coordinada de las manos, como la *box task*, la *tray task*, la *ball task* o la *tube task*, las asimetrías individuales se han observado en especies como el mono de Brazza [*Cercopithecus neglectus*] (Trouillard y Blois-Heulin, 2005), el mangabey de boina roja [*Cercocebus torquatus torquatus*] (Blois-Heulin, et al., 2006), el mangabey de mejillas grises [*Lophocebus albigena*] (Blois-Heulin, Bernard, y Bec, 2007) o el macaco de Berbería [*Macaca sylvanus*] (Schmitt, et al., 2008). Finalmente, en otro tipo de tareas con requerimientos posturales específicos [*Cercopithecus campbelli campbelli*] (Chapelain, et al., 2006); *Macaca fuscata* (Leca, Nahallage, Gunst, y Huffman, 2008)] o de tipo comunicativo [*Papio anubis* (Méguerditchian y Vauclair, 2009)] las preferencias encontradas también han sido de tipo individual.

Por otro lado, las evidencias de lateralización poblacional en estas especies se presentan mayormente en tareas donde se requiere una coordinación bimanual, un reajuste postural o una comunicación gestual, aunque en menor medida también la encontramos en otro tipo de tareas simples y espontáneas. Pero, mientras que en el primer caso la dirección de la lateralización es hacia la derecha (en la mayoría de casos), en el segundo es hacia la

izquierda. A modo de ilustración, en las ocasiones en las que se han observado preferencias poblacionales en tareas simples, éstas se han circunscrito a diferentes especies de macacos y sobre todo en la tarea de recogida simple de alimento [*Macaca fuscata* (Itani, 1957); *Macaca mulatta* (Westergaard, Lussier, y Higley, 2001); *Macaca nemestrina* (Westergaard, et al., 2001)] aunque también en otro tipo de comportamientos espontáneos que incluyen conductas como proximidad, acicalamiento, sumisión y agresión [*Macaca mulatta* (Westergaard, et al., 2004)], con una direccionalidad izquierda. La única excepción de preferencias poblacionales diestras en comportamientos espontáneos unimanuales la encontramos en *Lophocebus albigena* (Blois-Heulin, et al., 2007). Sin embargo, para aquellas tareas con una mayor complejidad las preferencias poblacionales encontradas han sido fundamentalmente hacia la derecha. Éste es el caso de tareas experimentales como la *tray task* [*Cercocebus torquatus torquatus* (Blois-Heulin, et al., 2006); *Lophocebus albigena* (Blois-Heulin, et al., 2007)], la *tube task* [*Macaca mulatta* (Westergaard y Suomi, 1996a); *Papio anubis* (Vauclair, et al., 2005)], o la *wire-net task* [*Cercopithecus neglectus* (Trouillard y Blois-Heulin, 2005)], aunque también la direccionalidad es diestra en otras tareas con requerimientos posturales [*Cercocebus torquatus torquatus* (Blois-Heulin, et al., 2006); *Lophocebus albigena* (Blois-Heulin, et al., 2007)] o comunicativos [*Papio anubis* (Méguerditchian y Vauclair, 2006)] con algunas excepciones hacia la izquierda en la locomoción trípoda [*Lophocebus albigena* (Blois-Heulin, et al., 2007)] o la *tube task* [*Cercopithecus neglectus* (Schweitzer, et al., 2007)].

Figura 24: Esquema de tareas experimentales complejas utilizadas en la evaluación de la lateralidad manual: *Box task* (izquierda) y *tray task* (derecha). Tomado de Blois-Heulin et al. (2006).

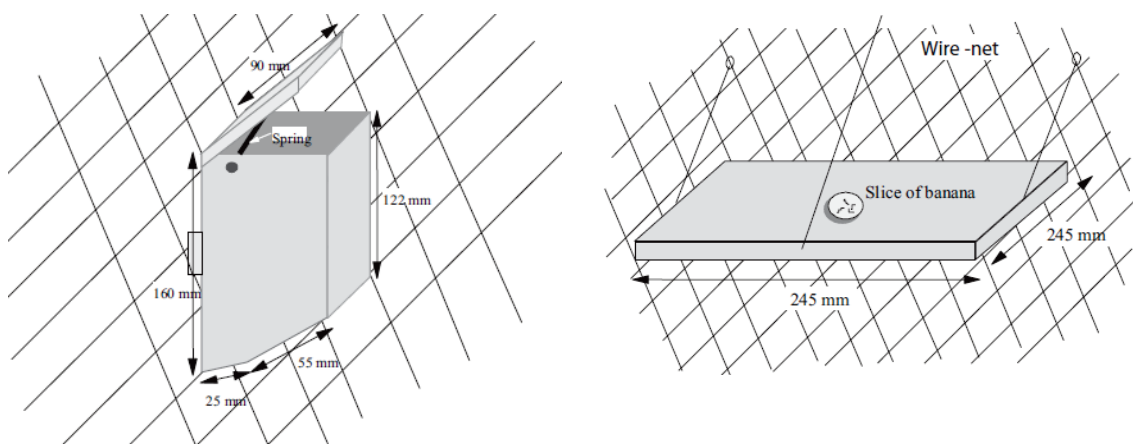
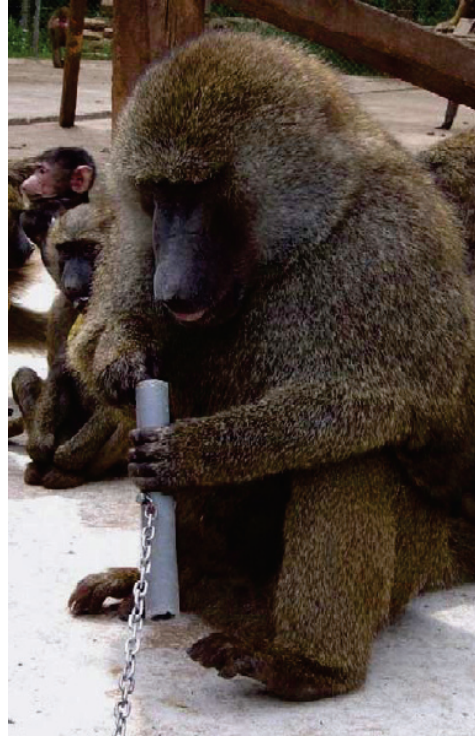


Figura 25: Babuino llevando a cabo una acción bimanual coordinada durante la *tube task*. Tomado de Vauclair et al. (2005).



En el apenas estudiado langur dorado (*Rhinopithecus roxellana*) recientemente se han llevado a cabo tres interesantes estudios en libertad, dos de ellos sobre preferencias manuales (Zhao, Gao, Li, y Watanabe, 2008a; Zhao, et al., 2007) y un tercero sobre preferencias de tipo podal (Zhao, et al., 2008b). En el primero de los trabajos (Zhao, et al., 2007) se estudiaron las preferencias manuales en dos comportamientos: uno de tipo unimanual (recogida de alimento) y otro bimanual (agarre de la hembra para la cópula) en 14 individuos de la Reserva Natural de Zhouzhi (China). Para el primero de los comportamientos siete individuos fueron clasificados como zurdos (50%), dos como diestros (14%) y cinco como ambipreferentes (36%), no encontrándose preferencias a nivel grupal (aunque sí una tendencia hacia el uso de la mano izquierda), ni diferencias en función del sexo ni en la dirección ni en la intensidad de la preferencia. Para la segunda de las conductas, todos los machos de la muestra (n=6) estaban lateralizados (4 zurdos y 2 diestros), no encontrándose tampoco asimetrías a nivel grupal. En el caso de cinco

individuos a los que se les pudo evaluar en ambas conductas, todos presentaban la misma dirección de la preferencia manual teniendo en cuenta el índice de lateralidad⁸⁵. Los resultados sugieren que las preferencias manuales tanto en las acciones unimanuales como bimanuales en el mono dorado son específicas al individuo más que al grupo, tal como también se ha encontrado en otras especies de colobinos (Miller y Paciulli, 2002; Mittra, et al., 1997; Wells, 2002); y también que las acciones bimanuales generan una mayor intensidad en las preferencias que la unimanuales. En un segundo estudio (Zhao, et al., 2008a) se estudiaron las preferencias laterales para dos conductas en 10 díadas madre-cría: succión durante la lactancia⁸⁶ y acunar a la cría⁸⁷. Para la primera de las conductas, 9 de los 10 neonatos presentaron preferencias a la hora de succionar un pezón, aunque no se dio a nivel poblacional. En el segundo caso, todas las madres mostraban preferencias a la hora de acunar a su cría, con una tendencia hacia la derecha aunque no a nivel poblacional. Si bien los resultados en relación a la conducta de sostener a la cría son consistentes con los encontrados en otras especies de monos del Viejo Mundo [*Macaca fuscata* (Haraiwa, 1981; Tanaka, 1989); *Macaca mulatta* (Jaffe, et al., 2006)], algunos autores han detectado preferencias diestras en el acunamiento a nivel poblacional [*Macaca mulatta* (Tomaszycki, Cline, Griffin, Maestripieri, y Hopkins, 1998); *Papio anubis* (Damerose y Hopkins, 2002)]. En tercer lugar, cabe destacar el primer y único estudio hasta la fecha sobre preferencias podales en monos del Viejo Mundo (Zhao, et al., 2008b). A pesar del creciente interés por el estudio de las preferencias podales en humanos y su relación con lateralizaciones funcionales como el lenguaje, ha existido una falta de atención respecto a lo que sucede en los primates no humanos. De hecho, los pocos estudios que se han realizado se han llevado a cabo con unas pocas especies de prosimios [*Varecia variegata* (Forsythe y Ward, 1987)], platirrinos [*Callithrix jacchus* (Hook y Rogers, 2002) y grandes simios [*Gorilla gorilla* (Heestand, 1986); *Pan paniscus* (Hopkins y de Waal, 1995); *Pan troglodytes* (Heestand, 1986; Hopkins, 2008; Morcillo, et al., 2006); *Pongo pygmaeus* (Cunningham, Forsythe, y Ward, 1989; Heestand, 1986)], pero en ningún caso con MVM. En el caso de prosimios y platirrinos las preferencias encontradas han sido de tipo individual mientras que en grandes simios han sido poblacionales. En el caso del mono dorado, en el que se estudiaron tanto la locomoción cuadrúpeda como bípeda, los resultados indicaron que en ambos casos las preferencias eran de tipo individual, siendo más intensa en la bípeda que en la cuadrúpeda.

⁸⁵ *Handedness index.*

⁸⁶ *Nipple preference.*

⁸⁷ *Maternal cradling.*

Figura 26: Conducta de acunamiento (*maternal cradling*) izquierdo en ejemplar salvaje de *Rhinopithecus roxellana*. Tomado de Zhao et al. (2008).



En conductas de tipo comunicativo, Meguerditchian y Vauclair (2006, 2009) han llevado a cabo recientes estudios en comportamientos gestuales con papiones oliva (*Papio anubis*) en cautividad. Esta aproximación comparada al estudio de los gestos comunicativos resulta de especial interés a la luz de la relación que pueda existir entre el origen del lenguaje, su lateralización, y las asimetrías en la comunicación gestual manual de las especies de primates no humanos, con el objetivo de contrastar la hipótesis del origen gestual del lenguaje⁸⁸ (Corballis, 2002; Vauclair, 2004). En el caso que nos ocupa, ambos estudios resultan de especial relevancia ya que son los únicos realizados en esta temática con una especie diferente al chimpancé (*Pan troglodytes*). En el primero de ellos (2006), se estudió el gesto comunicativo de *hand-slapping* en una muestra de 60 individuos alojados en el Centro

⁸⁸ Esta hipótesis será desarrollada más extensamente durante el capítulo 3.

de Primatología de Rousset (Francia). Los resultados indicaron que el 75% de la muestra presentaba preferencias significativas en este tipo de gesto, y de los sujetos lateralizados (n=45), en el 78% la preferencia era diestra y en el 22% zurda, evidenciando una lateralización diestra a nivel poblacional de manera significativa, siendo consistente con los datos obtenidos en chimpancés para gestos inter-específicos⁸⁹. En el segundo de los estudios (2009), se evaluaron dos tipos de acciones hasta la fecha no estudiadas: una de tipo comunicativo (pedir comida) y otra de tipo no comunicativo (*muzzle wiping*⁹⁰). En el primer caso se recogieron datos para 33 individuos y en el segundo para 72 individuos. Adicionalmente, en 19 babuinos se registraron las preferencias manuales para la conducta de recogida simple de alimento. Los resultados indicaron que mientras para la primera de las conductas (pedir comida) el 97% de los sujetos estaba lateralizado, existiendo una tendencia grupal hacia el uso de la mano derecha (65,5% diestros *versus* 36,5% zurdos) aunque no estadísticamente significativa. Estos resultados son comparables a los obtenidos por los mismos autores en la misma muestra para la conducta de “palmada” (58,5% diestros *versus* 16,5% zurdos), también de tipo comunicativo (Méguerditchian y Vauclair, 2006). Además, se observó que la conducta de “pedir comida” correlacionaba significativamente con la conducta comunicativa de “palmada”, pero no con otras conductas no comunicativas estudiadas previamente en la misma muestra como las acciones bimanuales coordinadas (*tube task*) o la recogida simple de alimento (*simple reaching*) (Vauclair, et al., 2005). Adicionalmente, para la segunda conducta (*muzzle wiping*) tan sólo el 25% estaba lateralizado (12,5% diestros *versus* 12,5% zurdos). Esta conducta no se correlacionaba con las de tipo comunicativo como “pedir comida” y “palmada”. En síntesis, lo que podemos ver es que en los babuinos diferentes gestos comunicativos muestran una pauta similar de preferencia manual pudiendo compartir el mismo sistema cerebral de procesamiento; en contraste, las acciones no comunicativas presentan pautas de lateralidad diferentes respecto a las comunicativas. De manera relevante, estos resultados parecerían sugerir que el sistema específico implicado en la producción de gestos comunicativos podría diferir del que se especializa en funciones exclusivamente motoras.

⁸⁹ Aquellos que realiza un primate de cualquier especie dirigido a un humano.

⁹⁰ *Muzzle wiping* es una conducta autodirigida manual que de manera espontánea realizan los babuinos y otras especies de primates. Consiste en frotar rápidamente con la mano la superficie del morro.

Figura 27: Conducta gestual comunicativa de *band-slapping* en babuínos. Tomado de Meguerditchian y Vauclair (2006).



Como resumen del apartado, lo que vemos es que los monos del Viejo Mundo presentarían una mayoría de preferencias diestras a nivel poblacional para tareas de tipo experimental y que requieren una coordinación bimanual de las manos, reajustes posturales o comunicación, y zurdas para otro tipo de tareas menos complejas y habituales para el individuo.

Tabla 15: Evidencias de lateralización manual en monos del Viejo Mundo, subfamilia *Cercopithecinae*.

Especie	Tarea	Nivel de Preferencia	Estudio
<i>Cercocebus torquatus torquatus</i>	<i>Bipedal task</i>	Poblacional derecha	(Blois-Heulin, et al., 2006)
	<i>Tray task</i>	Poblacional derecha	(Blois-Heulin, et al., 2006)
	<i>Box task</i>	Individual	(Blois-Heulin, et al., 2006)
	<i>Simple tasks</i>	Individual	(Blois-Heulin, et al., 2006)
<i>Cercopithecus aethiops</i>	<i>Bimanual detaching from fruit</i>	Individual	(Harrison y Byrne, 2000)
	<i>Termite feeding</i>	Individual	(Harrison y Byrne, 2000)
<i>Cercopithecus campbelli campbelli</i>	Conductas espontáneas ⁹¹	Individual	(Chapelain, et al., 2006)
	Tareas experimentales ⁹²	Individual	(Chapelain, et al., 2006)
<i>Cercopithecus neglectus</i>	<i>Box task</i>	Individual	(Trouillard y Blois-Heulin, 2005)
	<i>Tray task</i>	Individual	(Trouillard y Blois-Heulin, 2005)
	<i>Tube task</i>	Individual	(Trouillard y Blois-Heulin, 2005)
	<i>Tube task</i>	Poblacional izquierda	(Schweitzer, et al., 2007)
	<i>Ball task</i>	Individual	(Trouillard y Blois-Heulin, 2005) (Schweitzer, et al., 2007)
	<i>Wire-net task</i>	Poblacional derecha	(Trouillard y Blois-Heulin, 2005)
	Conductas espontáneas	Individual	(Schweitzer, et al., 2007)
<i>Erythrocebus patas</i>	<i>Spontaneous behaviour</i> ⁹³	Individual	(Teichroeb, 1999)
<i>Lophocebus albigena</i>	<i>Search for food</i>	Poblacional derecha	(Blois-Heulin, et al., 2007)
	<i>Put fruit down</i>	Poblacional derecha	(Blois-Heulin, et al., 2007)
	<i>Tripedal locomotion</i>	Poblacional izquierda	(Blois-Heulin, et al., 2007)
	<i>Bipedal task</i>	Poblacional derecha	(Blois-Heulin, et al., 2007)
	<i>Tray task</i>	Poblacional derecha	(Blois-Heulin, et al., 2007)
	<i>Box task</i>	Individual	(Blois-Heulin, et al., 2007)
<i>Macaca fuscata</i>	<i>Simple reaching</i>	Poblacional izquierda	(Itani, 1957)
	<i>Throwing</i>	Individual	(Leca, et al., 2008)
	<i>Nipple preference</i>	Individual	(Haraiwa, 1981) (Tanaka, 1989)
<i>Macaca mulatta</i>	<i>Simple reaching</i>	Poblacional izquierda	(Westergaard, et al., 2001)
	<i>Tube task</i>	Poblacional derecha	(Westergaard y Suomi, 1996a)
	<i>Nipple preference</i>	Individual	(Jaffe, et al., 2006)
	<i>Nipple preference</i>	Poblacional derecha	(Tomaszycki, et al., 1998)
<i>Macaca mulatta</i> ♀	Conductas espontáneas ⁹⁴	Poblacional izquierda	(Westergaard, et al., 2004)
<i>Macaca nemestrina</i>	<i>Simple reaching</i>	Poblacional izquierda	(Westergaard, et al., 2001)
<i>Macaca sylvanus</i>	<i>Unimanual food reaching</i>	Individual	(Schmitt, et al., 2008)
	<i>Box task</i>	Individual	(Schmitt, et al., 2008)
	<i>Tube task</i>	Individual	(Schmitt, et al., 2008)
<i>Papio anubis</i>	<i>Intraspecific gesture communication (hand slap)</i>	Poblacional derecha	(Méguerditchian y Vauclair, 2006)
	<i>Food beg gesture</i>	Individual (tendencia diestra)	(Méguerditchian y Vauclair, 2009)
	<i>Simple reaching</i>	Individual	(Vauclair, et al., 2005)
	<i>Tube task</i>	Poblacional derecha	(Vauclair, et al., 2005)
	<i>Nipple preference</i>	Poblacional derecha	(Damerose y Hopkins, 2002)

⁹¹ De los ocho comportamientos espontáneos evaluados en dos de ellos se detectaron preferencias diestras a nivel poblacional (*take out from mouth, hold to mouth*). El resto de comportamientos estudiados para los que tan sólo se detectaron preferencias individuales fueron: *take from other hand, drop, move aside, take a food item, change hand y put back*.

⁹² Las tareas experimentales evaluadas fueron: (1) recogida simple con variación de las demandas posturales: *biped, sat, clung y tripod*; (2) tareas con variación en la complejidad: *box y box without lid*.

⁹³ *Feeding, searching, agonistic, grooming*.

⁹⁴ Proximidad, grooming, sumisión, agresión.

Tabla 16: Evidencias de lateralización manual en monos del Viejo Mundo, subfamilia *Colobinae*.

Especie	Tarea	Nivel de Preferencia	Estudio
<i>Colobus guereza</i>	<i>Feeding</i>	Individual	(Wells, 2002)
<i>Pygathrix nemaeus</i>	<i>Eat</i>	Individual	(Smith y Scollay, 2001)
<i>Rhinopithecus roxellana</i>	<i>Bimanual mount reaching</i>	Individual	(Zhao, et al., 2007)
	<i>Maternal cradling</i>	Individual	(Zhao, et al., 2008a)
	<i>Unimanual food reaching</i>	Individual	(Zhao, et al., 2007)
<i>Semnopithecus entellus</i> ⁹⁵	<i>Eat</i>	Individual	(Mittra, et al., 1997)
<i>Simias concolor</i>	<i>Uncoordinated feeding</i>	Individual	(Miller y Paciulli, 2002)

⁹⁵ Anteriormente denominado *Presbytis entellus*.

2.2.2.6. Lateralidad manual en simios antropomorfos (*Catarrhini, Hominoidea*)

Los simios antropomorfos u hominoideos (superfamilia *Hominoidea*) están formados por dos familias (*Hylobatidae* y *Hominidae*) y cuenta con un total de 8 géneros y 22 especies⁹⁶ (Groves, 2005b). Los hilobátidos (*Hylobatidae*) viven en selva húmeda tropical o subtropical del sureste asiático⁹⁷ e incluyen a los gibones (géneros *Hylobates*, *Hoolock* y *Nomascus*) y a los siamangs (género *Symphalangus*). Difieren en cuanto a los grandes simios en su menor tamaño, en que forman parejas como unidad social permanente (monógamos), en su tipo de locomoción por braquiación y en que no construyen nidos. En el caso del siamang (*Symphalangus syndactylus*) cabe destacar que tiene dos dedos en cada mano que se han fusionado (de ahí el nombre de sindáctilo) y que su tamaño puede ser de hasta el doble del resto de gibones llegando a alcanzar los 23 kilogramos. Los homínidos (*Hominidae*) incluyen a las 6 especies de grandes simios (orangután de Borneo [*Pongo pygmaeus*]; orangután de Sumatra [*Pongo abelii*]; gorila occidental [*Gorilla gorilla*]; gorila oriental [*Gorilla beringei*]; chimpancé [*Pan troglodytes*]; y bonobo [*Pan paniscus*]), así como al ser humano (*Homo sapiens*). Los homínidos se agrupan a su vez en dos subfamilias: *Ponginae* (orangutanes) y *Homininae* (tribu *Gorillini* [gorilas] y tribu *Hominini* [chimpancés, bonobos y humanos]). A excepción de los humanos el resto se distribuyen por África Ecuatorial, Sumatra y Borneo. Son los más grandes entre todos los primates no humanos pesando de los 48 kg a los 270 kg. Tienen cerebros grandes y complejos, así como un comportamiento social, expresiones faciales y vocalizaciones también complejos. Todos ellos contruyen nidos o refugios para dormir y poseen largos periodos de crianza de la prole.

Los simios antropomorfos-hominoideos (SAH) son un modelo muy interesante para estudiar la evolución de la lateralidad manual humana. Son especies que filogenéticamente están muy cercanas al ser humano. De ahí que sea lógico pensar que el cerebro humano no apareciera *de novo* sino que hubiera tenido un precursor en el antecesor común de humanos y SAH. Además, es interesante estudiar a los SAH porque poseen una serie de características relevantes para estudiar la lateralidad manual: sus manos son similares a las de los humanos en términos morfológicos y funcionales (Byrne, Corp, y Byrne, 2001; Hamada, Chatani, Udono, Kikuchi, y Gunji, 2003; Hopkins, Cantalupo, Wesley, Hostetter, y Pilcher, 2002; Hopkins y Russell, 2004); pueden manufacturar y utilizar instrumentos

⁹⁶ Incluyendo a *Homo sapiens*.

⁹⁷ Su rango va del noreste de la India hasta Indonesia, sur de la China y las islas de Borneo, Sumatra y Java.

(Bermejo, et al., 1989; Boesch y Boesch, 1990; Breuer, et al., 2005; Humle y Matsuzawa, 2002; Pruetz y Bertolani, 2007; Watts, 2008; Whiten, et al., 1999); pueden utilizar la locomoción bípeda (Stanford, 2002; Videan y McGrew, 2001; Videan y McGrew, 2002); y exhiben algunas capacidades lingüísticas (Gardner y Gardner, 1969; Gardner y Gardner, 1975; Kellogg, 1968; Lyn y Savage-Rumbaugh, 2000; Taglialetta, Savage-Rumbaugh, y Baker, 2003). Finalmente, y como hemos visto anteriormente y veremos a continuación, el chimpancé presenta una serie de asimetrías neuroanatómicas que son realmente cercanas a las observadas en los humanos.

Figura 28: Manos de orangután (fig. izquierda; crédito: Jim Bruner) y de chimpancé.



Pero a pesar del interés evolutivo y comparativo que tiene este grupo de especies no ha sido hasta los últimos 15 años cuando se ha investigado su lateralidad manual de manera más intensa. No obstante, es bien cierto que la proporción de estudios realizados con chimpancés en comparación con el resto de SAH es muy desigual. Son escasos los trabajos realizados con hilobátidos (y apenas con un par de especies) teniendo en cuenta que éstos son especialmente interesantes. En primer lugar, por su morfología fusionada en dos de los dedos de las manos (en el caso de los siamangs). En segundo lugar, por la importancia de las vocalizaciones y del papel que pudieran tener en la lateralización cerebral. Finalmente, por su locomoción braquiadora que difiere totalmente de la del resto de SAH. Pero

también los gorilas y los orangutanes han sido escasamente estudiados en comparación con los chimpancés. Hay que tener en cuenta que no tenemos constancia de estudios llevados a cabo con orangutanes de Sumatra (*Pongo abelii*), y que apenas hay un estudio relevante con gorilas de montaña (*Gorilla beringei beringei*). Todo ello, sumado a la escasez de estudios en libertad – prácticamente los consideraríamos anecdóticos – y los pequeños tamaños muestrales, dificulta el poder componer una idea global sobre cuál es la pauta de lateralización de estas especies.

Para exponer los principales resultados encontrados en estos estudios hablaremos en primer lugar de los resultados aportados por los meta-análisis y posteriormente seguiremos una estructura basada en el tipo de comportamientos estudiados: alimentación, manipulaciones complejas, instrumentales, reajuste postural y otros. Al mismo tiempo discutiremos los resultados en relación a aquellos estudios realizados en libertad y cautividad y aquellos en los que las preferencias encontradas han sido a nivel poblacional o individual.

Tabla 17: Taxonomía actual y estado de conservación de la superfamilia *Hominoidea* (Groves, 2005b; Oates, et al., 2009b)

Familia	Género	Especie	Subespecie	Nombre español	Nombre inglés	Conservación (1)	
<i>Hylobatidae</i>	<i>Hoolock</i>	<i>hoolock</i>	<i>hoolock</i>	Gibón Hulock	Western Hoolock gibbon	EN	
			<i>leuconedys</i>	Gibón Hulock	Eastern Hoolock gibbon	VU	
<i>Hylobates</i>		<i>abilis</i>		Gibón ágil	Agile gibbon	EN	
		<i>albibarbis</i>		Gibón ágil de Borneo	Bornean White-bearded Gibbon	EN	
		<i>klossii</i>		Siamang enano	Kloss's gibbon	EN	
		<i>lar</i>	<i>carpenteri</i>		Gibón de manos blancas de Carpenter	Carpenter's Lar white handed gibbon	EN
			<i>entelloides</i>		Gibón de manos blancas central	Central Lar white handed gibbon	VU
		<i>lar</i>		Gibón de manos blancas malayo	Malaysian Lar white handed gibbon	EN	
		<i>vestitus</i>		Gibón de manos blancas de Sumatra	Sumatran Lar, white handed gibbon	EN	
		<i>yunnanensis</i>		Gibón de manos blancas de Yunán	Yunnan Lar white handed gibbon	DD	
		<i>moloch</i>		Gibón ceniciento	Silvery Javan gibbon	EN	
		<i>muelleri</i>	<i>abbotti</i>		Gibón gris de Abbott	Abbott's gray gibbon	EN
			<i>funereus</i>		Gibón gris norteño	Nothern gray gibbon	EN
<i>muelleri</i>			Gibón gris de Mueller	Muller's gray gibbon	EN		
<i>pileatus</i>		Gibón de cresta negra	Pileated gibbon	EN			
<i>Nomascus</i>	<i>concolor</i>	<i>concolor</i>		Gibón de cresta negra de Tonkin	Tonkin black crested gibbon	CR	
			<i>furvogaster</i>	Gibón de cresta negra de Yunán occidental	West Yunnan black crested gibbon	CR	
			<i>jingdongensis</i>	Gibón de cresta negra de Yunán central	Central Yunnan black crested gibbon	CR	
			<i>lu</i>	Gibón de cresta negra de Laos	Laotian black crested gibbon	CR	
			<i>gabriellae</i>	Gibón de mejillas	Red-cheeked gibbon	EN	

rojas						
		<i>hainanus</i>	Gibón de Hainan	Hainan gibbon	CR	
		<i>leucogenys</i>	Gibón de mejillas blancas	Nothern withe-cheeked gibbon	CR	
		<i>nasutus</i>	Gibón crestado de Cao-Vit	Cao-Vit crested gibbon	CR	
		<i>siki</i>	Gibón de mejillas blancas sureño	Southern withe-cheeked gibbon	EN	
	<i>Symphalangus</i>	<i>syndactylus</i>	Siamang	Siamang	EN	
<i>Hominidae</i>	<i>Pongo</i>	<i>abelii</i>	Orangután de Sumatra	Sumatran orangutan	CR	
		<i>pygmaeus</i>	<i>morio</i>	Orangután nororiental de Borneo	Northeast Bornean orangutan	EN
			<i>pygmaeus</i>	Orangután occidental de Borneo	Western Bornean orangutan	EN
			<i>wurmbii</i>	Orangután sureño de Borneo	Southern Bornean orangutan	EN
	<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>beringei</i>	Gorila de montaña	Mountain gorilla	CR
			<i>graueri</i>	Gorila de Grauer	Grauer's gorilla	EN
		<i>gorilla</i>	<i>dielhi</i>	Gorila del río Cross	Cross River gorilla	CR
			<i>gorilla</i>	Gorila de llanura	Lowland gorilla	CR
	<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>	Bonobo	Bonobo	EN	
		<i>trogodytes</i>	<i>schweinfurthii</i>	Chimpancé oriental	Eastern chimpanzee	EN
			<i>trogodytes</i>	Chimpancé central	Central chimpanzee	EN
			<i>vellerosus (elliotti)</i>	Chimpancé del Golfo de Guinea	Gulf of Guinea chimpanzee	EN
			<i>verus</i>	Chimpancé occidental	Western Chimpanzee	EN

(1) Nota: EN (en peligro), VU (Vulnerable), CR (En peligro crítico), DD (Datos insuficientes)

Lateralidad manual en SAH a partir de los meta-análisis

Los datos aportados hasta el día de hoy sobre la lateralización en grandes simios tanto en libertad como en cautividad han sido globalmente inconsistentes, avivando la eterna polémica acerca de la existencia de una lateralización a nivel poblacional en los primates no humanos. A pesar de la teórica utilidad de los meta-análisis para clarificar y resumir datos e intentar encontrar tendencias en la lateralización de las diferentes especies, en ocasiones han contribuido a confundir y enrarecer aún más el debate. En efecto, algunos renombrados intentos por caracterizar la lateralidad manual de los primates no humanos han utilizado criterios arbitrarios para la inclusión o exclusión de ciertos estudios (McGrew y Marchant, 1997a). Uno de los más utilizados ha sido la exclusión de aquellos trabajos que no mantenían la independencia de los puntos de datos⁹⁸ durante la recolección de los mismos. Recientes trabajos empíricos han demostrado que este debate sería estéril al observar que la recolección de las acciones manuales de manera independiente (episodios) o de manera no independiente (eventos) no afecta a la expresión final de la lateralización (Damerose y Hopkins, 2002). Con el objetivo de abordar las limitaciones existentes hasta la fecha, Hopkins (2006a)⁹⁹ ha realizado el más reciente y extenso meta-análisis sobre lateralización manual en grandes simios con el objetivo de utilizar un índice común a todos los trabajos y evaluar la distribución de la lateralidad manual. Para ello incluyó un total de 96 trabajos publicados desde el año 1900 que incluían artículos, capítulos de libros, tesis doctorales, resúmenes publicados y otro tipo de informes no publicados y que estaban indexados en bases de datos (p.e. PsyArticle, PubMed, Medline, etc.). El total de la muestra analizada estaba compuesta por 1524 individuos: 1044 chimpancés, 97 bonobos, 280 gorilas y 103 orangutanes. De estos, 840 individuos eran hembras, 600 machos y 84 individuos de sexo desconocidos. En relación al historial de cría, 681 eran nacidos en cautividad, 670 en libertad y en 173 casos se desconocía el lugar de nacimiento.

Teniendo en cuenta al total de la muestra en su conjunto, Hopkins observó que los grandes simios presentaban un uso preferente de la mano derecha a nivel poblacional de manera significativa (valor medio del 52,08% de uso de la mano derecha). En relación al análisis por especies, bonobos, gorilas y chimpancés poseían un mayor porcentaje de uso

⁹⁸ La independencia de los puntos de datos hace referencia a la posibilidad de utilizar una mano para una respuesta en base a lo que la misma mano estaba haciendo en la respuesta anterior como parte de la misma secuencia o episodio de acciones.

⁹⁹ Este trabajo no incluye a los miembros de la familia *Hylobatidae*. A pesar de que no se corresponde en este apartado, también desarrollaremos los resultados encontrados por el autor en el género *Pan*.

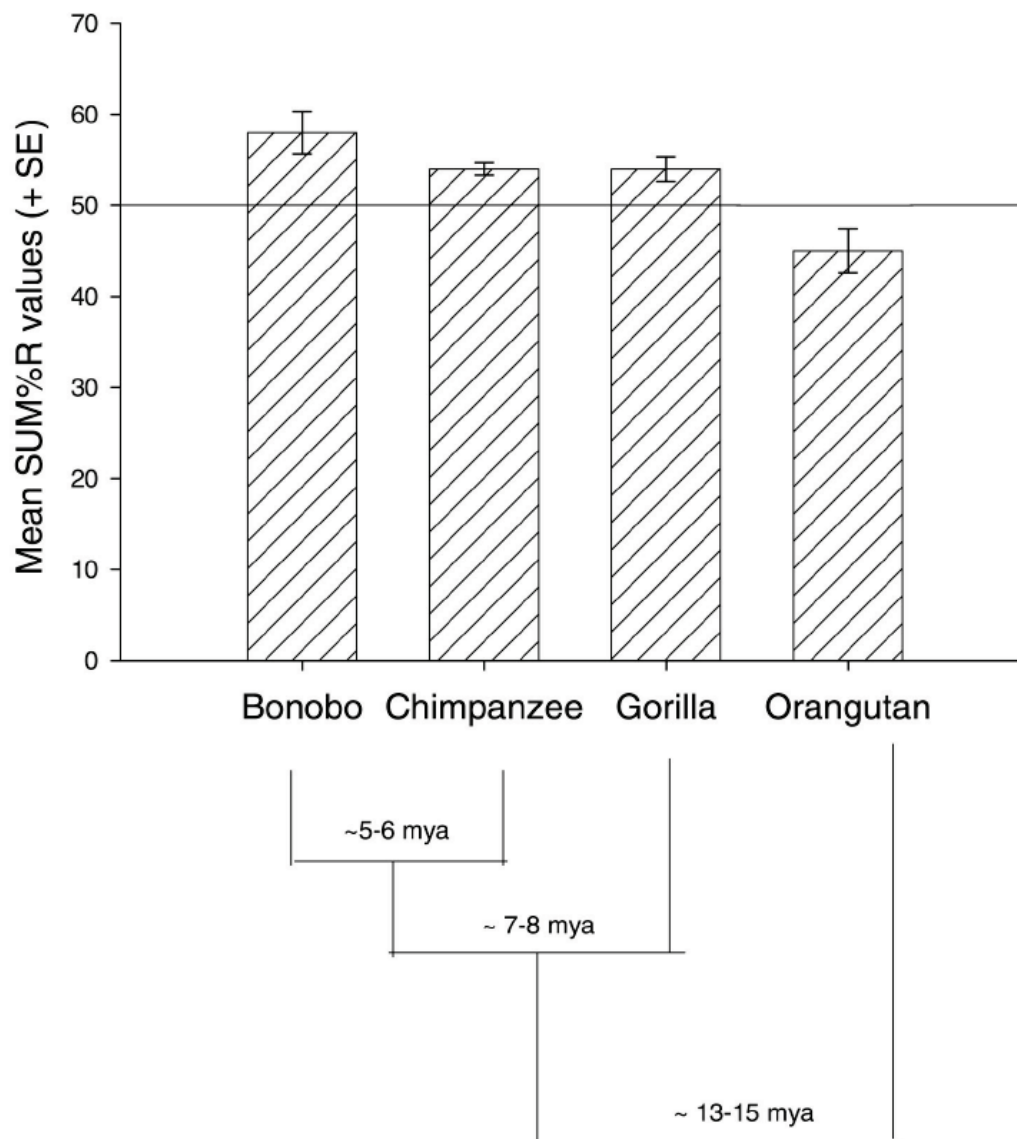
de la mano derecha que los orangutanes. Además, en los bonobos y chimpancés el porcentaje de uso de la mano derecha era significativamente mayor al de los gorilas. El análisis de las preferencias a nivel poblacional por especies reveló que chimpancés y bonobos eran diestros a nivel poblacional, mientras que ni en gorilas (con tendencia diestra) ni en orangutanes (con tendencia zurda) se detectaron asimetrías significativas. También se observó que en relación al lugar de evaluación (libertad *vs* cautividad), tanto los estudiados en cautividad como en libertad mostraban una tendencia hacia la dominancia manual diestra, aunque en los grandes simios en cautividad esta asimetría era mayor hacia la derecha que en los de libertad.

En el análisis de la lateralidad manual por tareas, el autor encontró una asimetría poblacional diestra para las acciones de: inicio de marcha en locomoción, acicalamiento, gestos manuales, alimentación bimanual, lanzar, recogida simple y tarea del tubo. A su vez, detectó asimetrías poblacionales zurdas para llevar-transportar, sostener y pesca de termitas. Finalmente, no se observó ninguna asimetría poblacional para las conductas de autocontacto, frotarse la nariz, tomar-agarrar, golpear-dar palmada, manipulación de objetos, rascarse, comer y cascar nueces. En el análisis por especie tan solo se encontraron diferencias para las acciones de “*tube task*” y “autocontacto”. En el primer caso los chimpancés presentaban asimetrías diestras a nivel poblacional, mientras que los orangutanes zurdas. En cuanto a “*simple reaching*”, bonobos y orangutanes presentaban preferencias diestras a nivel poblacional. En último lugar, en “autocontacto” los orangutanes presentaban preferencias zurdas a nivel poblacional y diestras – junto a los bonobos – en la conducta de inicio de marcha.

A modo de resumen, los resultados obtenidos por Hopkins (2006a) revelan que: (1) considerados de manera colectiva, los grandes simios presentan una lateralización manual diestra a nivel poblacional; (2) existen diferencias interespecíficas dentro del grupo de los grandes simios: bonobos y chimpancés presentan asimetrías poblacionales diestras mientras que gorilas y orangutanes no; (3) la lateralización es más pronunciada en algunas medidas que en otras, lo que sugiere que las preferencias manuales en grandes simios no son unidimensionales sino específicas a la tarea; (4) los individuos cautivos son más diestros que los salvajes, aunque ambas cohortes muestran asimetrías poblacionales diestras a nivel poblacional; y (5) en el género *Pan* la lateralidad de la cría está principalmente influenciada por la lateralidad de la madre, tanto en la intensidad como en la dirección de las preferencias manuales. Además, si comparamos estos resultados con los

obtenidos en humanos podemos observar que: (1) aunque el grupo de los grandes simios exhibe preferencias diestras poblacionales, éstas difieren en el ratio si las comparamos con la de los humanos: mientras que en los grandes simios el ratio se sitúa en 2:1, en humanos lo hace en 8:1 o 9:1; y (2) en la muestra de grandes simios existen más ambidiestros que en la de los humanos.

Figura 29: % medio de uso de la mano derecha en grandes simios y divergencia evolutiva en millones de años. Tomado de Hopkins (2006a).



El mismo autor en un estudio anterior (Hopkins y Morris, 1993), y como respuesta a un meta-análisis previo de Marchant y McGrew (1991), realizó una primera y extensa revisión sobre la lateralidad manual en grandes simios. En total se incluyeron 17 estudios con gorilas (217 individuos), 24 con chimpancés (310 individuos), 11 con orangutanes (46 individuos) y 2 con hilobátidos (40 individuos). Utilizó tanto estudios de tipo observacional (n=23), experimental (n=19), como mixtos (n=4). Los resultados indicaron que los SAH presentaban asimetrías poblacionales zurdas para la conducta de “llevar-transportar” y diestras para las de “manipulación de objetos”, “inicio de marcha-locomoción”, “gestos” y “tareas bimanuales”, siendo en gran parte coincidentes con su posterior trabajo.

Lateralidad manual en SAH en otros estudios empíricos

Tal como hemos podido observar anteriormente en el resto de familias de primates no humanos, también en los SAH las conductas relacionadas con la alimentación (recogida o ingesta) han sido ampliamente utilizadas en la medida de las preferencias manuales. Por ejemplo, en la conducta de “recoger un alimento del suelo con una postura cuadrúpeda” (trípoda) los simios antropomorfos presentan una débil lateralización. Son pocos los individuos con preferencias manuales significativas y, en general, la pauta presente es la de muchos individuos ambipreferentes. Para esta conducta se ha evidenciado una ausencia clara de preferencias a nivel grupal. En concreto, tanto en gorilas (Fagot y Vauclair, 1988; Olson, Ellis, y Nadler, 1990) como en orangutanes (Heestand, 1986; Hopkins, 1993; Olson, et al., 1990) se ha observado este patrón para el *tripedal reaching*: preferencias individuales y en ningún caso poblacional.

Aquellos trabajos en los que se ha comparado la recogida de alimento entre postura trípoda y bípeda (*bipedal reaching*) han evidenciado que los grandes simios presentan un incremento en el uso de la mano derecha durante el bipedismo (Olson, et al., 1990), detectándose en algunos casos asimetrías diestras a nivel poblacional [orangutanes (Hopkins, 1993)]. En la conducta de alimentación (*unimanual feeding*) se han observado preferencias a nivel individual en gorilas (Parnell, 2001) y orangutanes (O'Malley y McGrew, 2006; Peters y

Rogers, 2008; Rogers y Kaplan, 1996). En la alimentación bimanual (*bimanual feeding*)¹⁰⁰ se han encontrado escasas evidencias de preferencias manuales, y en cualquier caso éstas han sido de tipo individual [orangutanes (Peters y Rogers, 2008; Rogers y Kaplan, 1996)].

A modo de ejemplo, en un reciente trabajo con orangutanes cautivos, O'Malley y McGrew (2006) estudiaron las preferencias manuales en un grupo de 8 orangutanes alojados en el National Zoological Park de Washington DC. Se evaluaron cinco comportamientos enmarcados en un contexto trófico: comer-unimanual (*eat*), comer-bimanual (*bimanual feeding*), fabricar-modificar instrumentos (*make/modify tool*), pescar con la boca (*mouth fish*) y pescar con la mano (*hand fish*). Tal como sucede en la mayoría de contextos tróficos con otras especies de SAH la mayor parte de los sujetos presentaban preferencias manuales individuales, no poblacionales, y en muchos casos ausencia de preferencia. Por ejemplo, en comer-unimanual y fabricar-modificar instrumentos tan solo 3 de los 8 sujetos estaban lateralizados; en pescar con la boca 3 de 7; y en pescar con la mano 3 de 6. Globalmente, los autores encontraron una relación entre la lateralización de los individuos y el incremento de la complejidad manipulativa de las tareas, tal como también se ha observado en numerosos estudios con otras especies de primates [p.e. (Lilak y Phillips, 2008; Riba, Llorente, Mosquera, y Feliu, 2009b)]. Quizá, una de las limitaciones de este trabajo – así como el de otros realizados con primates no humanos – es que no se examinaron con suficiente detalle otro tipo de aspectos que modulan la lateralización como la postura, la orientación del cuerpo, la precisión de los movimientos, o el tipo de prensión, entre otros.

En el único trabajo realizado con orangutanes (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) en su hábitat natural, Peters y Rogers (2008) estudiaron las preferencias manuales durante la alimentación y la locomoción en una población de ocho individuos del Parque Nacional de Gunung Palung (Kalimatan, Indonesia). Se analizaron tres tipos de locomoción arbórea: *changing overlapping trees*¹⁰¹, *tree pulling*¹⁰² y *tree swaying*¹⁰³. Para las actividades de alimentación se distinguió entre “alimentación unimanual” y “alimentación con dos extremidades” (mano-mano o mano-pie). Los resultados indicaron, por un lado, que para el primer tipo de locomoción (*changing overlapping trees*) los animales no mostraron preferencias significativas

¹⁰⁰ Una mano lleva el alimento a la boca mientras la otra sostiene el ítem de alimento.

¹⁰¹ Referido a cuando el animal se mueve entre dos árboles que tienen las ramas superpuestas.

¹⁰² Locomoción cuadrúpeda a través de las ramas en la que el individuo se desplaza entre dos árboles que no están superpuestos agarrándose y estirando de las ramas.

¹⁰³ Locomoción cuadrúpeda a través de las ramas en la que el individuo se desplaza entre dos árboles que no están superpuestos de manera cuadrúpeda y meciéndose.

por ninguna de las manos. Sin embargo, tanto para el segundo (*tree pulling*) como para el tercer tipo de locomoción (*tree swaying*) los orangutanes presentaron una preferencia significativa por iniciarla con la mano derecha (a nivel poblacional), siendo unos resultados consistentes con estudios previos de individuos en libertad (Yeager, 1991). Esto estaría reflejando el hecho de que los tres tipos de locomoción difieren en complejidad e inestabilidad postural: desplazarse entre árboles no superpuestos y con vacíos en la vegetación (tipo de locomoción 2 y 3) es mucho más complejo e inestable que en el primero de los casos. Por otro lado, en las conductas relacionadas con la alimentación, la técnica unimanual fue la más común (78%), presentando preferencias individuales con una tendencia hacia la derecha aunque no de tipo poblacional.

También con orangutanes, Rogers y Kaplan (1996) estudiaron una muestra de 43 orangutanes en los Centros de Rehabilitación de Sarawak (Semengoh) y Sabah (Sepilok), ambos en Malasia. Los individuos rehabilitados vivían en libertad aunque acudían al centro en mayor o menor medida para alimentarse¹⁰⁴. Los autores estudiaron tres grandes áreas de comportamiento: (1) contacto con el cuerpo, cabeza o cara; (2) sostenimiento de comida y manipulación; y, (3) otros comportamientos. En la primera categoría se registraba la lateralización manual en tres comportamientos diferentes: primero, contacto con el dorso o la palma de la mano sin flexión de los dedos; segundo, con la palma de la mano hacia la cara o la cabeza utilizando la punta de los dedos y flexionándolos, y finalmente como en el segundo caso, aunque utilizando movimientos finos de los dedos para manipular partes de la anatomía (fundamentalmente la nariz, ojos, orejas o dientes). En la segunda categoría se registraban tres tipos de conductas relacionadas con la alimentación tanto de tipo unimanual como bimanual: en primer lugar, recoger y sostener alimento; en segundo lugar, sostener alimento con prensión llevándoselo a la boca; y finalmente, manipulación fina de ítems de alimento. La postura adoptada por el individuo mientras realizaba la conducta también fue registrada. En la tercera categoría se registró la/s mano/s que usaba el individuo para tocar a otro individuo, así como las conductas de succión digital en individuos infantiles. Los resultados mostraron que los orangutanes presentaban importantes asimetrías zurdas en la conducta de “contacto con la cara” y en un nivel inferior en “contacto con cabeza” y “cuerpo”. Esta lateralización izquierda era más intensa cuando estaban implicados movimientos finos con los dedos para manipular partes de la cara. Las asimetrías zurdas en las que estaban implicados movimientos distales de los

¹⁰⁴ Es una de las razones por las que éste no es considerado un estudio en libertad.

dedos serían consistentes con las preferencias poblacionales zurdas encontradas en *tube task* (Hopkins, Stoinski, Lukas, Ross, y Wesley, 2003b), que además de ser bimanual también requiere de este tipo de movimiento distal para extraer el alimento del tubo. Pero a pesar de los resultados, los autores argumentan que este tipo de lateralización se podría deber a un aprendizaje o adquisición de los orangutanes a través del contacto con los humanos durante su periodo de rehabilitación. No obstante, en recientes estudios con chimpancés rehabilitados, y que viven en semilibertad, se ha observado que el tipo de crianza (materna *versus* humana) no parece tener ningún efecto sobre la dirección ni la intensidad de la lateralización (Llorente, et al., 2009b). En cuanto a la conducta de “tocar a otros individuos” no se detectó ningún tipo de preferencia. Así, los autores hipotizaron que cabe la posibilidad de que las conductas de autocontacto y alocontacto pudieran estar controladas por diferentes mecanismos neuronales. Finalmente, también se observó una relación entre la intensidad de la lateralización y la edad de los individuos: a más edad mayor intensidad en la lateralización, tal como también se ha observado en otras especies de primates no humanos (Forsythe y Ward, 1988), aunque de nuevo en esta ocasión los autores atribuyen este efecto a procesos de aprendizaje social.

En relación a otro tipo de conductas manipulativas complejas no instrumentales cabe destacar dos interesantes estudios con gorilas en libertad sobre la conducta de *foliage processing*¹⁰⁵ (Byrne y Byrne, 1991; Parnell, 2001). A parte del trabajo pionero de Schaller (1963) no se han publicado hasta la fecha más trabajos en libertad sobre la lateralización de la especie (gorila oriental; *Gorilla beringei*). En el primero de ellos Byrne y Byrne (1991) estudiaron una muestra de 44 gorilas de montaña (*Gorilla beringei beringei*) en libertad. Este estudio resulta especialmente interesante en primer lugar porque se centra en la conducta del procesamiento de hojas que es altamente compleja, secuencial y con requerimientos de coordinación bimanual y habilidad de los individuos para ejecutarla. En segundo lugar, se trata de una tarea globalmente más compleja que las utilizadas en laboratorio y con una mayor validez ecológica para entender la génesis de la lateralización en esta especie. Finalmente, es el primer y único trabajo de este tipo realizado con gorilas de montaña¹⁰⁶. En total se estudiaron cinco tareas que corresponden al procesamiento bimanual de cinco especies de herbáceas diferentes: ortiga (*Laportea alatisipes*), galio (*Galium ruwenzoriensis*), cardo

¹⁰⁵ Procesamiento de alimentos vegetales, principalmente plantas, en la que el sujeto adopta una acción bimanual compleja, secuencial y con movimientos de precisión.

¹⁰⁶ El trabajo de Schaller (1963) con gorilas de montaña se centró en analizar la conducta de *chest-beating* (palmeo en el pecho durante la exhibición agonística).

(*Carduus nyassanus*), apio (*Peucedanum linderi*) y, en último lugar, un conjunto de hojas, tallos, hongos y frutos que exigen una menor complejidad en su procesamiento. Las cuatro primeras tareas acumularon la mayor parte de las acciones manuales, y la mayoría de los individuos presentaban preferencias manuales significativas en ellas: ortigas, 32/36; galio, 34/38; cardo, 27/31; apio, 33/38. Como vemos, el procesamiento de alimento en el gorila de montaña implica tareas en las que son habituales fuertes preferencias manuales y otras para las que no (el quinto grupo). Además de estas marcadas preferencias individuales, los autores detectaron preferencias significativas diestras a nivel poblacional – aunque leves y según algunos autores, discutibles – en tres de las tareas (ortiga, galio y cardo) pudiendo concluir que el gorila de montaña sería diestro en el procesamiento complejo del alimento aunque no de manera intensa.

Por otro lado, el estudio de Parnell (2001) vuelve a destacar, porque a pesar de los numerosos trabajos que se han llevado a cabo con el gorila occidental (*Gorilla gorilla*) éste sería el primero de ellos que se realiza con la especie en libertad. Así, resulta substancialmente interesante analizar sus resultados en comparación con los trabajos más relevantes (sobre todo aquellos con mayores muestras de sujetos) que sobre el gorila se han efectuado en cautividad. En uno de los primeros trabajos, Heestand (1986) estudió 29 gorilas de zoológico en los que encontró bajos niveles de preferencia manual. La mayoría de los individuos eran ambipreferentes en tres de las tareas estudiadas (prensión de fuerza, prensión de precisión, inicio de locomoción en trepar) y exhibían preferencias diestras en inicio de locomoción al caminar o correr. Shafer (1987) que estudió una muestra de 47 gorilas de zoológico encontró que del conjunto de tareas estudiadas el 51% de los individuos eran diestros, el 21% zurdos y el 28% no presentaban diferencias significativas. Posteriormente, Fagot y Vauclair (1988), también con 10 gorilas de zoológico, encontraron una distribución similar entre el número de individuos diestros, zurdos y ambipreferentes, para una tarea de recogida simple de alimento. Annett y Annett (1991), en otra muestra de 31 gorilas de zoológico, observaron que para la conducta de recogida simple de alimento el 61% de la muestra presentaba preferencias manuales individuales, aunque no se detectaron asimetrías poblacionales hacia ninguna dirección. Finalmente, es interesante destacar uno de los pocos estudios existentes con *tube task* (Hopkins, et al., 2003b). En este caso, y a diferencia de otras especies de grandes simios, las únicas preferencias encontradas fueron de tipo individual (27/31 lateralizados) y no poblacional (15 diestros, 12 zurdos y 4 ambipreferentes). Estos resultados en *tube task* serían consistentes con los de otras tareas complejas o bimanuales como *box task* o *slide panel task* (Fagot y Vauclair, 1988).

Teniendo en cuenta estos resultados, retomamos el trabajo que comentábamos de Parnell (2001). En este caso el autor llevó a cabo un estudio similar al de Byrne y Byrne (1991). Se evaluaron las preferencias manuales en una muestra de 33 gorilas occidentales (*Gorilla gorilla gorilla*) del Bai¹⁰⁷ Mbeli en el Parque Nacional de Nouabalé-Ndoki (República del Congo). El autor examinó cuatro acciones de procesamiento de alimento que podían realizarse tanto de manera unimanual como bimanual: (1) arrancar la vegetación, (2) limpiarla de cieno o tierra, (3) procesamiento fino (arrancar las partes comestibles de la vegetación arrancada) y finalmente (4) llevárselo a la boca. De manera complementaria se analizó la postura que adoptaba el individuo al realizar cada una de estas acciones. Los resultados indicaron que la mayor parte de la muestra no presentaba preferencias manuales (67%; n=22) y que tan sólo 11 individuos estaban lateralizados (2 diestros y 8 zurdos). Tal como observamos, los resultados encontrados son más similares a los de los estudios en cautividad (sobre todo en aquellos comportamientos como *simple reaching*) que a los encontrados por Byrne y Byrne (1991) en el gorila de montaña, donde entre el 74% y el 97% de la muestra estaba lateralizada manualmente. Probablemente, de nuevo esta disparidad podría ser explicada por factores de tipo metodológico, dificultad de las tareas, postura, edad o sexo de los individuos.

¹⁰⁷ Los Bais son claros en la selva formados por arroyos y áreas permanentemente inundadas dominados por vegetación acuática o semiacuática: familias *Hydrocharitaceae* y *Cyperaceae*. Es un tipo de ecosistema que los gorilas explotan tróficamente.

Tabla 18: Evidencias de lateralización manual en grandes simios (incluidos *Hylobatidae* y excluidos *Pan*).

Familia	Especie	Tarea	Nivel de Preferencia	Estudio
Hylobatidae	<i>Hylobates lar</i>	<i>Bipedal reaching</i>	Individual	(Olson, et al., 1990)
		<i>Simple reaching</i>	Individual	(Olson, et al., 1990)
	<i>Hylobates syndactylus</i>	<i>Walking-Leading limb</i>	Individual	(Redmond y Lamperez, 2004)
Hominidae	<i>Gorilla beringei beringei</i>	<i>Bimanual foliage processing</i>	Poblacional derecha	(Byrne y Byrne, 1991)
		<i>Gorilla gorilla</i>	<i>Bipedal reaching</i>	Individual
		<i>Box task</i>	Individual	(Fagot y Vauclair, 1988; Olson, et al., 1990)
		<i>Cradling</i>	Individual	(Hopkins, 2004)
		<i>Foot preferences</i>	Poblacional	(Heestand, 1986)
		<i>Slide panel task</i>	Individual	(Fagot y Vauclair, 1988; Olson, et al., 1990)
		<i>Tripedal reaching</i>	Individual (pocos individuos lateralizados)	(Annett y Annett, 1991; Fagot y Vauclair, 1988; Olson, et al., 1990)
		<i>Foliage processing</i>	Individual	(Parnell, 2001)
		<i>Tube task</i>	Individual	(Hopkins, et al., 2003b)
	<i>Pongo pygmaeus</i>	<i>Bimanual feeding</i>	Individual	(Peters y Rogers, 2008; Rogers y Kaplan, 1996)
		<i>Bimanual feeding</i>	No preferencia	(O'Malley y McGrew, 2006)
		<i>Bipedal reaching</i>	Poblacional derecha	(Hopkins, 1993; Olson, et al., 1990)
		<i>Box task</i>	Individual	(Olson, et al., 1990)
		<i>Eat-Feeding-Reaching food</i>	Individual	(O'Malley y McGrew, 2006) (Colell, Segarra, y Sabater Pi, 1995a; Peters y Rogers, 2008; Rogers y Kaplan, 1996)
		<i>Fine manipulation face and head</i>	Poblacional izquierda	(Rogers y Kaplan, 1996)
		<i>Foot preferences</i>	Poblacional	(Heestand, 1986)
		<i>Hand-fish</i>	Individual	(O'Malley y McGrew, 2006)
		<i>Leading hand in travel</i>	Poblacional derecha	(Yeager, 1991)
		<i>Make/modify tool</i>	Individual	(O'Malley y McGrew, 2006)
		<i>Mouth fish</i>	Individual	(O'Malley y McGrew, 2006)
		<i>Simple reaching</i>	Individual	(Hopkins, 1993)
	<i>Slide panel task</i>	Individual	(Olson, et al., 1990)	
	<i>Tree pulling locomotion</i>	Poblacional derecha	(Peters y Rogers, 2008)	
	<i>Tree swaying locomotion</i>	Poblacional derecha	(Peters y Rogers, 2008)	
	<i>Tripedal reaching</i>	Individual (pocos individuos lateralizados)	(Heestand, 1986; Hopkins, 1993; Olson, et al., 1990)	
	<i>Tube task</i>	Poblacional izquierda	(Hopkins, et al., 2003b)	

Como conclusión, podemos afirmar que la superfamilia *Hominoidea* es un grupo de primates relativamente menos heterogéneo que otros que destaca por: (1) claras preferencias manuales individuales en algunos comportamientos de procesamiento trófico y reajuste postural/locomoción; (2) escasas preferencias poblacionales y ausentes en el caso de los hilobátidos; (3) cuando se dan preferencias poblacionales son diestras en el caso de los gorilas y mayormente zurdas en los orangutanes; (4) escasez de trabajos empíricos destacables (sobre todo en libertad), que permitan concluir tendencias generales en las pautas de lateralización de los hominoideos; y (5) finalmente, en muchos casos ausencia de criterios metodológicos comparables entre estudios, bien sean empíricos o meta-analíticos.

2.3. LATERALIZACIÓN EN CHIMPANCÉS (*PAN TROGLODYTES*, *PAN PANISCUS*)

2.3.1. Asimetrías funcionales manuales: conceptos previos

Anteriormente ya comentamos la relevancia de los estudios con grandes simios para adentrarnos en la evolución de la lateralidad manual humana. Si bien la evolución de la lateralidad humana puede trazarse a partir del estudio de los artefactos de los homínidos fósiles, las evidencias del uso y manufactura de instrumentos tan sólo se remontan hasta hace 2 millones de años. Por ello, es necesario utilizar otras aproximaciones que nos permitan inferir modelos basados en el comportamiento de los actuales primates vivos, esencialmente los homínidos. Entre los grandes simios, chimpancés y bonobos (género *Pan*) son las especies filogenéticamente más cercanas al ser humano, lo que los convierte en buenos candidatos para exhibir las características precursoras de nuestra asimetría manual y cerebral. De ellos, *Pan troglodytes* ha sido la especie más ampliamente estudiada, tanto a nivel neuroanatómico como funcional. Los chimpancés han sido los sujetos de estudio preferidos, en parte porque son más accesibles de estudiar que otras especies, tanto en libertad como en cautividad. Quizá de manera más relevante, es una especie que utiliza y manufactura instrumentos de manera habitual tanto en libertad como en cautividad (Riba, Llorente, Geribàs, y Mosquera, 2009a). A diferencia del chimpancé, *Pan paniscus* ha sido escasamente estudiado, y los únicos trabajos publicados hasta la fecha se enmarcan dentro de la cautividad. Sin embargo, en el caso del bonobo resulta interesante ver cuál es su patrón de lateralización manual, ya que se muestra superior al resto de grandes simios en capacidades lingüísticas (Tagliatela, Savage-Rumbaugh, y Baker, 2003) y en bipedismo (Videan y McGrew, 2001). También – aunque en menor medida que el chimpancé – utiliza instrumentos en libertad (Ingmanson, 1996) y en cautividad (Schick, et al., 1999). Todos estos factores podrían estar relacionados con la emergencia de la dominancia manual diestra en los humanos, tal como desarrollaremos en el capítulo de “modelos teóricos”.

Globalmente y a modo introductorio, hemos de comentar que los datos aportados durante los últimos años en relación a la lateralidad manual en el chimpancé (género *Pan*) y el resto de grandes simios (géneros *Gorilla* y *Pongo*) han sido inconsistentes para determinar la presencia clara de una dominancia manual diestra en estas especies. Es decir, a día de hoy no encontramos una conclusión unificada acerca de la lateralización primate, y más específicamente de la de los chimpancés. Existen dos posturas claramente opuestas y en momentos enfrentadas. Una de ellas, defiende la dominancia manual diestra para chimpancés (Hopkins, 2006a; Hopkins y Morris, 1993), mientras que una segunda niega dicha asimetría manual a nivel poblacional para estas especies (Annett, 2006; McGrew y Marchant, 1997a; Palmer, 2002). Ambas posturas, no sólo son un reflejo de diferentes concepciones sobre cómo abordar empíricamente el estudio de la lateralidad manual, sino que también son un reflejo de posturas teóricas claramente opuestas sobre la singularidad o no de la lateralización en nuestra propia especie. A pesar de la extensa literatura e investigaciones sobre el tema, los orígenes y la funcionalidad de la dominancia manual diestra en el ser humano continúan siendo una cuestión no resuelta.

Los principales desacuerdos se agrupan en dos grandes áreas: cuestiones de tipo metodológico y cuestiones de interpretación de los resultados. Respecto al primero de los temas, existen diversos problemas metodológicos en la evaluación de las preferencias manuales en los primates no humanos. Tal como comentan los principales representantes de estas dos visiones, Hopkins por un lado y McGrew por otro, son diversas las explicaciones que pueden argumentarse para explicar el porqué de estas diferencias. A continuación destacamos las más relevantes (Hopkins, 2006a; McGrew y Marchant, 1997a):

- a. **Humanización de las muestras:** La mayor parte de las evidencias de dominancia manual a nivel poblacional se han encontrado en cautividad, y más exactamente en las poblaciones de chimpancés del *Yerkes National Primate Research Center* (YNPRC). Palmer (2002) ha argumentado que los resultados sobre dominancia manual diestra a nivel poblacional parecen estar restringidos exclusivamente a chimpancés cautivos, con lo que parecería ser un artefacto de la cautividad con escasa validez externa. Si bien en humanos está prácticamente aceptado que la dominancia manual está sometida a una determinación genética (Annett, 2002), se ha seguido atribuyendo que los factores ambientales o no genéticos estarían determinando las preferencias manuales en el resto de primates no humanos. No obstante, las

últimas pruebas sobre el efecto de la cría o los ambientes humanizados sobre la expresión de la lateralidad manual parecen indicar que la humanización no tiene un reflejo sobre las preferencias manuales, ya sea en los individuos de *Yerkes* (Hopkins, Wesley, Izard, Hook, y Schapiro, 2004) o de otras colonias (Llorente, et al., 2009b; Llorente, et al., 2010; Mosquera, et al., 2007). De igual manera, y tal como ha argumentado a su vez Hopkins (1999), existen diferencias sustanciales en los tipos de medidas utilizados en libertad y en cautividad como para que el factor “tarea” sea suficientemente importante para explicar las disparidades encontradas. Igualmente, otra de las posibles explicaciones a la divergencia de resultados entre cautividad y libertad podría ser el hecho de que en las muestras cautivas existe un mayor control sobre los factores situacionales y posturales de los individuos. Tener un mayor control sobre estas variables permitiría expresiones más robustas de la dominancia manual a nivel poblacional en las muestras cautivas.

- **Registro de ocurrencias (eventos *versus* episodios):** Mientras que en algunos estudios se ha tenido en cuenta la independencia de los datos (considerar las diferentes ocurrencias de una conducta como un episodio [*bout*] independiente del anterior), otros han considerado que la independencia o no de los datos no resulta relevante ni parece afectar al resultado final de las acciones que un sujeto realiza con la mano. De hecho, recientes estudios empíricos en los que se ha comparado el uso de ocurrencias de conducta como eventos independientes y no independientes han mostrado que los resultados no varían (Hopkins, et al., 2005a), y que tanto el registro del comportamiento a través de frecuencias como de episodios parece ser sensible en el momento de detectar las diferencias laterales en el uso de las manos (Hopkins, 1999). No obstante, cabe mencionar que el uso de *bouts* implicaría un método mucho más restrictivo y conservador para detectar las posibles diferencias en el uso manual de los individuos (Chapelain y Hogervorst, 2009; Hopkins, 2006b).
- **Pruebas estadísticas de contraste:** La técnica estadística más utilizada para caracterizar la preferencia manual de los sujetos ha sido la z *score*. Sin embargo, actualmente existen diversas críticas en relación a su uso (Hopkins, 1999). En primer lugar, la z *score* es sensible al tamaño de la muestra. En segundo lugar, aunque la z *score* nos proporciona información sobre si un sujeto utiliza una mano preferentemente de manera significativa respecto a la otra, no nos informa del

grado o fuerza de preferencia de ésta. En tercer lugar, la z score nos crea una escala nominal de medida que no se ajusta a la realidad de la lateralidad. La crítica se centra en que la lateralidad manual no se trataría tanto de un fenómeno discreto como de un fenómeno continuo. Por ello, la propuesta de nuevos índices de cálculo como el “índice de lateralidad” (*handedness index*; HI) se considerarían mucho más sensibles, apropiados y ajustados a la realidad de la lateralización. Al evaluar las preferencias manuales a nivel poblacional también se encuentran grandes diferencias en las técnicas estadísticas utilizadas. Quizá la aproximación más utilizada hasta la fecha haya sido la Chi cuadrado (*Chi-square goodness-of-fit test*). Una de las limitaciones de la Chi cuadrado es la obligación de tener frecuencias esperadas ≥ 5 en cada celda, limitando en ocasiones su uso exclusivo a estudios con amplias muestras. Por el contrario, desde hace relativamente pocos años se ha comenzado a utilizar una nueva técnica que, más que enfatizar las distribuciones nominales del uso de las manos, se centra en evaluar de qué manera la distribución de la preferencia manual en una determinada muestra se desvía de la distribución normal esperada. Los t-test de una muestra (*one sample t-test*) calculados a partir de los valores del HI (*handedness index*) serían especialmente útiles para este tipo de análisis. El t-test nos proporcionaría así no sólo información acerca de la distribución bimodal o normal de una muestra sino también de la curtosis de nuestros datos.

- **Tipo de tarea evaluada:** Hay grandes diferencias en la expresión de la lateralidad manual dependiendo del tipo de tarea que se haya utilizado para evaluarla. Mientras que las tareas complejas, bimanuales y estructuradas parecen ser sensibles para detectar las preferencias manuales, aquellas otras más cotidianas, simples y unimanuales no son tan sensibles y, en algunos casos, están sometidas a la influencia de numerosos factores ambientales. Por ello, bien sea en cautividad o en libertad, el tipo de tarea para evaluar la lateralidad manual parece un aspecto crítico, teniendo en cuenta que de manera general las acciones motoras simples no han servido para revelar preferencias manuales a nivel poblacional (Fletcher y Weghorst, 2005; McGrew y Marchant, 2001; Mosquera, et al., 2007). Fagot y Vauclair (1991) han determinado que tan sólo utilizando tareas complejas o que impliquen novedad podremos revelar la dominancia manual a nivel poblacional. No obstante, puede existir confusión a la hora de determinar qué es una tarea compleja o nueva. Es por ello que se han propuesto diferentes criterios a la hora

de definir la complejidad de una tarea. El primero de los criterios es establecer si se utiliza una o dos manos, y de qué manera se coordinan o complementan en una misma acción ejerciendo diferentes roles (Marchant y McGrew, 1991; Spinozzi y Truppa, 1999b). El segundo es uno o diversos pasos para llevar a cabo la acción (Marchant y McGrew, 1991). El tercero es el nivel de precisión del acto motor (Morris, Hopkins, y Bolser-Gilmore, 1993). Y el cuarto es el uso de una guía visual (MacNeilage, et al., 1987). Desde un punto de vista empírico esta “teoría de complejidad de la tarea” ha sido demostrada de manera consistente por multitud de estudios y, en general, está ampliamente aceptado el hecho de que a mayor complejidad de la tarea mayor intensidad en la lateralización, tanto en humanos (Healey, Liederman, y Geschwind, 1986; Marchant, et al., 1995) como en primates no humanos (Colell, Segarra, y Sabater Pi, 1995b; Riba, et al., 2009b; Schweitzer, et al., 2007; Spinozzi, et al., 1998; Trouillard y Blois-Heulin, 2005).

En relación a los problemas derivados de la interpretación de los resultados, tanto la comparación de resultados entre especies como la comparación entre lugares de estudio (cautividad y libertad) puede provocar dificultades:

- **Comparación entre especies:** Históricamente, una de las principales dificultades en los estudios sobre lateralidad manual ha sido al comparar los resultados obtenidos en primates no humanos con los obtenidos en humanos. El origen de este problema parte de la suposición de que tanto los primates humanos como los no humanos utilizan de manera exclusiva una única mano, y que por tanto los sistemas de clasificación deben estar basados en este tipo de criterios cerrados (McGrew y Marchant, 1997a). Sin embargo, algunos autores han expuesto que el uso de la mano en los humanos no es una medida específica sino que varía dependiendo de la naturaleza de la tarea y de su relación con otras medidas. A modo de ejemplo, Steenhuis (1996) observó que a través de cuestionarios de autoinforme sobre lateralidad manual se encontraban dos grandes factores que caracterizaban las preferencias manuales. El primero de ellos agrupaba conductas como escribir, lanzar, coser, utilizar un martillo, borrar o utilizar un cepillo de dientes. El segundo factor agrupaba conductas como recoger pequeños objetos, recoger un papel, recoger una moneda, acariciar a un animal, recoger un balón o

llevar una maleta. Según algunos autores (Hopkins, 1999), este último tipo de medidas resulta especialmente interesante ya que puede resultar análoga a algunas de las que más se utilizan con primates no humanos como la recogida simple de alimento (*simple reaching*). Según los resultados del autoinforme, menos del 30% de los encuestados respondieron para el factor 2 “siempre uso la mano preferente”, mientras que para el factor 1 el porcentaje era superior al 70%. Como vemos, en ninguno de los dos factores el porcentaje se aproxima al 100% que algunos autores defienden (McGrew y Marchant, 1997a) para el ser humano. De hecho, este uso exclusivo de la mano preferente para un conjunto de tareas es raramente observado en *Homo sapiens*, e incluso los mismos autores que defienden esta exclusividad entre tareas obtienen resultados contrarios a sus tesis (Marchant, et al., 1995). Por ello, quizá una aproximación más correcta sería la de utilizar los mismos criterios interespecíficos (tareas iguales o similares) para poder comparar todas las especies, con lo que las dificultades relacionadas con la interpretación de los resultados estarían prácticamente neutralizadas.

- **Comparación entre lugares de estudio (libertad *versus* cautividad):** Tal como hemos ido viendo y veremos a lo largo de este capítulo, la mayor parte de estudios sobre lateralización manual se han llevado a cabo con primates cautivos, y en menor medida con animales salvajes o alojados en ambientes naturalizados intermedios. La discrepancia de los resultados obtenidos entre los diversos lugares de estudio ha sido históricamente argumentada asumiendo que la cautividad proporciona una serie de sesgos hacia la asimetría poblacional mientras que en libertad la distribución de la población es bimodal. Sin embargo, autores como Hopkins (1999) asumen que la tarea puede tener un papel mucho más relevante en estas diferencias que la simple cautividad o libertad. La coincidencia entre el tipo de medidas utilizadas en libertad y cautividad es relativamente escasa. Por ejemplo, mientras que la mayor parte de estudios en cautividad no han priorizado el uso de instrumentos, ésta sí que ha sido una de las principales medidas utilizadas en libertad. Pero si bien algunos autores atribuyen la presencia de asimetrías poblacionales en chimpancés cautivos a un artefacto propio de su encierro en un ambiente humanizado (McGrew y Marchant, 1996), otros asumen que las discrepancias entre ambientes reflejan diferencias en las medidas y en el rol que ambas manos desempeñan en el uso de instrumentos (Hopkins y Rabinowitz, 1997; Llorente, Mosquera, y Fabr , 2008b). Tareas instrumentales unimanuales

análogas en libertad y en cautividad (*termite fishing*) inducen a distribuciones similares en la preferencia manual de los individuos independientemente del lugar. En cambio, en su versión bimanual en cautividad – que es donde únicamente se ha estudiado – la proporción de individuos con preferencias significativas es mayoritariamente diestra.

De acuerdo a lo explicado anteriormente, consideramos que a la hora de revisar el estado de la cuestión de los estudios de lateralidad manual en chimpancés, conviene diferenciar y agrupar las investigaciones realizadas en dos grandes grupos separados, para facilitar su comprensión. Por ello, en primer lugar desarrollaremos los estudios centrados en las acciones motoras simples, y en segundo lugar el de las acciones motoras complejas (entendidas conforme a los criterios anteriormente mencionados). Todo ello teniendo en cuenta además los diferentes tipos de ambientes en los que se pueden desarrollar los estudios: libertad, cautividad y ambientes intermedios o naturalizados.

2.3.2. Estudio de acciones motoras simples

En el siguiente punto expondremos los principales resultados obtenidos en el estudio de la lateralidad manual en todas aquellas conductas y tareas de tipo espontáneo, simple o que forman parte de la rutina diaria de los sujetos de estudio. Diferenciaremos entre los trabajos llevados a cabo en cautividad, en libertad y en ambientes naturalizados o intermedios. En la tabla 19 y 20 puede verse un resumen de las principales evidencias de lateralización manual encontradas en el género *Pan* para este tipo de comportamientos.

Tabla 19: Evidencias de lateralización manual en chimpancés (*Pan troglodytes*), en acciones motoras simples.

Tarea	Ambiente	Nivel de Preferencia	Estudio
<i>Bipedal reaching</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins y Pearson, 2000)
<i>Cradling</i>	Cautividad	Poblacional izquierda	(Manning y Chamberlain, 1990)
<i>Descending</i>	Cautividad	Poblacional izquierda	(Morcillo, et al., 2006)
<i>Drinking water</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Colell, et al., 1995a)
<i>Eat-feeding</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins y Fernández-Carriba, 2000)
<i>Hand-to-mouth</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Bard, Hopkins, y Fort, 1990; Hopkins y Bard, 2000)
<i>Hangng</i>	Cautividad	Poblacional izquierda	(Morcillo, et al., 2006)
<i>Manipulation</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Boleda, Chinchilla, Valls, y Pastor, 1975)
<i>Quadrupedal reaching</i>	Cautividad	Individual	(Hopkins y Pearson, 2000)
<i>Simple reaching</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins, et al., 2002; Hopkins, et al., 2005c; Hopkins, Russell, Lambeth, y Schapiro, 2007b)
		Individual	(Hopkins y Pearson, 2000) (Colell, et al., 1995a; Hopkins, 1993)
		Ambipreferente	(Hopkins, Washburn, y Rumbaugh, 1989)
	Libertad	Ambipreferente	(Boesch, 1991)
<i>Swirl water currents to retrieve objects</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Colell, et al., 1995a)
<i>Throwing</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins, Bard, Jones, y Bales, 1993a; Hopkins, et al., 2007b)
<i>Touch environment</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Aruguete, Ely, y King, 1992; Boleda, et al., 1975)
<i>Unimanual grooming</i>	Libertad	Ambipreferente	(Boesch, 1991)
<i>Walking-Leading limb</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Morcillo, et al., 2006)
<i>Self-touch</i>	Cautividad	Individual	(Aruguete, et al., 1992)

Tabla 20: Evidencias de lateralización manual en bonobos (*Pan paniscus*), en acciones motoras simples.

Tarea	Ambiente	Nivel de Preferencia	Estudio
<i>Bipedal reaching</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins, 1993)
<i>Carrying/manipulation</i>	Cautividad	Poblacional izquierda	(Harrison y Nystrom, 2008; Hopkins, Bennett, Bales, Lee, y Ward, 1993b)
<i>Grasping small objects</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Christel, Kitzel, y Niemitz, 1998)
<i>Walking-Leading limb</i>	Cautividad	Individual	(Harrison y Nystrom, 2008; Hopkins, et al., 1993b)
<i>Scratch</i>	Cautividad	Individual	(Harrison y Nystrom, 2008)
<i>Feed</i>	Cautividad	Individual	(Harrison y Nystrom, 2008)
<i>Gesture</i>	Cautividad	Individual	(Harrison y Nystrom, 2008)
<i>Tool use</i>	Cautividad	Individual	(Harrison y Nystrom, 2008)

Figura 30: Acicalamiento (*grooming*) bimanual. Comportamiento estudiado tanto en libertad como en cautividad.



2.3.2.1. Acciones motoras simples en cautividad

El primer estudio sistemático que encontramos en la literatura científica sobre lateralización manual en chimpancés es el publicado por Finch (1941). En él se evaluó la preferencia manual de 30 chimpancés mientras realizaban la conducta de “recolección de comida” en cuatro situaciones con diferente grado de dificultad. De los 30 chimpancés observados, 25 presentaban una dominancia manual marcada. Los resultados revelaron una distribución similar entre los individuos que mostraban una preferencia significativa por la mano derecha o por la izquierda (R=11 individuos; L=14 individuos).

Con posterioridad a Finch, son muchas las investigaciones sobre el comportamiento espontáneo y tareas que implican acciones motoras simples, sobre todo a partir de 1987, año en que MacNeilage y colaboradores (1987) publicaron un importante meta-análisis sobre la lateralidad manual en primates no humanos, desarrollando además su “Teoría del Origen Postural” de la que posteriormente hablaremos. No obstante, la mayoría de estudios se han centrado en estudiar unas pocas categorías conductuales. Si bien son cada vez más los trabajos que muestran al menos la presencia de preferencias individuales, muchos otros han fracasado en el momento de revelar asimetrías laterales significativas en el comportamiento de los chimpancés. Como ejemplo, Heestand (1986) registró 5 categorías conductuales en una muestra de 20 chimpancés en un zoológico. Cuatro de las categorías mostraron ambipreferencia, excepto para *picking up objects*¹⁰⁸, en la que 6 individuos mostraron preferencias diestras de manera significativa, y para *leading arm*¹⁰⁹ en la que 13 de los 20 individuos se mostraron significativamente diestros. Tonooka y Matsuzawa (1995) en un estudio con 80 individuos de laboratorio en los que se registró la conducta de *picking up food*¹¹⁰ observaron que 42 de los 80 eran ambipreferentes, y de los 30 restantes, 22 mostraban preferencias zurdas y 16 diestras. Es decir, había una ausencia de lateralidad a nivel poblacional.

¹⁰⁸ Comportamiento de recogida de objetos.

¹⁰⁹ Comportamiento en el que la extremidad superior inicia la marcha en la locomoción.

¹¹⁰ Comportamiento de recogida de alimento.

Sin embargo, y tal como se indica en la tabla 19, a nivel individual se han hallado preferencias manuales en conductas como el *quadrupedal reaching* (Hopkins y Pearson, 2000), *simple reaching* (Colell, et al., 1995a; Hopkins, 1993; Hopkins y Pearson, 2000) o *leading limb*¹¹¹ (Hopkins, et al., 1993b). De forma semejante, en algunas de ellas también se han encontrado preferencias a nivel poblacional, como sería el caso de *simple reaching* (Hopkins, et al., 2002; Hopkins, et al., 2005c) y *leading limb* (Morcillo, et al., 2006), ambas hacia la derecha. Otros comportamientos, como el *grasping* neonatal (conducta refleja de agarre), podrían estar ya lateralizados desde los primeros estadios del desarrollo, presentando una mayor intensidad en el agarre de la mano derecha que en el de la izquierda (Fagot y Bard, 1995).

A modo de ejemplo, Hopkins, Russell y otros (Hopkins, et al., 2005c), estudiaron la preferencia manual y la morfología de la prensión en una muestra de 147 chimpancés para la conducta de recolección (*simple reaching*) de cuatro tipos diferentes de alimentos: cacahuetes, pasas, galletas saladas y M&M. Detectaron una preferencia diestra a nivel poblacional para la recogida de cacahuetes ($P < 0,05$), pasas ($P < 0,02$), galletas saladas ($P < 0,05$) y M&M ($P < 0,001$), además de para el total de frecuencias obtenidas a lo largo de los cuatro tipos de alimento ($P < 0,001$). Del total de la muestra, y en base a los valores de χ score, 37 individuos fueron clasificados como zurdos, 48 como ambipreferentes y 62 como diestros. En el mismo trabajo, también se evaluaron las mismas variables comparando los resultados entre una primera muestra de 144 individuos (del YNPRC) y una segunda muestra de 135 individuos (del *M.D. Anderson Cancer Center*, Bastrop, Texas). Se calcularon las diferencias globales en el uso de las manos entre las dos colonias, no encontrando diferencias globales entre ambas ($P < 0,10$), aunque el índice de lateralidad de YNPRC ($HI = 0,109$) fue más elevado que el de los individuos de Texas ($HI = 0,023$). En la primera colonia, 26 individuos fueron clasificados como zurdos, 62 como ambipreferentes y 56 como diestros. En la segunda colonia, 32 individuos fueron clasificados como zurdos, 63 como ambipreferentes y 40 como diestros. Adicionalmente, y comparando la preferencia manual en función del tipo de morfología de la prensión, se observó que la media de HI para la prensión “pulgar-índice” ($HI = 0,128$) era significativamente mayor que para la de “medio-índice” ($HI = 0,028$). Así, se llegó a la conclusión de que se producía un incremento en el uso de la mano derecha para las prensiones realizadas con “pulgar-índice”, y que el tipo de prensión difería según fuera el historial de crianza de los individuos. Estos

¹¹¹ Comportamiento en el que la extremidad superior inicia la marcha en la locomoción, igual que en *leading arm*.

resultados son sumamente importantes, porque pueden explicar las discrepancias encontradas en la lateralidad manual entre las muestras cautivas y salvajes, sobre todo porque hasta el día de hoy el tipo de prensión no es una variable que se haya tenido en cuenta en los estudios en libertad. De hecho, este efecto de la prensión de precisión sobre las preferencias manuales también ha sido observado en bonobos encontrando un uso preferente de la mano derecha y una mejor ejecución de la tarea de recolección de objetos pequeños con la mano derecha que con la izquierda (Christel, et al., 1998).

Además del tipo de prensión, la postura que adopta el individuo también parece estar influenciando la expresión de la lateralidad manual. Como ya hemos visto anteriormente con otras especies de primates, la adopción de la postura bípeda potenciaría el uso de la mano derecha de manera preferente. No obstante, independientemente de la dirección lo que globalmente se habría observado en los diversos taxones de primates es que una postura inestable desafiaría a la fuerza de la gravedad e incrementaría la intensidad de la lateralización del sistema nervioso (Sanford, et al., 1984). Estos datos son coherentes con los resultados obtenidos en chimpancés, en los que en tareas de *bipedal reaching* se han detectado preferencias diestras a nivel poblacional tanto en *Pan troglodytes* (Hopkins, 1993; Hopkins y Pearson, 2000) como en *Pan paniscus* (Hopkins, et al., 1993b).

Otras conductas en las que se han observado preferencias diestras poblacionales son por ejemplo *eat-feeding*¹¹² (Hopkins y Fernández-Carriba, 2000), *hand-to-mouth*¹¹³ en individuos infantiles (Hopkins y Bard, 2000), *manipulation* (Boleda, et al., 1975), *throwing*¹¹⁴ (Hopkins, et al., 1993a) y *touch environment*¹¹⁵ (Aruguete, et al., 1992), así como en otras más inusuales como *drinking water from a pot using the cupped hand*¹¹⁶ o *to swirl water currents to retrieve objects*¹¹⁷ (Colell, et al., 1995a).

¹¹² Conducta de alimentación.

¹¹³ Llevarse la mano a la boca.

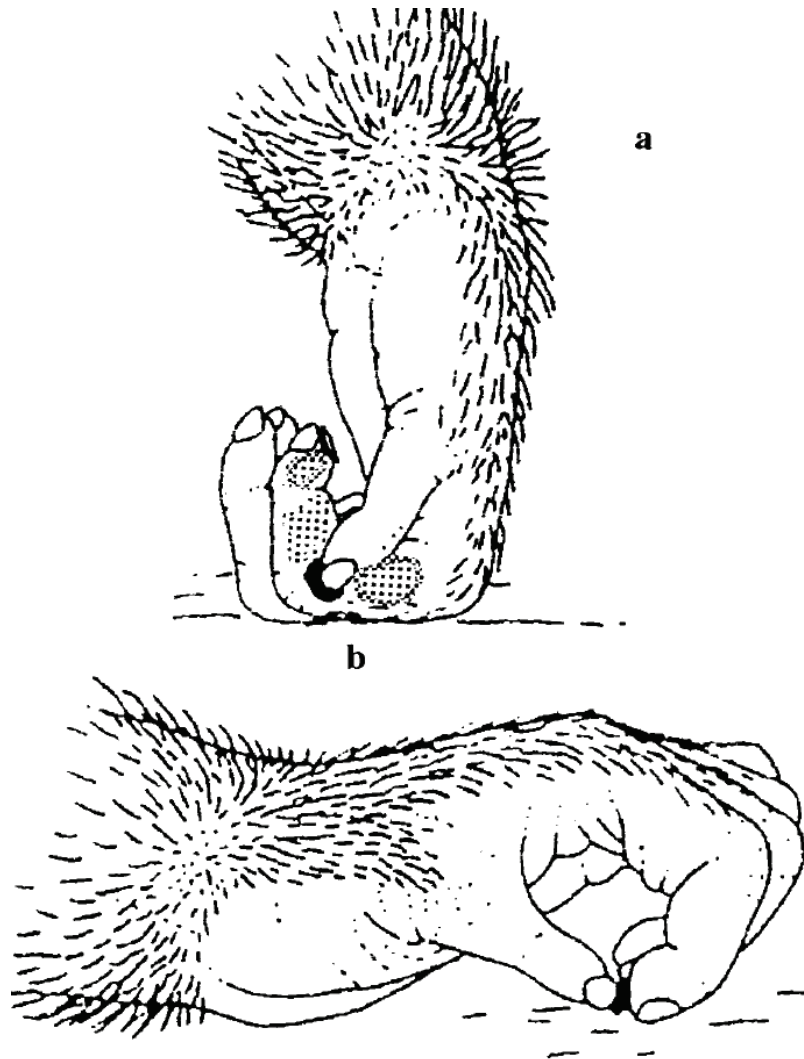
¹¹⁴ Lanzar objetos.

¹¹⁵ Tocar elementos del entorno físico.

¹¹⁶ Beber agua de un foso utilizando la mano como recipiente.

¹¹⁷ Remover el agua del foso para recuperar alimentos que flotan en él.

Figura 31: Tipos de prensión de precisión en bonobos (*Pan paniscus*). Tomado de Christel et al (1998).



Otros de los comportamientos que más interés han despertado, pero que a la vez han sido escasamente estudiados, son aquellos referentes a las asimetrías posturales o locomotoras. El interés de este enfoque es evaluar la propia asimetría en el control postural, más que ver cómo las diferentes posturas, requerimientos posturales o inestabilidad postural favorecen en mayor o menor grado la lateralización de la función manual. Aunque desde esa primera aproximación se ha observado que la postura puede influenciar la lateralización manual en tareas de tipo unimanual, no se ha podido evaluar la asimetría en el propio comportamiento postural *per se*, aunque existen algunas excepciones al respecto (Morcillo,

et al., 2006). Este tipo de apreciación resulta importante ya que según algunos autores el control postural resultaría un factor fundamental en el origen de la lateralidad manual tanto de primates no humanos como de la propia línea homínida (Calvin, 1983; MacNeilage, et al., 1987). Las asimetrías locomotoras y posturales podrían ser las precursoras de otras acciones motoras complejas lateralizadas que pudieron aparecer posteriormente en la evolución de los mamíferos (Morcillo, et al., 2006).

En un novedoso y reciente trabajo, Morcillo y colaboradores (2006) estudiaron las asimetrías en el control postural y la locomoción en una muestra de 10 chimpancés alojados en el Zoo-Aquarium de Madrid. Las categorías locomotoras evaluadas fueron: caminar, ascender, descender y braquiar. Las categorías evaluadas para el control postural fueron: sentarse, tumbarse, colgarse y cambiar de postura. Los autores detectaron que para los comportamientos locomotores la muestra exhibía asimetrías a nivel grupal en “caminar” y “descender”: presentaban una tendencia hacia el uso de la mano derecha para iniciar la marcha y de la mano izquierda para iniciar el descenso. En los comportamientos de control postural la única conducta con una asimetría a nivel grupal fue “colgarse” en la que los individuos presentaban una tendencia hacia el uso de la mano izquierda. Aunque no se encontró ninguna correlación entre las conductas locomotoras y las de control postural, sí que se detectaron correlaciones positivas dentro de los propios patrones locomotores o posturales. Entre “caminar” y “braquiar” se detectó una correlación positiva, y entre “caminar” y “descender” una correlación negativa: los individuos utilizaban la misma mano para caminar y braquiar (la derecha), y la mano opuesta para caminar y descender. En el control postural la correlación encontrada fue entre “sentarse” y “cambiar postura”, y entre “tumbarse” y “cambiar postura”.

Como vemos, estos resultados son consistentes con las preferencias diestras encontradas en el uso de las extremidades superiores para el inicio de la marcha cuadrúpeda de las diferentes especies de grandes simios (Cunningham, et al., 1989; Heestand, 1986; Hopkins y de Waal, 1995) y humanos (Day y MacNeilage, 1996; Seltzer, Forsythe, y Wada, 1990). Recientemente, Hopkins (2008) con una muestra de 40 individuos también ha corroborado los resultados de Morcillo y colaboradores (2006) en la conducta de “descender”. De esta manera, parecería que las asimetrías zurdas a nivel poblacional serían consistentes entre muestras y podría ser un rasgo claramente presente en chimpancés. Autores como Sarringhaus y colaboradores (2005) han encontrado además asimetrías zurdas a nivel poblacional en el desgaste óseo de las extremidades superiores de

chimpancés, lo que podría estar relacionado en parte con comportamientos como “descender” u otro tipo de asimetrías funcionales de tipo locomotor o de control postural.

Siguiendo con las conductas cotidianas, el acicalamiento (*grooming*) es un comportamiento común y extremadamente importante en las sociedades de primates (Nakamura, 2003; Schino, 2001). Si bien su lateralización ha sido relativamente estudiada en chimpancés libertad, son pocos los estudios en cautividad que la hayan abordado de manera profunda. Es interesante por dos razones: en primer lugar porque se trata de un comportamiento típico de especie presente en las comunidades salvajes (Nishida, Mitani, y Watts, 2004) y cautivas (de Waal y Seres, 1997) lo que permite la comparación entre grupos. Y en segundo lugar, porque se trata de un comportamiento que es básicamente manual pudiéndose llevar a cabo tanto de manera unimanual como bimanual. Así, resulta interesante al poder evaluar en una sola conducta la influencia del uso de una o ambas manos sobre la preferencia manual. De nuevo Hopkins y colaboradores (2007c) han llevado a cabo el único estudio monográfico sobre el tema en chimpancés cautivos. Estudiaron una muestra de 215 individuos alojados en el *Yerkes National Primate Research Center* y el *M.D. Anderson Cancer Center* de la Universidad de Texas. A través de grabaciones en vídeo y de registros de campo directos, los autores analizaron tres variaciones de *grooming*: el unimanual, el bimanual y las acciones de acicalamiento acompañadas por la boca. Se observó una media de 16,30 minutos de *grooming* activo para cada individuo. Tan sólo se incluyeron en el análisis final aquellos individuos con un mínimo de 10 respuestas unimanuales y 10 bimanuales (n=102). Tras el análisis de resultados se detectó que los chimpancés eran más diestros para las acciones de *grooming* bimanual que unimanual. En las acciones bimanuales se detectó una asimetría poblacional diestra, mientras que las unimanuales no presentaron ninguna asimetría direccional grupal. El número de sujetos ambipreferentes (no lateralizados) era superior al de individuos con preferencias manuales (diestras o zurdas) tanto en el *grooming* unimanual como bimanual. Sin embargo, en la variante bimanual el número de sujetos diestros era significativamente mayor que el de zurdos, confirmando la tendencia de uso diestro en el acicalamiento bimanual. Los autores no detectaron ningún efecto del uso de la boca o la edad sobre el *grooming*.

Posteriormente, y dentro del mismo trabajo (Hopkins, et al., 2007c), los autores compararon sus resultados con aquellos trabajos más relevantes realizados en libertad (Boesch, 1991; Marchant y McGrew, 1996; McGrew y Marchant, 2001). En el reciente y completo meta-análisis de Hopkins (2006) sobre las preferencias manuales en grandes

simios, el autor ya había detectado una asimetría poblacional diestra para la conducta de *grooming*. Sin embargo, en esta ocasión, analizó ambos ambientes teniendo en cuenta conjuntamente el *grooming* unimanual y bimanual. En un primer lugar, se analizó mediante la prueba de Chi cuadrado el número de individuos lateralizados (diestros y zurdos) y no lateralizados para cada uno de los ambientes (libertad y cautividad). Los resultados mostraron una asociación entre preferencia manual y lugar de estudio: los chimpancés salvajes eran significativamente más diestros que los cautivos. En segundo lugar, se llevó a cabo un análisis comparativo de los índices de lateralidad (*handedness index*) entre ambos ambientes. Los resultados indicaron que, aunque no existían diferencias significativas entre los dos ambientes (aplicando el test t de muestras independientes), los chimpancés salvajes exhibían una dominancia manual diestra mientras que los cautivos no (aplicando el test t de una muestra). Este hecho parecería contradecir las afirmaciones sobre la dominancia diestra como un artefacto de la cautividad (McGrew y Marchant, 1997b). En conclusión, aunque el *grooming* es un comportamiento que fomenta las preferencias poblacionales no es una actividad que provoque unas fuertes preferencias individuales: el número de individuos no lateralizados siempre es superior al de los lateralizados.

Figura 32: Acicalamiento bimanual con soporte bucal.



De manera paralela y en mucha menor medida, en ocasiones se ha propuesto examinar de manera más completa los patrones de uso manual del bonobo (*Pan paniscus*) con el objeto de intentar clarificar los resultados ambiguos del chimpancé. Las dos especies comparten un ancestro común relativamente cercano ya que se cree que ambos linajes se pudieron separar hace escasamente 1 millón de años (Bradley y Vigilant, 2002). Si bien algunos estudios han podido detectar asimetrías manuales (tanto diestras como zurdas) a nivel poblacional en diversas colonias de bonobos, en la mayor parte de estos trabajos las muestras son muy pequeñas (de 2 a 5 individuos) (Colell, et al., 1995a; De Vleeschouwer, Van Elsacker, y Verheyen, 1995), y rara vez han superado a los 11 individuos (Hopkins, et al., 1993b; Hopkins y de Waal, 1995). Sin embargo, recientemente encontramos un par de trabajos con muestras superiores a los 22 individuos (Chapelain y Hogervorst, 2009; Harrison y Nystrom, 2008): uno referido a comportamientos de tipo complejo y otro a simples.

Harrison y Nystrom (2008) estudiaron una muestra de 22 individuos procedentes de tres zoológicos: Berlín, Stuttgart y Twycross. Los autores recogieron un total de 407 horas de registro sobre las tareas espontáneas y rutinarias de los individuos que incluían las conductas: inicio de marcha, rascarse, llevar-manipular un objeto, recolectar, alimentarse, gestos, y uso de instrumentos. Las ocurrencias de las conductas fueron registradas como episodios y no como eventos, adoptando así el criterio conservador a la hora de evaluar la lateralidad manual. Adicionalmente se registró la postura que adoptaba el individuo mientras estaba realizando la acción: sentado, bípedo, cuadrúpedo terrestre, o arbóreo. Finalmente, se registró el tipo de prensión que el individuo adoptaba al realizar la acción: prensión de fuerza, prensión de precisión, y sin prensión. De manera global los resultados no detectaron preferencias significativas a nivel poblacional para el uso de las manos teniendo en cuenta todas las acciones manuales o podales, y las diferentes posturas o tipos de prensión utilizados. En lo que concierne a cada una de las seis conductas por separado, tampoco se detectaron asimetrías poblacionales. La edad, el sexo o la localización geográfica de los individuos tampoco supusieron ningún efecto sobre la lateralidad manual.

Estos resultados están en concordancia con aquellos estudios previos que no han detectado asimetrías grupales en bonobos (De Vleeschouwer, et al., 1995; Hopkins, et al., 1993b; Hopkins y de Waal, 1995). Sin embargo, contrastan con los estudios que muestran lateralizaciones poblacionales tanto en chimpancés (Hopkins, et al., 2005a; Hopkins, et al., 2001; Hopkins, et al., 2003a) como en bonobos. En este último caso, *Pan paniscus*

presentaría asimetrías diestras para las conductas de “inicio de marcha” y “alimentación” (Colell, et al., 1995a; Christel, et al., 1998; Hopkins y de Waal, 1995), y zurdas para “llevar” y “gestos” (Hopkins, et al., 1993b; Hopkins y de Waal, 1995). De manera contraria, otras poblaciones de bonobos presentarían una ausencia de preferencias significativas en conductas como “auto-contacto”, “recolectar alimento” o “gestos” (De Vleeschouwer, et al., 1995; Hopkins, et al., 1993b; Hopkins y de Waal, 1995). En relación a la postura, y a diferencia de lo observado en otros estudios, en este caso no parece que exista una influencia sobre el patrón de lateralidad manual. En materia de prensión ocurriría lo mismo y la lateralización no diferiría en relación a los distintos tipos.

Las discrepancias observadas entre el estudio de Harrison y Nystrom (2008) y estudios previos tanto en chimpancés como en bonobos, pueden ser argumentadas según los autores debido a que: (1) existen sesgos en las muestras de individuos y (2) la lateralización diestra puede ser debida a la repetición de los tests de evaluación. En el primer caso, los autores argumentan que tan sólo en tres poblaciones de chimpancés se han encontrado asimetrías poblacionales diestras: Yerkes, Alamogordo y Bastrop; todas ellas en Estados Unidos. Todas ellas compartirían características comunes en el tipo de condiciones ambientales en las que se alojan los individuos y en el tipo de tareas que han sido estudiadas de manera extensiva. No obstante, y como veremos posteriormente, en otro tipo de poblaciones y para el mismo tipo de tareas complejas que las estudiadas en las muestras estadounidenses, otras poblaciones de chimpancés en ambientes intermedios también presentan asimetrías diestras a nivel poblacional, tanto consideradas de manera independiente como conjunta (Llorente, et al., 2009b; Llorente, et al., 2010).

2.3.2.2. Acciones motoras simples en libertad

Los estudios en libertad son con diferencia mucho menos numerosos que los llevados a cabo en cautividad. Además, son muy pocas las investigaciones que hayan estudiado la lateralización en el comportamiento espontáneo manual de los chimpancés adoptando un enfoque etológico/observacional. Sobresalen los trabajos realizados por McGrew y Marchant (Marchant y McGrew, 1996; McGrew y Marchant, 2001), y en menor medida por Boesch (1991) y otros (Sugiyama, Fushimi, Sakura, y Matsuzawa, 1993). La mayor parte de trabajos en libertad, por tanto, se han centrado exclusivamente en estudiar la lateralización en comportamientos complejos, fundamentalmente el instrumental, que posteriormente desarrollaremos en profundidad.

Boesch (1991) estudió la lateralización manual de una muestra de chimpancés del Parque Nacional de Tai (Costa de Marfil) en cuatro conductas, dos que no implicaban el uso de instrumentos (*reaching* y *grooming*¹¹⁸) y otras dos conductas de tipo instrumental (*wedge dipping*¹¹⁹ y *nut-cracking*¹²⁰). Respecto a las dos primeras, que son las que nos ocupan en este apartado, encontró que los individuos no mostraban preferencias en el uso de las manos, exhibiendo, de esta manera, una ambipreferencia. En otro estudio realizado en Bossou (Sugiyama, et al., 1993), en el que se observaron a 19 individuos en las conducta de *picking a fruit and moving the food-item to the mouth*¹²¹, 18 de ellos eran ambipreferentes.

Marchant y McGrew (1996) – en un trabajo pionero en cuanto a la metodología empleada – estudiaron las preferencias manuales de 38 individuos del Parque Nacional de Gombe (Tanzania), utilizando un catálogo conductual de 36 categorías para las acciones (episodios/*bouts*) unimanuales y bimanuales. Los episodios manuales que tuvieron una mayor frecuencia de aparición fueron: *scratch*¹²², *groom*, *eat*, *pluck*¹²³, *pull*¹²⁴, *nose wipe*¹²⁵,

¹¹⁸ Comportamiento de acicalamiento o limpieza corporal.

¹¹⁹ Conducta instrumental de utilizar esponjas a base de vegetación para obtener agua de los resquicios de los árboles.

¹²⁰ Cascar nueces.

¹²¹ Recoger un fruto y llevarlo a la boca.

¹²² Rascarse.

¹²³ Conducta que implica extender la extremidad para coger un objeto adyacente y posteriormente flexionar el brazo, todo ello de manera continua.

¹²⁴ Tirar con fuerza de un objeto para traerlo más cerca.

¹²⁵ Frotarse la nariz.

*pincer*¹²⁶, *pick-up*, y *cradle*¹²⁷. A nivel global, el 51% de los episodios fueron zurdos y el 49% diestros, y para las 10 conductas más frecuentes la proporción entre derecha e izquierda es muy similar al 50:50. De los 38 individuos de la muestra, tan sólo 9 mostraron preferencias individuales para el total de tareas (especialización manual), siendo 5 individuos diestros y 4 zurdos. De esta manera, el resultado principal obtenido fue el de una ambilateralidad en el comportamiento manual de la muestra, tanto para las acciones unimanuales como para las acciones bimanuales.

Posteriormente, McGrew y Marchant (2001) estudiaron las preferencias manuales de 44 individuos del Parque Nacional de las Montañas de Mahale (Tanzania). Utilizaron un catálogo conductual de 35 categorías donde registraron las acciones (episodios) unimanuales y bimanuales de los individuos, al igual que hicieron en Gombe. El 94% de los episodios manuales se realizaron a través de 15 de las categorías conductuales: *scratch*, *eat*, *groom*, *pluck*, *self groom*¹²⁸, *nose wipe*, *pull*, *cradle*, *arm wrestle*¹²⁹, *hold*¹³⁰, *chin rest*¹³¹, *pick-up*, *social scratch*¹³², *reach* y *arm cross*¹³³. A nivel global, el 51% de los episodios fueron zurdos y el 49% diestros, y para las 15 conductas más frecuentes la proporción entre derecha e izquierda fue muy similar al 50:50. De los 44 individuos de la muestra, tan sólo 10 mostraron preferencias individuales para el total de tareas (especialización manual), siendo 2 individuos diestros y 8 zurdos. De las 660 posibles combinaciones entre sujetos y conductas (44 individuos x 15 conductas), 229 fueron con predominio izquierdo, 203 con predominio derecho, 63 ambipreferentes y en 165 no se pudieron obtener datos. El resultado principal obtenido fue, por tanto, el de una ambilateralidad en el comportamiento manual de la muestra, tanto para las acciones unimanuales como para las acciones bimanuales.

Como hemos podido ver, los resultados obtenidos en Gombe y Mahale, pero también en el resto de escasos estudios en libertad (Tai y Bossou), sugieren que a nivel global los

¹²⁶ Utilizar dos dedos a modo de pinzas para extraer un objeto.

¹²⁷ Acunar a un bebé con el brazo.

¹²⁸ Autoacicalamiento.

¹²⁹ Cruzar la extremidad superior con otro individuo.

¹³⁰ Sostener.

¹³¹ Apoyar la barbilla sobre los brazos cruzados, con una mano agarrando el hombro opuesto al brazo de arriba.

¹³² Rascar a otro individuo de manera rítmica.

¹³³ Cruzar los brazos. Se registra el brazo que está colocado en la parte superior.

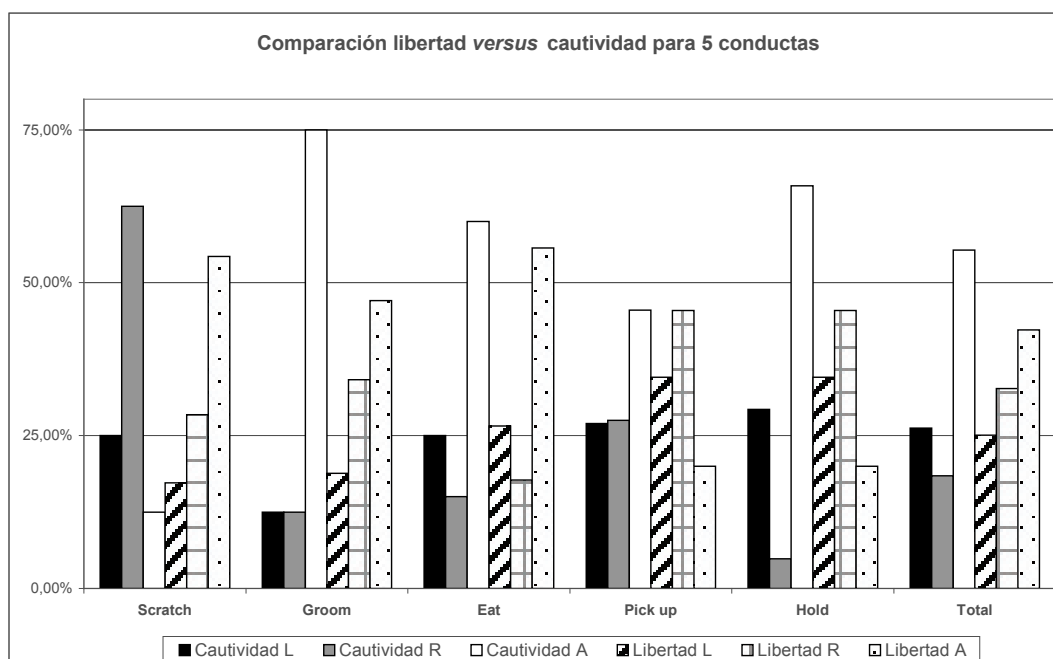
chimpancés no muestran ningún rasgo claro de lateralización para los comportamientos espontáneos de tipo simple, sean unimanuales o bimanuales.

Tabla 21: Distribución de las preferencias manuales para cinco comportamientos en estudios en cautividad y libertad. Adaptado de Hopkins y Cantalupo (2005).

Conducta		Cautividad				Libertad			
		L	R	A	Total	L	R	A	Total
<i>Scratch</i>	n	2	5	1	8	14	23	44	81
	%	25,00%	62,50%	12,50%		17,28%	28,40%	54,32%	
<i>Groom</i>	n	4	4	24	32	16	29	40	85
	%	12,50%	12,50%	75,00%		18,82%	34,12%	47,06%	
<i>Eat</i>	n	15	9	36	60	21	14	44	79
	%	0,25	0,15	0,6		26,58%	17,72%	55,70%	
<i>Pick up</i>	n	51	52	86	189	19	25	11	55
	%	26,98%	27,51%	45,50%		34,55%	45,45%	20,00%	
<i>Hold</i>	n	36	6	81	123	19	25	11	55
	%	29,27%	4,88%	65,85%		34,55%	45,45%	20,00%	
Total	n	108	76	228	412	89	116	150	355
	%	26,21%	18,45%	55,34%		25,07%	32,68%	42,25%	

Nota: L: Izquierda; A: Ambipreferente; R: Derecha.

Figura 33: Distribución de las preferencias manuales para cinco comportamientos en estudios en cautividad y libertad. Adaptado de Hopkins y Cantalupo (2005).



2.3.2.3. Acciones motoras simples en ambientes intermedios

Son pocos los estudios llevados a cabo en ambientes intermedios entre la cautividad y la semilibertad. Seguramente la falta de tradición de investigación en este tipo de espacios (normalmente Centros de Recuperación de Primates) ha influenciado de manera notable. Según nuestra consideración, aunque también la de otros (McGrew y Marchant, 2001), los ambientes intermedios serían aquellas situaciones de semicautividad o semilibertad en la que los individuos se alojan en ambientes naturalizados con instalaciones de más de 5000 metros cuadrados. Desde este punto de vista, resultan especialmente interesantes aquellas muestras alojadas en Centros de Recuperación de Primates ya que son prácticamente nulas las investigaciones sobre lateralidad manual que se han llevado a cabo en ellos. Según estos criterios tan sólo existe un estudio previo, llevado a cabo en el Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona (Mosquera, et al., 2007; Riba, 2008), aunque sin ser restrictivos desde el punto de vista de la medida de la instalación existen otros estudios en

ambientes naturalizados como los llevados a cabo en *Lion Country Safari* [Estados Unidos] (Marchant, 1983) o en el *Chester Zoo* [Reino Unido] (Fletcher y Weghorst, 2005), en ambos casos parques zoológicos.

En un estudio pionero, Marchant (1983) estudió las preferencias manuales en 6 categorías conductuales en una muestra de 26 sujetos alojados en islas artificiales en *Lion Country Safari* de Florida. Para las conductas de *social groom*, *pick up*, *hold object* y *carry object*, los resultados indicaron una ambipreferencia: 17 de 20 individuos eran ambipreferentes para *social groom*, 21 de 26 para *pick-up/hold object*, y 15 de 26 para *carry object*. En la única categoría en la que se observó un mayor número de sujetos lateralizados fue en un cajón de sastre donde se incluyeron aspectos como *pick up or touch food-objects or other chimpanzees*¹³⁴. En ésta, 21 de los 26 sujetos mostraron preferencias manuales, 11 zurdos y 10 diestros.

Posteriormente, Fletcher y Weghorst (2005) estudiaron las preferencias manuales de 28 individuos alojados en un recinto de 2.000m² del Parque Zoológico de Chester. Este trabajo resulta especialmente relevante puesto que replica en gran medida la metodología utilizada con chimpancés en libertad, lo que permite una comparación directa con las muestras de tipo intermedio. Utilizaron un catálogo conductual de 57 categorías (43 manuales y 15 instrumentales), registrando las acciones (episodios) unimanuales y bimanuales de los individuos. El 88% de los episodios manuales se realizaron a través de 20 de las categorías conductuales. De las 10 conductas más frecuentes, 8 coinciden con las 10 más frecuentes de los chimpancés de Gombe (Marchant y McGrew, 1996). La mayoría de los sujetos se mostraron ambipreferentes para la mayor parte de los comportamientos. Sin embargo, para 7 de las pautas de conducta en las que se observaron preferencias en algunos individuos, todas fueron hacia la derecha. En comparación con los resultados de Mahale (McGrew y Marchant, 2001), la muestra de Chester tenía un mayor número de sujetos lateralizados. Así, el resultado principal obtenido fue el de una ambilateralidad en el comportamiento manual de la muestra, tanto para las acciones unimanuales como para las acciones bimanuales. Posteriormente, Fletcher (2006) estudió en una muestra de 26 chimpancés las preferencias manuales para la conducta manual de *clapping*¹³⁵. De la muestra inicial, 16 individuos mostraron esta conducta. Ocho de ellos mostraron una preferencia diestra y siete una preferencia zurda. De esta forma, aunque sí se encontraron preferencias individuales éstas no fueron a nivel poblacional.

¹³⁴ Recoger objetos o comida, y tocar objetos, comidas u otro chimpancé.

¹³⁵ Aplaudir.

Por último, recientemente Mosquera y colaboradores (2007) han llevado a cabo un estudio con una muestra de 10 chimpancés del Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona. Registraron las preferencias manuales a través 10 categorías conductuales y siguiendo la misma metodología de trabajos en libertad y ambientes naturalizados para poder proceder a comparaciones (Fletcher y Weghorst, 2005; McGrew y Marchant, 2001). Para el global de las observaciones tan sólo 3 individuos se mostraron lateralizados hacia la izquierda y 1 hacia la derecha. El resto no mostró preferencias manuales significativas. En ninguna de las categorías conductuales se encontraron preferencias a nivel poblacional. En una reevaluación posterior de los mismos resultados, Riba (2008) observó que la “mano 2” tampoco parecía tener un impacto sobre la lateralización de los individuos, tanto si ésta estaba activa (realizando soporte postural u otra acción del etograma), como inactiva. Los resultados de este estudio coinciden con los encontrados en otros ambientes intermedios (Tabla 22).

Tabla 22: Comparación de la distribución (%) de las preferencias manuales entre estudios en ambientes naturalizados. Modificado de Riba (2008).

Estudio	Comer			Coger			Rascarse			Contacto social		
	L	A	R	L	A	R	L	A	R	L	A	R
<i>Mosquera et al. (2007)</i>	10	70	20	0	90	10	10	90	0	0	100	0
<i>Marchant (1983)</i>	35	50	15	42	20	38	-	-	-	-	-	-
<i>Fletcher y Weghorst (2005)</i>	27	53	20	23	54	23	0	88	12	0	90	10

En resumen, parece ser que los estudios etológicos en ambientes naturalizados, con tareas unimanuales simples y espontáneas, se encuentran a medio camino entre los resultados obtenidos en libertad y cautividad, aunque mucho más próximos a los primeros, es decir, con una predominancia de la ambilateralidad en las muestras.

2.3.3. Estudio de acciones motoras complejas

En el siguiente punto desarrollaremos los principales resultados obtenidos en el estudio de la lateralidad manual en todas aquellas conductas y tareas de tipo complejo, fundamentalmente aquellas que requieren de una coordinación bimanual o en las que está implicado el uso de instrumentos. Como en el apartado anterior, también diferenciaremos entre los estudios llevados a cabo en cautividad, en libertad y en ambientes naturalizados o intermedios. En la tabla 24 puede verse un resumen de las principales evidencias de lateralización manual encontradas en el género *Pan* para este tipo de comportamientos.

Figura 34: Acción motora compleja de simulación de *termit* *fishing* en chimpancés.



Tabla 23: Evidencias de lateralización manual en chimpancés (género *Pan*), en acciones motoras complejas.

Especie	Tarea	Ambiente	Nivel de Preferencia	Estudio
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Algae scooping</i>	Libertad	Individual	(Humle y Matsuzawa, 2009)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Ant dipping</i>	Libertad	Poblacional derecha	(Humle y Matsuzawa, 2009)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Ball task</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins y Pearson, 2000)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Bar-press task</i>	Intermedio	Individual	(Marchant y Steklis, 1986)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Bimanual feeding</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Wesley, et al., 2002) (Hopkins, 1994; Hopkins y Bard, 2000; Hopkins y Pearson, 2000; Hopkins, et al., 2007b)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Box task</i>	Cautividad	Individual	(Colell, et al., 1995b)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Cracking strychnos fruit</i>	Libertad	Individual	(McGrew, Marchant, Wrangham, y Klein, 1999)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Dipping task – bimanual</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins y Rabinowitz, 1997)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Fixed tube task</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins, et al., 2007b; Wesley, et al., 2002)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Gestural interspecific communication</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins y Cantero, 2003; Wesley, et al., 2002); (Hopkins, et al., 2007b; Hopkins y Wesley, 2002)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Horizontal panel</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Colell, et al., 1995b)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Joystick manipulation</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins, et al., 1989)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Nut cracking</i>	Libertad	Individual	(Sugiyama, et al., 1993) (Matsuzawa, 1996)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Nut cracking</i>	Libertad	Individual	(Humle y Matsuzawa, 2009)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Pestle pounding</i>	Libertad	Individual	(Humle y Matsuzawa, 2009)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Termite fishing</i>	Libertad	Poblacional izquierda	(Lonsdorf y Hopkins, 2005)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Termite fishing</i>	Libertad	Individual	(Bertolani, Scholes, McGrew, y Pruettz, 2007; McGrew y Marchant, 1992);
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Tube task</i>	Cautividad	Poblacional derecha	(Hopkins, 1995) (Hopkins, et al., 2001) (Hopkins, et al., 2005a) (Hopkins y Cantalupo, 2003) (Hopkins, et al., 2004) (Hopkins, et al., 2007b; Wesley, et al., 2002)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Tube task</i>	Intermedio	Poblacional derecha	(Llorente, et al., 2009b)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Tube task</i>	Cautividad	Individual	(Hopkins y Cantalupo, 2004)
<i>Pan paniscus</i>	<i>Tube task</i>	Cautividad	Individual	(Chapelain y Hogervorst, 2009)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Vertical panel</i>	Cautividad	Individual	(Colell, et al., 1995b)
<i>Pan troglodytes</i>	<i>Wedge dipping</i>	Libertad	Poblacional derecha	(Boesch, 1991)

2.3.3.1. Acciones motoras complejas en cautividad

Autores como Hopkins y colaboradores vienen aportando desde hace años evidencias sobre la dominancia manual a nivel poblacional en chimpancés desde hace años (Hopkins, 1995; Hopkins, et al., 2003a). A pesar de ello, muchos desconfían todavía de estos datos (Annett, 2006; McGrew y Marchant, 1997a; Palmer, 2002, 2003). Básicamente, una de las críticas más enérgicas que se han realizado es que los estudios que revelan esta dominancia lateral manual a nivel poblacional se han llevado a cabo en las poblaciones de chimpancés del *Yerkes National Primate Research Center* (YNPRC) u otros laboratorios estadounidenses.

No obstante, Hopkins (2006b) ha considerado que muchas de estas críticas se han realizado a raíz de su estudio con *tube task* del año 1995. Estas críticas hacían referencia a:

- Ausencia de control sobre la mano con la que los individuos recogían el tubo en primera instancia.
- Registro de las ocurrencias de las categorías teniendo en cuenta los eventos en lugar de los episodios.
- Número desigual de observaciones de las acciones manuales entre los individuos de la muestra.
- Resultados acotados a la muestra del *Yerkes Nacional Primate Research Center*.

Así, en estudios posteriores al de 1995, Hopkins controló los puntos débiles de su estudio original y tuvo en cuenta la mano con la que el sujeto cogía el tubo (Hopkins, et al., 2001), controló el número de respuestas obtenidas por cada chimpancé (Hopkins y Cantalupo, 2003), y comparó los resultados obtenidos considerando las ocurrencias como eventos o como episodios (Hopkins, et al., 2005a). Con ello, los resultados sobre la dominancia manual derecha a nivel poblacional siguen siendo consistentes según Hopkins (2006b).

En uno de sus primeros trabajos estudió el comportamiento bimanual a través de *tube task* en una muestra de 110 chimpancés del YNPRC (Hopkins, 1995). Los resultados indicaron

que 59 individuos eran diestros, 39 zurdos y 19 ambipreferentes (R=53,64%; L=29,09%; A=17,27%). También se encontró un efecto de la edad, estando los adultos más lateralizados que los individuos juveniles. Asimismo, también se encontró que el dedo preferente para extraer el alimento del tubo era el índice.

Posteriormente, son numerosos los trabajos que han observado una lateralización diestra a nivel poblacional en *tube task* para distintas colonias de chimpancés (Hopkins y Bard, 2000; Hopkins y Cantalupo, 2003; Hopkins, et al., 2005a; Hopkins, et al., 2001; Hopkins y Pearson, 2000; Hopkins, et al., 2004; Wesley, et al., 2002), corroborando las tesis iniciales de Hopkins.

No obstante, estos resultados en chimpancés muestran una ratio 2:1 de individuos diestros a zurdos, en comparación con la ratio 8:1 observado en humanos, y las razones para esta diferencia no están claras, pudiendo deberse a factores de tipo genético, social y cultural que conviene investigar.

Tabla 24: Distribución de las preferencias manuales para diferentes tareas. Tomado de Hopkins et al (2007b).

Medida	N L	N NP	N R	N total	R:L ratio	Media HI	s.e
Gestos manuales	36	58	133	227	3.69	.312	.049
Lanzar	23	16	50	89	2.17	.301	.075
<i>Tube task</i>	129	105	237	471	1.84	.137	.025
<i>Fixed tube</i>	36	26	64	126	1.78	.142	.042
<i>Bimanual feeding</i>	52	84	67	203	1.29	.076	.031
<i>Grooming</i>	59	76	75	210	1.27	.034	.025
<i>Termite fishing</i> simulado	66	50	76	192	1.15	.004	.040
Abrir coco	65	45	62	172	.095	.015	.053

En un interesante trabajo publicado recientemente, Hopkins y colaboradores (2007b) presentan un resumen de 15 años de investigación sobre las asimetrías manuales y cerebrales en chimpancés. Los datos hacen referencia a los estudios iniciados en el *Yerkes National Primate Research Center* en el año 1992 que posteriormente se extendieron a las colonias de chimpancés alojadas en el *M.D. Anderson Cancer Center* de la Universidad de Texas – a partir de 2001 – y en el *Alamogordo Primate Facility* – a partir del año 2003 -. Uno de los principales objetivos de este estudio fue el de caracterizar la lateralidad manual en los chimpancés a través de un conjunto amplio de tareas que incluían tanto medidas unimanuales y bimanuales, como medidas de tipo simple y complejo. En total se evaluaron ocho tareas: tarea bimanual coordinada del tubo (*tube task*), tarea del tubo fijo (*fixed tube*

task), tarea de alimentación bimanual (*bimanual feeding task*), recogida simple de alimento (*simple reaching*), lanzar (*throwing*), uso de instrumentos (*simulated termite fishing*), y apertura de coco (*coconut opening*). Además se realizaron tres medidas de rendimiento de las habilidades manuales: errores en el agarre (*grasping errors*), latencia en la gesticulación (*gesture latency*) y *bent wire task*. Tal como se muestra en la tabla 24, por un lado se encontraron asimetrías manuales diestras a nivel poblacional en las tareas de: gestos manuales, lanzar, *tube task*, *fixed tube*, recogida simple y alimentación bimanual. Por otro lado, no se encontraron preferencias poblacionales para las tareas: uso de instrumentos, apertura de cocos y acicalamiento. Respecto a las tareas de habilidad manual y desempeño para la *grasping error task* los chimpancés tenían menos errores con la mano derecha que con la izquierda. Para *gesture latency* los chimpancés respondían de manera más rápida con la mano derecha que con la izquierda. Finalmente, no se encontraron diferencias entre ambas manos para la *bent wire task*. En las conductas de acicalamiento e instrumental (*termite fishing*) la información se recogió tanto para las acciones de tipo unimanual como bimanual. Se concluyó que los individuos exhibían una mayor asimetría diestra en las acciones bimanuales en comparación con las unimanuales, mostrando además una asimetría poblacional en el primer caso.

Recientemente, se ha realizado el primer y único estudio hasta la fecha en bonobos (*Pan paniscus*) utilizando la *tube task* como método de evaluación (Chapelain y Hogervorst, 2009). Se evaluó a una muestra de 29 individuos alojados en los zoológicos de Twycross (Reino Unido), Wilhelma (Alemania) y Apenheul (Países Bajos). Utilizaron dos procedimientos diferentes de recogida de datos: frecuencias (eventos) y episodios, tal como otros autores han llevado a cabo anteriormente con chimpancés (Hopkins, et al., 2005a; Hopkins, et al., 2001). Adicionalmente analizaron los datos desde una tercera aproximación: contabilizando tan sólo los primeros 50 puntos de datos para poder investigar así el posible efecto del tamaño de la muestra sobre las preferencias manuales. Los resultados indicaron que los bonobos presentaban fuertes preferencias individuales. A partir de las frecuencias, 11 sujetos eran diestros (38%), 15 zurdos (52%) y 3 no lateralizados (10%). A partir de los episodios, 8 individuos eran diestros (28%), 9 zurdos (31%) y 12 no lateralizados (41%). Finalmente, a partir de las 50 primeras respuestas 9 eran diestros (31%), 13 zurdos (45%) y 7 no preferentes (24%). En ningún caso se detectaron preferencias significativas a nivel poblacional. No se observó ninguna influencia del sexo ni del historial del crianza (maternal o humana) de los individuos sobre la dirección ni la intensidad de la lateralización. En cuanto a la edad, hubo un mayor uso de la mano derecha por parte de

los adultos en comparación con los juveniles. En relación a las variables metodológicas (frecuencias, episodios y primeras 50 respuestas) se observó que la intensidad de la lateralización era mayor en las frecuencias que en los episodios. Sin embargo, para la dirección de la lateralización frecuencias y episodios estaban altamente correlacionados. En la comparación entre las 50 primeras respuestas con los episodios, se encontraron diferencias tanto en lo que respecta a la dirección como a la intensidad de las preferencias: la lateralización era mayor en el primer caso (50 primeras respuestas). En la comparación con las frecuencias tan sólo se encontraron diferencias en la dirección pero no en la intensidad. Por último, los autores argumentan la no distribución a nivel poblacional de las preferencias a un efecto del tamaño de la muestra: aquellos estudios con un mayor número de sujetos tendrían más posibilidad de detectar preferencias grupales, ya que la propia variabilidad intra e interindividual es muy sensible ante muestras pequeñas (Llorente, 2008).

Adicionalmente a *tube task*, muchas otras tareas se han mostrado eficaces a la hora de revelar preferencias manuales a nivel poblacional en muestras cautivas. Quizá una de las que más destaca por la cantidad de estudios que se han llevado a cabo sea *bimanual feeding*, en la que se ha observado una lateralización diestra, fundamentalmente también en trabajos llevados a cabo por el equipo de Hopkins (Hopkins y Bard, 2000; Hopkins y Pearson, 2000; Hopkins y Rabinowitz, 1997; Wesley, et al., 2002). Otra tarea donde se manifiesta una clara preferencia diestra es en la comunicación gestual (Hopkins y Cantero, 2003; Hopkins y Wesley, 2002; Wesley, et al., 2002), mostrando además índices de lateralización muy superiores a los de *tube task* o *bimanual feeding*.

Pero son muchas otras las evidencias de preferencias diestras poblacionales en las poblaciones de chimpancés cautivos, tanto para tareas de tipo experimental como la *ball task*¹³⁶ (Hopkins y Pearson, 2000), *dipping task*¹³⁷ (Hopkins y Rabinowitz, 1997); o *horizontal panel* (Colell, et al., 1995b), como para tareas que requieren reajustes posturales como *bipedal fixed tube task*¹³⁸ (Wesley, et al., 2002).

¹³⁶ Tarea que consiste en recuperar alimento que se encuentra en el interior de una bola perforada.

¹³⁷ Tarea en cautividad homóloga el *termite fishing* en libertad. Consiste en una tarea instrumental en la que los individuos deben extraer alimento de contenedores a través de ramas o varas de metal.

¹³⁸ Tarea como *tube task*, pero que requiere adoptar una posición bípeda para poder extraer el alimento.

Tabla 25: Principales estudios en los que se ha utilizado la *tube task* como medida.

Estudio	Esp ¹	Localización	N	Med ²	Nº puntos datos	Nº sesiones test	Nº RH% ³	Nº LH; % ⁴	Nº NL; % ⁵	Pref ⁶	HI ⁷
Hopkins (1995)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	110	F	17 a 515	2 sesiones de test separadas por diversos días	59; 54%	32; 29%	19; 17%	R	
Hopkins (1999)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	188	F	Mínimo 20		95; 51%	53; 28%	40; 21%	R	
Hopkins y Pearson (2000)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	187	F	Media = 58					R	0,145
Hopkins et al. (2001b)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	109	F	Media = 118,52	4 (2 sesiones por día en dos días sucesivos)	54; 50%	33; 30%	22; 20%	R	0,120
Hopkins et al. (2001b)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	109	E	Media = 23,78	4 (2 sesiones por día en dos días sucesivos)	24; 22%	15; 14%	70; 64%	R	0,110
Wesley et al. (2002)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	105	F						R	0,101
Hopkins, Hook et al. (2003)	PT	University of Texas, Bastrop, USA	116	F	Mínimo 30	Mínimo 2 tests	52; 45%	31; 27%	33; 28%	R	0,129
Hopkins, Hook et al. (2003)	PT	University of Texas, Bastrop, USA	116	E	Mínimo 30	Mínimo 2 tests	52; 45%	31; 27%	33; 28%	R	0,089
Hopkins y Cantalupo (2003)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	132	F		4 (2 sesiones por día en dos días sucesivos)	71; 54%	29; 22%	32; 24%	R	0,223
Hopkins y Cantalupo (2004)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	66	F						r	0,120
Hopkins, Wesley et al (2004)	PT	Alamogordo Primate Facility, New Mexico, USA	148	F	Mínimo 20	Mínimo 2 tests				R	0,108
Hopkins, Wesley et al (2004)	PT	University of Texas, Bastrop, USA	114	F	Mínimo 20	Mínimo 2 tests				R	0,123
Hopkins, Wesley et al (2004)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	202	F	Mínimo 20	Mínimo 2 tests				R	0,164

Hopkins, Wesley et al (2004)	PT	Alamogordo Bastrop y Yerkes	467	F	Mínimo 20	Mínimo 2 tests	272; 58%	162; 35%	33; 7%	R	
Hopkins, Wesley et al (2004)	PT	Alamogordo Bastrop y Yerkes	452	E	Mínimo 20	Mínimo 2 tests	269; 60%	183; 40%	0; 0%	R	
Hopkins, Cantalupo et al. (2005)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	180	E		8 (4 sesiones de test por día en dos días)	67; 37%	30; 17%	83; 46%	R	0,137
Phillips y Hopkins (2007)	PT	Yerkes NPRC, Georgia, USA	16	F						r	0,113
Chapelain y Hogervorst (2009)	PP	Twycross Zoo (UK), Stuttgart Zoo (Alemania), Apenheul (Holanda)	29	F	47 a 656; media = 272	10 sesiones de test (1 sesión diaria)	11; 38%	15; 52%	3; 10%	r	0,020
Chapelain y Hogervorst (2009)	PP	Twycross Zoo (UK), Stuttgart Zoo (Alemania), Apenheul (Holanda)	29	E	15 a 98; media = 47,62	10 sesiones de test (1 sesión diaria)	8; 28%	9; 31%	12; 41%	r	0,026
Chapelain y Hogervorst (2009)	PP	Twycross Zoo (UK), Stuttgart Zoo (Alemania), Apenheul (Holanda)	29	50 p		10 sesiones de test (1 sesión diaria)	9; 31%	13; 45%	7; 24%	l	- 0,056
Llorente et al (2010) ⁸	PT	Chimfunshi Wildlife Orphanage, Zambia	100	F	Mínimo 24; media = 148,54	4 (separadas por 1 día mínimo)	48; 48%	38; 38%	14; 14%	R	0,107

NOTA:

(1) Especie: PT = *Pan troglodytes*; PP = *Pan paniscus* · (2) Tipo de medida: F= Frecuencias; E= episodios; 50p = primeros 50 puntos de datos · (3) Número de individuos diestros y porcentaje respecto al total de la muestra · (4) Número de individuos zurdos y porcentaje respecto al total de la muestra · (5) Número de individuos no lateralizados y porcentaje respecto al total de la muestra · (6) Preferencia: r = tendencia diestra no poblacional pero no significativa; R = diestra a nivel poblacional significativa · (7) Valor medio del índice de lateralidad (*handedness index*). · (8) Es el único trabajo de la lista que se ha realizado en un ambiente intermedio.

Por último, conviene comentar que aunque hemos visto que los chimpancés cautivos claramente parecen mostrar preferencias diestras en este tipo de tareas estructuradas, en algunos casos los experimentos han fallado a la hora de revelarlas, manifestando tan solo preferencias de tipo individual. Éste sería el caso de *box task* y *vertical panel* (Colell, et al., 1995b), e incluso el de *tube task* (Hopkins y Cantalupo, 2004).

2.3.3.2. Acciones motoras complejas en libertad

Los estudios en libertad, menos numerosos que los realizados en cautividad, no han sido tan claros a la hora de determinar si los chimpancés están lateralizados o no a nivel poblacional para aquellas conductas más complejas o estructuradas, sobre todo para las de tipo instrumental. La mayoría de estudios de lateralización de la conducta instrumental en chimpancés han revelado preferencias laterales para el uso de las manos. De esta manera, y a nivel global, los chimpancés muestran preferencias diestras en las conductas de *wadge dip* (Boesch, 1991), *nut crack* (Boesch, 1991; Matsuzawa, et al., 2001) y *Strychnos pound*¹³⁹ (McGrew, et al., 1999); muestran preferencias zurdas en las conductas de *nut crack* (Boesch, 1991), y *termite fish*¹⁴⁰ (Lonsdorf y Hopkins, 2005; Marchant y McGrew, 1996); y, por último, se muestran ambipreferentes en el comportamiento de *ant-fishing*¹⁴¹ (Marchant y McGrew, 2007). No obstante, de todas las anteriores, tan sólo *termite fishing* y *wadge dipping* estarían claramente lateralizadas a nivel poblacional, hacia la izquierda en el primer caso y hacia la derecha en el segundo caso, aunque en algunas ocasiones las asimetrías encontradas tan sólo se dan a nivel individual (Bertolani, et al., 2007).

A modo de ejemplo, Marchant y McGrew (2007) en un reciente trabajo estudiaron el comportamiento de *ant-fishing* en una muestra de 44 chimpancés (*Pan troglodytes schweinfurthii*) del Parque Nacional de las Montañas de Mahale (6°07'S, 29°44'E). De los 44 sujetos de estudio, en tan sólo 23 se observó la conducta de pesca de la hormiga *Camponotus*. De éstos, tan sólo 15 individuos (un 34% de la muestra original) obtuvieron frecuencias superiores a 6 episodios para poder aplicar un contraste estadístico. Ocho de los individuos se mostraron ambipreferentes para la ejecución de la conducta, 6 significativamente diestros y uno significativamente zurdo. Así, vemos que la mayoría de sujetos no mostraba preferencias laterales en el *ant-fishing*.

Por contra, en otro reciente trabajo sobre la conducta de *termite fishing* (Lonsdorf y Hopkins, 2005), llevado a cabo con una muestra de chimpancés del Parque Nacional de Gombe (Tanzania), los resultados mostraron una clara preferencia zurda poblacional para este comportamiento. Los mismos autores combinaron los resultados obtenidos con los

¹³⁹ Comportamiento que consiste en golpear o aporrear contra un yunque el fruto de *Strychnos*.

¹⁴⁰ Conducta instrumental de pescar termitas con una rama.

¹⁴¹ Conducta instrumental de pescar hormigas con una rama.

de otros trabajos para la misma conducta (McGrew y Marchant, 1992, 1996; Nishida y Hiraiwa, 1982), para ver de qué manera teniendo en cuenta las diferentes colonias se revelaban o no asimetrías poblacionales. Los resultados de este segundo análisis mostraron que combinando los datos de los 54 sujetos, se confirmaba la presencia de una lateralización zurda a nivel poblacional, clasificando además a 29 individuos como zurdos, 15 como diestros y 10 como ambipreferentes. Adicionalmente, los autores compararon los resultados de *handedness index* obtenidos en el libertad con otros estudios sobre conductas emuladoras de *termite fishing* en cautividad (Fletcher y Weghorst, 2005; Steiner, 1990), para comprobar si la expresión de la lateralidad manual podría estar influida por la humanización. Los resultados mostraron que los valores del HI de los chimpancés cautivos no diferían significativamente del de los chimpancés salvajes. Por último, los autores realizaron una comparación con otros comportamientos instrumentales como el *nut cracking* (Biro, et al., 2003; Boesch, 1991; Sugiyama, et al., 1993) y el *wadge-dipping* (Boesch, 1991). Teniendo en cuenta las diferencias sensoriomotoras entre las diferentes tareas, serían esperables diferencias en las preferencias manuales de las tres. Los resultados del análisis mostraron una diferencia significativa entre *termite fishing* y *nut cracking*, y entre *termite fishing* y *wadge-dipping*. De esta manera, los chimpancés serían más diestros para *nut* y *wadge* en comparación con *termite fishing*. Finalmente, en un nuevo análisis de los valores del HI para cada una de las formas instrumentales de los estudios publicados utilizados, los autores encontraron una lateralización diestra poblacional para *nut cracking* y en el límite de la significación diestra, para *wadge-dipping*.

En otro reciente trabajo, Humle y Matsuzawa (2009) estudiaron las preferencias manuales en conductas instrumentales en una muestra de 24 chimpancés de Bossou (Guinea). Los comportamientos estudiados fueron *nut cracking*, *pestle-pounding*¹⁴², *ant-dipping* y *algae-scooping*¹⁴³. El análisis de resultados indicó que para la conducta de *ant-dipping* y *pestle-pounding* existía una asimetría diestra a nivel poblacional, mientras que para los dos comportamientos restantes no se detectaron preferencias significativas a nivel de grupo. El *nut cracking*, que sería la acción que requeriría mayor complejidad de las cuatro en términos de coordinación manual, fue la que presentó una mayor intensidad de lateralización. Todos los individuos adultos expresaron un uso exclusivo de una mano sobre la otra, aunque tal

¹⁴² Comportamiento instrumental (bimanual en el caso de los chimpancés de Bossou) que consiste en alimentarse de partes de la palmera de aceite (*E. guineensis*) realizando la acción de machacar a modo de mortero con las hojas de la palmera hasta conseguir una masa molida de fibras jugosas y dulces.

¹⁴³ Comportamiento instrumental que igual que *ant-dipping* implica la utilización de tallos o bastones para alimentarse de algas (*Spirgyra sp.*) en la superficie de charcas o lagunas.

como acabamos de comentar no se pudo detectar ninguna preferencia direccional significativa. La conducta menos lateralizada fue *pestle-pounding*, que aún requiriendo de coordinación bimanual estaba sujeta a la fatiga del individuo. Teniendo en cuenta los valores de los índices de lateralidad de cada una de las cuatro medidas globalmente, no se detectaron tampoco asimetrías poblacionales (se encontraba al límite de la significación) aunque la tendencia de uso de la mano derecha era claramente dominante.

Finalmente, algunos autores se han intentado aproximar al estudio de las preferencias manuales desde una perspectiva etoarqueológica, es decir, a partir del estudio del rastro que algunos comportamientos dejan sobre el medio (McGrew, Marchant, y Hunt, 2007). Tal es el caso de la conducta de *well digging*¹⁴⁴ observada en chimpancés de la Reserva Natural de Toro-Semliki (Uganda). Estos individuos excavan agujeros (pozos) en el lecho del río para obtener agua, bien bebiéndola directamente o a través de esponjas de hojas. Funcionalmente este tipo de comportamiento suele realizarse de manera bimanual en la mayoría de los casos e implica la acumulación de pilas de arena a lado y lado del individuo. Por ello, los autores se plantearon estudiar si existían diferencias significativas entre los volúmenes de arena del lado izquierdo y derecho del individuo, ya que indicaría de manera indirecta la preferencia por el uso de una mano durante la realización de la acción de excavar. Se examinaron un total de 91 pozos a lo largo del río Mugiri, de los que 25 ofrecían los requisitos necesarios para poder efectuar las mediciones de volumen (largo x ancho x alto). Los resultados indicaron que la media de volumen entre las pilas de arena izquierda (10,697 cm³) y derecha (11,759 cm³) del pozo no diferían significativamente. El número de pozos en los que la pila derecha (n=12) era superior a la izquierda (n=13) tampoco difería significativamente. Por ello, los autores acabaron concluyendo que existiría una ausencia de lateralización comportamental para este tipo de comportamiento.

¹⁴⁴ Comportamiento que consiste en excavar pequeños pozos para obtener agua.

Figura 35: Restos de pilas de arena ocasionadas por la conducta de *well dipping*. Tomado de McGrew et al. (2007)



2.3.3.3. Acciones motoras complejas en ambientes intermedios

Tal como comentamos en el apartado anterior, son escasos los trabajos llevados a cabo en ambientes intermedios, a pesar del interés de este tipo de estudios. Además de proporcionarnos información sobre un tipo de muestra a medio camino entre la cautividad y la libertad, favorece la validez ecológica de las investigaciones, ya que el tipo de ambiente donde se llevan a cabo intenta emular en mayor o menor medida al de las poblaciones en libertad. En el caso de las acciones manuales complejas adquiere quizá más relevancia ya que, como hemos visto, son las más sensibles para detectar la lateralización tanto en cautividad como en libertad.

Desde este punto de vista, en el trabajo de Fletcher y Weghorst (2005) comentado, anteriormente en el apartado de acciones motoras simples, se encontró que la mitad de los individuos mostraba una preferencia zurda para la conducta instrumental de *fishing for yogurt*¹⁴⁵. Por su parte, Mosquera y colaboradores (2007) no encontraron ningún tipo de preferencias (individuales ni poblacionales) para las conductas instrumentales ni estructuradas en la muestra de estudio. Una de las posibles explicaciones a esta ausencia de resultados significativos puede ser que en ambos estudios las conductas espontáneas simples fueron las predominantes, siendo las complejas y bimanuales muy poco frecuentes. De esta manera, al no disponer de suficientes datos se hace extremadamente difícil poder revelar algún tipo de preferencia lateral, sea individual o poblacional.

Desde un punto de vista experimental, tan sólo existe un estudio de replica a *tube task* de Hopkins, en animales alojados en un Centro de Recuperación de Primates (Llorente, et al., 2009b; Llorente, et al., 2010). Este estudio tiene una especial relevancia porque: (1) tiene los mismos objetivos que se plantean con la *tube task* en el presente trabajo; (2) trabaja con una amplia muestra de individuos (n=120); (3) es el segundo estudio realizado en un Centro de Recuperación de Primates [siendo pionero el presente trabajo (Llorente, 2008; Llorente, et al., 2008b; Llorente, Mosquera, y Fabr , 2009a; Riba, et al., 2009b)]; (4) es el primer estudio realizado con animales alojados en  frica; y (5) permite comenzar a crear una gran base de datos de animales alojados en ambientes naturalizados y en Centros de Recuperaci n con el objetivo de poder estudiar los patrones de lateralizaci n de estas muestras en cuanto a las acciones bimanuales coordinadas.

¹⁴⁵ Conducta instrumental de extraer yogur de un recipiente a trav s de ramas.

En este trabajo los autores estudiaron a una muestra de 120 chimpancés alojados en *Chimfunshi Wildlife Orphanage* (Chingola, Zambia). El objetivo era evaluar las preferencias manuales en acciones bimanuales coordinadas a través de una variante de *tube task* de Hopkins denominada *hose task*¹⁴⁶. La metodología y el procedimiento utilizado son en gran parte los mismos que los propuestos por Hopkins, aunque con tres ligeras pero significativas variaciones: en primer lugar, utilizar mangueras flexibles en lugar de tubos de PVC rígidos; en segundo lugar, utilizar arroz y alimentos varios en lugar de mantequilla de cacahuete; y, finalmente utilizar cuatro tests experimentales en lugar de dos¹⁴⁷.

Tras la aplicación de los 4 tests experimentales, tan sólo 100 de los individuos cumplieron los requisitos para ser evaluados: obtener un mínimo de 6 respuestas en cada test. Los resultados indicaron que el 86% de la muestra estaba lateralizada: un 48% eran diestros, un 38% eran zurdos y un 14% eran ambipreferentes. Teniendo en cuenta el valor del índice de lateralidad para los 4 tests en conjunto, los individuos no estaban lateralizados a nivel poblacional aunque se situaban al borde de la significación (Tabla 26). No obstante, analizando cada uno de los test de manera individual los sujetos mostraron preferencias diestras poblacionales en 2 de ellos. Analizando tan sólo los dos primeros tests experimentales – siguiendo el procedimiento de Hopkins – la muestra también estaba claramente lateralizada hacia la derecha a nivel poblacional.

Tabla 26: Resultados del test t de una muestra y preferencias a nivel poblacional en Llorente et al. (2009b).

Índice de lateralidad	T	Grados libertad	p	Preferencia
SUMHI	1,678	99	0,097	r
MHI	1,943	99	0,055	R
SUMHI tests 1+2	2,480	99	0,015	R
SUMHI tests 3+4	1,104	99	0,272	ns
HI test 1	2,455	99	0,016	R
HI test 2	2,270	99	0,025	R
HI test 3	1,795	99	0,076	r
HI test 4	0,292	99	0,771	ns
HI uso dedos	1,606	99	0,111	ns
Hi uso instrumentos	0,413	19	0,684	ns

¹⁴⁶ Tarea de la manguera.

¹⁴⁷ Aunque el equipo de Hopkins ha utilizado 4 sesiones de test en alguno de sus trabajos, el método más común ha sido el de 2 sesiones de tests experimentales.

Figura 36: Mangueras utilizadas en *Chimfunshi Wildlife Orphanage* (Llorente, et al., 2009b).



2.3.4. Conclusiones acerca de la lateralización manual en primates no humanos

Con los resultados obtenidos a partir de la base de datos global de todos los estudios de primates no humanos que hemos estado revisando podríamos afirmar que: (1) los primates no humanos muestran claras evidencias de lateralización a nivel individual; (2) presentan asimetrías poblacionales para algunos tipos de comportamientos, especialmente aquellos de tipo complejo y estructurado; (3) existen diferencias entre los comportamientos unimanuales y bimanuales, siendo los segundos más propensos a presentar asimetrías a nivel poblacional; (4) la tendencia de la preferencia, aunque en algunos casos no significativa, suele ser hacia la derecha; (5) las variables asociadas a la ejecución de la conducta (como el tipo de prensión, la postura o la instrumentalidad de la conducta) influyen en la intensidad de la lateralización y en menor medida sobre la dirección de la preferencia; y (6) las diferencias existentes entre primates humanos y no humanos serían más de grado que de naturaleza: existiría una forma más débil de lateralización.

No obstante, existe una disparidad aparente entre los resultados obtenidos a través de taxones y fundamentalmente cuando comparamos los datos de una misma especie en libertad o cautividad, y con tareas simples o complejas. Pero, al contrario de lo que podríamos pensar, se observa cada vez más un acuerdo entre los diferentes autores para intentar dilucidar esta aparente discrepancia de resultados. Algunos de las acciones correctoras que se han propuesto son las siguientes:

- Realizar más estudios replicativos en libertad, ya que actualmente tan sólo dos (el de Gombe y Mahale de los mismos autores) han estudiado la lateralidad manual a partir de amplios etogramas en el chimpancé. Además hay especies a las que prácticamente no se ha investigado en su hábitat natural.
- Realizar estudios en ambientes intermedios. Actualmente, tan sólo hay tres estudios publicados en este tipo de condiciones (Fletcher y Weghorst, 2005; Marchant, 1983; Mosquera, et al., 2007) en chimpancés, y prácticamente nulos en otras especies de primates.

- La metodología etológica debe aplicarse a los estudios en cautividad y de laboratorio, y la metodología experimental debe aplicarse a los estudios en libertad. Igualmente, los propios criterios de observación deberían ser mucho más estrictos y controlados para evitar los posibles sesgos de observación en este tipo de trabajo de campo.
- Considerando el tamaño de las muestras, la aparente ausencia de asimetrías de tipo poblacional puede explicarse porque en la mayoría de estudios las muestras de individuos son extremadamente pequeñas. Si bien es obvia la dificultad para trabajar con amplias muestras de individuos, una opción es la de realizar réplicas en diferentes colonias con las mismas tareas para aumentar el tamaño muestral y la sensibilidad estadística.
- Utilizar un marco común de comparación de los resultados, que recoja tanto las preferencias a nivel individual como a nivel poblacional y qué criterio estadístico debe utilizarse para establecer que una muestra de individuos está lateralizada poblacionalmente.
- Llevar a cabo estudios de tipo longitudinal y donde se combinen los datos sobre preferencias manuales con los de interacciones sociales, particularmente en los contextos de aprendizaje social.
- Estandarizar los métodos utilizados de forma que permitan la comparación entre estudios y entre especies. Cuando tenemos en consideración toda la base de datos general sobre lateralidad manual en primates no humanos es realmente complicado obtener un visión global comprensible a partir de la interpretación de los resultados. Este mismo problema ocurre cuando intentamos comparar estudios entre humanos y entre primates no humanos. De hecho, en la mayoría de ocasiones las tareas utilizadas para evaluar las preferencias manuales en humanos son de tipo complejo, mientras que en los primates no humanos son de tipo simple. Cuando en el caso de los humanos éstos son evaluados a través de tareas simples, su lateralidad es menos pronunciada. En definitiva, si las medidas de la lateralidad manual son diferentes, su repercusión sobre los resultados puede hacer que éstos también sean diferentes.

- En una vertiente más teórica, las diferencias interespecíficas en la lateralidad manual podrían estar relacionadas con las propias diferencias en las características biológicas de las diferentes especies y familias de primates no humanos. Diferencias en aspectos como la dieta (tipo de forrajeo y procesamiento del alimento), el grado de arborealidad, el patrón de locomoción, el comportamiento social y las habilidades comunicativas que encontramos entre las distintas especies pueden tener un papel crucial en el desarrollo de sus pautas de comportamiento manual (Hopkins, 2006a; McGrew y Marchant, 1997a).

Capítulo 3: Modelos teóricos de lateralización manual



3.1.1. Homología *versus* Homoplasia

Tradicionalmente se ha considerado a la asimetría cerebral como un rasgo único y singular del ser humano convirtiéndonos en algo así como un “simio asimétrico”¹⁴⁸ (Corballis, 1991). También, tal como hemos visto en los anteriores capítulos, no ha sido hasta hace pocos años cuando se ha comenzado a investigar de manera intensa y extensa la lateralización cerebral más allá de nuestra propia especie. Este giro ha evidenciado que la lateralización cerebral parece ser un hecho innegable en diversas especies animales y ha puesto en jaque a aquellos que históricamente pensaban que se trataba que una característica propia y exclusiva del ser humano. Estas evidencias están haciendo reflexionar acerca de las concepciones básicas sobre la asimetría cerebral, y además están forzando a que disciplinas como la Neuropsicología, la Biología Evolutiva, la Etología, la Psicología Comparada o la Psicobiología del Desarrollo trabajen con un mismo objetivo.

Pero a pesar de las sinergias comunes de las diferentes disciplinas y de las crecientes evidencias de lateralidad animal, se siguen manteniendo dos grandes grupos de modelos teóricos: uno que aboga por una continuidad evolutiva en la lateralización de las diferentes especies y, otro que defiende una ruptura evolutiva entre el patrón de lateralización humano y el del resto de animales. Al fin y al cabo, la principal cuestión a la que se intenta dar respuesta es si son los animales, y más específicamente los primates, un modelo válido para estudiar la evolución de nuestra asimetría cerebral y funcional. Y en qué pueden ayudarnos a la hora de dar respuesta al origen de nuestra especialización hemisférica cerebral y del surgimiento de nuestro lenguaje.

¹⁴⁸ *The lopsided ape.*

Argumentos para la discontinuidad evolutiva

Dentro de la línea rupturista, Chris McManus (2002) de la *University College of London* argumenta en favor de la homoplasia (evolución convergente) más que de la homología (ancestro común) en relación a las asimetrías en los vertebrados. Según su afirmación, los resultados encontrados hasta la actualidad muestran que la lateralización de tipo poblacional varía de especie a especie e incluso en el seno de los mismos grupos biológicos (p.e. primates, peces, etc.). No obstante, según algunos autores parece arriesgado afirmar que las diferencias en la dirección de la lateralización (poblacional) reflejen diferentes patrones de lateralidad (Rogers, 2007). Es decir, más bien irradiarían las diferentes maneras en las que las especies abordan tareas similares y se atribuirían en base a las diferentes estrategias ecológicas de cada una para resolver sus problemas de supervivencia (Vallortigara y Rogers, 2005). Desde esta perspectiva, el rasgo realmente adaptativo para la eficacia biológica de los individuos sería la intensidad de su lateralización; es decir, el hecho de ser zurdo o diestro sería adaptativo porque estaría reflejando una intensa lateralización (Christman, 2001). También, el hecho de ser ambipreferente no sería adaptativo al reflejar una escasa intensidad de lateralización. Las similitudes de la direccionalidad no serían muy informativas si consideramos que tan sólo existen dos posibilidades (derecha o izquierda) y que la dirección de la lateralización puede estar influenciada entre otros por factores embriológicos y ambientales (Vallortigara, et al., 1999).

Aparte de McManus, Timothy Crow del *Warneford Hospital* de la *University of Oxford* es uno de los pocos autores que defiende de manera radical la lateralización como un hecho único, exclusivo e innegable del ser humano (Crow, 2004; Crow, 2005; Crow, 2010; Chance y Crow, 2007). Su principal hipótesis se basa en la idea de que se originó un cambio genético trascendente que provocó en los humanos la lateralización cerebral, la teoría de la mente, el lenguaje y la susceptibilidad a la esquizofrenia (Crow, 2002b). Tanto él como el resto de autores rupturistas aluden al estrecho vínculo existente entre dominancia manual diestra y especialización hemisférica izquierda para el lenguaje como base de sus argumentaciones. Desde las perspectivas rupturistas (homoplásicas), aún admitiendo que la lateralización en animales no humanos puede existir – como en el caso de las aves – éstas serían fruto de una evolución convergente, y por tanto, no tendrían ninguna relación con la lateralización de los mamíferos y mucho menos con la de los humanos. Pero además, la presencia de asimetrías en los mamíferos también sería descalificada como modelo válido relevante para los humanos ya que aquellos estarían

mucho menos intensamente lateralizados que nuestra especie. Pero, tanto si la lateralización se trata de un rasgo homológico como homoplásico, ambas consideraciones serían importantes a la hora de reconstruir filogenéticamente la historia de un rasgo, y ambas estarían contribuyendo a la comprensión de los aspectos funcionales y adaptativos de la lateralización. Al fin y al cabo, diferentes presiones evolutivas pueden ser responsables de generar similitudes homológicas y homoplásicas.

En el ámbito específico de los primates no humanos, Warren (1980) postula que la lateralización intrínseca de la función manual no existiría en nuestros parientes evolutivos. Así, no podríamos establecer una homología entre la dominancia manual de los primates humanos y no humanos. Según este autor, la influencia de los humanos podría ser una de las explicaciones de porqué los estudios llevados a cabo en laboratorios indican resultados a favor de la preferencia manual diestra de las muestras, tesis compartidas igualmente por autores actuales (McGrew y Marchant, 2001). Según ellos, la lateralización de la función manual sería totalmente ontogenética; es decir, causada por el aprendizaje a lo largo de la vida y experiencias del individuo, y de las situaciones y tareas específicas que en un determinado momento esté llevando a cabo. Para Warren, los primates no humanos permanecerían como una *tabula rasa* no lateralizada en sus respuestas, a menos que fueran modeladas de otra forma por fuerzas y estímulos ambientales fundamentalmente de tipo humano. A modo de ejemplo, estudios recientes con ratas (Tang & Verstynen, 2002) parecerían dar soporte a este tipo de teorías, aunque la distancia filogenética entre unas especies y otras – desde un punto de vista homoplásico – nos obliga a mostrar cautela respecto a las comparaciones. Sin embargo, recientes estudios con muestras de chimpancés humanizados parecen mostrar que no hay un efecto de la humanización sobre la expresión de la lateralización manual (Hopkins, et al., 2004; Mosquera, et al., 2007). En conclusión, el punto de vista de Warren y de otros autores “ambientalistas” (Collins, 1985; Ettliger, 1988; Yeo, Thoma, y Gangestad, 2002) sitúa la asimetría y la lateralidad de las funciones en *Homo sapiens* como un caso especial dentro de los primates y de otros organismos, coincidiendo con las tesis defendidas por Crow y McManus.

Desde un punto de vista más empírico que teórico, McGrew y Marchant (1997a) han propuesto un modelo para evaluar los cinco posibles niveles de lateralización de los primates, aplicable igualmente a todos los animales humanos y no humanos. Se trataría de un continuo entre los niveles 1 (ambilateralidad) al 5 (dominancia manual), mediante el que podemos clasificar los diferentes grados de lateralización de los sujetos (Tabla 27). Según

estos autores, tan sólo los humanos estaríamos claramente en el nivel 5, argumentando de nuevo la idea de la singularidad de nuestra especie. Así pues, según ellos, ninguna especie de primate habría desarrollado una preferencia lateral en una única dirección para un amplio abanico de conductas y actividades.

No obstante, hay que tener en cuenta que los sistemas sensoriales de los primates tienen una organización bastante diferente a la de los vertebrados inferiores lo que supondría que a nivel de evolución de la lateralidad tanto las hipótesis de homología como de homoplasia serían factibles. Por ejemplo, los campos visuales de los primates están generalmente frontalizados y con una superposición entre el hemicampo derecho y el izquierdo, así como un gran *corpus callosum* que conecta las correspondientes áreas de ambos hemisferios. A diferencia, muchas especies de aves y vertebrados inferiores tienen localizados los campos visuales de forma lateral y aunque existe una proyección en el hemisferio contralateral, las vías interhemisféricas de conexión no tienen una configuración como la del *corpus callosum* de los primates, manteniendo un aislamiento mayor entre ambas partes del cerebro. Aún así, a nivel comportamental no se aprecia un impacto significativo entre ambas configuraciones cerebrales, a pesar de estos cambios evolutivos en la organización de los sistemas sensoriales entre unas especies y otras. Algunos autores incluso sugieren que la especialización hemisférica evolucionó como consecuencia de una mayor conectividad intrahemisférica más que interhemisférica (Rilling y Insel, 1999). En efecto, el tamaño del *corpus callosum* en los humanos en comparación con el del resto de los primates no humanos es mucho menor, y quizá esto podría explicar que a nivel comportamental sea más fácil observar el efecto de la especialización hemisférica en los humanos que en el resto de primates.

También, y aludiendo a la no adecuación de estudiar primates como modelo evolutivo de nuestra lateralización, hay que destacar un rasgo fundamental que nos diferencia a nosotros de ellos: los humanos somos bípedos. Este hecho libera las manos de la locomoción, facilitando, probablemente, que la asimetría cerebral se manifieste en la conducta manual y especialmente en actividades que requieren habilidad como escribir, lanzar, o usar y modificar instrumentos.

Tabla 27: Modelo de evaluación de la lateralización manual por niveles según McGrew y Marchant (1997a).

Nivel	Tipo de lateralización	Descripción	Caso
Nivel 1	Ambilateralidad	Los individuos de una población son ambipreferentes, utilizan la mano derecha e izquierda aleatoriamente.	Chimpancés en libertad
Nivel 2	Preferencia manual	Una proporción significativa de los individuos están significativamente lateralizados hacia una de las manos, pero globalmente la población no muestra ninguna desviación hacia la derecha o la izquierda.	Chimpancés en libertad Chimpancés en cautividad
Nivel 3	Especialización para la tarea	Una proporción significativa de los individuos muestra un uso exclusivo de una mano sobre la otra, pero al igual que en los niveles 1 y 2 la población global no muestra desviaciones hacia un lado.	Chimpancés en cautividad
Nivel 4	Especialización manual	La población muestra una preferencia significativa hacia la derecha o la izquierda, con una mayoría de individuos exhibiendo un uso significativo, pero no exclusivo, de la mano preferida.	Chimpancés en cautividad
Nivel 5	Dominancia manual	La población muestra una preferencia diestra o zurda pero a diferencia del nivel 4, la mayoría de los individuos exhiben un uso de la mano preferida.	<i>Homo sapiens</i>

Argumentos para la continuidad evolutiva

Pero si bien como hemos visto, la visión histórica y tradicional acerca de la lateralización cerebral ha sido el de considerarla como una característica única y exclusiva de nuestra especie, cada día son más los trabajos que ponen en tela de juicio afirmaciones tan categóricas. En sus antípodas teóricas la nueva generación de investigadores sobre la asimetría animal aboga por una continuidad entre las asimetrías de animales humanos y no humanos (Vallortigara y Rogers, 2005)

Aunque en sus orígenes Michael Corballis (1991) de la *University of Auckland* (Nueva Zelanda) defendió la idea que la lateralización era un hecho único al ser humano, su punto de vista actual estaría más enmarcado en la perspectiva homológica. Según él, el hecho de que algunas de nuestras funciones lateralizadas sean propias y distintivas de nuestra especie no significa que la lateralización cerebral sea en sí exclusividad nuestra. La dominancia manual es tan sólo una de las posibles manifestaciones a nivel comportamental de la lateralización cerebral. Tal como remarca Corballis (2005), existen otras manifestaciones menos obvias de la asimetría cerebral pero no por ello menos presentes. Ciertamente, argumentar que la ausencia de evidencias de lateralización manual indica una ausencia de lateralización cerebral es un error. De ahí que cada vez más autores coincidan con la idea

de que aunque algunos aspectos de la lateralización cerebral para el lenguaje es probable que sean únicos en nuestra especie, pero que la lateralización no es específica ni para el lenguaje ni para los humanos (Bisazza, et al., 1998; Bradshaw y Rogers, 1993; Hutsler, et al., 2002; Rogers, 2002).

La dominancia hemisférica izquierda para el lenguaje puede ser resultado de una preadaptación para el lenguaje, y de ahí que esta especialización hemisférica izquierda se haya mostrado en diversas especies de primates, aves, anfibios y peces (Rogers y Andrew, 2002). Una de las hipótesis ha sido la de que existe la posibilidad de que el hemisferio izquierdo ejecute el control sobre todos los estímulos especie-específicos relevantes desde el punto de vista comunicativo, mientras que el derecho lleve a cabo el procesamiento de los estímulos emocionales (Rogers y Andrew, 2002). Recientemente, y por parte de alguno de los mismos autores, se hipotetiza que el hemisferio izquierdo de los vertebrados estaría originalmente especializado para el control de los patrones de comportamiento bien establecidos, ordinarios y familiares; mientras que el derecho lo estaría para detectar y dar respuesta a estímulos ambientales no esperados (MacNeilage, Rogers, y Vallortigara, 2009). Esta posible homología también se apoya empíricamente en resultados encontrados con primates no humanos (Petersen, et al., 1978; Ramus, et al., 2000) y sugeriría una especialización hemisférica izquierda para el procesamiento de la información acústica temporal que podría representar un precursor evolutivo de la lateralización para la percepción del habla y para el procesamiento del lenguaje en los humanos. De nuevo, los rasgos compartidos entre nosotros, nuestros ancestros y el resto de especies animales que nos rodean no niegan la posible singularidad de algunos rasgos de la organización neuronal dentro de la línea homínida. Pero esas adaptaciones se habrían desarrollado con casi toda seguridad sobre la base de una estructura común que nosotros, nuestros ancestros y los otros primates compartimos (Hutsler, et al., 2002); es decir sobre una continuidad evolutiva.

Una de las posibles interpretaciones de estos resultados (las asimetrías en el mundo animal) es que la pauta global de convergencia en la direccionalidad de las asimetrías a nivel poblacional a través de las diferentes especies de vertebrados se remontaría a otras épocas geológicas, que algunos sitúan con el surgimiento de los vertebrados hace 500 m.a. (MacNeilage, et al., 2009). Al argumentar esta historia evolutiva, autores como Lesley Rogers (2007) de la *University of New England* (Australia) indican que, una vez se produjo en los primeros vertebrados el primer paso a la hora de diferenciar los roles de cada

hemisferio para realizar diferentes tipos de procesamiento, se pudieron ir construyendo otras lateralidades a partir de esa base. En este sentido, podríamos ver la pauta general de especialización hemisférica como una plantilla fundamental conservada a través de la evolución de los vertebrados. El grado en el que la lateralización se expresaría y elaboraría se podría modificar por muchos factores, entre otros de tipo genético y experiencias vitales de los individuos. Por consiguiente, cada especie e incluso cada individuo expresaría algunas formas singulares de lateralización aunque probablemente acordes con el patrón fundamental de lateralización. Debido a la propia experiencia vital sobre la ontogenia de la lateralización, los individuos podrían acabar presentando grados de lateralización variables o incluso ninguna lateralización, lo que explicaría las diferencias encontradas entre vertebrados y primates. De nuevo, según Rogers (2007), mientras que la expresión genética estaría implicada en la selección evolutiva de las características de la lateralización, la dirección y el grado de la lateralización estarían dependiendo de la experiencia y la estimulación del ambiente. De ahí que la cuestión fundamental sería cómo la expresión de los genes estaría interactuando con la estimulación ambiental y la experiencia.

En conclusión, ambas visiones son fruto del resurgimiento del conflicto entre la cultura cartesiana de la discontinuidad entre humanos y el resto de especies y, de la cultura darwiniana de continuidad. Quizá el reflejo más claro entre ambas posiciones (la cartesiana y la darwiniana) sea el intercambio de artículos críticos entre Timothy Crow y Lesley Rogers durante los últimos años. Ciertamente, desde un punto de vista empírico todavía a día de hoy, y a pesar de la creciente literatura sobre el tema, no se puede asegurar o negar que las asimetrías del sistema nervioso hayan aparecido *de novo* e independientemente en peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Sería necesaria aún más investigación desde múltiples disciplinas que traten los procesos genéticos y de desarrollo que están implicados en las diferentes asimetrías. Finalmente, y como veremos posteriormente en el apartado 3.2 (Principales modelos teóricos), la complejidad y confusión aumentan al encontrarnos con modelos no sólo continuistas y rupturistas, sino que, dentro de éstos, los enmarcados en el ámbito exclusivo de la lateralidad manual, los del lenguaje, los de las asimetrías neuroanatómicas/especialización hemisférica y, finalmente, algunos mixtos.

3.1.2. Ventajas y desventajas de estar lateralizado

Un segundo tema previo a los propios modelos teóricos que se han propuesto, y a parte de si la lateralización – tanto en sus aspectos neuroanatómicos como funcionales – es un proceso homológico u homoplásico, es el interés por saber cuáles son las ventajas que para un individuo y para una población supondría estar lateralizado. Como veremos seguidamente, la mayor parte de hipótesis, propuestas e ideas acerca de las posibles ventajas están enmarcadas dentro de los modelos del procesamiento de la información.

En primer lugar, la inhibición transcallosa representa un importante mecanismo para optimizar la ejecución y sirve para resolver incompatibilidades entre las funciones sensoriomotoras de regiones homólogas de ambos hemisferios durante los movimientos de las extremidades o el procesamiento del habla. Una de las más claras ventajas que puede ofrecer la lateralización cerebral es la de incrementar la capacidad de procesamiento neuronal: la especialización de un hemisferio para una función particular dejaría al otro hemisferio libre para poder llevar a cabo otras funciones (Levy, 1977). Este hecho permitiría que el cerebro evolucionara hacia la evitación de la duplicidad de funciones en los dos hemisferios. Permitiendo el procesamiento en paralelo y separado en los dos hemisferios, la lateralización podría ser un camino para incrementar la capacidad del cerebro para desarrollar procesamientos simultáneos. Recientes estudios empíricos llevados a cabo con la mosca de la fruta parecen apoyar esta hipótesis (Pascual, et al., 2004), aún manteniendo cautela a causa de la distancia filogenética existente. Otros autores añaden además que la incompatibilidad de funciones podría haber contribuido a la evolución de la lateralización cognitiva más que la competición por el espacio (Vallortigara, et al., 1999). Esta aproximación también ha sido contrastada empíricamente a través del paradigma de la tarea dual (*dual-task paradigm*) en pollos (Rogers, 2000).

Una segunda ventaja es que la dominancia por un hemisferio es una forma conveniente de prevenir el inicio simultáneo de respuestas incompatibles en especies animales con los ojos situados lateralmente (Vallortigara, 2000), afectando especialmente a aves, reptiles y peces. Los hemicampos visuales de estos organismos tienen un alto grado de independencia y a causa del barrido independiente de ambos ojos, la mitad derecha e izquierda de su percepción del mundo es completamente diferente. Ante esto, la dominancia de uno de los hemisferios cerebrales podría ser una vía para garantizar el procesamiento correcto de los

estímulos por parte de estos organismos. Sin embargo, el problema que encontramos en ambas visiones de tipo computacional es que, aunque podrían explicar las razones para una lateralización individual, serían poco útiles para explicar el porqué del alineamiento en la dirección de la lateralización de todo un colectivo o población. De hecho, la eficiencia cerebral que tiene un individuo no está relacionada con cómo están lateralizados otros individuos.

Uno de los argumentos más expuestos acerca de la evolución de la especialización hemisférica ha sido que la dualidad de funciones dobla la capacidad neuronal del cerebro, aportando así una función adaptativa. Como apoyo a esta hipótesis recientes investigaciones con aves y peces han mostrado que aquellos individuos más lateralizados individualmente tienen un mejor desempeño que los menos lateralizados en tareas que requieren un cambio atencional (Vallortigara y Rogers, 2005). No obstante, el hecho de que en algunas especies podamos encontrar evidencias de esta dualidad de funciones (especialización hemisférica) en algunos individuos no quiere decir que éstas se den a nivel poblacional o de especie.

Visto ésto, surge una segunda cuestión acerca de cuáles han sido aquellos rasgos seleccionados que presumiblemente han tenido un beneficio y valor adaptativo para la mayoría de los individuos de un grupo y que han quedado reflejados en una expresión uniforme de la lateralización. O, planteado de otra manera: ¿cuáles son los mecanismos genéticos y no genéticos que subyacen al desarrollo de la especialización hemisférica en diferentes especies animales? Desde el punto de vista homológico los factores genéticos se asumen como principales. No obstante, estos mecanismos genéticos pueden estar interactuando con otro tipo de factores no genéticos como los socioculturales, ecológicos e historias vitales de los individuos, tal como hemos comentado en el apartado anterior.

Tal como hemos comentado anteriormente, algunos autores han hecho más hincapié en el valor adaptativo que puede tener la intensidad de la lateralización más allá de su direccionalidad (Christman, 2001). Desde este punto de vista, ser diestro o zurdo sería adaptativo porque estaría reflejando una fuerte lateralización. Se ha detectado que a nivel familiar la intensidad de la lateralización está más fuertemente correlacionada que la dirección: los padres más intensamente lateralizados (independientemente de la dirección) tienen hijos intensamente lateralizados, tanto cuando nos referimos a humanos (Porac y Coren, 1981) como a grandes simios (Hopkins, 2006a).

De manera contraria, también se han propuesto una serie de desventajas asociadas al hecho de que un individuo esté lateralizado (Vallortigara y Rogers, 2005). Una de las principales desventajas para las asimetrías poblacionales sería la predictibilidad de la conducta. El caso de preferencias como la de la conducta de escape ante un predador, documentada en diversas especies de peces y anfibios, podría ser un buen ejemplo: si la presa está lateralizada a nivel poblacional, entonces el predador podría aprender de manera bastante fácil esta direccionalidad en todo el grupo pudiendo aprovechar en su beneficio este conocimiento y aplicarlo durante su estrategia de predación. Ante esto, podríamos plantearnos si las supuestas ventajas en la lateralización poblacional podrían tornarse en desventajas. No obstante, esta afirmación parte de una premisa equivocada, ya que la mayoría de las ventajas aportadas hasta hoy para hipotetizar sobre la lateralización cerebral no requieren de la alineación de todos los individuos de una población (asimetría direccional); es decir, la eficiencia cerebral de un individuo no está relacionada *per se* con la dirección de la asimetría de otros individuos (Vallortigara y Rogers, 2005). Además, es posible que un mismo organismo presente una lateralización individual para ciertas tareas y a nivel poblacional para otras, tal como se ha observado en diversas especies de primates.

Así pues, uno de los aspectos clave que conviene aclarar es el de la diferencia entre los dos principales tipos de asimetrías: las individuales y las poblacionales. No obstante, hay autores que diferencian hasta tres tipos de asimetría funcional (Vallortigara y Rogers, 2005): la fluctuante, la direccional y la antisimetría (Figura 37). Las asimetrías a nivel de especie, grupo o población, son aquellas que son presentadas por la mayoría de sujetos de un grupo, colectivo, población o especie, y que algunos autores sitúan en más del 50%. Este tipo de asimetría también se correspondería con la “direccional”. Tanto la asimetría fluctuante como la antisimetría se considerarían asimetrías de tipo individual.

Llegados a este punto conviene plantearse dos cuestiones a resolver. En primer lugar, ¿la presencia de asimetrías a nivel individual es condición suficiente para producir ventajas en la supervivencia, o es necesario nivel poblacional para lograr estas ventajas? Y si es así, ¿por qué emergió la lateralización a nivel poblacional? Una de las hipótesis para explicar este hecho es que la asimetría poblacional puede ser un producto de otras asimetrías somáticas (p.e. la gastrointestinal o la cardíaca) determinadas genéticamente. De hecho, algunos genes asociados a asimetrías de tipo somático parecen afectar a ciertos aspectos del desarrollo cerebral [p.e. factor de crecimiento de los fibroblastos (Ohuchi, Kimura, Watamoto, y Itoh, 2000)]. No obstante, este tipo de determinación genética sobre la lateralización

comportamental humana y animal no parece del todo clara, o en todo caso podría influir más sobre la intensidad de la lateralización que sobre la dirección, tal como se ha observado en ratones (Collins, 1985).

Otros autores como Vallortigara y Rogers (2005), ante la pregunta de porqué encontramos asimetrías poblacionales en un amplio rango de especies de vertebrados y para diversas tareas, proponen la idea de la presión social¹⁴⁹ como factor determinante. Estas presiones son las que forzarían a los individuos a alinear sus asimetrías con los individuos de su grupo. Según ellos, lo que es mejor hacer para un individuo asimétrico depende de lo que otros individuos del grupo hagan, implicando no sólo ventajas individuales a nivel cognitivo sino a nivel de eficacia biológica¹⁵⁰. Pero a pesar de esta supuesta presión social que alinearía a los individuos de un grupo, queda por explicar porqué algunos individuos del grupo se resisten a alinearse con el resto [p.e. la zurdera en los humanos (McManus, 2002)]. Además, esta hipótesis de la selección dependiente de la frecuencia es aplicable a la hora de entender los comportamientos de evitación-agresión que se producen en las interacciones presa-predador, pero no para otras formas de lateralización (Deng, 2005). Sin embargo, y a pesar de las críticas, Vallortigara y Rogers (2005) defienden la idea de que la lateralización humana proviene de una estrategia evolutiva estable (EEE) situando su origen antes de la aparición de los propios humanos. Las asimetrías de los primates serían la base de las de los humanos, y a nivel general y dentro del grupo de los vertebrados, existirían muchas otras asimetrías simples ampliamente compartidas.

El concepto de EEE concierne a mecanismos genéticos y no a mecanismos de aprendizaje social, y la lateralización del cerebro sería el resultado de la interacción de la expresión de los genes, de la acción de ciertas hormonas sobre el tejido neural y de la estimulación ambiental (Vallortigara y Rogers, 2005). Alternativamente, se ha propuesto que la lateralización poblacional para una tarea determinada, estimulada por las presiones de coordinación con el resto de individuos de un grupo, podría producir cambios en la organización cerebral actuando sobre el alineamiento (la asimetría poblacional) de otras tareas relacionadas con la primera (Vallortigara y Rogers, 2005). Además, una vez se ha producido el alineamiento para una tarea o conjunto de tareas, podría ocurrir por defecto un alineamiento para aquellas otras funciones que no han estado sujetas a presiones selectivas, en aquel lado del cerebro que ha quedado libre. Según ellos, evitar óptimamente

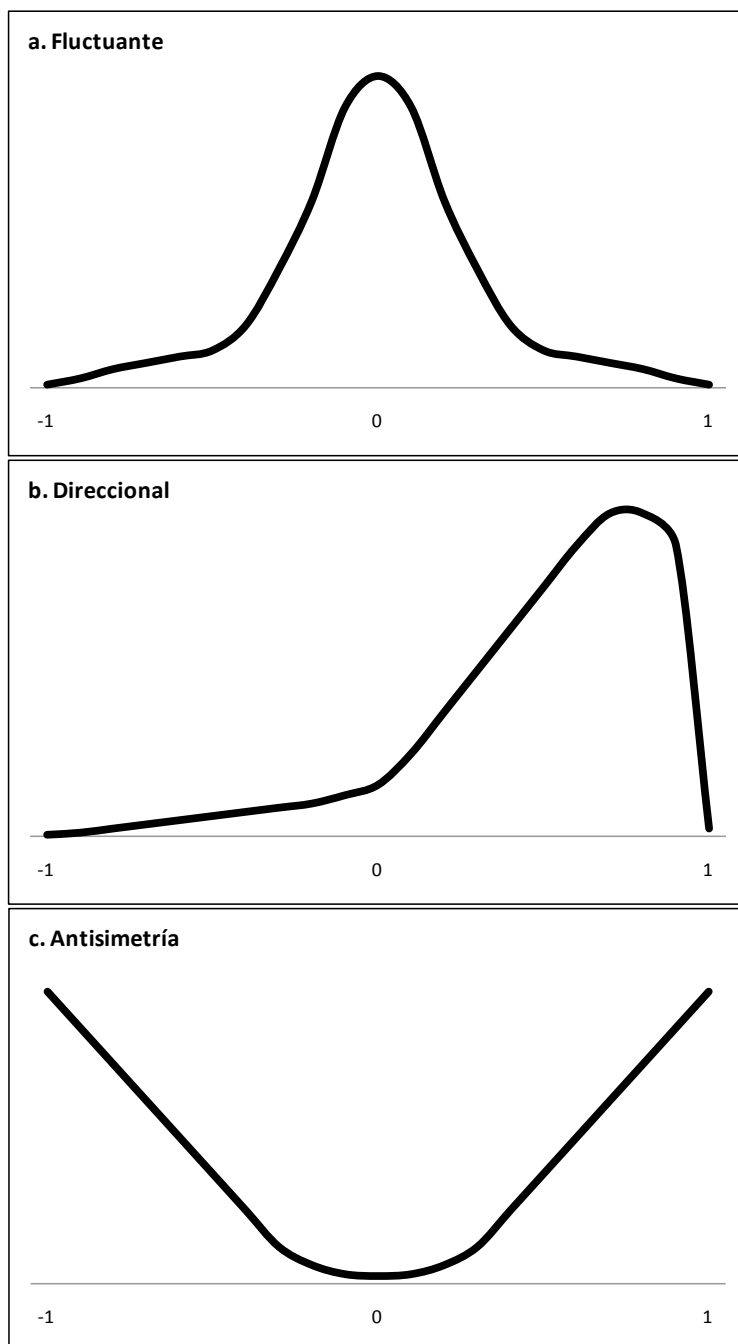
¹⁴⁹ *Social constraints.*

¹⁵⁰ *Fitness.*

a los depredadores ocurriría cuando la mayoría de la población escapara en la misma dirección y una minoría de individuos lo hiciera de manera diferente a la pauta general del grupo. Esta minoría se encontraría en una situación de mayor riesgo de depredación, a expensas de otros miembros del grupo, aunque su supervivencia tendría un alto valor adaptativo. Como vemos, este tipo de estrategia otorga una gran importancia a las presiones sociales que suceden cuando de manera individual organismos asimétricos deben coordinar su comportamiento con organismos asimétricos de la misma u otras especies. Con el objeto de reforzar esta teoría, los autores han presentado una serie de resultados obtenidos en diversas especies de peces sociales y no sociales: mientras que los primeros presentan asimetrías poblacionales en la conducta de escape, aquellas especies que no viven en bancos presentan asimetrías individuales pero no poblacionales (Vallortigara y Rogers, 2005).

Una de las nociones fundamentales de la EEE sería la presencia de un polimorfismo equilibrado en la expresión genética potencial de los rasgos; es decir, existiría algún tipo de ventaja en mantener las conductas de escape diestra y zurda en las especies de peces porque cada una tiene un valor potencial para la supervivencia. En realidad, un mecanismo similar es el que se ha propuesto al explicar la lateralidad manual en los seres humanos y la ratio existente entre individuos diestros y zurdos (Annett, 2002), o lo que es lo mismo: si la zurdera fuera no-adaptativa y redujera la eficacia biológica de los individuos tal como algunos han sugerido (Coren y Halpern, 1991) no se hubiera mantenido en la población por selección. Dentro de esta línea adaptativa de la zurdera y de su mantenimiento a lo largo de la evolución del ser humano, algunos autores han argumentado que los individuos zurdos podrían ser mejores en ciertas tareas como la lucha, lo que tendría un alto valor adaptativo tanto para estos individuos como para su descendencia (Billiard, Faurie, y Raymond, 2005).

Figura 37: Ejemplos gráficos de los diferentes tipos de asimetría a partir de una distribución hipotética de valores del índice de lateralidad.



3.2. PRINCIPALES MODELOS TEÓRICOS

A día de hoy no podemos hablar de una Teoría de la Lateralidad para las asimetrías neuroanatómicas ni funcionales. No encontramos en la literatura científica una formulación única que nos explique por qué los primates, y resto de animales, muestran desviaciones y preferencias hacia uno u otro lado, tanto a nivel individual como grupal. Por el contrario, lo que encontramos son una serie de diferentes modelos o “teorías” que intentan explicar, en ocasiones de forma opuesta, las causas y funciones de la lateralización. De hecho, aunque el principal objetivo de los modelos teóricos es el de responder a las causas de la lateralidad manual y de la especialización hemisférica, el debate se inicia en la propia definición de lateralidad manual. Sin entrar a este último punto, ya que ha sido desarrollado anteriormente, las principales aportaciones teóricas se podrían agrupar en tres grandes escuelas: las continuistas, las rupturistas y las integradoras (Llorente, et al., 2008a). En el primer caso estaríamos hablando de modelos que abogan por una homología entre nuestra lateralización y la de otras especies animales. En el segundo caso, por modelos que defenderían una homoplasia entre nuestra lateralización y el resto. Finalmente, existen toda una serie de nuevos modelos que intentan integrar en una misma visión diferentes aspectos.

3.2.1. Modelos computacionales

En los modelos de mejora en el procesamiento de la información encontramos un conjunto de hipótesis más o menos conectadas y coherentes entre sí, enmarcadas en su mayoría en los beneficios que aporta la lateralización a los individuos. Sugieren que las asimetrías cerebrales emergieron para evitar las demoras en el procesamiento derivadas de una transferencia interhemisférica lenta, o para prevenir conflictos hemisféricos o incompatibilidades de tipo funcional (Corballis, 1991; Vallortigara, 2000). También, otro grupo de hipótesis sugieren que las asimetrías cerebrales ahorrarían capacidad neuronal debido a una reducción de los procesos redundantes. Mientras un circuito neuronal específico estuviera procesando la información para una tarea específica, el área homóloga

en el otro hemisferio podría llevar a cabo procesos diferentes o complementarios permitiendo un uso más eficiente de la capacidad cortical (Levy, 1977). De manera simultánea, un cerebro asimétrico mejoraría el procesamiento en paralelo (Deacon, 1997; Hirnstein, Hausmann, y Güntürkün, 2008). La hipótesis del procesamiento en paralelo ha sido adoptada para explicar la lateralización humana aunque gran parte de su *corpus* empírico proviene de estudios con animales no humanos. Pero, aunque la literatura sobre animales avala la hipótesis del procesamiento de la información y las ventajas asociadas a ello, los estudios en humanos revelan resultados aparentemente opuestos (Hirnstein, et al., 2008): los sujetos menos lateralizados responden de manera más rápida y más precisa que los más lateralizados. Las razones de esta disparidad podrían deberse tanto a que los diseños experimentales utilizados han sido diferentes, como a que en los individuos humanos menos lateralizados se haya podido producir un aumento en la cooperación entre ambos hemisferios al menos en cierto tipo de tareas simples.

La esencia de la lateralización cerebral se encuentra en el hecho de que un lado del cerebro lleva a cabo cierto tipo de operaciones computacionales y el otro lleva a cabo otras (Vallortigara, et al., 1999): el hemisferio derecho sería más competente en el análisis espacial y en las respuestas a estímulos novedosos, mientras que el izquierdo sería más competente en la selección de indicadores que permitirían categorizar a los diferentes estímulos. Por ejemplo, en macacos con cerebros seccionados se ha visto una diferencia de entre 25 y 30 milisegundos en el tiempo de reacción a estímulos visuales presentados ipsi y contralateralmente. Esta demora podría ser mucho mayor en aquellas operaciones que impliquen múltiples transmisiones interhemisféricas. En conclusión, la selección natural favorecería este tipo de lateralización, ya que la rapidez de acceso y procesamiento de la información podría ser ventajoso para la eficacia biológica del individuo.

3.2.2. Teoría del origen postural

MacNeilage y colaboradores (1987) argumentaron que las asimetrías manuales a nivel poblacional están presentes en los primates no humanos. Según estos autores, la evolución de la lateralidad manual surgió como resultado a presiones de selección que favorecieron la tendencia lateral, en lo que se ha denominado la “Teoría del Origen Postural”. Esta teoría

propone que un primer ancestro primate arbóreo necesitaba una de las manos para aferrarse a las ramas. Como consecuencia de ello, la mano izquierda fue utilizada para las tareas guiadas visualmente, como la depredación de insectos, y para manipular el alimento. Ello presupondría una mejor adaptación del hemisferio derecho para tareas de tipo visuoespacial. Posteriormente, cuando los primates se hicieron más terrestres hubo mayor oportunidad de manipulación bimanual. La mano izquierda siguió siendo utilizada para recoger el alimento y para sostenerlo mientras la mano derecha lo manipulaba. Ésto hizo que la mano derecha pasase a dominar en las manipulaciones bimanuales, evolucionando hasta generalizarse en todos los comportamientos manuales, incluidos los comportamientos de alcanzar el alimento. De esta forma, estos autores proponen 4 hipótesis básicas consecutivas sobre la evolución de las preferencias manuales en los primates:

1. Los primates (excepto los grandes simios) muestran una especialización de la mano izquierda (hemisferio derecho) para las tareas y movimientos guiados visualmente.
2. Muestran una especialización de la mano derecha (hemisferio izquierdo) para el soporte postural y la estabilización.
3. Cuando el soporte postural o la estabilización no son requeridos, utilizan la mano derecha para manipular.
4. Una vez llegan al punto 3, los primates muestran ambas preferencias manuales, diestra y zurda, dependiendo del tipo de tarea.

Para estos autores, los primates presentan funciones manuales lateralizadas, y éstas tienen una continuidad evolutiva gradual entre las diferentes especies hasta *Homo sapiens* (Tabla 28). De acuerdo a esta teoría, parece existir cierto apoyo para las asimetrías grupales diestras en tareas manipulativas [procesamiento de hojas en gorilas; (Byrne y Byrne, 1991)], y en *tube task* [chimpancés; (Hopkins y Cantalupo, 2005)]. Sin embargo, también encontramos diversos resultados negativos que hacen que, en gran parte, esta teoría sea rechazada en general.

Tabla 28: Evolución de las especializaciones asimétricas de las extremidades superiores en los primates (MacNeilage, et al., 1987).

Grupo	Zona Izquierda (L)	Zona Derecha (R)
Prosimios (± 65 millones de años)	<i>Reaching</i> guiado visualmente, inicialmente en una postura vertical durante la comida (control del hemisferio derecho).	Parte de un sistema complementario de control postural (control del hemisferio izquierdo).
Monos (± 40 millones de años)	1. Generalización de la asimetría de los prosimios (control del hemisferio derecho). 2. Rol subordinado en la coordinación bimanual (control principal por el hemisferio izquierdo).	1. Control del movimiento fino y de precisión (control del hemisferio izquierdo). 2. Rol dominante en la coordinación bimanual (control del hemisferio izquierdo).
Grandes simios (± 18 millones de años)	¿Situación intermedia entre monos y humanos?	
Homínidos (± 7 millones de años)	Desaparece la preferencia lateral izquierda en el <i>reaching</i> .	La extremidad superior derecha pasa a ser la dominante para todas las tareas unimanuales.

3.2.3. Teoría del bipedismo

Desde este modelo teórico se sugiere que la aparición de la dominancia manual en los humanos está relacionada con la emergencia del bipedismo, argumentando que la posición bípeda pudo provocar directamente la lateralización cerebral y manual. El cambio de una postura cuadrúpeda a una postura menos estable como la bípeda habría ocasionado una mayor complejidad en el control del equilibrio exigiendo, de esta manera, el incremento de ciertas habilidades cerebrales. Así, la lateralización habría sido seleccionada como una solución para mejorar las capacidades del cerebro para mantener el equilibrio durante la postura bípeda (Sanford, et al., 1984; Westergaard, Kuhn, y Suomi, 1998a). Desde un punto de vista empírico, esta teoría se vería avalada por aquellos estudios que indican que cuando los primates no humanos adoptan la postura bípeda exhiben una lateralización más parecida a la de los seres humanos, aumentando el uso de la mano derecha y revelando asimetrías poblacionales en esta dirección en algunas especies de primates (Blois-Heulin, et al., 2007; Hopkins, et al., 1993b; Westergaard, et al., 1998a). Además, aun no dándose a nivel poblacional, la intensidad de la lateralización parece ser mayor durante la bipedestación (Blois-Heulin, et al., 2006; Dodson, et al., 1992; Westergaard y Kuhn, 1998; Zhao, et al., 2008b). Adicionalmente, la adquisición de esta postura – en la que se libera a las manos de su función postural – podría haber influenciado directamente la lateralización, al favorecer que las extremidades superiores estuvieran disponibles para

llevar a cabo otras actividades que hubieran facilitado una preferencia manual, como la comunicación gestual o el uso de instrumentos (Bradshaw, 1991). Pero a pesar de estas evidencias, serían necesarios más estudios controlados para esclarecer qué factores y variables están implicados en este hecho, y de qué manera una mayor lateralización está relacionada con la complejidad de la tarea más que con la propia postura bípeda.

Figura 38: Chimpancé bípedo en Fundación Mona.



3.2.4. Teoría del uso de instrumentos

Desde esta aproximación se asume que la dominancia manual evolucionó como una adaptación a la coordinación bimanual que exigía la manufactura y uso de instrumentos (Frost, 1980; Provins, 1997). Como complemento a esta idea, autores como Calvin (1983) han enfatizado la importancia de la conducta instrumental de “lanzar” y su relación con la lateralización manual. Según este autor, los requerimientos cognitivos de las conductas instrumentales y del lanzamiento de objetos son elevados, pudiendo haber facilitado las presiones selectivas adecuadas para la emergencia de la lateralización cerebral y manual.

De nuevo, desde un punto de vista empírico este modelo teórico se basaría en aquellos resultados que muestran lateralizaciones poblacionales o con mayor intensidad para la conductas instrumentales (Humble y Matsuzawa, 2009; Lonsdorf y Hopkins, 2005; Llorente, 2008; Llorente, et al., 2008b; Llorente, et al., 2009a; Westergaard y Suomi, 1996b) y para la conducta de lanzar (Hopkins, et al., 1993a; Hopkins, Russell, Cantalupo, Freeman, y Shapiro, 2005b; Leca, et al., 2008) en diversas especies de primates no humanos. Es además en este tipo de comportamientos instrumentales donde se ha observado una correlación entre asimetrías funcionales (manuales) y neuroanatómicas tanto en primates (Cantalupo, Freeman, Rodes, y Hopkins, 2008; Hopkins, Russell, y Cantalupo, 2007a) como en humanos (Lewis, 2006), asumiendo que el substrato neuronal del uso de instrumentos pudo servir como preadaptación para la evolución del lenguaje y del habla en los seres humanos modernos.

Esta intensa lateralización podría estar relacionada con unos requerimientos cognitivos específicos para el uso de instrumentos o con una serie de habilidades cognitivas relacionadas con manipulaciones de tipo complejo, o con la coordinación existente entre el individuo y el objeto. Además en estudios con chimpancés en libertad muchos de los comportamientos instrumentales presentan asimetrías poblacionales diestras lo que también apoyaría esta hipótesis teórica.

Al menos, si bien el uso de instrumentos pudo no ser el germen que provocó la lateralización manual en el ser humano, sí que debe tenerse en cuenta como una de las variables que pudo estar influenciando el origen o la consolidación del patrón asimétrico manual en el género *Homo*.

Figura 39: Uso de instrumentos en acción de alimentación bimanual con dominancia manual diestra. Crédito: D. Craislheim.



3.2.5. Teoría de la complejidad de la tarea

Dentro de un ámbito más empírico que teórico, los psicólogos franceses Jöel Fagot y Jacques Vauclair (1991) han argumentado que la presencia o no de una lateralización dependería de la naturaleza y demandas de la tarea que se lleve a cabo. Por un lado, encontraríamos tareas que requieren pocas demandas cognitivas y motoras, y que por tanto no serían buenas indicadoras de la especialización manual y cerebral (lo que ellos llaman: tareas de bajo nivel). Por otro lado, encontraríamos tareas con actos motores de precisión, que requerirían demandas cognitivas y que serían buenas indicadoras de la especialización manual y cerebral (las llamadas: tareas de alto nivel). Desde este punto de vista, una tarea compleja sería aquella que estaría relacionada con variables como la novedad, la precisión de la acción, el número de estadios necesarios para resolver la tarea, el número de elementos que deben combinarse, la necesidad de usar ambas manos – tanto en un rol similar como complementario –, la secuencia de las acciones, la utilización de una mano subordinada al soporte postural, o un control complejo del equilibrio corporal. De acuerdo a este modelo, son aquellas tareas más complejas las que provocarían una mayor lateralización en los primates no humanos.

Como complemento, los autores hacen una distinción entre dominancia manual (*handedness*) y especialización manual (*manual specialization*). La primera de ellas, haría referencia a las tareas de bajo nivel, es decir a aquellas rutinarias y con pocos requerimientos motores y cognitivos. La segunda de ellas, haría referencia a la preferencia manual en aquellas tareas que implican requerimientos motores específicos o son llevadas a cabo en un contexto de novedad. De nuevo, y desde el punto de vista empírico, recientes estudios con primates no humanos parecen reforzar la idea de que tan solo con tareas suficientemente complejas y que requieran capacidades específicas de uno de los hemisferios conseguiremos revelar la posible lateralización de los individuos (Chapelain, et al., 2006; Lilak y Phillips, 2008; Schweitzer, et al., 2007). De hecho lo que observamos es una complementariedad entre esta teoría y la teoría del uso de instrumentos y la del bipedismo, ya que en ambos casos la complejidad de la tarea al asumir la posición vertical o al utilizar un instrumento es mayor.

3.2.6. Teoría del origen gestual del lenguaje

La idea de que los gestos manuales hubieran sido el germen de nuestro lenguaje oral no es nueva. Para un número cada vez más grande de investigadores, el habla podría haber tenido su origen filogenético en la comunicación gestual de nuestros antecesores comunes más que en sus vocalizaciones (Arbib, 2005; Corballis, 2002; Hewes, 1973; Kimura, 1976; Vauclair, 2004). Uno de los primeros autores en desarrollar este pensamiento fue Hewes (1973), quien sugirió que la comunicación gestual pudo jugar un papel crucial en la evolución del lenguaje humano. Según él, desde los inicios evolutivos de nuestra especie los gestos habrían estado bajo un control voluntario convirtiéndose en un buen sistema comunicativo antes de la aparición del habla.

Gesto y habla en humanos

Actualmente, quizá la propuesta más desarrollada sobre el tema sea la de Michael Corballis quien afirma que los orígenes del lenguaje fueron en una primera etapa gestuales y no orales (Corballis, 1999; Corballis, 2002, 2003). Igualmente, remarca la idea de que el hemisferio izquierdo controlaría las acciones gestuales siendo una característica anterior al habla, y que este control sería el origen de la lateralización cerebral izquierda para el lenguaje en los humanos. A lo largo de sus propuestas el autor nos proporciona las seis evidencias en las que basa su *corpus* teórico: (1) las similitudes entre la adquisición del lenguaje y el gesto, (2) las propiedades de las lenguas de signos, (3) los homólogos en especies cercanas, (4) las neuronas espejo, (5) la lateralización del cerebro, y (6) el efecto McGurk.

En relación al primer punto, Corballis (1998b) sugiere que los gestos pueden ayudar en gran medida a explicar entidades y eventos del mundo real. Por ejemplo, el gesto de apuntar con el dedo índice usado en los niños cuando empiezan a aprender el nombre de las cosas al tiempo que repiten la palabra correspondiente, sería una buena ejemplificación de esta evidencia. En cuanto a la segunda idea, los lenguajes de signos, especialmente aquellos desarrollados espontáneamente en diversas partes del mundo, serían otra prueba de que un sistema gestual puede presentar las propiedades esenciales de una lengua hablada como la de poner una estructura sintáctica. En relación al tercer punto, Corballis considera

que los primates no humanos poseerían elementos precursores del lenguaje humano. En efecto, y como veremos a continuación, son cada vez más los estudios que avalan este concepto. En cuarto lugar, el autor añade a su propuesta la novedosa idea de las neuronas espejo. Estos sistemas neuronales se encargan de transmitir la información referente a las acciones de otros sujetos, por lo que estarían estrechamente relacionadas a la capacidad de empatía, favoreciendo la imitación de lo que otros hacen. La base neurológica que sustenta el modelo teórico de Corballis sería el sistema de neuronas espejo. La quinta idea que propone es la del efecto McGurk. Éste consiste en la importancia de la percepción visual en el procesamiento lingüístico, o lo que es lo mismo, muestra cómo los gestos son necesarios y de qué manera influyen en lo que percibe el interlocutor y en cómo la percepción de los sonidos depende en cierta manera de los gestos faciales. La sexta y última idea – la lateralización del cerebro – es el pilar fundamental de su propuesta. Corballis considera la lateralización cerebral humana como un peldaño evolutivo que sirvió para ejercer control sobre las habilidades lingüísticas y por ende, para desarrollar una tendencia psicomotriz en el uso de la mano derecha. Globalmente, la propuesta de Corballis puede ser considerada una de las más elaboradas y justificadas en el campo de la evolución del lenguaje humano a la vez que influyente, puesto que partiendo de la lateralización aborda aspectos tanto neurofisiológicos como evolutivos.

Otras investigaciones sobre la comunicación gestual en humanos han revelado la conexión existente entre lateralidad manual y especialización hemisférica para el lenguaje. Por ejemplo, se ha visto que la mano derecha es la predominante a la hora de realizar movimientos mientras estamos hablando (Kimura, 1973), así como también en sujetos sordos durante la gesticulación en el lenguaje de signos en individuos con una especialización hemisférica izquierda (Grossi, Semenza, Corazza, y Volterra, 1996). Además, el grado de asimetría diestra para otro tipo de gestos comunicativos como “indicar” se incrementa a medida que se va desarrollando el discurso en los niños (Blake, O'Rourke, y Borzellino, 1994), aseverando las tesis de Corballis que anteriormente hemos desarrollado. Recientemente, estudios de neuroimagen funcional (PET) han observado que en individuos sordos el patrón de activación del área de Broca es similar al que se produce durante el discurso hablado (Emmorey, Mehta, y Grabowski, 2007), lo que sugiere que las mismas áreas de producción y comprensión del lenguaje se emplearían tanto en el sistema de comunicación vocal como gestual (Corina, et al., 1992; Grossi, et al., 1996). También son muchos otros los resultados que dan apoyo al rol del hemisferio izquierdo sobre el control simultáneo de la comunicación gestual y vocal en humanos. En primer lugar, se ha

observado que la complejidad y la frecuencia de los gestos realizados por adultos y niños están altamente correlacionados con la complejidad y la frecuencia de su lenguaje espontáneo (Kimura, 1973). En segundo lugar, las personas tartamudas interrumpen sus gestos hasta que el discurso vuelve a brotar (Mayberry, Jacques, y DeDe, 1998). En tercer lugar, durante la ontogenia la relación entre gestos y habla se va incrementando con la implicación de la mano derecha para la comunicación gestual (Blake, Myszczyzyn, Jokel, y Bebiroglu, 2008), y esta asociación se refuerza cuando las vocalizaciones y el habla intervienen simultáneamente (Locke, Bekken, McMinn-Larson, y Wein, 1995). En cuarto lugar, el control de las extremidades parece lateralizarse mucho antes que la asimetría vocal. Ejemplo de ello serían las asimetrías motoras encontradas en el movimiento de la extremidad superior derecha (Hepper, et al., 1998) y en el reflejo de succión del pulgar que se sitúa entre la semana 10-15 en fetos humanos (Hepper, et al., 1991).

Comportamiento gestual en primates no humanos

Recientemente están surgiendo nuevas investigaciones en relación al estudio comparado del uso funcional de los gestos en la comunicación de los grandes simios. Este tipo de trabajos resultan muy interesantes porque estarían enmarcados dentro de la línea teórica que se postula en la teoría del origen gestual del lenguaje. Tal como hemos visto en anteriores apartados, los resultados de los trabajos con amplias muestras cautivas de primates no humanos (principalmente *Pan troglodytes* y *Papio anubis*) muestran un uso predominante de la mano derecha a nivel poblacional no sólo para acciones manipulativas bimanuales sino de manera más intensa para gestos comunicativos (Hopkins y Cantero, 2003; Méguerditchian y Vauclair, 2009).

Las pautas de asociación entre signos comunicativos y su localización en el hemisferio izquierdo de los primates no humanos no tiene un equivalente para la producción vocal. De hecho, en los sistemas de producción vocal de los primates no humanos parecen estar implicadas exclusivamente áreas subcorticales y del sistema límbico, pero no las áreas homólogas del lenguaje humano (Juergens, 2002). No obstante, un reciente trabajo indica que los chimpancés son capaces de producir voluntariamente dos nuevos sonidos aprendidos tanto en presencia de humanos como en presencia de comida que se encuentra fuera de su alcance (Hopkins, Taglialatela, y Leavens, 2007d). Por lo que parece, este tipo de vocalizaciones comparte la misma intención comunicativa que el gesto de “pedir

comida”, y además cuando se produce conjuntamente con el gesto indica una mayor lateralización diestra que cuando el gesto se produce de manera aislada (Hopkins y Cantero, 2003), aumentando la activación del hemisferio izquierdo. El mismo equipo de investigadores también ha observado que las señales comunicativas de “pedir comida” tanto en su modo vocal como gestual, de manera independiente o conjuntamente, activan el giro frontal inferior (homólogo al área de Broca) de manera predominante en el hemisferio izquierdo (Tagliatela, Russell, Schaeffer, y Hopkins, 2008).

Desde este punto de vista, algunos autores sugieren que los resultados obtenidos de las investigaciones con primates no humanos parecen apoyar la hipótesis de que el habla fue resultado de la evolución de un sistema bimodal de comunicación más que únicamente gestual. En primer lugar, el precursor para la dominancia del hemisferio izquierdo para el lenguaje habría emergido con el uso de gestos de tipo comunicativo. Posteriormente, este sistema se habría vuelto bimodal con la progresiva inserción de vocalizaciones intencionales dentro del sistema gestual hasta que finalmente evolucionó hacia una predominancia de la modalidad vocal (habla) sobre la gestual en los humanos (Corballis, 2002). Según algunos autores, este cambio del sistema gestual al vocal pudo haber sido causado por el incremento de las conductas de tipo instrumental. El incremento en el uso manual de instrumentos podría haber entrado en conflicto con el propio uso de las manos para la comunicación gestual facilitando, de esta manera, el surgimiento del sistema vocal (Corballis, 2003; Ingold, 1993).

Contrariamente, los críticos a estas teorías argumentan que los gestos manuales tienen una serie de desventajas si los comparamos con el lenguaje hablado: requieren ser vistos y no pueden ser utilizados por la noche (Ingold, 1993). En lugar de una base evolutiva gestual, el origen del lenguaje se encajaría en un dominio puramente vocal. La primera hipótesis del origen vocal sería que la estructura básica de las sílabas tendría su inicio en el propio proceso de abertura-cierre de la boca implicado en conductas como masticar, succionar o tragar, que eventualmente evolucionó hacia “gestos fonéticos” (MacNeilage, 1998). Este proceso sería el que habría ido ocasionando una estructura sintáctica compleja de nombres, frases y oraciones a lo largo de la evolución. Alternativamente, también se ha propuesto que el desarrollo de las estructuras cerebrales necesarias para las actividades motoras que implica la locomoción bípeda sembró la base para la evolución del substrato neuronal necesario en la producción y percepción del habla facilitando una base para la emergencia de la sintaxis (Christiansen y Kirby, 2003; Lieberman, 2003). Además, la propia postura

bípeda hace reorganizar la laringe-faringe, provocando un descenso de la epiglotis y aumentando el tamaño de la oquedad que comunica tráquea, faringe y laringe. Así, se crea una cavidad de resonancia que con la expiración de aire produce sonido que puede modularse con la posición y obertura de lengua y labios (Lieberman, 1984).

3.2.7. Modelos genéticos de lateralidad manual

Aunque las conclusiones de diversos trabajos sugieren que existe un componente genético en la preferencia manual, la pauta de herencia así como el gen o genes responsables de ésta no han sido claramente identificados a día de hoy. Autores como Crow (Crow, Close, Dagnall, y Priddle, 2009) o Francks (2009) defienden respectivamente supuestos genes implicados en la lateralidad manual, aunque ambas posiciones están fuertemente enfrentadas como para esperar un pronto consenso. En el primer caso Crow y colaboradores (Crow, 2002a; Crow, 2002b; Crow, et al., 2009) mantienen la teoría de un gen único (el gen PCDHXY) que determinaría la dominancia manual, la asimetría cerebral y la susceptibilidad a la psicosis. Sin embargo, hasta hoy no se ha podido demostrar empíricamente la asociación entre estos tres rasgos (Francks, 2009). Por su parte, Francks y colaboradores (2007) sugieren que es otro gen (el LRR1M1) el que podría estar implicado en la lateralidad manual y la esquizofrenia, siendo el único que a día de hoy parece contar con cierto soporte empírico. Según los autores, este gen influenciaría además en otros aspectos de la cognición, conducta y emoción humanas estando particularmente asociado a las áreas corticales relacionadas con la producción y la percepción del lenguaje.

No obstante, han sido diversos los modelos genéticos propuestos acerca de la preferencia manual. Quizá los que más han destacado son los de Annett (1985) y McManus (2002). Ambos modelos proponen que la lateralidad manual y la dominancia cerebral para el lenguaje dependen de un único gen con dos alelos alternativos. Uno de los alelos predispondría hacia la dominancia manual diestra y la especialización hemisférica izquierda para el lenguaje, mientras que el otro sería neutral. Según la terminología de McManus a uno de los alelos le denominaríamos D (destral) mientras que al otro, A (azar). Por un lado, los homocigotos DD serían en la mayoría de ocasiones diestros manualmente y con una especialización hemisférica izquierda para el lenguaje. Por otra parte, en los homocigotos

AA ambas asimetrías se distribuirían aleatoriamente entorno al 50% (50% de zurdos y 50% de diestros), aunque otros autores la situarían en el 67% de posibilidades de manual diestro-lenguaje izquierdo (Corballis, 1998a). Por último, los heterocigotos DA serían intermedios, con una incidencia de lateralización manual diestra situada en un intermedio entre ambas categorías homocigóticas (25% de zurdos y 75% de diestros).

Una primera idea relevante en ambos modelos es el hecho de que la herencia de la asimetría cerebral (manual) no estaría perfectamente correlacionada con la población en su conjunto. Una segunda idea es la asunción por parte de los autores de que el gen de la lateralidad es único y exclusivo del ser humano. No obstante, esta exclusividad estaría en aparente contradicción con los resultados obtenidos en algunos estudios con chimpancés en los que se ha evidenciado una incidencia del 67% de la dominancia manual diestra (Hopkins, 2006a).

De hecho, el primer modelo de Annett (1985) enfatiza que el gen del RS¹⁵¹ influye en la dominancia cerebral izquierda más que en la dominancia manual. El gen actuaría sobre los sistemas de control del habla del hemisferio derecho para que las capacidades lingüísticas se ejecuten fundamentalmente en el izquierdo. La lateralización manual sería tan sólo una consecuencia secundaria de la dominancia izquierda cerebral.

Vallortigara y Rogers (2005) proponen que los genes juegan un papel fundamental en la determinación de la lateralización de los individuos, pero no en el control de la lateralización a nivel poblacional. Otros autores en cambio, sugieren que los genes sí que juegan una función primaria en al menos algunas formas de lateralización a nivel poblacional, junto a otros factores de tipo epigenético (Concha, 2005).

Autores como Klar (2003) proponen que la lateralización manual humana está genéticamente determinada y puede estar relacionada además con la direccionalidad de la rotación de los remolinos de la coronilla en la cabeza¹⁵². A diferencia de la lateralidad manual, este rasgo biológico no parece estar influenciado por factores de tipo social, y sería un único gen – independiente de aquellos que controlan las asimetrías de los órganos viscerales – el que controlaría tanto la rotación de la coronilla como la lateralización manual. No obstante, y a pesar de la novedad de asociar la lateralización funcional del

¹⁵¹ *Right-shift.*

¹⁵² *Scalp hair-whorl rotation.*

cerebro con marcadores estructurales (remolinos), recientes estudios no han podido encontrar ninguna relación entre la direccionalidad de los remolinos, la dominancia para el lenguaje o la lateralización manual (Jansen, et al., 2007), con lo que se rechazaría la hipótesis de una base genética común para estos tres rasgos e invalidarían la inspección de los remolinos capilares para determinar la dominancia lingüística.

3.2.8. Nuevos modelos teóricos: neuronas espejo

Desde hace unos años están surgiendo nuevos conceptos que complementan las argumentaciones sobre la importancia de la lateralidad manual y de la conducta gestual como posibles orígenes del lenguaje humano hablado, gracias al impulso de las nuevas técnicas de neuroimagen aplicadas al estudio del cerebro. Uno de los conceptos más importantes y revolucionarios es el que hace referencia a los llamados “circuitos de neuronas espejo” (*mirror neurons*), localizadas en primera instancia en el área F5 ventral premotora de algunas especies de monos (*Macaca sp.*). Las neuronas de estas regiones del cerebro responden cuando los animales realizan movimientos específicos de prensión con la mano, así como cuando los individuos simplemente observan a un experimentador o a otro mono realizando el mismo movimiento (Escola, et al., 2004; Rizzolatti, 2004). También se ha observado que estos circuitos neuronales se activan cuando un animal lleva a cabo una acción específica y cuando el mismo individuo escucha el sonido producido por esa acción (Kohler, et al., 2002). Este hecho estaría informando de que el área cerebral F5 de estos primates no sólo estaría gestionando los sistemas de comunicación visuo-gestual sino también auditivo-visual. En estudios realizados con humanos mediante PET, los resultados parecen indicar una activación en el surco posterior temporal izquierdo, en el lóbulo parietal inferior izquierdo y en el *gyrus* inferior frontal izquierdo. Por ello, se ha considerado que este área F5 en *Macaca* sería un homólogo del área de Broca en los humanos.

Desde esta perspectiva, el desarrollo lateralizado de los circuitos del habla humanos habrían resultado del desarrollo de precursores del área de Broca ya presentes antes de la aparición del propio habla, y que serían los encargados de reconocer las acciones llevadas a cabo por otros. Este mecanismo sería el prerequisite neuronal para desarrollar la

comunicación interindividual y finalmente el habla. La existencia de este tipo de neuronas se ha considerado como una posible precursora en la evolución del lenguaje e incluso como una evidencia añadida de que los orígenes del lenguaje se podrían localizar más en la conducta gestual manual que en la vocalización (Arbib y Rizzolatti, 1996; Rizzolatti y Arbib, 1999), teoría compartida a su vez por otros muchos autores (Corballis, 1999; Fouts y Mills, 1999; Kimura, 1976). En la medida en que el lenguaje sea considerado como una capacidad para influir en la mente de los otros a través del discurso o del gesto, las neuronas espejo podrían representar una manifestación primitiva de esta reciprocidad entre unos individuos y otros, humanos o animales. A este respecto, según algunos autores, el lenguaje debería ser visto desde un enfoque más global que abarcase no solo el procesamiento del habla sino también el reconocimiento de las acciones y gestos de los individuos (Rizzolatti y Arbib, 1998). De igual manera, una de las consecuencias de las neuronas espejo sería la empatía (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006), fundamental para el desarrollo de la complejidad social, emocional e incluso lingüística, ya que de esta manera puede compartirse aquello sobre lo que se empatiza.

Asimismo, y tal como se ha comentado anteriormente (Cantalupo y Hopkins, 2001), estudios recientes sobre el *planum temporale* – un importante área mediadora del lenguaje humano – han mostrado su presencia y asimetría izquierda en chimpancés, igual que sucede en los humanos, aumentando la posibilidad de que circuitos especializados preadaptados para el lenguaje pudiesen haber estado presentes en el antecesor común de humanos y chimpancés.

3.3. RESUMEN DE LAS PRINCIPALES HIPÓTESIS SOBRE LA EMERGENCIA DE LA LATERALIDAD MANUAL

Si bien, como acabamos de observar en el desarrollo de los diferentes modelos teóricos, no existe una visión única sobre el germen evolutivo que pudo facilitar el surgimiento de la lateralidad y de la asimetría cerebral izquierda a nivel global, existen diversos puntos de encuentro entre las diversas visiones planteadas.

En primer lugar, podemos decir que tanto a nivel individual como a nivel poblacional los individuos asimétricos tienen una serie de ventajas sobre los simétricos, bien sean de tipo computacional o de eficacia biológica. En segundo lugar, la relación existente entre la inestabilidad corporal debido a posturas específicas, exige al cerebro un mayor control que repercute por especializar a una de las extremidades a la hora de realizar ciertas funciones. Estas funciones complejas asociadas a la novedad de la tarea, al uso de instrumentos o a comportamientos bimanuales coordinados, también facilita la especialización hemisférica cerebral en el control motor de las extremidades mediante el establecimiento de una preferencia manual que, por otra parte, provee de ventajas tanto individuales (computacionales) como poblacionales (eficacia biológica) a los individuos que las poseen. En tercer lugar – y dentro del contexto de la evolución del lenguaje humano - queda plasmada la posible relación existente entre la lateralización manual para ciertas funciones comunicativas (gestuales) y el posterior establecimiento de una especialización hemisférica cerebral izquierda para el procesamiento del lenguaje hablado. Desde un punto de vista evolutivo, resulta de especial interés esta combinación entre mano y gesto, así como el posible papel que ciertos circuitos neuronales hayan podido tener en el establecimiento de una asimetría manual y lingüística en los primates no humanos y humanos.

En conclusión, desde nuestro punto de vista existen más espacios de conexión que de discrepancia no sólo entre los diferentes modelos teóricos que se han ido proponiendo hasta hoy, sino también entre los diferentes resultados empíricos que se han ido publicando desde los últimos treinta años. El esfuerzo actual debería encaminarse a reinterpretar las diferentes posturas que han sido propuestas y enfatizar los puntos de acuerdo, más que seguir en la actual dinámica de hacer incapié en las diferencias – por pequeñas que éstas sean – entre los diversos equipos de investigación.

PARTE II: INVESTIGACIÓN EMPÍRICA



Capítulo 4: Método operativo



4.1. OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN

Objetivo general de la investigación

El objetivo de la presente investigación es evaluar la lateralidad manual de una muestra de chimpancés alojados en un ambiente cautivo naturalizado¹⁵³ a través de dos tareas experimentales (una que requiere acciones bimanuales y otra unimanuales), y mediante de un amplio etograma sobre el comportamiento espontáneo de la muestra de estudio.

Adicionalmente se pretende aumentar el conocimiento sobre el funcionamiento global de las pautas de lateralidad manual en este tipo de poblaciones que han sido escasamente estudiadas (ambientes intermedios o naturalizados), y especialmente en muestras procedentes de Centros de Recuperación de Primates (en los que nunca anteriormente se han realizado estudios sobre lateralidad manual).

Además, resulta interesante replicar pruebas experimentales previamente desarrolladas por otros autores (*tube task* y *simple reaching*) con el objetivo de comparar los resultados de nuestra muestra con la de otras colonias de chimpancés. Finalmente, mediante la evaluación observacional del comportamiento espontáneo a través de amplios etogramas se busca comparar resultados con las poblaciones salvajes y de ambientes intermedios y con parte de la misma muestra de estudio que anteriormente fue estudiada con una metodología diferente (Mosquera, et al., 2007).

Objetivos específicos:

- a. Evaluar el grado de preferencia manual en los comportamientos espontáneos y experimentales de tareas unimanuales.
- b. Evaluar el grado de preferencia manual en los comportamientos espontáneos y experimentales de tareas bimanuales.
- c. Evaluar el grado de preferencia lateral en otros comportamientos laterales espontáneos no manuales que sean indicadores de lateralidad.

¹⁵³ A este tipo de ambientes también le hemos denominado “intermedio” a lo largo del capítulo 2.

- d. Detectar si existen similitudes o diferencias en los grados de preferencia manual en contextos experimentales y observacionales.
- e. Evaluar el grado de preferencia en contextos sociales y no sociales durante la fase observacional y detectar posibles similitudes o diferencias.
- f. Evaluar el grado de influencia de variables posturales, tipo de prensión o uso de instrumentos en la preferencia manual.
- g. Evaluar el grado de consistencia intrasujeto e intratareas.

Objetivos teóricos:

- a. Determinar la utilidad de la aproximación observacional y del estudio del comportamiento espontáneo para evaluar la lateralidad manual en chimpancés.
- b. Determinar la utilidad de la aproximación experimental y del estudio de conductas complejas para evaluar la lateralidad manual en chimpancés.
- c. Delimitar desde un punto de vista crítico las aproximaciones metodológicas utilizadas y las limitaciones del estudio.
- d. Desarrollar un marco teórico adecuado a los resultados obtenidos.
- e. Establecer líneas futuras de trabajo sobre la lateralidad manual en primates no humanos.

4.2. JUSTIFICACIÓN DE LA INVESTIGACIÓN Y GRADO DE INNOVACIÓN PREVISTO

A partir de las revisiones realizadas en los anteriores capítulos planteamos que el presente estudio se justificaría en los siguientes términos y ámbitos:

- a. **Ambientes intermedios y Centros de Recuperación de Primates:** Tal como hemos observado son muy pocos los estudios llevados a cabo en ambientes de tipo intermedio (naturalizados o en situación de semilibertad) que se han llevado a cabo, tanto en con primates no humanos como específicamente con chimpancés (*Pan troglodytes*).
- b. **Utilización de metodología observacional y experimental.** Tan apenas existen trabajos en los que se evalúe en una misma muestra la lateralidad manual a través de diferentes metodologías (observacional *versus* experimental) y tareas (comportamientos espontáneos e inducidos).
- c. **Evaluar la influencia de la variable “humanización”:** El tipo de muestra supone una oportunidad única para poder testar la influencia que la humanización pueda tener sobre la expresión de las asimetrías manuales en los primates no humanos. Como veremos en el presente capítulo, la muestra proviene de ambientes altamente humanizados que *a priori* podrían condicionar su preferencia lateral manual.
- d. **Cambios en la metodología en los estudios observacionales.** Con el presente trabajo se pretende proponer cambios en la metodología de estudio observacional (comportamientos espontáneos) respecto a anteriores trabajos tanto en chimpancés como en otras especies de primates no humanos. De esta forma aumentamos la sensibilidad del método de estudio para la detección de asimetrías laterales.

Globalmente, con el presente proyecto de investigación se pretende crear un grado de innovación sustancial respecto a las investigaciones sobre lateralidad manual en chimpancés realizadas en los últimos años, tanto en condiciones observacionales (Fletcher y Weghorst, 2005; Mosquera, et al., 2007) como experimentales (Hopkins, et al., 2005a; Hopkins, et al., 2005c; Hopkins, et al., 2004), sobre todo aquellas que hacen referencia a muestras alojadas en ambientes naturalizados intermedios.

La principal innovación en la fase experimental recae en el cambio de materiales para *tube task* (substituyendo el PVC por goma de manguera)¹⁵⁴, el cambio de alimento utilizado, y fundamentalmente la realización de los tests en grupos sociales y en instalaciones naturalizadas con substrato natural, y facilitando así que los animales puedan desarrollar comportamientos instrumentales de manera espontánea. Por otra parte, en la tabla 29 se indican de manera gráfica las principales innovaciones de este proyecto respecto a los estudios observacionales ya publicados.

De manera global podemos decir que es la primera ocasión en la que en una misma muestra de sujetos alojados en ambientes intermedios y naturalizados se han evaluado diferentes aspectos del comportamiento manual lateral a través de procedimientos observacionales y experimentales. De esta manera se podrá comparar en la misma muestra las diferencias o similitudes del comportamiento manual en diversos tipos de conductas en contextos observacionales y experimentales.

¹⁵⁴ Para más información ver apartado “Materiales”

Tabla 29: Grado de innovación respecto a otros estudios observacionales en la fase de comportamientos espontáneos.

Categoría	Innovación o mejora prevista
Catálogo conductual	Se ha trabajado con 4 catálogos conductuales: dos indicadores de lateralidad (manual y no manual) y tres como variables comportamentales que pueden influenciar en la lateralización de los individuos (comportamiento postural, tipo de prensión manual y comportamiento social). La principal innovación es la introducción de un catálogo de lateralidad no manual y de un catálogo de comportamientos sociales. En relación a los comportamientos manuales se mejora sustancialmente el estudio previo de Mosquera et al. (2007) (del que parte originariamente este proyecto) pasando de evaluar 10 categorías manuales a evaluar 58. Además se combina la parte observacional con una experimental en la que se evalúan dos tareas: <i>simple reaching</i> y <i>tube task</i> .
Sujetos	Se aumenta el número de sujetos de la muestra de M2007 ¹⁵⁵ , pasando de 11 a 14. No obstante, no se llegan a los 28 animales de Fletcher y Weghorst (2005).
Zona de estudio	Se produce una mejora sustancial respecto a FW2005 ¹⁵⁶ , pasando de 0,2 hectáreas del Chester Zoo, a las 0,564 hectáreas de Fundación Mona.
Duración del estudio	Se aumenta considerablemente la longitudinalidad del estudio, pasando de los 3 meses de FW2005 y de los 10 de M2007, a los 33 meses en el presente estudio.
Horas	No se dispone del total de horas de FW2005. En relación a M2007, que tiene una duración de 111 horas de registro, se ha aumentado el trabajo de campo hasta las 271 horas (en grabaciones de vídeo).
Horas por individuo	No se dispone de este dato para FW2005. En relación a M2007, que tiene una media de 11,1 horas/individuo, se ha aumentado a 19,36 horas/individuo.
Reglas de muestreo y registro	Se continúa utilizando un muestreo focal con registro activado por transiciones (tanto en la fase observacional como en la experimental).
Distancia de observación	Se pasa de los 1 a 40 metros de FW2005, a los 2 a 200 metros (igual que en M2007) razón por la que la posible influencia de los observadores disminuye considerablemente.
Soporte de registro	Se pasa de utilizar libreta de campo y tablas estandarizadas a disponer de un registro en cámara de vídeo digital y DVD, con lo que se permite el análisis de comportamientos <i>frame by frame</i> .
VARIABLES registradas	Se continúan manteniendo como variables importantes los comportamientos unimanuales, bimanuales, y posturales, añadiendo los comportamientos lateralizados no manuales y los comportamientos sociales. Se tendrá en cuenta, igualmente, el tipo de prensión manual y el tipo de ambiente donde se desarrolla la conducta.
Estadística	Se continúan utilizando pruebas no paramétricas de dos cortes (Binomial, $\alpha = .05$), pero incluyendo el <i>Handedness Index</i> , que anteriormente no había sido utilizado en estudios observacionales.
Episodios manuales	Se ha pasado de los 3.496 episodios registrados en M2007, y de los 23.978 episodios manuales de FW2005, a los 25.052 episodios durante la fase observacional.

¹⁵⁵ M2007: abreviatura del estudio Mosquera et al. (2007).

¹⁵⁶ FW2005: abreviatura del estudio de Fletcher y Weghorst (2005).

4.3. ZONA DE ESTUDIO

El estudio se ha realizado en el Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona (www.fundacionmona.org), situado en el municipio de Riudellots de la Selva, localidad al este de la comarca de la Selva al límite con la del Gironès en la cuenca del río Onyar (41°54'N, 2°49'E; UTM 484933, 4639074). Dispone de unos terrenos aproximados de 5 hectáreas delimitados al sur por la carretera C-25, al oeste por la riera de Riudevila y el río Onyar, al este por *rec* de l'Agulla, y al norte por la masía de Can Festes. Los terrenos están situados en un rango de altura sobre el nivel del mar que va de los 93 metros a los 95,8 metros (media 94,53; $sd \pm 0,84$). Esta institución se dedica desde el año 2000 al rescate, recuperación, rehabilitación y acogida de primates decomisados. Fundación Mona intenta proporcionar a estos primates unas mejores condiciones de vida, mediante unas instalaciones adecuadas y grupos sociales estables.

Figura 40: Imagen aérea de los terrenos del Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona. Fuente: *Institut Cartogràfic de Catalunya*.



Figura 41: Aula de educación y oficinas del Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona.



Figura 42: Instalaciones generales de Fundación Mona: Laboratorio de Etología (izquierda), módulo de cuidadores (centro) y aula de educación (derecha).



4.4. ENTORNO FÍSICO: INSTALACIONES

Los individuos se encuentran en una instalación principal exterior naturalizada de 5.640m² con un perímetro total de valla de 305 metros. La instalación se divide en dos áreas, una de 2.420 m² y una segunda de 3.220 m² con un perímetro de división de 191 metros. El recinto está rodeado por una valla en red de acero y otra electrificada en 12 voltios de pastor eléctrico, separadas por unos 25 centímetros, que sirven como sistema de seguridad. En el interior de la instalación hay diferentes estructuras de madera con variados diseños y formas. El sustrato del suelo es natural, de vegetación mediterránea y de ribera tipo herbáceo en su mayoría, sujeta a cambios estacionales y a la alteración del medio físico por los propios animales alojados. Destacan, entre otras, las siguientes especies: *Verbena officinalis*, *Conyza* sp., *Plantago lanceolata*, *Anthemis* sp., *Rumex obtusifolius*, *Portulaca oleracea*, *Verbascum blattaria* y *Polycarpon tetraphyllum*. Los primates también tienen acceso a termiteros artificiales en ambas divisiones de la instalación, así como a una “piscina” que durante el verano se provee de agua. En la tabla 30 pueden verse las coordenadas UTM que delimitan el recinto exterior.

Figura 43: Plano de la instalación exterior: levantamiento topográfico (Taup, S.C.P.), y puntos donde se han tomado las coordenadas UTM que delimitan el recinto.

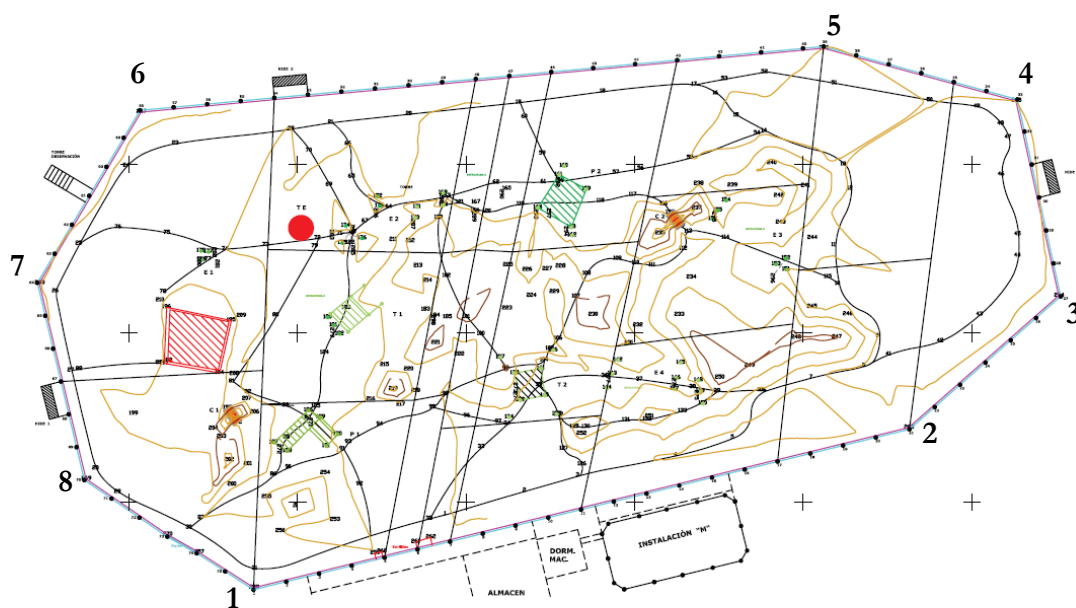


Tabla 30: Coordenadas UTM de los puntos que delimitan la instalación exterior. Fuente: *Institut Cartogràfic de Catalunya*.

Punto de referencia	Coordenada UTM
1	484926, 4639110
2	484938, 4639198
3	484929, 4639220
4	484907, 4639233
5	484892, 4639205
6	484869, 4639126
7	484885, 4639108
8	484908, 4639106

Figura 44: Principales instalaciones y recintos del Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona.

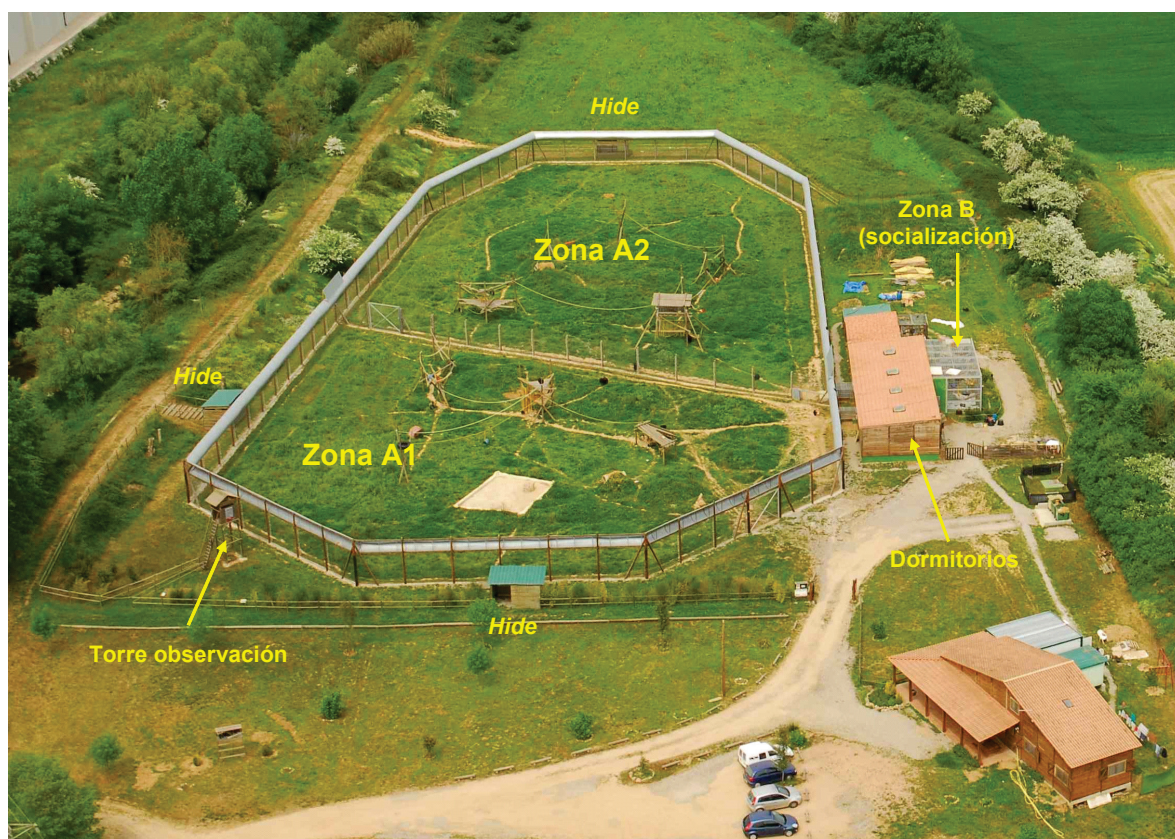


Figura 45: Detalle del recinto exterior naturalizado.



Adicionalmente, se dispone de 2 recintos de socialización comunicados que son utilizados para aquellos individuos que llegan al centro y se someten a un protocolo de resocialización para su posterior integración en un grupo estable de individuos. Las dimensiones de los recintos de asociación son de aproximadamente 25m² cada uno y están comunicados a su vez con un pabellón dormitorio de 140m².

Figura 46: Recintos de socialización.



4.5. ENTORNO SOCIAL Y MUESTRA DE ESTUDIO

La muestra de estudio se compone de 14 chimpancés (*Pan troglodytes*) con edades comprendidas entre los 4 y los 51 años (media=19,5; sd=12,33). En la tabla 32 se muestran otras características adicionales de los individuos como el sexo, edad, o lugar de nacimiento. Para la categoría “clase de edad” se ha seguido el criterio utilizado por Goodall (1986) y que se muestra en la tabla 31.

Tabla 31: Criterios de edad utilizados por Goodall (1986) para establecer las diferentes clases de edad en *Pan troglodytes*.

Edad	Sexo	Clase de edad
0-4	Machos y hembras	Infancia
5-7	Machos y hembras	Niñez
8-12	Machos	Adolescencia temprana
8-10	Hembras	
13-15	Machos	Adolescencia tardía
11-14	Hembras	
16-33	Machos	Madurez
15-33	Hembras	
>33	Machos y hembras	Vejez

Los individuos provienen en su mayoría de ambientes altamente humanizados. Algunos de ellos han sido utilizados con finalidades comerciales y mercantilistas, y sometidos a aprendizajes, entrenamientos y estimulaciones de tipo humano. Otros provienen de zoológicos y de su utilización para su exhibición ante el público. Una vez llegados a Fundación Mona, los animales participan de un protocolo de resocialización y pérdida progresiva del contacto con los humanos, fomentando indirectamente con ambas acciones un proceso de deshumanización. La mayor parte de ellos ha vivido en ambientes físicos y sociales poco estimulantes, y en algún caso no han tenido posibilidad de relacionarse con sus congéneres hasta su llegada a Fundación Mona.

Una vez en el Centro de Recuperación, el único contacto con los seres humanos es el de los cuidadores. No obstante, los animales tienen posibilidad de ver y buscar interacción

con las visitas concertadas que haya en el Centro o con los grupos de investigadores que trabajan en él. No obstante, y en la medida de lo posible se intenta evitar o modular al mínimo necesario el contacto con los humanos. Este tipo de manejo tiene un doble objetivo: (1) facilitar los procesos de resocialización motivando la búsqueda de estimulación social intraespecífica; y (2) fomentar la exhibición de conductas propias de la especie y el abandono progresivo de aquellas que han sido adquiridas a través del contacto humano durante sus experiencias vitales.

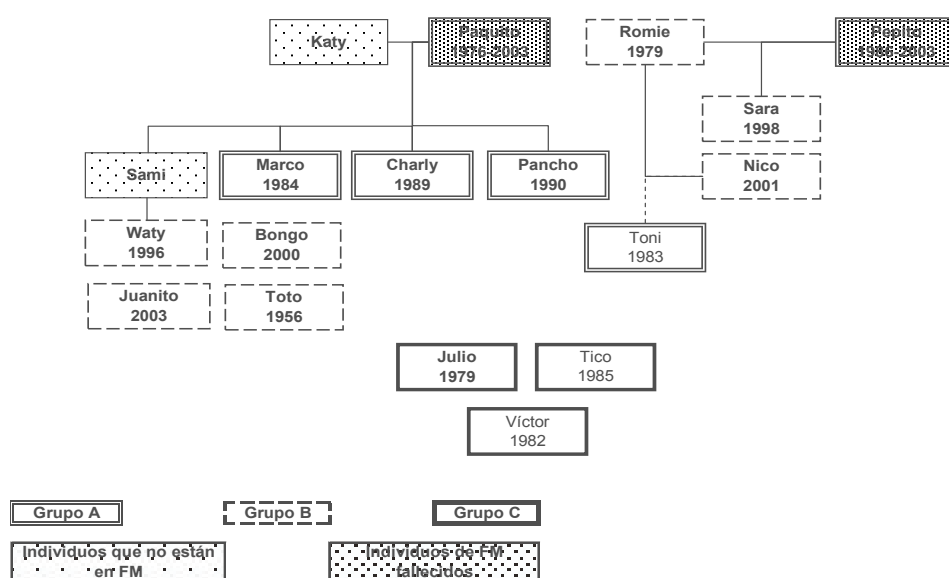
En la tabla 33 pueden observarse detalladas las experiencias previas e historia vital de cada uno de los individuos antes de su llegada al Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona.

Los individuos se encuentran divididos en tres grupos sociales diferentes. Dos de ellos (A y C) están compuestos por individuos del mismo sexo (4 machos en el grupo A y tres machos en el grupo C). En el tercero de los grupos la composición entre machos y hembras es mixta (4 machos y 3 hembras). Durante las sesiones experimentales los individuos permanecían en su grupo social natural. Excepcionalmente, algún individuo fue testado de manera individual y separado del resto de su grupo por cuestiones veterinarias y de gestión del Centro.

Tabla 32: Características de la muestra de estudio.

Nombre	Sexo	Fecha de nacimiento	Lugar de nacimiento	Código de individuo	Edad ¹⁵⁷	Clase de edad	Grupo
Toto	Macho	1956	Libertad, Nigeria	TT	51	Vejez	B
Romie	Hembra	1979	Libertad	RO	28	Madurez	B
Julio	Macho	1979	Libertad?	JL	28	Madurez	C
Víctor	Macho	1982	Libertad, Costa de Marfil	VI	25	Madurez	C
Toni	Macho	1983	Libertad, Guinea Bissau	TO	24	Madurez	A
Marco	Macho	04-06-1984	Cautividad	MA	23	Madurez	A
Tico	Macho	1985	Cautividad?	TI	22	Madurez	C
Charly	Macho	02-07-1989	Cautividad	CH	18	Madurez	A
Pancho	Macho	27-05-1990	Cautividad	PN	17	Madurez	B
Waty	Hembra	1996	Cautividad	WA	11	Adolescencia tardía	B
Sara	Hembra	1998	Cautividad	SA	9	Adolescencia temprana	B
Bongo	Macho	2000	Cautividad	BO	7	Niñez	B
Nico	Macho	2001	Cautividad	NI	6	Niñez	B
Juanito	Macho	2003	Cautividad	JU	4	Infancia	B

Figura 47: Relaciones de parentesco entre los individuos de la muestra.



¹⁵⁷ La edad está calculada en el momento en el que los animales pasaron las diferentes sesiones experimentales.

Tabla 33: Experiencias previas e historia vital de los individuos antes de la llegada a FM.

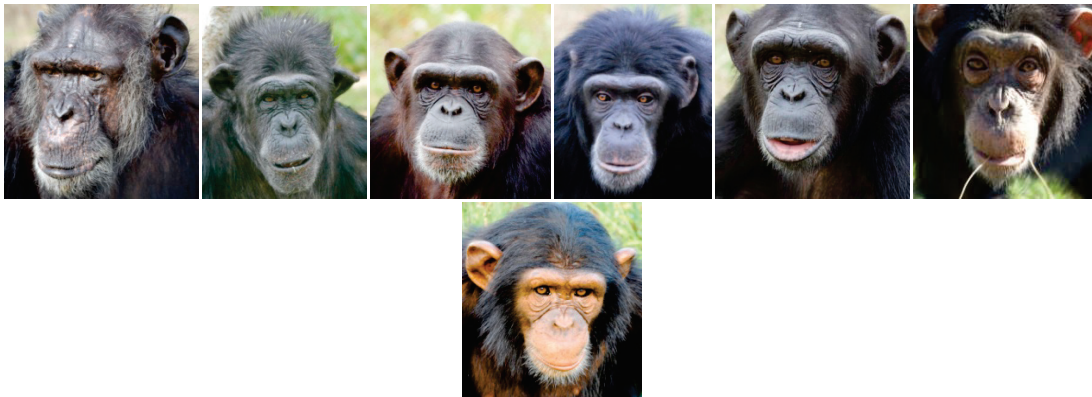
Nombre	Año de llegada a FM	Lugar antes de llegar a FM	Tipo ambiente físico	Tipo ambiente social	Contacto humanos	Tipo actividad previa a FM
Toto	2003	Zoo Frankfurt. Alemania	Bueno	Muy Pobre. Últimos 15 años vive en compañía de una hembra. 3 años solo.	Medio	Mascota Zoo
Romie	2001	Quart de Poblet	Muy pobre	Muy pobre	Muy elevado	Cría Circo
Julio	2005	Parc de les Aus	Bueno	Medio	Medio	Zoo
Víctor	2006	Nancy. Francia	Muy pobre	Muy pobre	Muy elevado	Mascota
Toni	2001	Quart de Poblet	Muy pobre	Muy pobre	Muy elevado	Estuvo un tiempo en el zoo de Lisboa. Anuncios.
Marco	2001	Quart de Poblet	Muy pobre. 8 años en jaula de 1m ²	Muy pobre	Muy elevado	Anuncios Circo
Tico	2005	Parc de les Aus	Bueno	Muy pobre. Vive toda su vida solo hasta la llegada de Julio.	Medio	Mascota Zoo
Charly	2001	Quart de Poblet	Muy pobre	Muy pobre. Compartió jaula con Pancho	Muy elevado	Anuncios Circo
Pancho	2001	Quart de Poblet	Muy pobre	Muy pobre. Compartió jaula con Charly	Muy elevado	Anuncios Circo
Waty	2002	Circo Universal. Santander	Muy pobre	Muy pobre	Muy elevado	Circo
Sara	2004	Quart de Poblet	Muy pobre	Muy pobre	Muy elevado	Mascota Televisión
Bongo	2002	Circo Universal. Santander	Muy pobre	Muy pobre	Muy elevado	Circo
Nico	2004	Quart de Poblet	Muy pobre	Muy pobre	Muy elevado	Mascota
Juanito	2003	Tenerife	Muy pobre	Muy pobre	Muy elevado	Mascota

Figura 48: Muestra de estudio: Grupo A



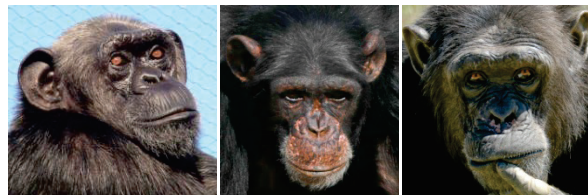
Nota: De izquierda a derecha: Toni, Marco, Charly y Pancho

Figura 49: Muestra de estudio: Grupo B



Nota: De izquierda a derecha: Toto, Romie, Waty, Sara, Bongo, Nico y Juanito.

Figura 50: Muestra de estudio: grupo C



Nota: De izquierda a derecha: Julio, Víctor y Tico.

4.6.1. Taxonomía

El chimpancé (*Pan troglodytes*) es una especie perteneciente al orden de los primates, infraorden *Catarrhini*, y a la familia *Hominidae*. Junto con el ser humano forman la tribu taxonómica *Hominini* (Tabla 34). Estuvo agrupado hasta no hace mucho con el bonobo (*Pan paniscus*) como una única especie. No obstante, las evidencias genéticas y morfológicas sugieren que son dos especies distintas.

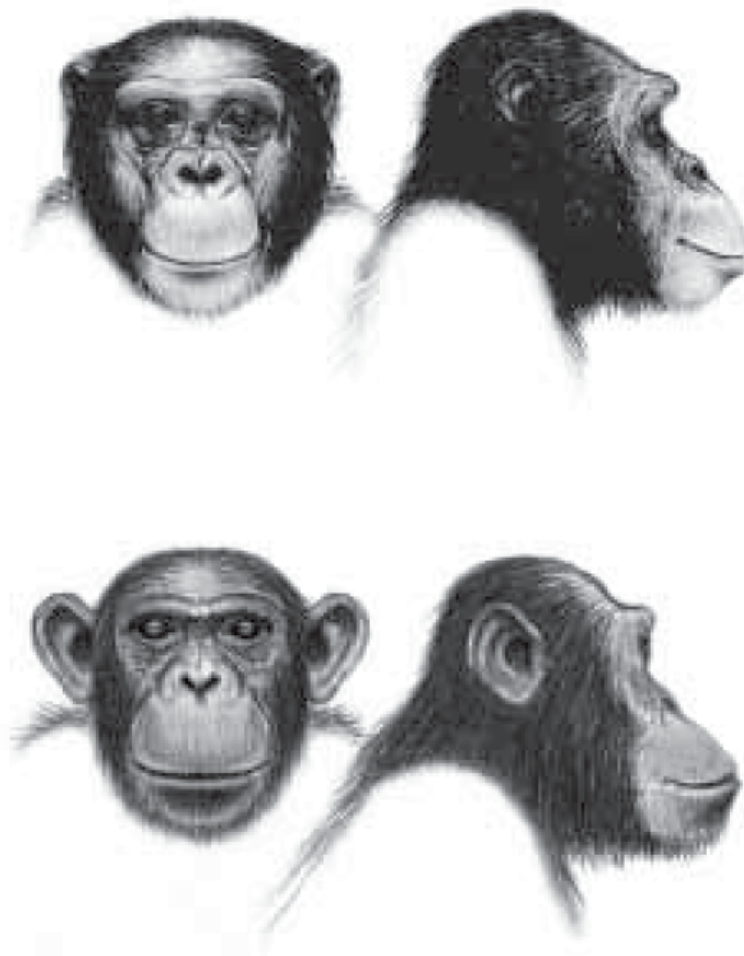
Históricamente se han reconocido tres subespecies de chimpancé (Groves, 2001; Napier y Napier, 1967): la occidental (*Pan troglodytes verus*), la central (*Pan troglodytes troglodytes*) y la oriental (*Pan troglodytes schweinfurthii*). Sin embargo, recientes estudios de ADN mitocondrial apoyan la idea de considerar al chimpancé de Nigeria como una subespecie diferenciada [*Pan troglodytes vellerosus*] (Gonder, et al., 1997; Vigilant, 2003) y actualmente se ha propuesto su cambio de nomenclatura a *Pan troglodytes ellioti* (Oates, Groves, y Jenkins, 2009a). Otros estudios de ADN mitocondrial (Morin, et al., 1994) han encontrado que *P.t. verus* podría ser suficientemente diferente de *P.t. troglodytes* y de *P.t. schweinfurthii* como para justificar su elevación a la categoría de especie (*Pan verus*). No obstante, hasta día de hoy no se la ha reconocido como una nueva especie, ya que convendría hacer un mejor muestreo genético de las poblaciones y considerar que las diferencias morfológicas, ecológicas o comportamentales son lo suficientemente significativas para ello (Groves, 2001).

Finalmente, recientemente se ha propuesto subdividir a la subespecie *P.t. schweinfurthii* en dos poblaciones: la norteña que correspondería a la propia *P.t. schweinfurthii* y la sureña que correspondería a una quinta subespecie de chimpancé denominada *Pan troglodytes marungensis* (Groves, 2005a; Woods Hole Research Center, 2009).

Tabla 34: Clasificación taxonómica del chimpancé común.

Reino	<i>Animalia</i>
Filum	<i>Chordata</i>
Clase	<i>Mammalia</i>
Orden	<i>Primates</i>
Infraorden	<i>Catarrhini</i>
Superfamilia	<i>Hominioidea</i>
Familia	<i>Hominidae</i>
Subfamilia	<i>Homininae</i>
Tribu	<i>Hominini</i>
Género	<i>Pan</i>
Especie	<i>trogodytes</i>
Subespecie	<i>schweinfurthii</i>
	<i>trogodytes</i>
	<i>vellerosus/elliotti</i>
	<i>verus</i>

Figura 51: Subespecie de chimpancé de Nigeria (*Pan troglodytes vellerosus*) y subespecie occidental (*Pan troglodytes verus*). Crédito: Stephen D. Nash.



4.6.2. Distribución y hábitat

El chimpancé tiene una amplia, aunque discontinua, distribución por 25 países del África ecuatorial, desde Senegal en el oeste hasta Tanzania en el este. El rango geográfico actual ocupa unos 2.342.000 km² (Butynski, 2003), a lo largo de una amplia área discontinua entre los 13° norte y 7° sur. Se trata de una especie eutrópica, es decir, adaptada a vivir en distintos biotopos. Van del bosque denso tropical (termoplurisilva) a los bosques de sabana, mosaicos de selva, o bosque tropical de menor densidad desde el nivel del mar hasta altitudes de 2800 metros. En la tabla 35 se muestran los países de distribución de cada una de las subespecies de chimpancés y el número estimado de individuos. La subespecie *P.t. verus* se encuentra en África occidental, desde Senegal a Nigeria. La subespecie *P.t. vellerosus* tan sólo se encuentra en Nigeria y Camerún, al norte del río Sanaga. La subespecie *P.t. troglodytes* tiene un ámbito de distribución desde Camerún (al sur del río Sanaga) hasta las cuencas del río Congo y Ubangi (República Democrática del Congo). La subespecie *P.t. schweinfurthii*, se encuentra desde la cuenca del río Congo-Ubangi en la República Centroafricana y República Democrática del Congo hasta el oeste de Uganda, Ruanda y oeste de Tanzania (con pequeños reductos de población en Burundi y el sudeste de Sudán). Los grandes ríos y lagos han funcionado como barreras naturales que la especie no puede flanquear. Junto con las zonas subdesérticas del norte han compartimentado a las diferentes poblaciones favoreciendo la aparición de razas geográficas que se han diversificado hacia la vía de la especiación (subespeciación).

Figura 52: Perfil de vegetación del bosque ecuatorial. Crédito: Jordi Sabater-Pi

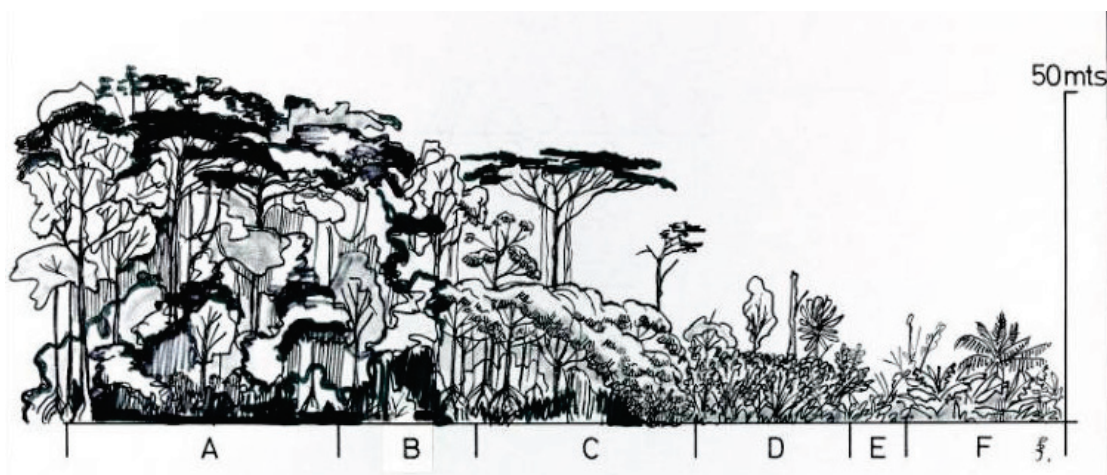


Tabla 35: Número estimado de chimpancés (*Pan troglodytes*) en 2003 por subespecie y país. Tomado de Butynski (2003).

Subespecie y país	Número de chimpancés	
	Mínimo	Máximo
<i>Pan troglodytes verus</i>	21.300	55.600
Benin	0	0
Togo	0	0
Nigeria	0	¿?
Burkina Faso	0	Pocos
Senegal	200	400
Ghana	300	500
Guinea-Bissau	600	1000
Sierra Leona	1500	2500
Liberia	1000	5000
Mali	1600	5200
Costa de Marfil	8000	12000
Guinea	8100	29000
<i>Pan troglodytes vellerosus</i>	5000	8000
Nigeria	2000	3000
Camerún	3000	5000
<i>Pan troglodytes troglodytes</i>	70000	116500
República Democrática del Congo	¿?	¿?
Angola (Cabinda)	200	500
República Centroafricana	800	1000
Guinea Ecuatorial (Río Muni/Mbini)	1000	2000
República Popular del Congo	10000	10000
Camerún	31000	39000
Gabón	27000	64000
<i>Pan troglodytes schweinfurthii</i>	76400	119600
República Centroafricana	¿?	¿?
Sudan	200	400
Burundi	200	500
Ruanda	500	500
Tanzania	1500	2500
Uganda	4000	5700
República Democrática del Congo	70000	110000
TOTAL	172700	299700

Figura 53: Rango de distribución de las especies de grandes simios africanos. Fuente: UNEP-GRASP.

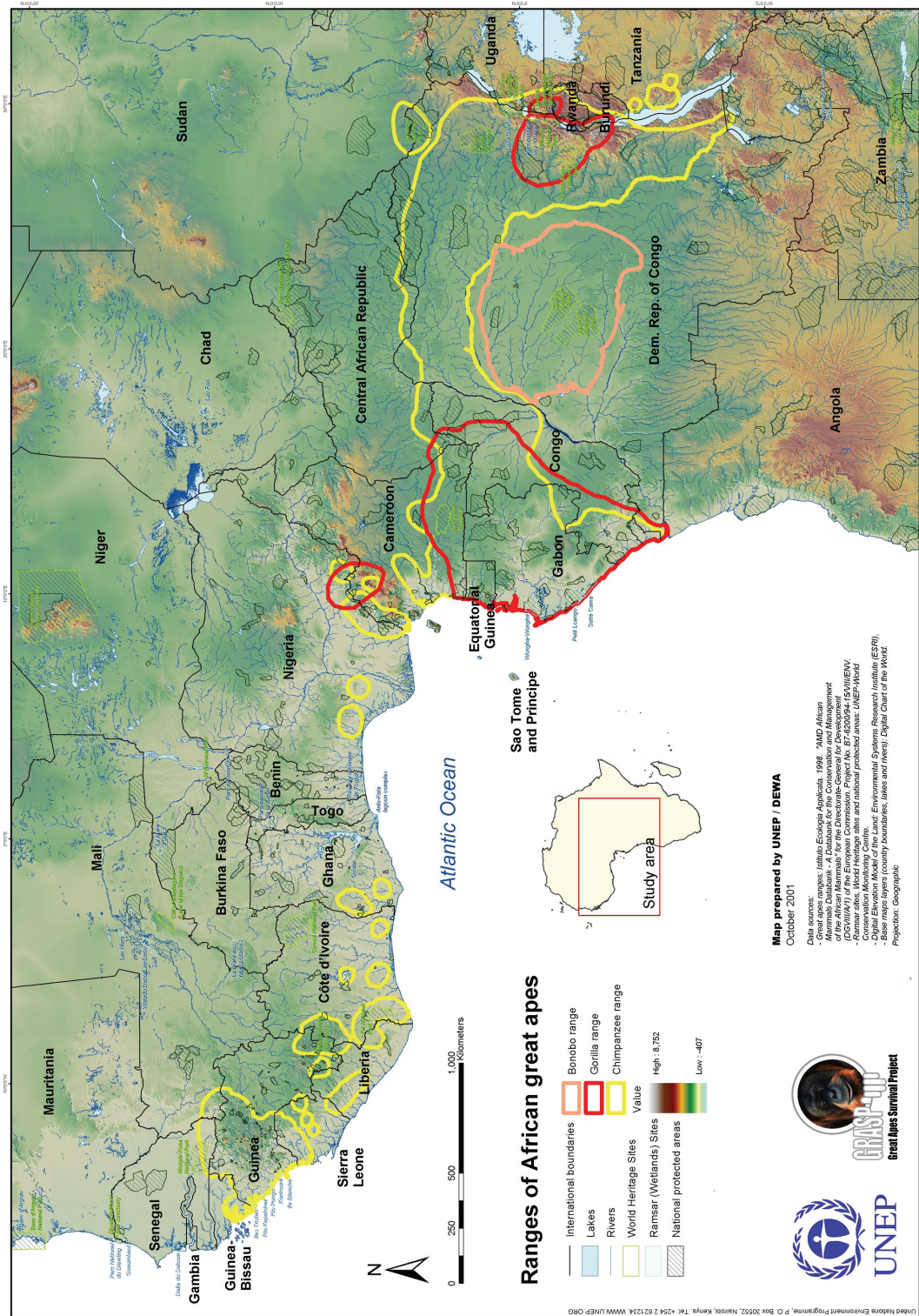


Figura 54: Áreas de distribución y poblaciones de *Pan troglodytes verus*.

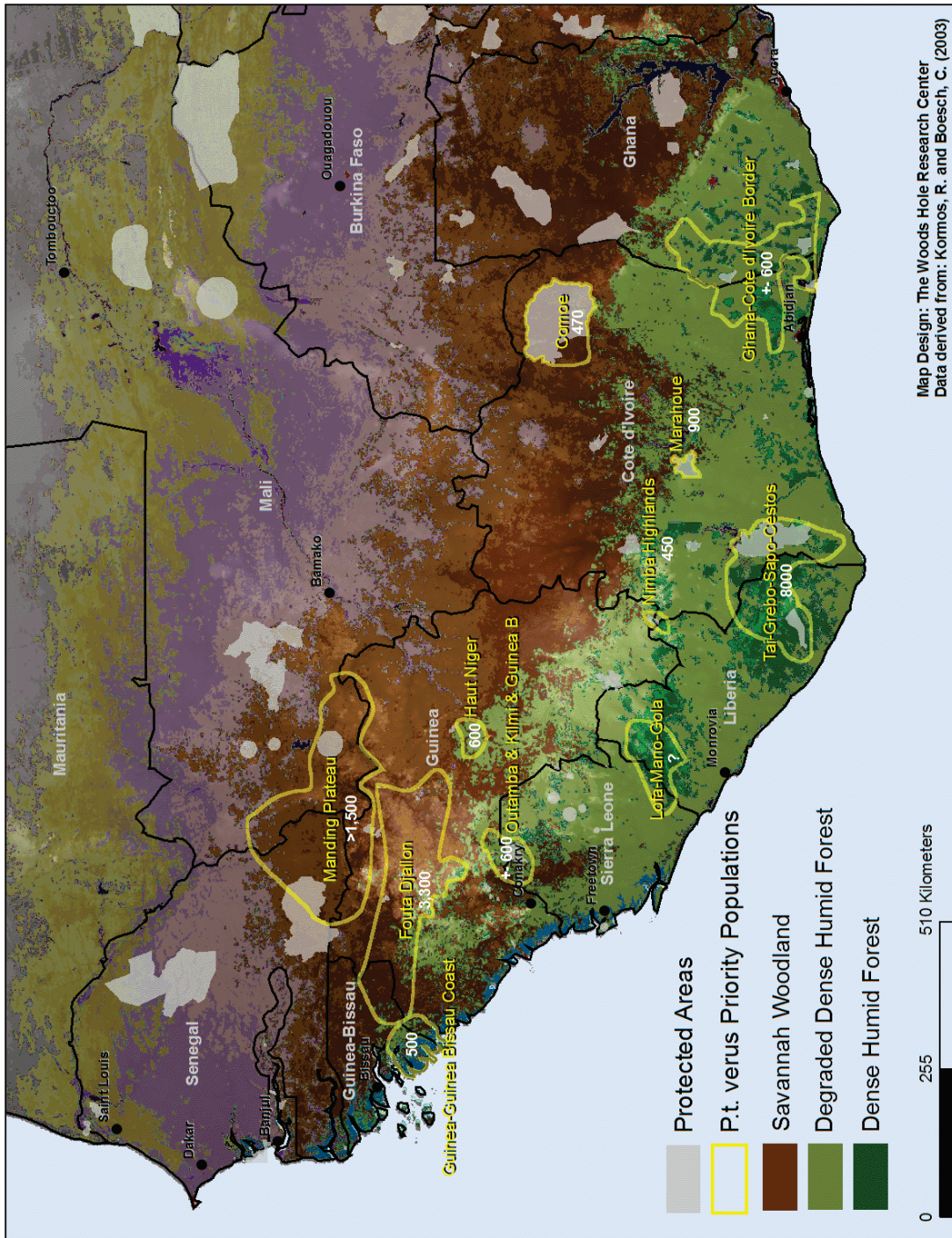


Figura 55: Áreas de distribución y poblaciones de *Pan troglodytes vellerosus*.

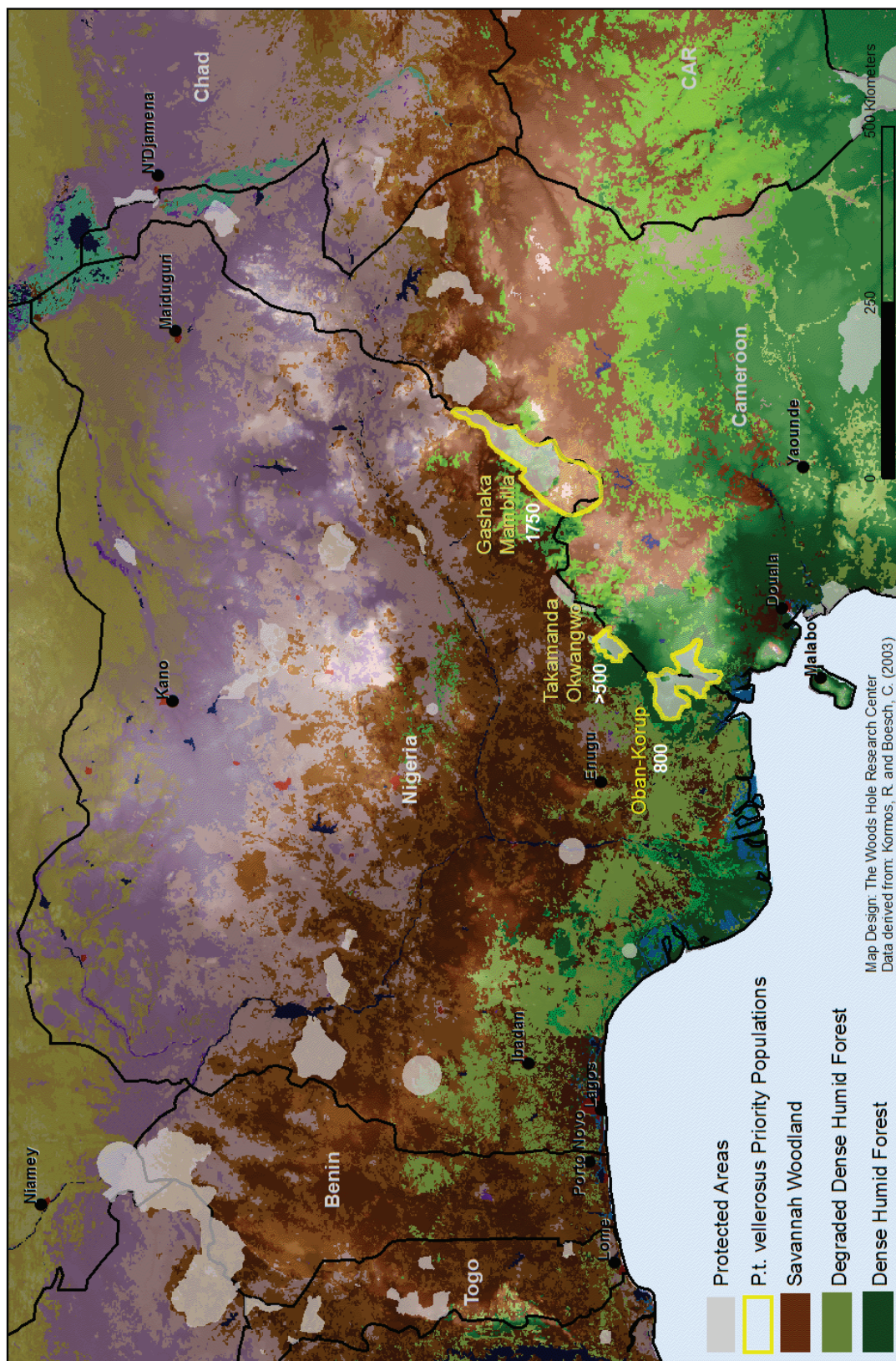


Figura 56: Áreas de distribución y poblaciones de *Pan troglodytes troglodytes*.

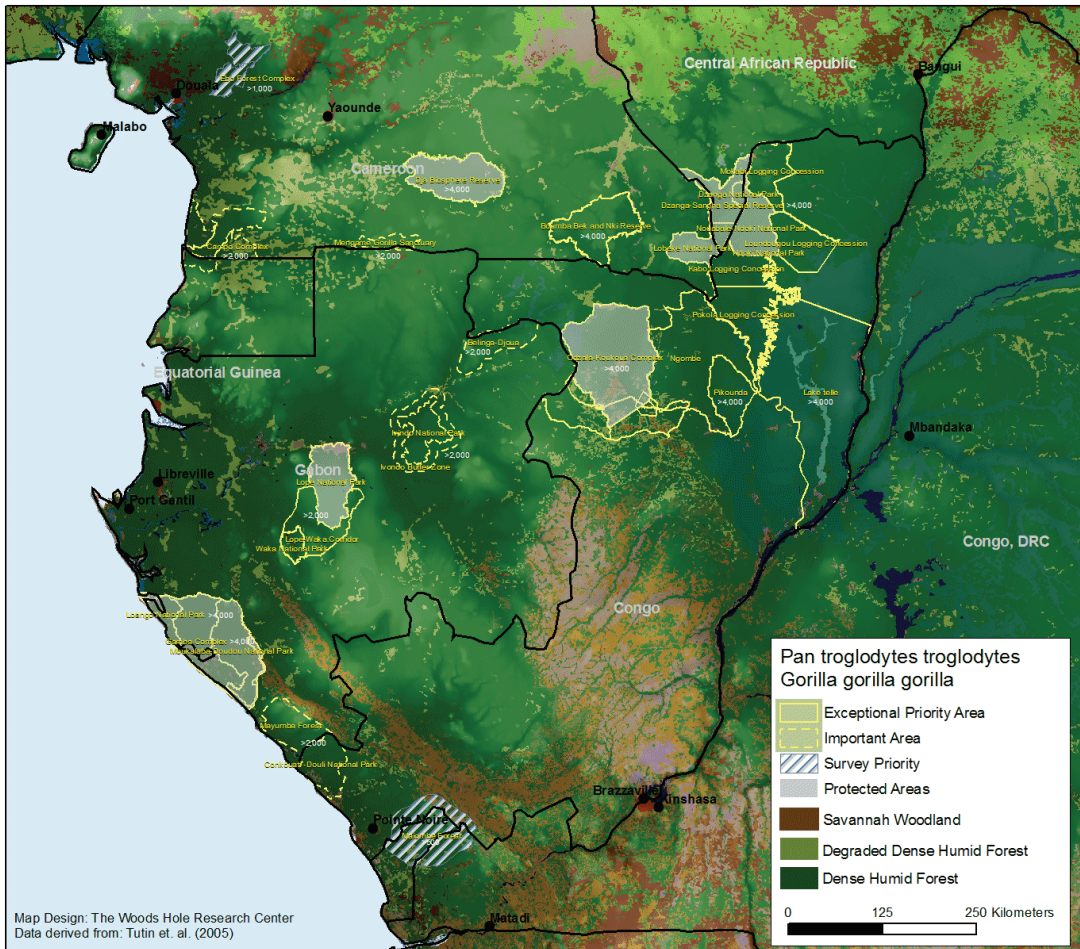


Figura 57: Áreas de distribución y poblaciones de *Pan troglodytes schweinfurthii*.

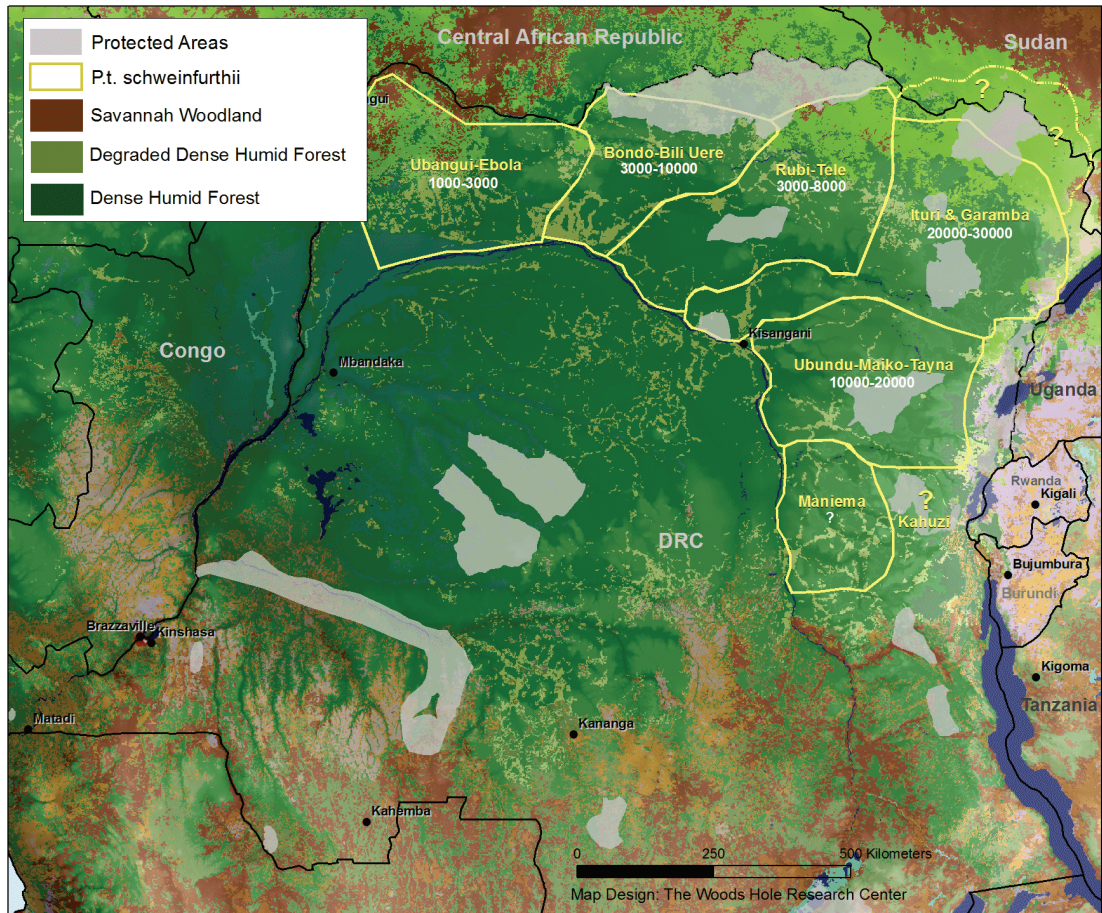
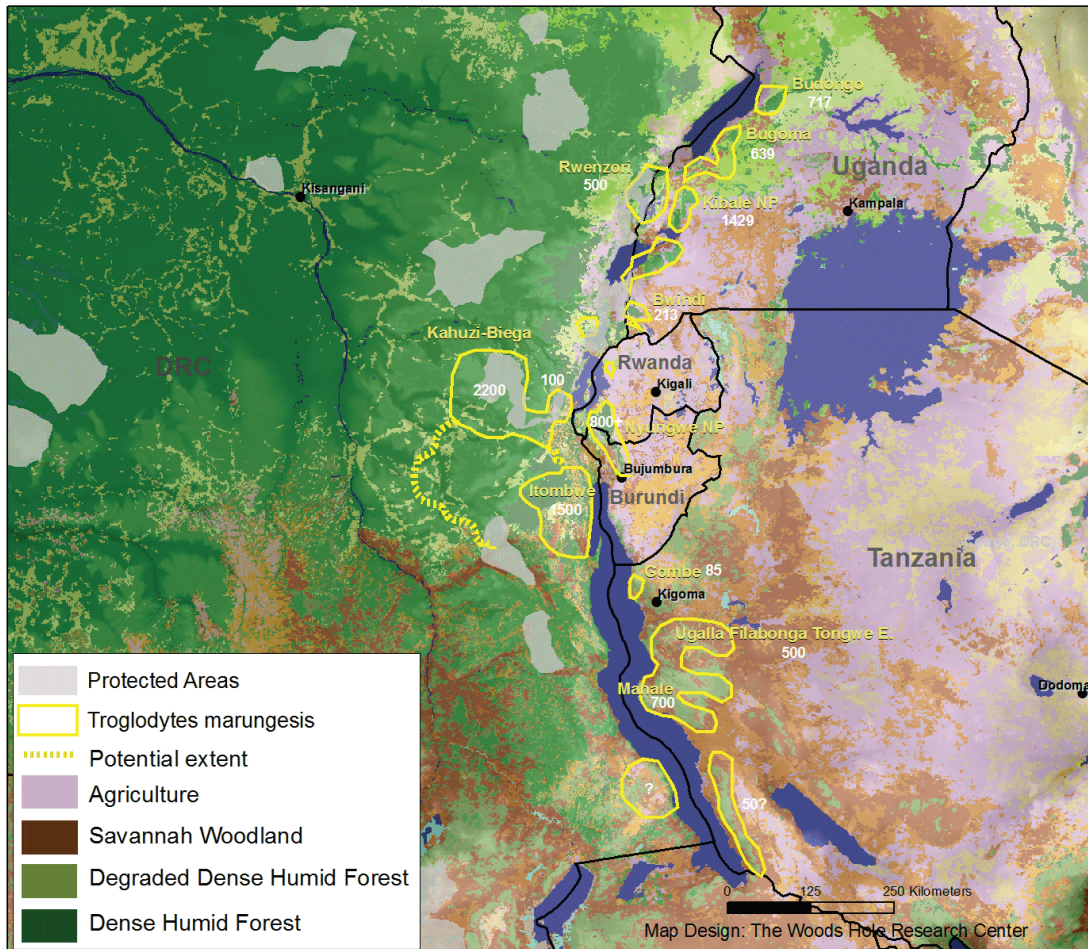


Figura 58: Áreas de distribución y poblaciones de *Pan troglodytes marungensis*.



4.6.3. Características biológicas

Los chimpancés son la especie de gran simio más cercana al ser humano. Entre ambas especies se comparte gran parte del ADN (The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, 2005), aunque recientemente parece ser que la diferencia mínima del 1,24% que desde hace una década se venía aceptando puede ser una estimación incorrecta, y que las diferencias entre ambos genomas serían 10 veces superiores (Marquès-Bonet, et al., 2009).

A nivel anatómico presentan algunas variaciones entre subespecies (coloración, tamaño corporal, zonas desnudas de su cuerpo, morfología craneal) aunque comparten una serie de características comunes entre las que destacan: potentes arcos superciliares, gran tamaño de las orejas, nariz pequeña, nuca más prominente que la visera supraorbital, cara desnuda, ausencia de cresta sagital, presencia de pelos blancos en las axilas, mechón en la zona perianal en los lactantes y, manos y dedos largos (Sabater-Pi, 1978). Las hembras disponen de una piel sexual alrededor de los genitales que se hincha durante 10 días coincidiendo con el período de ovulación. Su función es la de indicar su disponibilidad para aparearse durante ese período. Las hembras tan solo tienen una cría cada cinco años.

Los chimpancés tienen un desarrollo ontogenético similar al del ser humano distribuido grandes periodos: infancia, juventud, adolescencia y adultez. La esperanza de vida en libertad se sitúa entre los 35 a 40 años y en cautividad pueden llegar hasta los 60 años.

Los machos pesan entre los 35-70kg y las hembras entre los 26-50kg. La longitud respectiva es de 90-120cm y 66-100cm. La gestación del chimpancé es de 8,5-9 meses, y su período de reproducción suele iniciarse a partir de los 12-13 años.

Figura 59: Visión lateral del esqueleto de un chimpancé.
Crédito: Montse Martínez-Masagué.

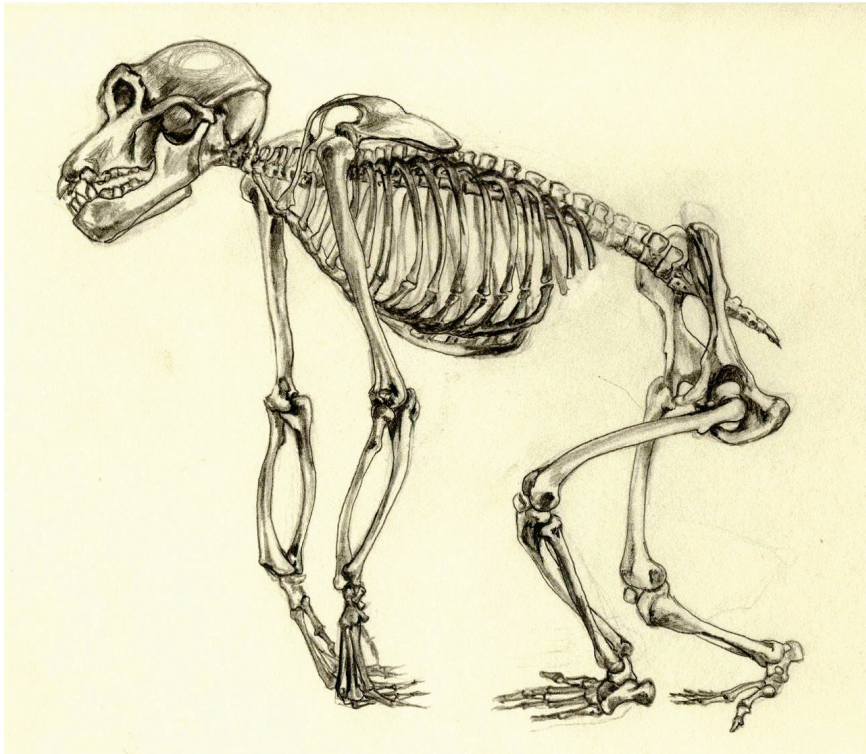


Figura 60: Visión frontal del esqueleto de un chimpancé.
Crédito: Montse Martínez-Masagué.

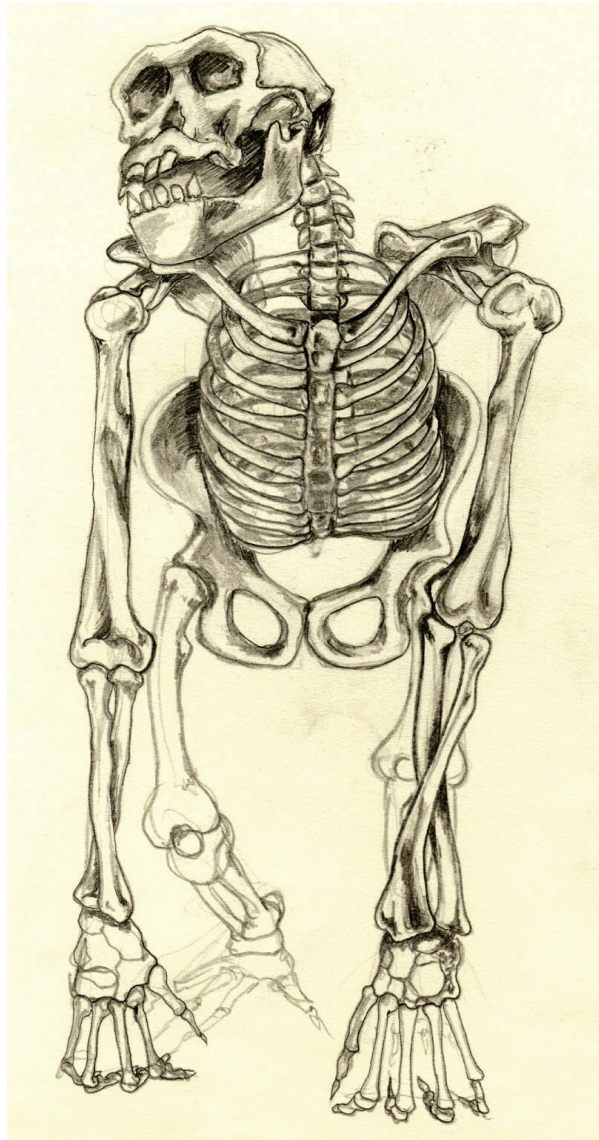


Figura 61: Visión dorsal, caudal, lateral y ventral del cráneo de un chimpancé. Fuente: <http://www.eskeletons.org/>



4.6.4. Etoecología de *Pan troglodytes* en libertad

Los chimpancés son fundamentalmente omnívoros y su dieta varía significativamente entre distintas poblaciones y estaciones climáticas. La fruta compone casi la mitad de la dieta, aunque también se alimentan de hojas, cortezas y tallos. En algunas poblaciones, la carne de pequeños mamíferos y otros primates forma parte de su alimentación. El área media de actividad es de unos 12,5km² (con un rango de los 5 a los 400km²), dependiendo fundamentalmente del tipo de hábitat.

El chimpancé es una especie altamente social que vive en comunidades sociales que pueden ir de los 15 a los 150 individuos. Viven en estructuras flexibles de fisión-fusión en las que hay entradas (fusión) y salidas (fisión) constante de individuos. Todos los individuos que se mantienen a lo largo de un período de tiempo en un mismo grupo social pertenecen a una misma comunidad. En los chimpancés podemos observar jerarquías entre los machos adultos, fundamentalmente en contextos tróficos (acceso al alimento) y sexuales (acceso a las hembras sexualmente activas). Su estructura social es patrifocal, donde los machos mantienen lazos familiares entre sí mientras que las hembras emigran a la edad de 11 años.

Tabla 36: Tamaños grupales para diferentes poblaciones de chimpancés. Adaptado de Boesch y Boesch-Achermann (2000)

Población	Tamaño medio del grupo	Tamaño de la comunidad
Bossou	4.0	20
Budongo	6.0	50
Gombe	5.6	60
Kibale	5.1	27
Mahale	6.1	29
Taï	10.0	76

Una de las principales características comportamentales de los chimpancés se refiere a su conducta cultural. Globalmente, se han evidenciado una serie de costumbres (variantes) culturales en aspectos como la comunicación, la agresión territorial, las estrategias de caza, los instrumentos utilizados y fabricados, el consumo y procesamiento de alimento, y la ingestión de plantas medicinales (Sugiyama, 1997; Whiten, et al., 1999; Wrangham, McGrew, de Waal, y Heltne, 1994). Además, en lo que respecta a los instrumentos, algunos autores llegan a identificar hasta 38 comunidades de chimpancés con evidencias de

conducta tecnológica (McGrew, 1992; McGrew, Pruett, y Fulton, 2005; Sanz, Morgan, y Gulick, 2004) donde se utilizan diferentes tipos de instrumentos, materias primas y finalidades. Este tipo de comportamiento complejo también está claramente documentado en chimpancés cautivos mostrando similitudes claras en el patrón de uso y modificación de los instrumentos (Sepúlveda, et al., 2009).

Tabla 37: Diversidad comportamental en diversas comunidades de chimpancés. Modificado de Boesch y Boesch-Achermann (2000).

		Gombe	Mahale	Taï	Bossou
Conducta social	Tamaño medio grupal	5.6	6.1	8.3	4.0
	Grupos mixtos	30%	52%	61%	42%
	Asociación macho-macho	24%	10%	35%	-
	Asociación hembra-hembra	5%	5%	11%	-
	Amistad femenina	Madre-hija	Ausente	Presente	-
	Dominancia	Uno	Uno	Tres	-
	Posición de la hembra en la jerarquía	Inferior	Inferior	Dominante	-
	Acceso de los machos a hembras fértiles	Todos	Alfa	Todos los alfa	-
	<i>Grooming</i> macho-macho	37%	85%	44%	6%
	<i>Grooming</i> hembra-hembra	13%	15%	22%	62%
	Infanticidio	Intracomunidad Intercomunicad	Intracomunidad Intercomunicad	Intracomunidad	
Paternidad extragrupal	Si	¿	55%	25%	
Conducta de caza	Especialización en <i>Colobus badius</i>	55%	13%	79%	-
	Tamaño de la presa (% adulto)	11%	21%	44%	-
	Frecuencia anual de caza	160	-	250	-
	Caza grupal	36%	24%	93%	-
	Colaboración	19%	0%	68%	-
	Compartir carne	Edad, rango	Aliados	Tácticas de caza	
Conducta instrumental	Nº de tipos de instrumentos utilizados	22	14	26	15
	Nº de tipos únicos	4	3	12	5
	Nº de instrumentos fabricados	3	3	6	-

Figura 62: Bastón tipo escobilla (ejemplo de instrumento modificado por otro instrumento). Fuente: *Col·lecció Jordi Sabater Pi*.



Figura 63: Bastón de chimpancés en cautividad. Fuente: Fundación Mona.



Tabla 38: Principales evidencias de cultura material en chimpancés. Tomado de Riba, Llorente, Geribàs y Mosquera (2009a)

Finalidad	Descripción de la conducta	Tipos de instrumento	Materia prima	Localización geográfica	Trabajos
Recolección de termitas	Sondear, investigar, explorar, hurgar, cavar, pinchar.	Sonda, palo cavador	Bastones de madera. Ramas y ramitas. Cortezas. Cañas. Peciolos. Nerviaciones hojas. Tallos hierbas. Hojas	Río Muni (Dipikar, Ayamiken, Okorobikó); Niokolo-Koba, Monte Assirik (Senegal); Gombe (Tanzania); Mahale (Tanzania); Ndoki (Congo); Bossou (Guinea); Fongoli (Senegal); Ngogo (Uganda)	(Bermejo, et al., 1989; Jones y Sabater Pi, 1969; Lawick-Goodall, 1968; McBeath y McGrew, 1982; McGrew, et al., 2005; Nishida, 1972; Sabater Pi, 1974; Sugiyama, 1987; Suzuki, Kuroda, y Nishihara, 1995; Watts, 2008)
Recolección de miel o abejas	Sondejar, investigar, explorar, hurgar, cavar, pinchar	Sonda, palo cavador.	Bastones de madera. Ramas y ramitas. Nerviaciones hojas. Hojas	Gashaka (Nigeria); Lopé (Gabon); Niokolo-Koba, Monte Assirik (Senegal); Tai (Costa de Marfil); Gombe (Tanzania); Ngogo (Uganda)	(Bermejo, et al., 1989; Boesch y Boesch, 1990; Fowler y Sommer, 2007; Lawick-Goodall, 1970; Tutin, Ham, y Wrogemann, 1995; Watts, 2008)
Recolección de resina	Sondejar, investigar, explorar, hurgar	Sonda	Bastones de madera	Bossou (Guinea)	(Sugiyama, 1987)
Recolección de hormigas	Sondear, investigar, explorar, hurgar, cavar, pinchar. Levantar con palanca, abrir. Recojer.	Sonda, palo cavador, palanca. Recojedor. Espátula.	Bastones de madera. Ramas y ramitas. Nerviaciones hojas. Tallos de hierbas.	Lopé (Gabon); Tai (Costa d'Ivori); Gashaka (Nigeria); Bossou (Guinea); Gombe (Tanzania); Tenkere (Sierra Leona); Mahale (Tanzania); Fongoli (Senegal)	(Alp, 1993; Boesch y Boesch, 1990; Fowler y Sommer, 2007; Lawick-Goodall, 1970; McGrew, et al., 2005; Nishida, 1972; Sugiyama, 1995b; Tutin, et al., 1995)
Caza de otros primates o animales.	Sondear, investigar, explorar, hurgar	Sonda	Bastones de madera. Ramas y ramitas.	Fongoli (Senegal); Mahale (Tanzania)	(Huffman y Kalunde, 1993; Pruetz y Bertolani, 2007)
Rotura de nueces y semillas	Picar, golpear.	Percutor, yunque.	Bastones de madera. Piedras. Troncos. Raíces.	Tai (Costa de Marfil); Bondi (Liberia); Bossou (Guinea); Sapo (Liberia); Niokolo-Koba, Monte Assirik (Senegal); Cap Palmes (Liberia, Costa de Marfil), Isla Tiwai (Sierra Leona); Islas Bassa (Liberia)	(Anderson, Williamson, y Carter, 1983; Bermejo, et al., 1989; Boesch y Boesch-Achermann, 2000; Boesch y Boesch, 1981; Boesch y Boesch, 1984; Hannah y McGrew, 1987; Kortland y Holzhaus, 1987; McGrew, 1992; Sugiyama, et al., 1993)
Agonística	Sacudir, golpear, arrastrar,	Intimidador, proyectil, percutor.	Bastones de madera. Ramas y ramitas.	Okorobikó (Rio Muni); Gombe (Tanzania);	(Boesch y Boesch, 1990; Goodall, 1986; Lawick-Goodall,

	intimidar. Lanzar.	Tambor.	Fragmentos enredadera. Arbustos. Troncos. Contrafuertes de árboles.	Mahale (Tanzania); Tai (Costa de Marfil); Ngogo (Uganda)	1968, 1970; Nishida y Hiraiwa, 1982; Sabater Pi, 1974; Sugiyama, 1969; Watts, 2008)
Juego	Sondear, investigar, explorar, hurgar. Sacudir, cortar.	Juguete	Bastones de madera. Ramas y ramitas. Hojas de palma.	Okorobikó (Río Muni); Gombe (Tanzania); Mahale (Tanzania).	(Lawick-Goodall, 1970; Nishida, 1980; Sabater Pi, 1974)
Fabricación o modificación de otro instrumento	Picar, golpear.	Percutor	Piedras	Reserva de Campo (Camerun); Río Muni (Guinea Ecuatorial)	(Sabater-Pi, 1978; Sugiyama, 1985)
Rotura de cangrejos y camarones	Picar, golpear	Percutor	Piedras	Bossou (Guinea)	(Sugiyama, 1987)
Higiene personal	Sondear, hurgar, fregar, rascar. Aplastar parásitos.	Bastoncillo de higiene. Fregador. Secador. Mataparásitos.	Ramas y ramitas. Hojas. Hojas de palma.	Gombe (Tanzania); Tai (Costa de Marfil); Mahale (Tanzania); Ngogo (Uganda)	(Boesch, 1995; Boesch y Boesch, 1990; Lawick- Goodall, 1968, 1970; Nishida y Hiraiwa, 1982; Watts, 2008)
Recolección de agua	Absorber, recojer.	Espanja. Sonda	Peciolos. Tallos de hierba. Hojas.	Bossou (Guinea); Gombe (Tanzania); Lopé (Gabon); Ngogo (Uganda)	(Lawick-Goodall, 1968, 1970; Sugiyama, 1995a; Tutin, et al., 1995; Watts, 2008)
Comportamiento sexual	Vibrar	Reclamo	Hojas. Hojas de palma. Ramas	Mahale (Tanzania); Ngogo (Uganda)	(Nishida, 1980; Nishida y Hiraiwa, 1982; Watts, 2008)

4.6.5. Estatus de conservación

El chimpancé es la especie de gran simio más abundante y con una mayor distribución, con numerosas poblaciones en áreas protegidas. Sin embargo, actualmente la especie está clasificada en peligro de extinción [EN – *Endangered*], y sus poblaciones están retrocediendo y se espera que lo sigan haciendo en el futuro (Oates, et al., 2008). En los últimos 20-30 años se ha producido una disminución significativa de sus poblaciones, debido principalmente a la reducción en cantidad y calidad de los hábitats a causa de la expansión de las actividades humanas. Las razones de este decrecimiento no se han detenido a día de hoy y parece que no serán fácilmente reversibles. El rápido crecimiento de la densidad de población en determinadas áreas, la propagación de enfermedades como el Ébola, y el grado de inestabilidad política de algunos países obligan a pensar que la reducción de las poblaciones de chimpancés continuará en los próximos años.

El tipo de amenazas es similar en las cuatro subespecies, aunque con ligeras variaciones dependiendo de la región. Los expertos han establecido las principales amenazas en (Oates, et al., 2009b):

- **Destrucción y degradación del hábitat.** Causada principalmente por la tala y quema para la agricultura; y la minería de gas, petróleo y combustible.
- **Caza furtiva.** Las principales razones que se han establecido para la caza son las siguientes: comer (*bushmeat*); comercio de animales de compañía; intereses medicinales e investigación científica; y protección de las cosechas mediante trampas.
- **Enfermedades.** La principal causa de muerte de los chimpancés de Gombe, Mahale y Tai son las enfermedades infecciosas, fundamentalmente aquellas que afectan también a los humanos y que han podido ser transmitidas por éstos, a través de la investigación y el turismo. En los últimos 15 años la fiebre hemorrágica del Ébola ha causado numerosas muertes de chimpancés en Costa de Marfil, y se han producido repetidas epidemias que han ocasionado importantes descensos de población en áreas protegidas de Gabón y de la República del Congo.

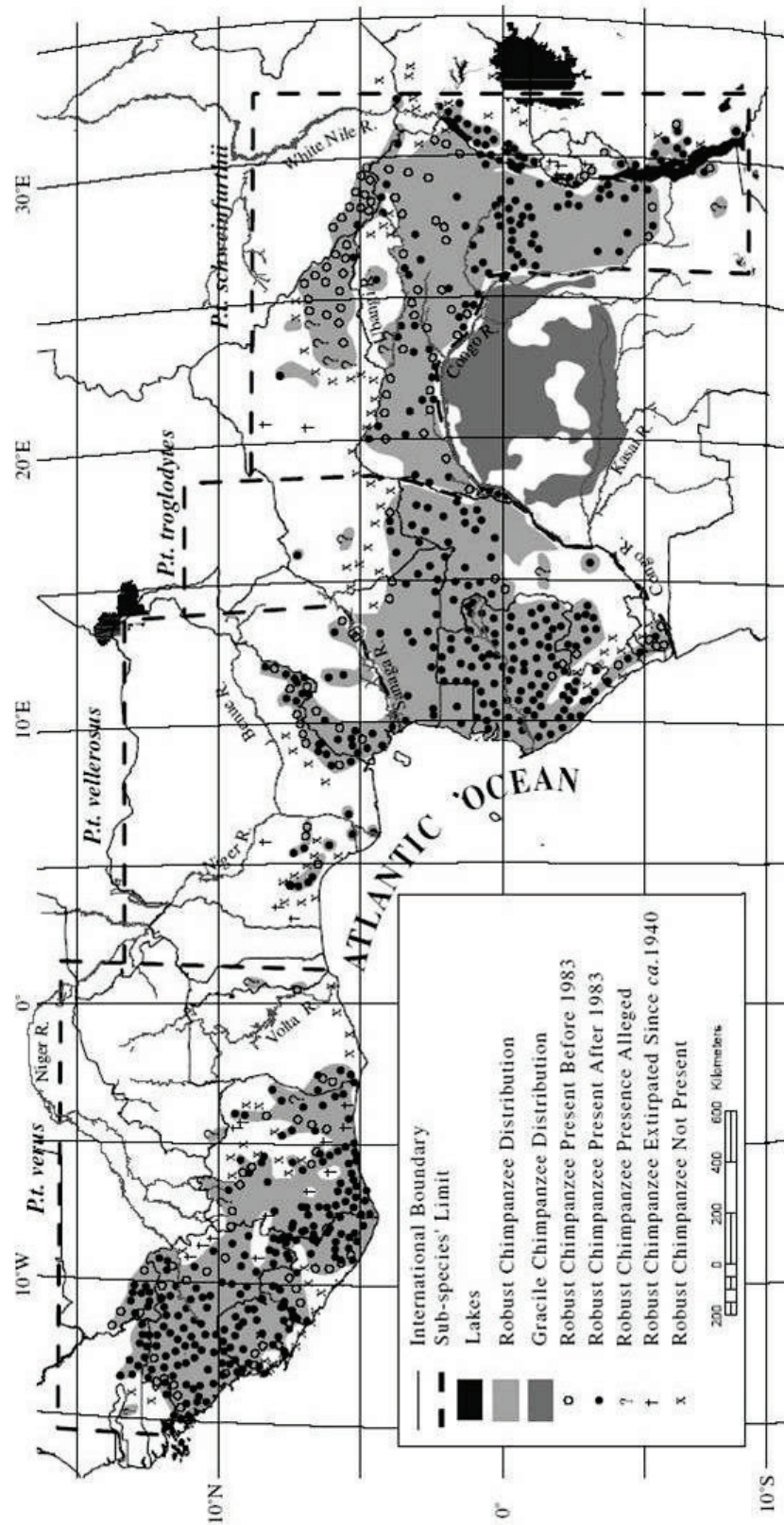
Actualmente los chimpancés están legalmente protegidos en la mayoría de países donde habitan, y se han creado numerosos parques nacionales, aunque muchas poblaciones quedan fuera de las áreas protegidas. La especie está listada dentro del Apéndice I del CITES, y como Clase A, dentro de la Convención Africana.

Tabla 39: Categoría de amenaza para cada una de las subespecies de chimpancé (*Pan troglodytes*). Adaptado de Butynski (2003).

Especie y subespecie	1988	1996	2000 y 2002	Número Total
Chimpancé común <i>Pan troglodytes</i>	VU	EN	EN	235000
Chimpancé occidental <i>P.t. verus</i>	EN	EN	EN	38000
Chimpancé de Nigeria <i>P.t. vellerosus</i>	-	-	EN	6000
Chimpancé central <i>P.t. troglodytes</i>	VU	EN	EN	93000
Chimpancé oriental <i>P.t. schweinfurthii</i>	VU	EN	EN	98000

Nota: VU: vulnerable; EN: endangered (en peligro de extinción)

Figura 64: Distribución y conservación de *Pan troglodytes* y *Pan paniscus*. Tomado de Butynski (2003).



4.7. MATERIALES

4.7.1. Materiales genéricos

En las sesiones previas se utilizó material fotográfico para la caracterización e identificación de aquellos comportamientos y variables de interés para el estudio. Las posteriores sesiones de trabajo de campo observacional y experimental también fueron documentadas fotográficamente de manera periódica. En la tabla 40 puede verse el listado de material fotográfico utilizado:

Tabla 40: Listado de material fotográfico utilizado en el proyecto.

Material	Modelo
Cámara fotográfica	Nikon F70m
	Nikon D60
	Nikon D100
	Nikon D300
Objetivo	Nikkor 28-80mm 1:3.5-5.6D
	Nikkor 75-240mm 1:4.5-5.6D
	Sigma AF 18-125/3.5-5.6 DC
	Sigma AF EX 120-400 4.5-5.6 APO HSM OS

Las sesiones de experimentación de la *tube task* fueron grabadas en vídeo digital. El soporte fue en cassettes de miniDV (modelos Sony Premium y Maxell DVM60SE) y Digital8 (modelo Sony N860P). En la tabla 41 puede verse el listado de cámaras utilizado.

Tabla 41: Listado de cámaras utilizadas para la grabación de vídeo digital.

Modelo	Formato de grabación	Propiedad del material
SONY HDR-HC1E	HDV 1080i	Universitat Rovira i Virgili
SONY DCR-TRV355E	Digital 8	Universidade Lusófona
SONY DCR-HC42E	DV	Universidade Lusófona
SAMSUNG VP-D303	DV	Fundación Mona

4.7.2. Materiales fase experimental

4.7.2.1. Experimento 1: *tube task*

Para la *tube task* se prepararon 28 mangueras cilíndricas de goma con una longitud aproximada de 25 a 25,5 cm de largo por 2,5 cm de diámetro. Las mangueras utilizadas ofrecían unas longitudes estándares similares, así como una coloración uniforme amarilla. En investigaciones previas sobre la *tube task* se han utilizado preferiblemente cilindros de polivinilclorido (PVC) con una longitud aproximada de 15 a 24 cm de largo por 2.5 a 4 cm de diámetro. En nuestro caso, previamente al inicio de la fase experimental, se testó la viabilidad de la utilización de otros materiales como Kongs (*Kong Co. Denver, USA*) o botellas de polietilentereftalato (PET), optando finalmente por la opción de las mangueras. Desde nuestro punto de vista, las mangueras de goma tienen la ventaja de ser más flexibles y más manejables para los animales. Además, el material utilizado se ajusta en mayor medida a las condiciones y requisitos de seguridad del Centro, no implicando en ningún momento riesgo alguno para los animales, instalaciones o investigadores.

Figura 65: Ejemplo de mangueras utilizadas para *tube task* en el proyecto PANLAT, como adaptación para la evaluación de acciones bimanuales coordinadas.



Figura 66: Ejemplo de la utilización de *tube task* con manguera por un chimpancé de Fundación Mona, realizando una acción bimanual coordinada instrumental.



4.7.2.2. Experimento 2: *simple reaching*

Para la *simple reaching* se utilizó el alimento que se proporciona a los animales diariamente a las 13:30h, llamado *scatter*. Este alimento cumple con las condiciones y requisitos de seguridad del Centro, no implicando en ningún momento riesgo alguno para los animales, instalaciones o investigadores. El *scatter* utilizado se compone fundamentalmente de muesli, pipas de girasol, cacahuets, pan, crispis de arroz y manzana. Todos los ítems de comida no supera la medida de 3x3cm, fomentando de esta manera un tipo de prensión fina. En la tabla 42 se detallan las marcas de los alimentos utilizados durante el experimento.

Tabla 42: Alimentos utilizados en el experimento de *tube task*.

Función alimento	Tipo alimento	Marca
Fijador	Miel	Apisol, S.A.
	Mermelada	Helios, S.A.
	Sirope	Lyle's Golden Syrup. Taste & Lyle Plc.
Relleno	Frutos secos: pipas, cacahuetes, nueces	Frit Ravich, S.L.
	Muesli	Heinz Dicke, S.L.
	Crispis arroz	Hot-Kids. Key Foods, S.L.

4.7.3. Soporte informático

Las imágenes han sido procesadas y almacenadas a través del software *iMovie HD 6.0.3* e *iDVD 6.0.3* de *Apple Computer, Inc.*, a través de un ordenador *Apple MacBook Pro* 2.16 GHz Intel Core Duo con Memoria 1Gb 667MHz DDR2, con sistema operativo Mac OS X 10.4.8, adquirido a través de una ayuda concedida por la Universitat Rovira i Virgili (ACCES 1355 U07 N-2005ACCES-13).

4.7.4. Instalaciones de investigación

El Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona dispone de instalaciones especiales para realizar las observaciones de las sesiones de experimentación. Se trata de una torre de observación, y tres casetas tipo *hide*. En las figuras 67 y 68 puede verse un ejemplo de las mismas, y en tabla 43 las coordenadas UTM de cada una de las instalaciones de investigación.

Figura 67: Torre de observación.



Figura 68: Ejemplo de una de las casetas de observación.



Tabla 43: Coordenadas UTM de las diferentes instalaciones de investigación: torre de observación y casetas. Fuente: *Institut Cartogràfic de Catalunya*.

Punto de referencia	Coordenada UTM
Torre	484873, 4639116
Caseta 1	484899, 4639103
Caseta 2	484872, 4639143
Caseta 3	484918, 4639225

4.8. PROCEDIMIENTO

4.8.1. Estructura del proyecto de investigación

El proyecto se estructura en dos grandes fases: observacional y experimental. La primera fase comprende un estudio longitudinal realizado entre junio de 2005 y enero de 2008. La segunda fase incluye dos etapas: test y retest. La fase test experimental hace referencia a la evaluación principal e inicial de toda la muestra de estudio. La fase retest experimental hace referencia a una segunda evaluación, con una demora de un año, para evaluar principalmente la consistencia de las preferencias manuales en las dos tareas experimentales utilizadas.

Tabla 44: Información general sobre el trabajo de campo llevado a cabo durante la fase observacional.

Nº total de sesiones de observación	2.226
Total horas de video	271:18:22
Total minutos de video	16.278,37
Promedio minutos por individuo	1.162,74
Promedio horas por individuo	19,38
Nº de observadores	10
Años de trabajo campo	4
Meses trabajo campo 2005	6
Meses trabajo campo 2006	11
Meses trabajo campo 2007	11
Meses trabajo campo 2008	5
Total meses trabajo de campo	33

Tabla 45: Información sobre la organización anual de las sesiones de observación.

Año	Sesiones	Horas	Minutos
2005	202	24:06:56	1.446,93
2006	1.119	111:59:24	6.719,40
2007	835	127:41:02	7.661,03
2008	70	7:31:00	451,00
	2.226	271:18:22	16.278,37

Tabla 46: Información sobre la organización anual y mensual de las sesiones de observación.

Mes	2005	2006	2007	2008
enero			7:08:21	3:38:29
febrero		5:58:01	41:33:37	
marzo		7:24:47	37:56:22	
abril		7:58:48	2:45:06	0:15:13
mayo	0:04:15	9:45:54	5:51:15	
junio		15:42:15	8:38:52	0:02:28
julio	1:12:06	15:49:01	1:29:52	
agosto	12:31:03	7:38:21		0:10:10
septiembre	6:57:07	12:41:27	2:52:33	
octubre	3:06:31	19:56:23	5:25:14	
noviembre		2:14:20	10:16:36	3:24:40
diciembre	0:15:54	6:50:07	3:43:14	
	24:06:56	111:59:24	127:41:02	7:31:00

Tabla 47: Sesiones y horas de observación por individuo durante la fase observacional.

Individuo	Sesiones	Horas	Minutos
Bongo	226	23:31:45	1.411,75
Charly	157	14:25:12	865,20
Julio	113	26:35:32	1.595,53
Juanito	219	22:21:28	1.341,47
Marco	172	15:23:18	923,30
Nico	176	19:02:41	1.142,68
Pancho	167	18:05:02	1.085,03
Romie	169	16:37:26	997,43
Sara	147	13:11:59	791,98
Tico	128	34:51:04	2.091,07
Toni	138	13:12:11	792,18
Toto	153	15:54:25	954,42
Víctor	110	26:33:35	1.593,58
Waty	151	11:32:44	692,73
Total general	2.226	271:18:22	16.278,37

Tabla 48: Organización temporal de la fase experimental.

Etapas	Tube task	Simple reaching
Test	Enero a marzo 2007	Marzo a abril 2007
Re-test	Enero a marzo 2008	Marzo a abril 2008

4.8.2. Fase 1: Estudio observacional

4.8.2.1. Variables de comportamiento de la fase observacional

Se han elaborado cuatro catálogos conductuales con el fin de poder registrar aquellos comportamientos espontáneos indicadores de lateralidad y otras conductas asociadas que resultan de interés en el diseño de la investigación. A continuación presentamos cada uno de ellos.

a. Catálogo conductual de lateralidad: comportamientos espontáneos manuales y no manuales

El apartado del catálogo relativo a las conductas manuales ha sido elaborado a partir de las referencias disponibles de otros estudios, principalmente en libertad (Marchant y McGrew, 1996; McGrew y Marchant, 2001) y en ambientes naturalizados (Fletcher y Weghorst, 2005; Mosquera, et al., 2006a; Mosquera, et al., 2007; Mosquera, Llorente, Riba, y Feliu, 2006b) y de registros con muestreo *ad libitum* que se realizaron en las fases previas del estudio.

El apartado del catálogo relativo a otras conductas no manuales indicadoras de lateralidad ha sido elaborado a partir de estudios previos que consideran este tipo de conductas como buenas indicadoras de una lateralización cerebral tanto en animales (Dodson, et al., 1992; Larson, et al., 1989) como en humanos (Day y Day, 1997; Mohr, Landis, Bracha, y Brugger, 2003; Mohr y Lievesley, 2007), y de registros *ab libitum* en las fases previas del proyecto. La mayoría de estas conductas hacen referencia a asimetrías motoras en las que

los individuos giran o desplazan una parte o todo el cuerpo hacia un lado u otro en respuesta o ausencia de estímulos sensoriales. Muchos autores consideran este tipo de conductas como muy interesantes, ya que se trata de asimetrías conductuales filogenéticamente muy antiguas, y asociadas a una serie de sistemas lateralizados motores y nerviosos (Morcillo, et al., 2006). Igualmente se han tenido en cuenta aspectos relativos al control postural y la locomoción.

Tabla 49: Catálogo conductual de lateralidad manual y no manual.

Código	Descripción	Definición
ABR	Abrazar	Rodear con las extremidades a otro individuo, por la parte ventral, dorsal o lateral.
AGR	Agresión	Golpear o atacar a otro individuo con las extremidades, con o sin contexto agonístico.
AME	Amenaza	Amenazar con la extremidad a otro individuo.
APL	Aplaudir	Batir las manos. La mano que palmea es considerada como dominante sobre la que es utilizada como base. Siempre será considerada como una conducta bimanual.
ARR	Arrastrar	Arrastrar un objeto, alimento o individuo sobre el suelo u otro elemento de la instalación en contextos agonísticos o lúdicos.
ASC	Ascender	Inicio de la locomoción con la extremidad superior sobre una superficie inclinada de más de 45° de inclinación. También se considera ascender cuando el individuo inicia una conducta de trepar (p.e. sobre una cuerda).
BAL*	Balaceo	Balaceo lateral corporal dentro de un plano horizontal.
BEB	Beber	Ingerir agua u otros elementos líquidos.
BRA	Braquiar	Locomoción bimanual en un espacio tridimensional. Se considera como dominante la extremidad superior que inicia la marcha.
CAE	Dejar caer	Dejar caer un objeto o alimento que se sostiene anteriormente con la extremidad.
CAM	Caminar	Inicio de la marcha con la extremidad superior (en posturas cuadrúpedas) o inferior (en posturas bípedas). Se considera la primera extremidad que se coloca en el suelo. Para la conducta de "Caminar" sólo se tienen en cuenta los inicios de la marcha cuando el animal está en una posición neutra, sin tener adelantado ningún miembro. Si el individuo está sentado y usa un miembro para levantarse, este primer miembro es registrado como cambio de postura, ya que lo usa (apoya) para ponerse en pie o cambiar de postura.
CGR-GCL	Caminar con giro	Inicio de la marcha con la extremidad superior (en posturas cuadrúpedas) o inferior (en posturas bípedas). Se considera la primera extremidad que se coloca en el suelo. El individuo parte de una posición neutra, sin tener adelantado ningún miembro, pero el inicio de la marcha se produce girando el cuerpo hacia un lateral derecho (R) o izquierdo (L). Si el individuo está sentado y usa un miembro para levantarse, este primer miembro es registrado como cambio de postura, ya que lo usa (apoya) para ponerse en pie o cambiar de postura.
CAZ	Cazar	Coger o intentar coger un insecto u otro tipo de animal pequeño.
CMA	Cambiar de mano	El individuo se pasa un objeto o alimento que sostenía con una extremidad a otra. La segunda mano adoptará siempre la conducta de recoger (REG).
COL	Colgarse	Asumir una posición vertical mientras el individuo suspende total o parcialmente uno de sus miembros superiores. No se categorizar cuando haga referencia a la mano H2.
COM	Comunicación	Conductas comunicativas del tipo "indicar", etc.
CPO	Cambio de postura	Mano que se apoya o con la que se agarra para cambiar de postura (sentado, bípedo, cuadrúpedo, tumbado, etc.) sin que haya un desplazamiento o

		solamente el que implica el cambio de postura. La mano apoyada o con la que se agarra soporta una parte importante del peso del cuerpo del individuo durante el cambio de postura. No se registran eventos cuando la mano ya estaba apoyada o agarrada al cambiar de postura. Siempre se indicará la postura inicial antes del cambio.
CRB	Cruzar brazos	El individuo mantiene los brazos cruzados o descansa las manos sobre las rodillas. Esta categoría siempre será considerada como conducta "unimanual" considerando como dominante la mano/extremidad que queda en la parte superior.
CRP	Cruzar piernas	El individuo flexiona una pierna que queda descansando sobre la pierna opuesta, que está apoyada en el sustrato o en otro elemento de la instalación.
DES	Descender	Inicio de la locomoción con la extremidad superior sobre una superficie inclinada de menos de 45° de inclinación. También se considera descender cuando el individuo inicia una conducta de trepar (p.e. sobre una cuerda).
EAT	Comer	Llevarse un alimento sólido a la boca. La conducta de recolectar alimento quedará incluida dentro de esta categoría siempre que seguidamente el alimento sea llevado a la boca. También se considera esta conducta para beber.
EDB	Conducta dirigida al entorno	Exploración o manipulación de estructuras o elementos propios de la instalación.
EMP	Empujar	Empujar a un individuo u objeto flexionando los brazos o las piernas.
ESC	Escarbar	Escarbar en el suelo para obtener algún tipo de recurso o realizar la búsqueda de éste.
ESP	Espantar	Hacer huir con amenazas o gestos a insectos u otro tipo de animales que causan molestia. También es aplicable cuando se realiza a otros individuos.
EST	Extender la mano	Extender la mano a otro individuo sin el objeto de solicitar un recurso.
FRE	Fregar	Fregarse una parte del cuerpo, utilizando la palma de la mano u otra zona excepto las uñas.
GIV	Dar	Dar a otro individuo un recurso que se posee.
GOL	Golpear el suelo	Golpear el suelo repetidamente con las extremidades.
GRO	Espulgamiento	Conducta de espulgamiento o limpieza corporal.
HUR	Hurgar	Movimiento repetitivo con los dedos focalizado fundamentalmente en los ojos, orejas u otras zonas del cuerpo y que no está enmarcado dentro de un episodio de espulgamiento ni autoespulgamiento.
IDL	Desocupado	Extremidad desocupada, sin realizar ninguna de las acciones recogidas en el catálogo.
ING	Inspección genital	Un individuo toca los genitales de otro o los propios con las extremidades.
LAN	Lanzar	Lanzar un objeto o alimento.
MAO	Manipular objetos	El individuo manipula objetos que no pertenecen a las estructuras de la instalación.
MAS	Masturbación	Masturbación de un individuo macho o hembra.
PED	Pedir	Solicitar a otro individuo con la mano extendida un recurso que este posee.
PEL	Pelar	Pelar o sacar la parte externa de un alimento antes de realizar su ingestión.
PIR*	Piruetta horizontal	Giro progresivo en forma de círculo sobre el eje vertical de un individuo realizado horizontalmente de forma repetitiva, fundamentalmente en contextos lúdicos.
PUL	Estirar	Estirar de un individuo u objeto utilizando las extremidades, produciéndose un desplazamiento del mismo.
QUI	Quitar	Quitar o suplantar un recurso a otro individuo.
RAP	Golpear	Golpear de forma no repetitiva el suelo u otro elemento del entorno. Cuando se golpea a un individuo se codifica como "Agresión".
RAS	Rascarse	Fregarse una parte del cuerpo de forma vigorosa utilizando las uñas.
REC	Recolectar alimento	Recolectar alimento sin ingerirlo directamente a la boca.
REG	Recoger	Recoger un objeto o alimento que el animal sostenía anteriormente con la boca u otra parte del cuerpo. Con CMA sería H2.
REP	Reposar	Reposar o descansar un miembro no soportando el peso corporal sobre la extremidad. Se diferencia de SUP en el hecho de que sólo se apoya, no se reposa el peso.
SCB	Contacto social	El individuo realiza un contacto social con una de las extremidades.
SDB	Conductas autodirigidas	Conductas dirigidas al propio individuo en las que está implicada el uso de las extremidades y que no está mejor definida por otra categoría específica del etograma.

SGR	Auto-espulgamiento	Conducta de espulgamiento o limpieza corporal dirigida al propio individuo.
SIN*	Autolesión no oral	Comportamiento autolesivo en una zona lateralizada del cuerpo utilizando un medio diferente a la boca.
SIO*	Autolesión oral	Comportamiento autolesivo en una zona lateralizada del cuerpo del individuo utilizando la boca.
SUP	Soporte postural	El individuo soporta el peso corporal sobre una de las extremidades. Cuando realiza la Mano 2 (H2) realiza la conducta de agarrar en “ascender” o “descender” se codifica como SUP.
TAK	Coger	El individuo recoge un objeto del suelo.
TOO	Uso de instrumentos	Todo comportamiento que implique la manipulación, utilización o modificación de objetos con carácter instrumental. Se puede acompañar de cualquier otra conducta del catálogo.
SOS	Transportar o sostener	Llevar o sostener un objeto o alimento. Si el transporte se realiza en una conducta de locomoción se codificará como SUP.
TUM*	Tumbarse	El individuo apoya sobre el suelo un lateral de su cuerpo.
CNV	No Visible	El individuo o la conducta no son visibles para el observador.

Figura 69: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: arrastrar, comer, cruzar brazos, y contacto social.



Figura 70: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: extender la mano, rascarse y comportamiento autodirigido.



Figura 71: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: inspección genital, contacto social y fregarse.



Figura 72: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: rascarse y hurgar.



Figura 73: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: comer, reposar y hurgar.



Figura 74: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: transportar.



b. Catálogo conductual de comportamientos posturales

Con motivo de testar la influencia de la variable postural en los diferentes marcadores conductuales utilizados como indicadores de lateralidad manual y especialización

hemisférica, se contempla un grupo de comportamientos que hacen referencia a las diferentes posturas que puede adoptar el individuo mientras realiza una conducta.

Tabla 50: Catálogo conductual de comportamientos posturales.

Código	Descripción	Definición
BIP	Bípodo	El individuo se desplaza o permanece estático sobre las extremidades inferiores.
BRA	Braquiación	Desplazamiento con las dos extremidades superiores.
COL	Colgado	El individuo está cogido de un elemento de la instalación con una o dos manos que soportan el peso. No se desplaza, al contrario que en la categoría de braquiación.
EST	Estirado	Mantiene el tronco por la zona ventral, dorsal o lateral sobre el sustrato.
QUA	Cuadrúpedo	Locomoción con las cuatro extremidades, o conducta estática en la que el individuo mantiene las 4 extremidades sobre el sustrato.
SIT	Sentado	El individuo está apoyado sobre su zona anal y con las piernas flexionadas o estiradas.
BIA	Bipedismo asistido	El individuo se desplaza o mantiene sobre las extremidades inferiores mientras apoya una de las extremidades superiores en un elemento o sujeto.

Figura 75: Ejemplo de comportamientos posturales registrados: colgado.



c. Catálogo conductual de comportamientos sociales

Este catálogo conductual ha sido elaborado a partir de trabajos previos sobre comportamiento social (Armelle, Llorente, y Feliu, 2008) y se ha incluido con motivo de poder testar la influencia de la variable social en la ejecución de las conductas indicadoras de lateralidad en los individuos.

Tabla 51: Catálogo conductual de comportamientos sociales.

Código	Descripción	Definición
ABR	Abrazar	Rodear con las extremidades superiores a otro individuo por la zona ventral, dorsal o lateral.
AGD	Agresión directa	Un individuo golpea a otro con sus extremidades, muerde o muestra algún otro tipo de agresión en un contexto de enfrentamiento agonístico.
APA	Apaciguamiento	Sumisión de un sujeto a otro después de un contexto de agresión o exhibición agonística.
APX	Aproximación	Desplazamiento de un individuo hacia otro con motivo de disminuir la distancia interindividual.
CCO	Compartir comida	Dos individuos comen de una única fuente de alimento.
COI	Intento de cópula	Al iniciarse la cópula heterosexual ésta queda interrumpida por diferentes motivos.
CON	Consolación	Conducta que se produce después de una agresión directa o display agonístico. Consiste en que el individuo agredido busca un individuo para que éste le proteja de otro ataque o calme su dolor o nerviosismo.
CONT	Contacto	Se produce un contacto no casual, directo y con duración en el tiempo, no importando la parte del cuerpo. No se define mejor por otra categoría específica afiliativa.
CTE	Cópula a término	Contacto genital heterosexual con la zona de estro de la hembra acompañado de movimientos pélvicos por parte del macho.
DIS	Exhibición agonística	Conducta que indica la inminencia de un ataque o agresión. Se produce amenaza con gritos, mostrar los dientes, golpear el suelo, piloerección, etc.
EST	Estírar	Estírar a otro individuo de una parte del cuerpo.
EVI	Evitar	Desplazamiento de un sujeto que permite mantener o incrementar la distancia interindividual respecto al otro que se le aproxima, evitando de esta manera una posible interacción.
GRO	Espulgamiento	Comportamiento de limpieza corporal a otro individuo.
HUI	Huir	Un individuo se desplaza rápido, inmediatamente después de ser amezado por otro individuo.
IGE	Inspección genial	Inspección de los genitales de una hembra o de un macho, mirando directamente (inspección visual), olfateando directamente (inspección olfativa), o manipulando directamente (inspección física) los genitales.
INC	Incitar	Intentar estimular en otro individuo la generación de comportamientos como el juego.
JOC	Juego	Interacción lúdica con uno o diversos individuos que se da con o sin objetos y con un contacto físico directo o a distancia.
MSO	Masturbación	Estimulación de los genitales de otro individuo.
ORA	Sexo oral	Estimulación de los genitales de otro individuo con la boca.
PGE	Presentación genial	La hembra se gira y orienta su zona genital hacia el macho, flexionando ligeramente las extremidades superiores dejando visible su zona anogenital. El macho, estando en erección, orienta su pene hacia la hembra
REC	Reconciliación	Dos individuos realizan conductas de tipo afiliativo o grooming después de estar implicados en un episodio agonístico.
SEG	Seguir	Un individuo sigue la trayectoria de movimiento de otro. Ambos están en movimiento.

STO	Sumisión trófica	Conducta de olfateo bucal con el objetivo de solicitar un recurso trófico a otro individuo.
SGE	Sumisión general	Evitar la mirada de otro individuo acompañada de otras conductas indicadoras de sumisión jerárquica.
SOG	Solicitar espulgamiento	Un individuo en contacto o próximo a otro levanta el brazo, golpea o muestra otro tipo de indicador para iniciar un episodio de espulgamiento.
SPL	Suplantación	Usurpación de un recurso de un individuo a otro.
TRS	Transporte social	Un individuo lleva a otro sobre su parte ventral o dorsal mientras se desplaza.

d. Variables complementarias sobre lateralización

En el estudio se han contemplado una serie de variables adicionales que proporcionan información adicional sobre el comportamiento de preferencia lateral de los sujetos de la muestra. En las tablas que se adjuntan se especifica cada una de estas variables.

Tabla 52: Tipo de lateralidad.

Código	Descripción	Definición
MAN	Lateralidad manual	El individuo utiliza las manos o las extremidades superiores.
POD	Lateralidad podal	El individuo utiliza los pies o las extremidades inferiores.
OIL	Otras conductas no manuales ni podales	Otras conductas en las que no están involucrados las manos ni los pies pero que son indicadoras de otros tipos de lateralización funcional. Corresponden a aquellas marcadas con un asterisco (*) en el etograma de lateralidad manual.

Tabla 53: Tipo de funcionalidad de las extremidades I: número de extremidades implicadas en la acción.

Descripción	Código	Definición
Unimanual	U	Comportamiento en el que tan sólo se utiliza una de las extremidades superiores o inferiores.
Bimanual	B	Comportamiento en el que se utilizan ambas extremidades superiores o inferiores para llevar a cabo una misma conducta.
Otros	O	Comportamientos no manuales ni podales. Es la categoría correspondiente al tipo de lateralidad no manual.

Figura 76: Ejemplo de acción bimanual complementaria con dominancia diestra en *grooming*.



Figura 77: Ejemplo de acción unimanual con dominancia diestra en *grooming*.



Tabla 54: Tipo de funcionalidad de las extremidades II: tipo de acción que se lleva a cabo en primer lugar.

Código	Descripción	Definición
H1	Mano 1 (Hand 1)	Mano 1 en un comportamiento UNIMANUAL con al que el individuo realiza una de las conductas recogidas en el etograma.
COO	Acto coordinado	Acto bimanual en el que las dos extremidades adoptan el mismo rol en la acción, sin mostrar diferencia de la una sobre la otra.
COM	Acto complementario	Acto bimanual en el que una de las extremidades adopta el rol dominante y la otra el rol subordinado.
F1	Pie 1 (Foot 1)	Pie 1 en un comportamiento UNIMANUAL con el que el individuo realiza alguna de las conductas recogidas en el etograma.
O	Otros	Indicar esta categoría en el resto de comportamientos no realizados con las extremidades.

Tabla 55: Tipo de funcionalidad de las extremidades III: eje de preferencia lateral.

Código	Descripción	Definición
L	Izquierda (Left)	Conducta en la que predomina el eje izquierdo.
R	Derecha (Right)	Conducta en la que predomina el eje derecho.
O	Otros.	Otros. Cuando no hay una preferencia lateral, para aquellos comportamientos que no son H1, COM o F1

Tabla 56: Tipo de funcionalidad de las extremidades IV: tipo de acción que se lleva a cabo en segundo lugar.

Código	Descripción	Definición
H2	Mano 2 (Hand 2)	Mano 2 en un comportamiento UNIMANUAL con el que el individuo realiza una de las conductas recogidas en el etograma.
F2	Pie 2 (Foot 2)	Pie 2 en un comportamiento UNIMANUAL con el que el individuo realiza una de las conductas recogidas en el etograma.

Tabla 57: Tipo de funcionalidad de las extremidades V: tipo de prensión y manipulación.

Código	Descripción	Definición
MPR	Precisión	Manipulación o prensión de precisión.
MNP	No Precisión	Manipulación o prensión de no precisión.
MNV	No Visible	No es visible el tipo de manipulación o prensión que realiza el individuo.
NMA	No Manipula	En individuo realiza una conducta en la que no se produce una prensión.

Figura 78: Ejemplo de tipo de prensión-manipulación: NMA – No manipula.



Figura 79: Ejemplo de tipos de prensión-manipulación: MPR – Prensión de precisión.



Tabla 58: Tipo de funcionalidad de las extremidades VI: ambiente en el que se realiza la acción.

Código	Descripción	Definición
AR	Arbóreo	El individuo lleva a cabo la acción en una estructura.
TR	Terrestre	El individuo lleva a cabo la acción directamente sobre el suelo o sustrato.

4.8.2.2. Organización de las sesiones de observación

La preferencia manual ha sido evaluada a través de la observación de diferentes tareas espontáneas unimanuales y bimanuales. La utilidad de las conductas espontáneas como indicador de la lateralización manual ha sido escasa en los estudios llevados a cabo hasta ahora tanto en muestras salvajes (Marchant y McGrew, 1996) como cautivas (Mosquera, et al., 2007). No obstante, consideramos interesante continuar investigando en este tipo de tareas mejorando el control sobre las variables de estudio y utilizando una rigurosa metodología de observación de este comportamiento.

Aunque originalmente se ha acostumbrado a utilizar una metodología de registro basada en los cuadernos de campo o en las hojas de registro, en nuestro caso se ha optado por grabar el comportamiento de los animales para poder realizar un mejor análisis de la conducta manual de los mismos. Considerando que el número de conductas y variables complementarias a registrar en cada uno de los episodios manuales es muy elevada, se ha creído que la grabación y posterior análisis de las imágenes de video proporcionarán más fiabilidad y control sobre los datos a analizar, consiguiendo de esta manera mayor robustez y disminución del sesgo del observador.

Durante esta fase los sujetos han seguido su pauta diaria de comportamiento, sin recibir por parte de los observadores ningún tipo de estimulación que provocase determinados comportamientos. Así, las acciones espontáneas objeto de estudio del presente trabajo son las que anteriormente se han indicado en el etograma del punto 4.8.2.1., pudiendo ser unimanuales y bimanuales. Adicionalmente, también serán objeto de estudio aquellas acciones que sean llevadas a cabo por las extremidades inferiores, así como otro tipo de

comportamientos no manuales pero que puedan ser indicadores de lateralidad al implicar una diferencia entre los ejes derecho e izquierdo.

El procedimiento de trabajo ha sido el que prosigue: los animales salían a sus instalaciones exteriores o jaulas de socialización a primera hora de la mañana, sobre las 10:30/11:30 AM. Una vez allí, los observadores iniciaban las sesiones de observación desde la torre de observación o las casetas de observación que hay en el centro. Cuando no era posible divisar al animal se seleccionaba otro punto de observación dentro del perímetro de la instalación exterior. Durante cada sesión tan sólo un animal era focalizado dentro del grupo, utilizando de esta manera un registro focal activado por transiciones (Quera, 1997). Las sesiones de observación eran grabadas en vídeo para su posterior análisis en el laboratorio.

La sesión de observación continuaba hasta que el individuo dejaba de emitir los comportamientos espontáneos objeto de estudio durante al menos 2 minutos. También se intentó maximizar el material de grabación. Si el sujeto se mantenía durante la sesión junto a otros individuos del grupo se utilizó la misma sesión de observación para grabar el comportamiento de ambos a la vez. De esta manera se empleó un registro n-focal activado por transiciones.

Las variables y comportamientos objeto de estudio para cada una de las tareas que llevaron a cabo los individuos fueron las siguientes:

- a. **Comportamientos unimanuales y bimanuales:** Siguiendo a McGrew y Marchant (2001), se han registrado los comportamientos unimanuales y bimanuales de los individuos para cada una de las categorías de comportamiento manual del etograma. Para las conductas unimanuales se anotó la mano que llevaba a cabo la acción (mano 1), izquierda o derecha, y simultáneamente si la mano opuesta (mano 2) ejecutaba otra acción independiente, proporcionaba soporte postural o estaba desocupada. Para las conductas bimanuales se distinguió entre actos coordinados, cuando ambas extremidades llevaban a cabo una acción por igual, y entre actos complementarios, cuando en la misma acción una mano - izquierda o derecha - realizaba la acción precisa (mano dominante) y la opuesta se subordinaba (mano subordinada). Dado que las acciones suelen

ocurrir en series y con el objetivo de realizar un correcto análisis estadístico, se distinguió entre actos independientes (episodios) y actos no independientes (eventos). Considerando los datos como eventos se corría el riesgo de sobrecargar el tamaño de la muestra y, en última instancia, falsear los resultados estadísticos (Martin y Bateson, 1991; McGrew y Marchant, 1997a). De esta manera, para garantizar la independencia estadística, se han considerado los datos como episodios y así se anotó únicamente la primera de una serie de acciones de un mismo patrón comportamental, tal como se ha venido realizando en estudios similares al nuestro (McGrew y Marchant, 2001; Mosquera, et al., 2006a), y con el objetivo de poder comparar los resultados.

- b. **Comportamientos laterales no manuales:** Se registró cuándo el individuo realizaba una conducta de tipo no manual pero indicadora de lateralidad. En lugar de indicar la mano dominante como en el apartado "a" para conductas unimanuales y bimanuales, en este caso se anotó hacia qué eje horizontal se realizaba la acción (derecho o izquierdo); es decir, cuál era el lado lateralizado.
- c. **Comportamientos posturales:** Tanto para las conductas manuales como para las no manuales, se registró qué comportamiento postural estaba realizando el individuo en el momento de hacer la conducta manual o lateral, conforme el catálogo conductual indicado anteriormente.
- d. **Comportamientos sociales:** Tanto para las conductas manuales como para las no manuales, se registró qué comportamiento social realizaba el individuo en el momento de hacer la conducta manual o lateral indicando si era emisor o receptor de este comportamiento. De igual manera, en caso de que el otro individuo no focal implicado en la interacción social estuviera realizando un comportamiento manual, se categorizó conforme lo explicado en el punto "a" de este mismo apartado.

Cada individuo fue grabado un mínimo de 10 horas. Se ha necesitado obtener un mínimo de 6 respuestas por conducta de cada individuo para que éstas puedan ser testadas estadísticamente (McGrew y Marchant, 1997a). Toda la información ha sido introducida en una base de datos Microsoft Excel siguiendo el procedimiento de codificación que se indica en las figuras 80 a 84. En estas figuras podemos encontrar los campos de la base de datos que han sido codificados para cada uno de los diferentes tipos de episodios de comportamientos.

Figura 80: Procedimiento de codificación a seguir en episodios de “otros comportamientos indicadores de lateralidad”.

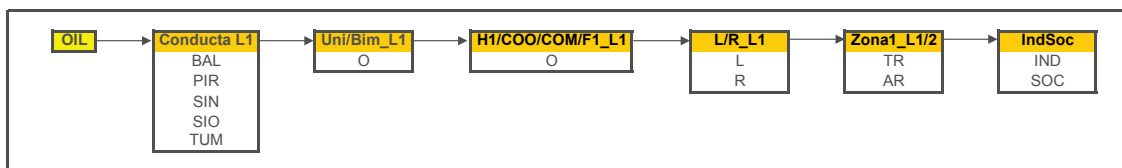


Figura 81: Procedimiento de codificación a seguir en episodios unimanuales.

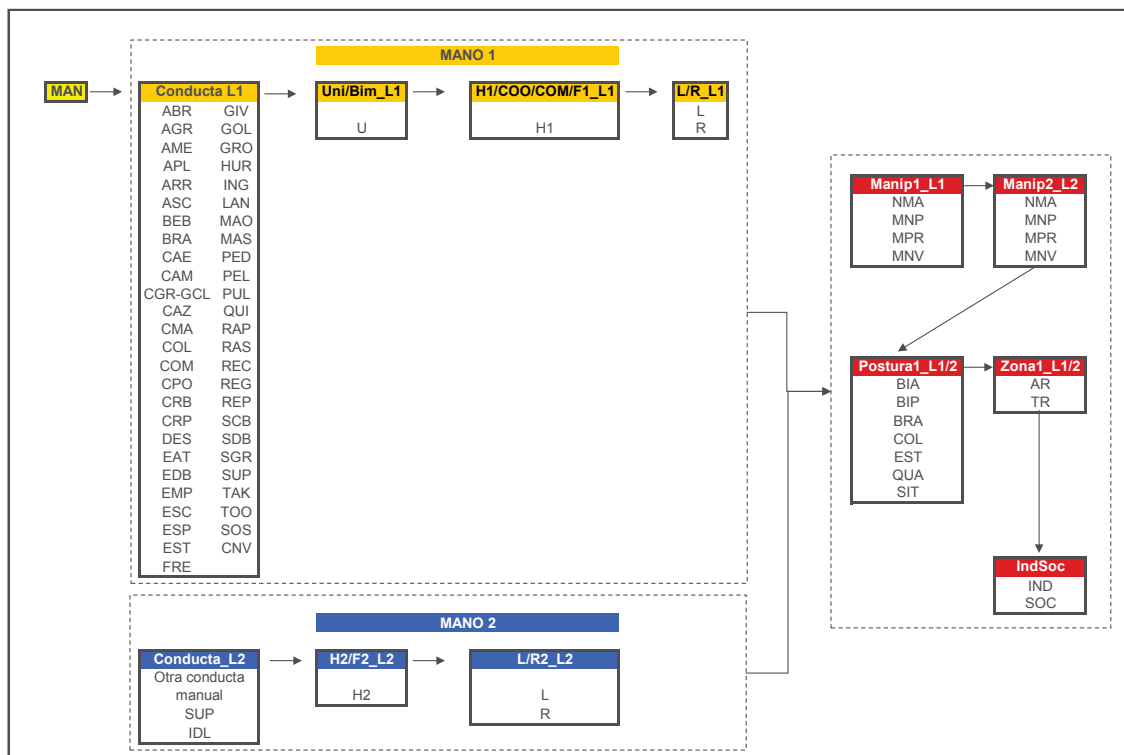


Figura 82: Procedimiento de codificación a seguir en episodios bimanuales.

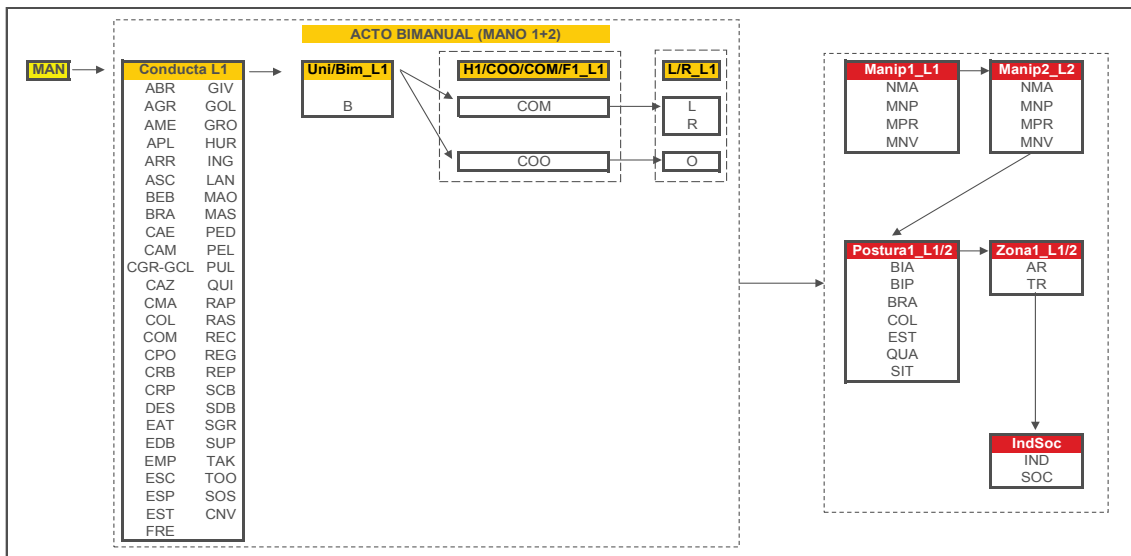


Figura 83: Procedimiento de codificación a seguir en episodios unipodales.

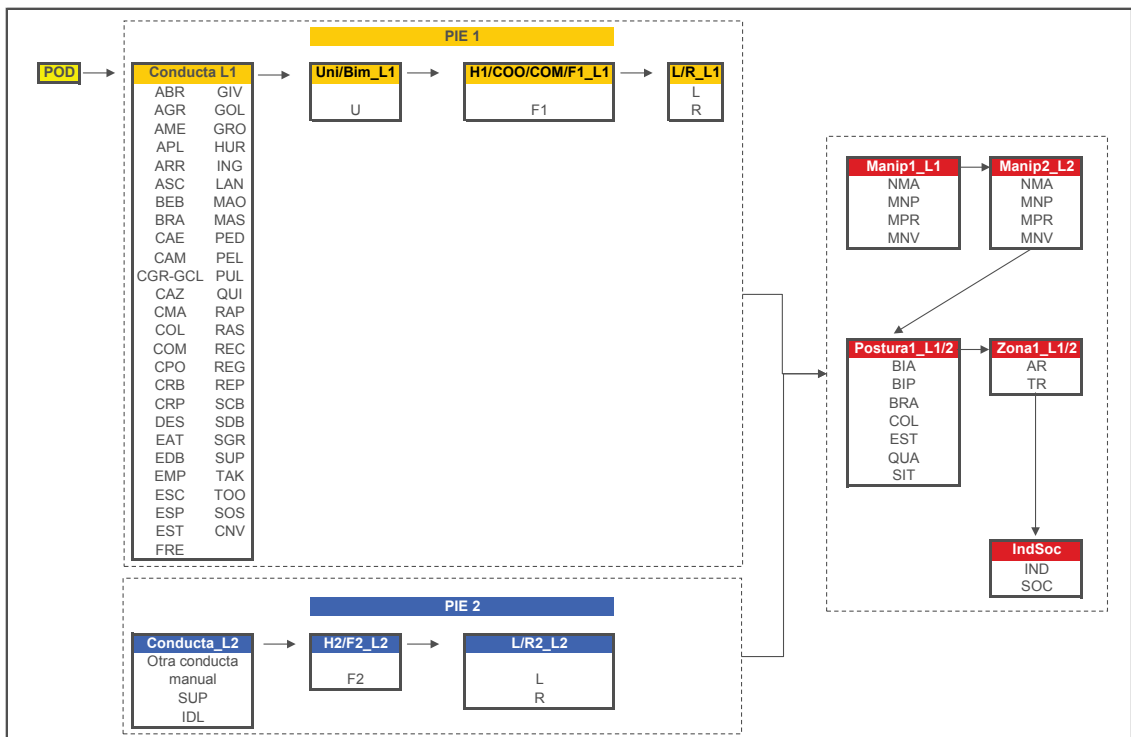
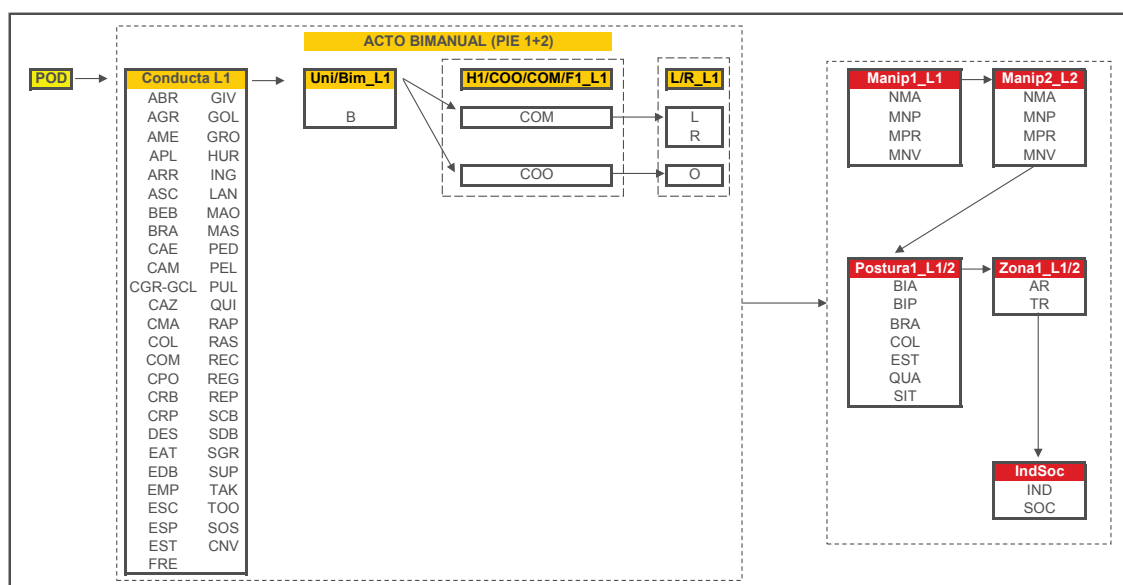


Figura 84: Procedimiento de codificación a seguir en episodios bipodales.



4.8.3. Fase 2: Estudio experimental

4.8.3.1. Variables de comportamiento de la fase experimental: *tube task*

La mano utilizada para extraer el alimento fue registrada cada vez que el sujeto insertaba su dedo, extraía el alimento, y colocaba el dedo en su boca. De esta manera, tan sólo se registraba un evento si se producía la secuencia completa: insertar dedo + extraer alimento + boca. El dedo utilizado para realizar la acción de extracción también fue registrado. Así, y siguiendo a Hopkins (Hopkins, 1995; Hopkins, et al., 2003a), codificamos D1 (pulgár), D2 (índice), D3 (medio), D4 (anular), D5 (meñique), según cuál fue el dedo utilizado. Cuando el animal utilizaba una herramienta para la extracción del alimento se codificó como TOOL (instrumento). En la tabla 59 se pueden observar las diferentes categorías de conducta y códigos utilizados en el presente experimento.

Tabla 59: Categorías conductuales utilizadas durante la *tube task*.

Categoría	Código	Descripción
Dirección	R	Mano derecha
	L	Mano izquierda
Dedo	1	Dedo 1: pulgar
	2	Dedo 2: índice
	3	Dedo 3: medio
	4	Dedo 4: anular
	5	Dedo 5: meñique
	T	Tool use

Figura 85: Ejemplo de extracción diestra con el dedo 2 durante la *tube task*.



4.8.3.2. Variables de comportamiento de la fase experimental: *simple reaching*

La mano utilizada para coger el alimento del suelo fue registrada cada vez que el sujeto realizaba una acción de prensión, pudiendo llevar o no el alimento a la boca. Se registró la morfología de la prensión y la postura adoptada por el individuo para valorar la posible influencia de ambas variables en la preferencia manual de las acciones. Únicamente se

tenían en cuenta aquellos eventos en los que el sujeto recogía el alimento situado sobre su eje central o contralateral, nunca cuando se encontraba en su zona ipsilateral. Así, hemos considerado “en frente” toda el área comprendida en un ángulo de 45° respecto al eje vertical del sujeto. En la tabla 60 se muestran las diferentes variables de comportamiento que han sido registradas en el experimento 2.

Tabla 60: Categorías conductuales utilizadas durante *simple reaching*.

Categoría	Código	Descripción
Dirección	R	Mano derecha
	L	Mano izquierda
Morfología de la Prensión	1+2	Pinza dedo 1+2
	1+3	Pinza dedo 1+3
	1+4	Pinza dedo 1+4
	1+5	Pinza dedo 1+5
	1+2+3	Pinza dedo 1+2+3
	1+2+3+4	Pinza dedo 1+2+3+4
	2+3	No pinza entre 2+3
	3+4	No pinza entre 3+4
	4+5	No pinza entre 4+5
	SD	<i>Single digit.</i> Utilización de un solo dedo
Postura	PALM	Utilización de toda la mano
	NV	No visible
	BIP	Bipedestación
	BIA	Bipedestación asistida
	EST	Estirado
	QUA	Cuadrúpedo
	SIT	Sentado

Figura 86: Ejemplo de uso de la mano izquierda + PALM + postura cuadrúpeda durante *simple reaching*.



4.8.3.3. Métodos de muestreo intersesional e intrasacional

El criterio utilizado para el inicio de las sesiones de observación de ambos experimentos fue la selección fija (Quera, 1993). Mediante este muestreo intersesional, todas las sesiones se iniciaban a la misma hora, en nuestro caso a las 13:30h. Adicionalmente, se recurría a criterios comportamentales para los inicios y finales de la sesión, tal como se ha comentado en los apartados 4.8.3.1 y 4.8.3.2.

Tanto para la fase de *tube task* como para la fase de *simple reaching* se ha utilizado un muestreo focal. Según esta regla de muestreo, el observador mantiene su atención centrada en uno de los individuos del grupo (Quera, 1997). La focalización se mantiene en este sujeto durante toda la sesión de observación.

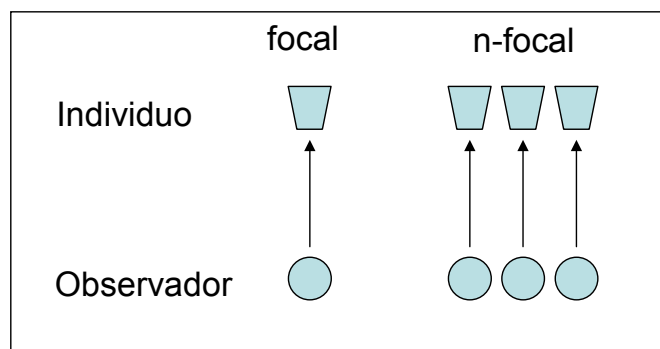
4.8.3.4. Técnicas de registro

La técnica de registro utilizada en las fases de *tube task* y en la de *simple reaching* ha sido el registro activado por transiciones (Quera, 1993). Según esta regla de registro, el observador anota todas las ocurrencias de las categorías del catálogo conductual que realiza el individuo focal, realizándolo además de manera secuencial según el orden en que se producen (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1993). Se le denomina “activado por transiciones” porque el observador únicamente registra en aquellos momentos en que se produce una transición entre ocurrencias de categorías. Aunque otros autores prefieren llamar “continuo” a este tipo de registro (Altmann, 1974), hemos optado por la nomenclatura de Quera (1993).

Combinando el muestreo intrasacional y la técnica de registro, nuestra regla de registro utilizada ha sido la RAT focal, y en algunos casos la RAT n-focal. De esta forma, en un “registro focal activado por transiciones” un único observador registra las transiciones de las unidades de conductas correspondientes a un único individuo durante toda una sesión. Según la nomenclatura de Altmann (1974), esta regla se denominaría “muestreo focal”. Como resultado de la aplicación de un RAT focal obtenemos información sobre la frecuencia y secuencias de las diferentes unidades de conductas.

En determinados momentos, y cuando se disponía de más de un observador, la regla de registro que se aplicó fue el RAT n-focal. Mediante esta regla, n observadores sincronizados registran las ocurrencias de las categorías de comportamiento de n individuos. En la figura 87 puede verse un diagrama explicativo de ambas reglas de registro.

Figura 87: Diagrama de muestreos intrasesionales focal y n-focal. Adaptado de Quera (1997).



4.8.3.5. Organización de las sesiones de observación

Experimento 1: *Tube task*

La preferencia manual se evaluó a través de una tarea diseñada específicamente para poder provocar acciones bimanuales coordinadas. La utilidad de *tube task* como indicador de la lateralización manual ha sido mostrada por Hopkins en estudios con chimpancés (Hopkins, 1995; Hopkins, et al., 2003a), aunque también se ha utilizado en otras especies de primates no humanos mostrando resultados positivos (Spinozzi, et al., 1998; Vaclair, et al., 2005).

Los tubos se rellenaron con alimento en la zona central del mismo, evitando que pudiera ser extraído con la lengua, y forzando a que se extrajera con los dedos de la mano, o utilizando instrumentos como palos, ramas o cañas para mejorar la extracción.

Aunque originalmente se ha utilizado mantequilla de cacahuete, en nuestro caso se optó por otros alimentos similares que quedan fijados en las paredes del tubo y que no pueden ser extraídos mediante golpes o movimientos bruscos del tubo por parte de los individuos. Igualmente, la mantequilla de cacahuete no es un alimento usual dentro de la dieta de la muestra de estudio, por lo que si se hubiera utilizado como alimento de relleno se hubiera corrido el riesgo de que, al ser un sabor desconocido para los animales, no estimulase su extracción del tubo.

Considerando que los animales están más acostumbrados a alimentos como la miel o la mermelada, optamos por utilizar ambos ingredientes como base, acompañando el relleno por alimento auxiliar a base de frutos secos. En alguna ocasión también se optó por sirope como sustituto de la miel o la mermelada, para evitar un posible efecto de habituación. Así, las mangueras se prepararon esparciendo miel o mermelada por el interior del tubo con un dispensador. Posteriormente, se introdujeron pipas, muesli, cacahuetes, avellanas, pan o galletas de arroz que quedaban fijadas a las paredes de la manguera. Los extremos fueron tapados con una nuez en un extremo y trozo de manzana en el otro.

En las diferentes sesiones de test se preparó una manguera para cada uno de los individuos que debían ser testados. Adicionalmente, y dependiendo del grupo, se preparaban unas mangueras extras para utilizar en caso de que alguno de los sujetos se hiciera con más de una o sustrajera a otro individuo la manguera durante la sesión.

Una vez preparadas las mangueras del grupo test, un cuidador las entregaba una a una a los sujetos en sus grupos sociales en las instalaciones exteriores, o en las jaulas de socialización. De manera aleatoria, el cuidador entregaba el tubo con su mano izquierda o derecha. El tubo era lanzado al animal a una zona central neutra, facilitando de esta manera que la manguera pudiera ser recogida con la mano izquierda o derecha. Se proporcionó el suficiente número de tubos para que todos los individuos del grupo pudieran disponer de al menos uno, intentando evitar, de esta manera, posibles conflictos entre animales dominantes y subordinados. Los tubos no estaban atados ni sujetos a ningún elemento de la instalación o sustrato, proporcionando total libertad de utilización, movimiento y transporte del mismo al animal.

En definitiva, tal y como estaba programado en el estudio, los sujetos debían sostener con una mano el tubo mientras que simultáneamente extraían el alimento con la mano opuesta. Esta acción bimanual coordinada fue la conducta focal objeto de estudio en el presente experimento.

La sesión de observación continuaba hasta que el individuo dejaba de tener interés por el tubo o lo abandonaba durante al menos 1 minuto. Si el sujeto sustraía un tubo a otro individuo la sesión continuaba hasta que el animal abandonaba todos los tubos de los que disponía. Aquellas conductas de extracción de alimento del tubo en las que estaban implicados los pies no fueron registradas como una respuesta válida.

Cada individuo fue testado cuatro veces y las sesiones de observación de un mismo individuo estuvieron separadas por un mínimo de dos días entre una y otra. Se necesitaba obtener una frecuencia igual o superior a 50 respuestas de cada individuo. Aquellos individuos que no obtuvieron este mínimo de respuestas en las 4 sesiones de tests experimentales fueron testados en más ocasiones hasta obtener la frecuencia requerida.

El calendario de observaciones de *tube task* es el que se muestra en la tabla 62. Se llevaron a cabo un total de 56 tests entre los días 16 de enero y 5 de marzo de 2007, todos ellos entre las 13:30h y las 14:30h.

Experimento 2: *Simple reaching*

El procedimiento de actuación fue el siguiente: un cuidador lanzaba el alimento a los animales en sus grupos sociales en las instalaciones exteriores, o en las jaulas de socialización. El *scatter* se esparcía directamente sobre el sustrato de la instalación. Se proporcionaba la suficiente cantidad de alimento como para que todos los individuos del grupo pudieran disponer de su parte correspondiente, intentando evitar de conflictos entre animales dominantes y subordinados. No obstante, la cantidad de alimento suministrado se adaptaba a los pesos y requerimientos que vienen marcados en las dietas de los animales del Centro. En la tabla 61 pueden verse los pesos de las dietas de *scatter* para cada uno de los grupos de individuos.

Tabla 61: Distribución de los pesos de la dieta del *scatter* por grupos.

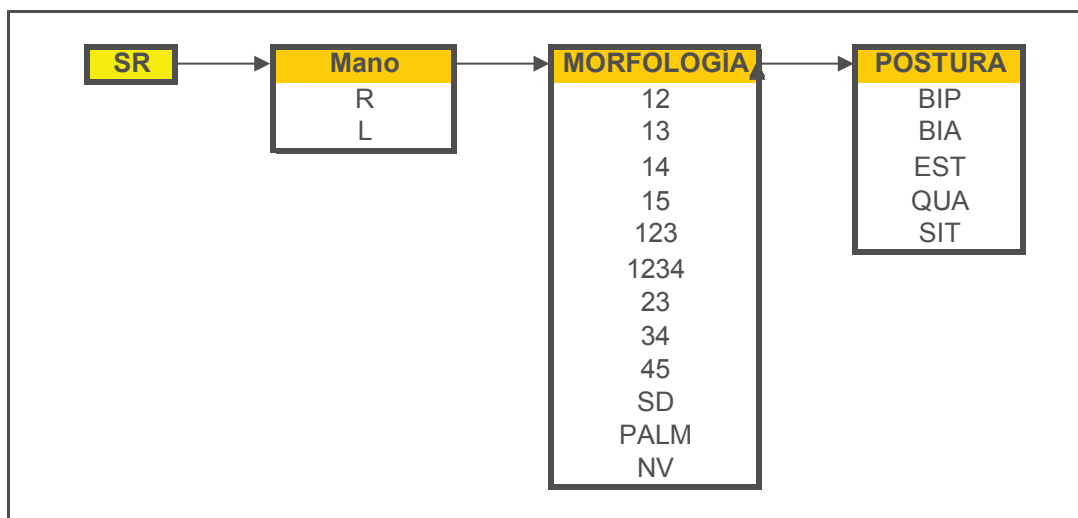
Alimento	Grupo A	Grupo B	Grupo C
Pipas, cacahuetes, hierba, muesli, frutos secos, pan	300g	506g	225g
Manzana	600g	1012g	450g

Tabla 62: Calendario de observaciones de *simple reaching*.

Sesión	Sujeto	Grupo	Test	Fecha
SRBO01	BO	B	1	12/03/2007
SRCH01	CH	A	1	23/03/2007
SRCH02	CH	A	2	24/03/2007
SRJL01	JL	C	1	07/04/2007
SRJU01	JU	B	1	12/03/2007
SRJU02	JU	B	2	13/03/2007
SRMA01	MA	A	1	23/03/2007
SRMA02	MA	A	2	24/03/2007
SRNI01	NI	B	1	12/03/2007
SRNI02	NI	B	2	13/03/2007
SRPA01	PN	A	1	23/03/2007
SRPA02	PN	A	2	24/03/2007
SRRO01	RO	B	1	12/03/2007
SRRO02	RO	B	2	13/03/2007
SRRO03	RO	B	3	16/03/2007
SRSA01	SA	B	1	13/03/2007
SRSA02	SA	B	2	14/03/2007
SRTI01	TI	C	1	07/04/2007
SRTI02	TI	C	2	08/04/2007
SRTO01	TO	A	1	24/03/2007
SRTO02	TO	A	2	25/03/2007
SRTO03	TO	A	3	09/04/2007
SRTO04	TO	A	4	24/04/2007
SRTO05	TO	A	5	25/04/2007
SRTO06	TO	A	6	26/04/2007
SRTO07	TO	A	7	27/04/2007
SRTT01	TT	B	1	12/03/2007
SRTT02	TT	B	2	13/03/2007
SRTT03	TT	B	3	14/03/2007
SRVI01	VI	C	1	07/04/2007
SRVI02	VI	C	2	08/04/2007
SRVI03	VI	C	3	09/04/2007
SRVI04	VI	C	4	24/04/2007
SRWA01	WA	B	1	12/03/2007
SRWA02	WA	B	2	13/03/2007
SRWA03	WA	B	3	14/03/2007
SRWA04	WA	B	4	15/03/2007

La sesión de observación continuaba hasta que el individuo realizaba un mínimo de 100 acciones manuales de recolección simple de alimento. Al igual que en otros estudios, éste es el requerimiento de ensayos válidos más utilizado (Hopkins, et al., 2005c). Aquellos individuos que no obtuvieron un mínimo de respuestas en una sesión fueron testados en más ocasiones hasta obtener la frecuencia requerida sobre la recogida de alimento.

Figura 88: Procedimiento a seguir en la codificación de los eventos de *simple reaching*.



4.8.4. Entrenamiento de los observadores

Se realizó un entrenamiento previo al inicio de las sesiones experimentales de *tube task* y *simple reaching*. El primero de los experimentos fue más sencillo, puesto que todas las sesiones de observación eran grabadas en vídeo y el único papel del observador en ese momento era el de registrar el comportamiento con la videocámara. Participaron un total de 4 observadores.

En el segundo de los experimentos (*simple reaching*) participaron 8 observadores. Antes del inicio de la fase de registros sistemáticos se explicó a los observadores el objetivo de la investigación, y se identificó a los sujetos y las variables de comportamiento que debían registrarse en cada una de las sesiones. Tras una fase de observaciones previas en la que los

observadores se fueron habituando a la hoja de registro, métodos de muestreo y regla de registro y variables de comportamiento, se pasó a la fase sistemática. Antes del inicio de las sesiones del experimento todos los observadores disponían de agilidad y calidad de recogida suficientes para evitar las posibilidades de errores en el registro.

4.9. TRATAMIENTO Y ANÁLISIS DE DATOS

A continuación detallamos los criterios estadísticos que hemos utilizado a la hora de analizar nuestros datos, con el objetivo de poder tener en cuenta las diferentes aproximaciones en el análisis de datos de la preferencia manual que se pueden llevar a cabo, tal y como comentamos anteriormente.

4.9.7. Cálculo de la preferencia manual a nivel individual

Las preferencias manuales individuales se han caracterizado a través de diferentes caminos en el presente estudio, al igual que se ha realizado en experimentos similares al nuestro (Hopkins, 1995). En primer lugar, se ha calculado un índice de lateralidad manual o *handedness index* (HI)¹⁵⁸ propuesto por Hopkins (1999). Con el HI obtenemos un reflejo de la preferencia manual de los individuos a través de un continuo que va desde -1 a +1. Esta medida se calcula a través de la fórmula $R-L/R+L$ ¹⁵⁹. Los valores positivos de HI indican individuos con desviaciones hacia la derecha, mientras que los valores negativos indican individuos con desviaciones hacia la izquierda. En segundo lugar, para la fase experimental, se ha calculado el HI para cada individuo sumando el total de frecuencias obtenidas en las 4 sesiones de tests combinadas en *tube task* (SUM-HI), siguiendo la misma fórmula indicada anteriormente para el cálculo del HI. Se han tenido en cuenta los valores absolutos de HI (ABS-HI) como reflejo de la fuerza de la preferencia manual independientemente de la dirección derecha o izquierda. De esta manera, si obtenemos valores de -0,80 y de +0,80, el HI absoluto será el mismo, en este caso: 0,80. En tercer lugar, se ha calculado un índice de HI medio mediante un promedio entre las puntuaciones de HI (MHI) de los 4 test en *tube task*. El objetivo del MHI es excluir la posibilidad de que el resultado pueda estar desviado sobre la base de las diferentes frecuencias de uso de la mano derecha o izquierda dentro de una sesión de test determinada. Los valores relativos al HI de los individuos han sido analizados mediante estadística paramétrica. El nivel de

¹⁵⁸ En adelante utilizaremos las siglas estándar en inglés del índice de lateralidad: HI (*handedness index*).

¹⁵⁹ R=acciones realizadas con la mano derecha. L= acciones realizadas con la mano izquierda.

significación utilizado para todas las pruebas estadísticas será de $p < 0,05$ de dos colas. En cuarto lugar, se ha calculado para cada individuo un test Binomial basado en el total de frecuencias derechas e izquierdas que haya obtenido. Estos datos categóricos se han analizado utilizando estadística no paramétrica.

4.9.8. Cálculo de la preferencia manual a nivel poblacional

Para el cálculo de las preferencias manuales a nivel poblacional se ha utilizado principalmente la t-test de una muestra (*one sample t-test*). Adicionalmente, también se ha utilizado estadística no paramétrica (Chi cuadrado) para comparar las posibles diferencias en la muestra entre el número de individuos zurdos, diestros y ambipreferentes para cada una de las fases y experimentos.

4.9.9. Cálculo de la consistencia en el uso de las manos

Se han calculado los coeficientes de correlación existentes entre los HI de los diferentes tests del primer experimento y entre las diferentes tareas del experimento 1 y 2, a partir de una correlación de *Spearman*. Este mismo procedimiento se ha llevado a cabo para la fase observacional.

4.9.10. Influencia de variables asociadas a la muestra

Las posibles diferencias entre grupos y variables en cuanto a la expresión de la lateralidad manual (preferencia y fuerza) han sido evaluadas a partir de estadística no paramétrica. Las principales pruebas utilizadas han sido las siguientes:

- *U-Mann de Whitney*: para las variables sexo, lugar de nacimiento y preferencia manual.

- *Kruskal-Wallis*: para las variables grupo y clase de edad.

4.9.11. Comparación entre experimentos y tareas

Las posibles influencias de factores como la técnica de extracción, la postura adoptada y el tipo de prensión utilizado en la recogida de alimento serán evaluados a través de estadística no paramétrica utilizando la prueba de test de *Wilcoxon* y la Anova de *Friedman*.

4.10. CRITERIOS ÉTICOS

Un aspecto importante que conviene destacar es que los métodos de estudio utilizados en el presente trabajo han sido no invasivos y han respetado en todo momento el estado y bienestar de los animales. Se han seguido las guías y normas éticas establecidas por la APA (American Psychological Association, 2002) y la ASAB (Association for the Study of Animal Behaviour, 2002), así como la propia normativa interna que Fundación Mona tiene presente en todas las investigaciones que se llevan a cabo en el Centro de Recuperación de Primates.

Antes del inicio del trabajo de campo se informó mediante una hoja de consentimiento informado a los responsables del Centro de Primates de los potenciales riesgos no voluntarios que puedan derivarse de la investigación. Hemos considerado diferentes dilemas éticos que pueden surgir durante la investigación. Considerando que el proyecto de investigación está organizado en dos fases con metodologías diferentes (O = observacional, y E = experimental), ambas no invasivas, hemos indicado para cada una ellas los potenciales riesgos que se derivan:

1. Utilizar procedimientos de trabajo en principio no invasivos, pero que pudieran ocasionar estrés u otro tipo de influencia negativa en el bienestar de los animales. (E)
2. Instrumentalización del animal como objeto de investigación sin que el estudio aporte beneficios significativos a éste. (O, E)
3. Alteración de los elementos del entorno o del hábitat del animal que afecten negativamente a su día a día. (O, E)
4. Alteración de la rutina diaria de los animales. (E)
5. Fomentar la creación de vínculos de dependencia con los humanos. (E)

Desde nuestro punto de vista, ninguno de los riesgos arriba mencionados tienen la probabilidad de producirse durante la fase de trabajo de campo. Bien al contrario, servirán de enriquecimiento ambiental y de cambio positivo respecto a la rutina diaria. No obstante, en algunos momentos, y cuando los animales no estén suficientemente habituados a algunos de los observadores, se podrían crear situaciones en las que el animal mostrase una

actitud reactiva negativa hacia ellos. En la tabla 63 se detallan las acciones correctoras llevadas a cabo durante la investigación para evitar los riesgos evaluados.

Tabla 63: Acciones llevadas a cabo para resolver o minimizar los riesgos y dilemas éticos del proyecto de investigación.

Riesgo o Dilema ético	Solución llevada a cabo
Utilizar procedimientos de trabajo en principio no invasivos, pero que pudieran ocasionar estrés u otro tipo de influencia negativa en el bienestar de los animales.	Antes de llevar a cabo algún procedimiento se estudiará detalladamente para evitar cualquier daño potencial no necesario. La investigación será no invasiva. El estrés ocasionado por los investigadores se intentará disminuir a través de un proceso de habituación investigador-sujeto hasta que la presencia de éste tenga un efecto neutro sobre el comportamiento del animal.
Instrumentalización del animal como objeto de investigación sin que el estudio aporte beneficios significativos al animal.	Los resultados obtenidos del estudio se utilizarán para mejorar el bienestar de los animales. Las actividades de enriquecimiento y otras actividades de manipulación durante la fase experimental se diseñarán para que aporten un beneficio a corto y medio plazo al animal. Simultáneamente a esta fase se analizará el efecto que las actividades tienen sobre la conducta de los animales.
Alteración de los elementos del entorno o del hábitat del animal que afectasen negativamente en su día a día.	No se alterarán los elementos del entorno más allá de la introducción de elementos no permanentes (materiales de enriquecimiento). No se realizarán rediseños globales de estructuras o elementos mayores de la instalación.
Alteración de la rutina diaria de los animales.	Los sujetos tendrán libertad de elección a la hora de realizar las actividades que se introduzcan durante la fase experimental.
Fomentar la creación de vínculos de dependencia con los humanos.	Se disminuirá al máximo el contacto humano-animal para no causar vínculos de dependencia. No se tendrá ningún tipo de contacto físico ni social con los animales de estudio por parte de los investigadores. Únicamente los cuidadores de los animales tendrán esta potestad.
No respetar la autonomía y libertad de elección de los sujetos, así como la voluntariedad en la realización de las acciones.	Los sujetos tendrán libertad de elección a la hora de realizar las actividades que se introduzcan durante la fase experimental.
Poner en riesgo la vulnerabilidad mental y emocional de los animales.	Al tratarse de animales altamente vulnerables se establecerán condiciones y procedimientos de trabajo cuidadosos y que creen unas condiciones adecuadas para proteger a los sujetos de cualquier daño o riesgo emocional. Estos procedimientos intentarán además proporcionar beneficios a los individuos durante todo el proceso de investigación.
Poner en riesgo la integridad grupal de los animales. La separación de un sujeto de estudio de su grupo puede afectar a la dinámica del resto de individuos.	Los sujetos tendrán libertad de elección a la hora de realizar las actividades que se introduzcan durante la fase experimental y para elegir si quieren separarse del resto del grupo de manera temporal. En el caso que la separación afecte de manera negativa al resto del grupo, se devolverá inmediatamente al sujeto junto a su grupo.
Crear favoritismos entre los sujetos de estudio.	El trato será el mismo para todos los sujetos sin distinciones de sexo, edad o grupo, aún teniendo en cuenta las necesidades individuales de cada uno de ellos.

Capítulo 5: Resultados fase observacional: comportamientos espontáneos



5.1. INTRODUCCIÓN SOBRE LOS RESULTADOS EN COMPORTAMIENTOS ESPONTÁNEOS

El presente capítulo se organiza en seis apartados diferentes para hacer más comprensible la gran cantidad de información analizada. Cada uno de ellos se relaciona con las principales variables de comportamiento observadas. La información se ha estructurado de la siguiente manera:

- **Análisis global (apartado 5.2):** resumen del total de episodios manuales, podales y otros.
- **Unimanuales (apartado 5.3):** análisis del total de acciones manuales realizadas con una única extremidad superior.
- **Bimanuales (apartado 5.4):** análisis del total de acciones manuales realizadas con dos extremidades superiores.
- **Unimanuales + bimanuales (apartado 5.5):** análisis del total de acciones manuales realizadas con una o dos extremidades superiores.
- **Podales (apartado 5.6):** análisis del total de acciones realizadas con las extremidades inferiores.
- **Otros (apartado 5.7):** análisis del total de acciones indicadoras de lateralidad que no han sido realizadas por las extremidades superiores o inferiores.

Adicionalmente, y en lo que respecta a los comportamientos unimanuales, el análisis se ha realizado atendiendo a cuatro niveles diferentes, teniendo en cuenta los criterios establecidos por diversos autores (Fletcher, 2006; Fletcher y Weghorst, 2005; Marchant y McGrew, 1996; McGrew y Marchant, 1997a, 2001; Riba, 2008) :

- **Análisis conjunto (apartado 5.3.1):** teniendo en cuenta el total de respuestas unimanuales, independientemente de la situación en la que se encontrase la mano 2.
- **Análisis con la mano 2 desocupada (apartado 5.3.2):** teniendo en cuenta el total de respuestas unimanuales en las situaciones en las que la mano 2 se encontraba desocupada.
- **Análisis con la mano 2 realizando soporte postural (apartado 5.3.3):** teniendo en cuenta el total de respuestas unimanuales en las situaciones en las que la mano 2 se encontraba realizando soporte postural.
- **Análisis con la mano 2 realizando otra conducta del etograma (apartado 5.3.4):** teniendo en cuenta el total de respuestas unimanuales en las situaciones en las que la mano 2 se encontraba realizando, a la vez, otro comportamiento del catálogo conductual.

Concretamente, en el “análisis conjunto” se llevará a cabo, además, un análisis por separado de la lateralidad manual en cada una de las principales variables estudiadas: tipo de manipulación-prensión, postura, zona donde se lleva a cabo la acción, y uso de instrumentos. Adicionalmente, para todas las variables estudiadas¹⁶⁰, la lateralidad ha sido evaluada tanto a nivel individual como poblacional, así como el nivel de consistencia de las preferencias manuales.

A la hora de aplicar las diferentes pruebas estadísticas, tan sólo se han tenido en cuenta como válidas a aquellas conductas con un número de ocurrencias de al menos 6 episodios (aplicable cuando se analicen los test Binomiales de cada conducta, y los valores de HI¹⁶¹ y ABSHI¹⁶² de cada conducta para cada sujeto). Para análisis globales sólo se han tenido en cuenta aquellas conductas que contengan datos válidos de al menos el 50% de la muestra (7 individuos o más).

¹⁶⁰ Análisis conjunto, mano 2 desocupada, mano 2 realizando soporte postural, y mano 2 realizando otra conducta del etograma.

¹⁶¹ Índice de lateralidad (*handedness index*).

¹⁶² Valores absolutos del índice de lateralidad (*absolute handedness index*).

5.2. RESULTADOS GLOBALES: COMPORTAMIENTOS MANUALES, PODOALES Y OTROS

Se han registrado un total de 25.052 episodios de comportamiento, de los cuales 24.748 han sido comportamientos manuales (98,79%), 106 comportamientos podales (0,42%), y 198 de otro tipo de comportamientos (0,79%).

Tabla 64: Recuento del total de episodios registrados durante la fase observacional, según el tipo de conducta.

	Unimanual	Bimanual	Otras	Total general	%
Manuales	21.783	2.965	0	24.748	98,79%
Otros	0	0	198	198	0,79%
Podales	95	11	0	106	0,42%
Total	21.878	2.976	198	25.052	
%	87,33%	11,88%	0,79%		

Un 87,33% del total de acciones registradas han sido de tipo unimanual (realizadas por una sola extremidad), mientras que tan sólo un 11,88% han sido de tipo bimanual (realizada por ambas extremidades), y un 0,79% no han sido ni unimanuales ni bimanuales (Tabla 64).

En la tabla 65 se puede observar la distribución del total de frecuencias absolutas para cada una de las categorías conductuales registradas. De las 58 categorías de las que se compone el etograma se han podido registrar 52 patrones. Diez de ellos suponen más del 82% de episodios ocurridos. La categoría más frecuente ha sido “comer” (7.584 episodios; 30,27%) y la menos frecuente ha sido “cruzar piernas” (3 episodios; 0,01%).

Tabla 65: Recuento de episodios registrados por categoría conductual y tipo de comportamiento.

Conducta		Unimanual	Bimanual	Otras	Total general	%	% acumulado
1	Comer	6.976	608		7.584	30,27%	30,27%
2	Cambio de postura	2.189	1.067		3.256	13,00%	43,27%
3	Espantar	2.419	19		2.438	9,73%	53,00%
4	Fregarse	2.207	1		2.208	8,81%	61,82%
5	Rascarse	1.851	41		1.892	7,55%	69,37%
6	Hurgar	923			923	3,68%	73,05%
7	Recoger	717	2		719	2,87%	75,92%
8	Manipular objetos	304	358		662	2,64%	78,56%
9	Coger	458	69		527	2,10%	80,67%
10	Recolectar alimento	468	49		517	2,06%	82,73%
11	Conducta dirigida al entorno	383	64		447	1,78%	84,52%
12	Escarbar	426	9		435	1,74%	86,25%
13	Espulgamiento	91	183		274	1,09%	87,35%
14	Caminar	249	2		251	1,00%	88,35%
15	Contacto social	174	67		241	0,96%	89,31%
16	Conducta autodirigida	215	13		228	0,91%	90,22%
17	Cruzar brazos	211	3		214	0,85%	91,07%
18	Auto-espulgamiento	138	68		206	0,82%	91,90%
19	Dejar caer	154	8		162	0,65%	92,54%
20	Ascender	83	72		155	0,62%	93,16%
21	Agresión	114	14		128	0,51%	93,67%
22	Estirar	102	19		121	0,48%	94,16%
23	Colgarse	89	30		119	0,48%	94,63%
24	Reposar	99	16		115	0,46%	95,09%
25	Tumbarse			110	110	0,44%	95,53%
26	Cambiar de mano	107			107	0,43%	95,96%
27	Arrastrar	94	7		101	0,40%	96,36%
28	Empujar	54	39		93	0,37%	96,73%
29	Cazar	88	3		91	0,36%	97,09%
30	Transportar-sostener	74	3		77	0,31%	97,40%
31	Golpear	67	2		69	0,28%	97,68%
32	Descender	36	32		68	0,27%	97,95%
33	Golpear el suelo	35	13		48	0,19%	98,14%
34	Lanzar	32	14		46	0,18%	98,32%
35	Inspección genital	42	4		46	0,18%	98,51%
36	Autolesión oral			39	39	0,16%	98,66%
37	Extender la mano	36	1		37	0,15%	98,81%
38	Pelar	1	32		33	0,13%	98,94%
39	Beber	28	4		32	0,13%	99,07%
40	Abrazar	25	7		32	0,13%	99,20%
41	Balanceo			29	29	0,12%	99,31%
42	Amenazar	28			28	0,11%	99,43%
43	Masturbar	20	7		27	0,11%	99,53%

44	Caminar con giro derecha	21		21	0,08%	99,62%
45	Pirqueta horizontal		20	20	0,08%	99,70%
46	Caminar con giro izquierda	19		19	0,08%	99,77%
47	Braquiar	8	10	18	0,07%	99,84%
48	Aplaudir		15	15	0,06%	99,90%
49	Quitar	10		10	0,04%	99,94%
50	Comunicación	5	1	6	0,02%	99,97%
51	Pedir	5		5	0,02%	99,99%
52	Cruzas piernas	3		3	0,01%	100,00%
Total general		21.878	2.976	198	25.052	

Las diferentes conductas registradas han sido agrupadas a su vez en 11 categorías temáticas más grandes (clase de conducta). De éstas, la clase más frecuente ha sido “alimentación” (34,33%) y la menos frecuente “otros comportamientos no manuales indicadores de lateralidad” (0,79%). Cinco categorías agrupan el 88,47% de todos los episodios ocurridos: alimentación, autodirigida, postural, espantar y manipulativas.

Tabla 66: Agrupación de los comportamientos del etograma en categorías temáticas (clases de conducta).

Clase de conducta	Conductas
Alimentación	BEB, EAT, ESC, PEL, REC
Autodirigida	FRE, HUR, MAS, RAS, SDB, SGR
Postural	CGR, CGL, CPO, SUP
Espantar	CAZ, ESP
Manipulativas	CAE, CMA, MAO, REG, SOS, TAK
Social	ABR, AGR, AME, APL, COM, EMP, EST, GIV, GRO, ING, LAN, PED, QUI, SCB
Locomoción	ASC, BRA, CAM, COL, DES
Entorno	EDB, GOL, RAP
Reposo	CRB, CRP, REP
Desplazamiento objetos	ARR, PUL
Otros	BAL, PIR, SIN, SIO, TUM

Tabla 67: Recuento de episodios registrados por clase de conducta y tipo de comportamiento.

Clase de conducta	Unimanual	Bimanual	Otros	Total	%
Alimentación	7.896	705		8.601	34,33%
Autodirigida	5.354	130		5.484	21,89%
Postural	2.229	1.067		3.296	13,16%
Espantar	2.507	22		2.529	10,10%
Manipulativas	1.814	440		2.254	9,00%
Social	619	342		961	3,84%
Locomoción	465	146		611	2,44%
Entorno	485	79		564	2,25%
Reposo	313	19		332	1,33%
Desplazamiento objetos	196	26		222	0,89%
Otros			198	198	0,79%
Total	21.878	2.976	198	25.052	

Tabla 68: Recuento de los episodios llevados a cabo por los sujetos según tipo de comportamiento.

Sujeto	Manual	Podal	Otros	Total general	%	Minutos de observación	Tasa de actividad	Tasa actividad manual
Bongo	2.413	29	18	2.460	9,82%	1.411,75	1,74	1,71
Charly	2.004		19	2.023	8,08%	865,20	2,34	2,32
Julio	1.280	13	25	1.318	5,26%	1.595,53	0,83	0,80
Juanito	1.328	9	4	1.341	5,35%	1.341,47	1,00	0,99
Marco	2.040	9	5	2.054	8,20%	923,30	2,22	2,21
Nico	2.776	14	61	2.851	11,38%	1.142,68	2,50	2,43
Pancho	3.031	3	18	3.052	12,18%	1.085,03	2,81	2,79
Romie	1.431	2	3	1.436	5,73%	997,43	1,44	1,43
Sara	1.384	7	2	1.393	5,56%	791,98	1,76	1,75
Tico	1.505	7	4	1.516	6,05%	2.091,07	0,72	0,72
Toni	1.363	2		1.365	5,45%	792,18	1,72	1,72
Toto	2.415	1	16	2.432	9,71%	954,42	2,55	2,53
Víctor	639	8	1	648	2,59%	1.593,58	0,41	0,40
Waty	1.139	2	22	1.163	4,64%	692,73	1,68	1,64
Total	24.748	106	198	25.052		16.278,37		

El número de respuestas de los sujetos ha oscilado de 648 a 3.052 ($M=1.789,43$; $SD=699,65$). La tasa de actividad manual de los individuos se ha situado entre 0,40 y 2,79 ciclos/minuto ($M=1,67$; $SD=0,73$).

5.3. PREFERENCIAS MANUALES: COMPORTAMIENTOS UNIMANUALES

5.3.1. Análisis conjunto

5.3.1.1. Preferencias individuales

De acuerdo con los cálculos del test binomial y teniendo en cuenta el total de comportamientos de tipo manual llevados a cabo por los individuos para el total de las conductas, 13 sujetos se han mostrado lateralizados (92,86%) y 1 no lateralizado (7,14%). De los individuos lateralizados, 8 (57,14%) han sido clasificados como diestros mientras que 5 (35,71%) como zurdos.

Tabla 69: Total de episodios de actividad unimanual conjunta

Sujeto	L ¹⁶³	R ¹⁶⁴	Total	P Binomial	% R ¹⁶⁵	SUMHI ¹⁶⁶	SUMABSHI ¹⁶⁷	Preferencia ¹⁶⁸	MHI ¹⁶⁹	MABSHI ¹⁷⁰
Bongo	877	1.152	2.029	0,0000	56,78%	0,136	0,136	R	0,256	0,350
Charly	1.190	647	1.837	0,0000	35,22%	-0,296	0,296	L	-0,241	0,322
Julio	496	531	1.027	0,2887	51,70%	0,034	0,034	A	0,027	0,308
Juanito	601	532	1.133	0,0433	46,95%	-0,061	0,061	L	-0,141	0,267
Marco	705	1.094	1.799	0,0000	60,81%	0,216	0,216	R	0,186	0,281
Nico	574	1.917	2.491	0,0000	76,96%	0,539	0,539	R	0,560	0,590
Pancho	1.126	1.610	2.736	0,0000	58,85%	0,177	0,177	R	0,194	0,355
Romie	863	489	1.352	0,0000	36,17%	-0,277	0,277	L	-0,319	0,423
Sara	473	697	1.170	0,0000	59,57%	0,191	0,191	R	0,030	0,276
Tico	773	568	1.341	0,0000	42,36%	-0,153	0,153	L	-0,025	0,387
Toni	651	465	1.116	0,0000	41,67%	-0,167	0,167	L	-0,125	0,435
Toto	1.081	1.209	2.290	0,0079	52,79%	0,056	0,056	R	-0,011	0,209
Víctor	178	328	506	0,0000	64,82%	0,296	0,296	R	0,309	0,364
Waty	440	516	956	0,0152	53,97%	0,079	0,079	R	0,024	0,244
Total	10.028	11.755	21.783		53,96%	0,055	0,191		0,052	0,344

¹⁶³ Respuestas realizadas con la mano izquierda.

¹⁶⁴ Respuestas realizadas con la mano derecha.

¹⁶⁵ Porcentaje de uso de la mano derecha.

¹⁶⁶ SUMHI: Índice de lateralidad sumatorio: se calcula a partir del total de la suma de respuestas obtenidas por los sujetos en las 46 conductas con datos, independientemente de si en alguna conducta los datos obtenidos por un sujeto han sido inferiores a 6. Indica la dirección de la preferencia.

¹⁶⁷ SUMABSHI: Índice de lateralidad sumatorio absoluto: es un reflejo de los valores del SUMHI independientemente de la dirección (al margen de si los valores son positivos o negativos). Indica la intensidad de la preferencia.

¹⁶⁸ Preferencia: R= diestra; L=zurda; A=ambipreferente.

¹⁶⁹ MHI: Índice medio de lateralidad: se calcula a partir de aquellos comportamientos con una frecuencia igual o superior a 6. Indica la dirección de la preferencia.

¹⁷⁰ MABSHI: Índice medio de lateralidad absoluto: es un reflejo de los valores del MHI independientemente de la dirección (al margen de si los valores son positivos o negativos). Indica la intensidad de la preferencia.

Tabla 70: Recuento de episodios unimanuales conjuntos por conductas.

	Conducta	Frecuencia	%	% acumulado
1	Comer	6.974	32,02%	32,02%
2	Espantar	2.419	11,10%	43,12%
3	Fregarse	2.207	10,13%	53,25%
4	Cambio de postura-reajuste postural	2.189	10,05%	63,30%
5	Rascarse	1.851	8,50%	71,80%
6	Hurgar	923	4,24%	76,04%
7	Recoger de una parte del cuerpo	717	3,29%	79,33%
8	Recolectar	467	2,14%	81,47%
9	Coger	452	2,08%	83,55%
10	Escarbar	426	1,96%	85,50%
11	Conducta dirigida al ambiente	381	1,75%	87,25%
12	Manipulación de objetos	304	1,40%	88,65%
13	Caminar-inicio de marcha	245	1,12%	89,77%
14	Conducta autodirigida	215	0,99%	90,76%
15	Cruzar brazos	211	0,97%	91,73%
16	Conducta de contacto social	174	0,80%	92,53%
17	Dejar caer	154	0,71%	93,23%
18	Autoespulgamiento	138	0,63%	93,87%
19	Agresión	114	0,52%	94,39%
20	Cambiar de mano	107	0,49%	94,88%
21	Estirar	102	0,47%	95,35%
22	Reposar	99	0,45%	95,80%
23	Espulgamiento	91	0,42%	96,22%
24	Colgarse	89	0,41%	96,63%
25	Cazar	88	0,40%	97,03%
26	Ascender	81	0,37%	97,41%
27	Arrastrar	77	0,35%	97,76%
28	Sostener	66	0,30%	98,06%
29	Empujar	54	0,25%	98,31%
30	Golpear	50	0,23%	98,54%
31	Lanzar	42	0,19%	98,73%
32	Extender la mano	36	0,17%	98,90%
33	Inspección genital	32	0,15%	99,05%
34	Abrazar	28	0,13%	99,17%
35	Amenaza	28	0,13%	99,30%
36	Beber	25	0,11%	99,42%
37	Caminar con giro a la derecha	21	0,10%	99,51%
38	Golpear el suelo	21	0,10%	99,61%
39	Masturbación	20	0,09%	99,70%
40	Caminar con giro a la izquierda	19	0,09%	99,79%
41	Descender	17	0,08%	99,87%
42	Quitar	10	0,05%	99,91%
43	Braquiar	8	0,04%	99,95%

44	Comunicación	5	0,02%	99,97%
45	Pedir	5	0,02%	100,00%
46	Pelar	1	0,00%	100,00%
Total general		21.783		

Se han encontrado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1, n=14)=10,286; p=0,001), aunque no entre el número de sujetos diestros y zurdos (χ^2 (1, n=13)=0,692; p=0,405). El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales ni para el índice SUMHI (t (13) = 0,891; p= 0,389) ni para el MHI (t (13) = 0,829; p= 0,422).

Los valores del índice de lateralidad (SUMHI) obtenidos de la muestra han oscilado de 0,539 a -0,296. Éstos han sido calculados a partir del total de la suma de respuestas obtenidas por los sujetos en las 46 conductas con datos (independientemente de si en alguna conducta los datos obtenidos por un sujeto han sido inferiores a 6). De ellos, 9 sujetos han presentado valores positivos de HI y 5 valores negativos. El valor medio del SUMHI para la muestra teniendo en cuenta el conjunto de conductas registradas ha sido de 0,055; es decir, a nivel global – aunque leve – la expresión de la lateralidad manual de la muestra ha sido hacia la derecha. Teniendo en cuenta el cálculo del HI de los individuos a través de sólo aquellos comportamientos con una frecuencia igual o superior a 6 (MHI), el valor medio del HI es de 0,062. No se han hallado diferencias significativas entre ambas medidas del HI (Z=-0,220; p=0,826), y éstas han estado altamente correlacionadas (Rs=0,895; p=0,000).

En relación a los valores absolutos del índice de lateralidad (SUMABSHI), tan sólo un individuo ha obtenido un valor superior a 0,50. La media del ABSHI para todos los individuos ha sido de 0,191. Teniendo en cuenta el cálculo del ABSHI de los individuos a través de sólo aquellos comportamientos en los que han obtenido una frecuencia igual o mayor a 6 (ABSHI6), el valor medio del índice ha sido de 0,177. No se han detectado diferencias significativas entre ambas medidas del HI (Z=-0,596; p=0,551), y éstas se han presentado altamente correlacionadas (Rs=0,714; p=0,004).

Figura 89: Porcentaje de uso de la mano derecha según el total de respuestas obtenidas por los individuos.

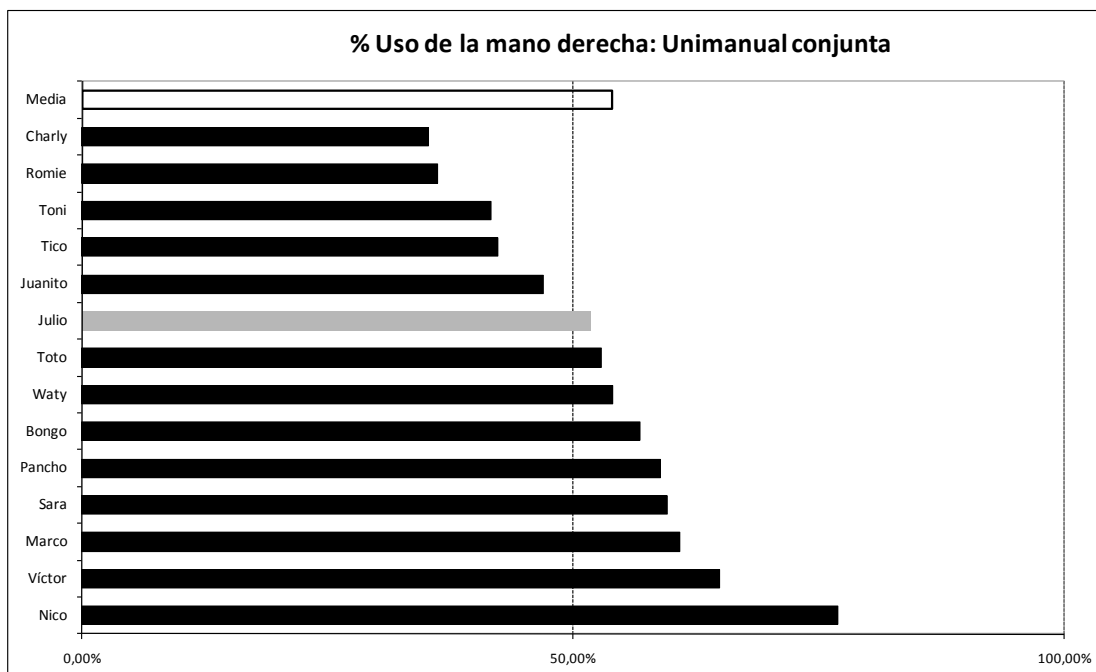


Figura 90: Valores de SUMHI, calculados a partir del total de respuestas obtenidas por los individuos.

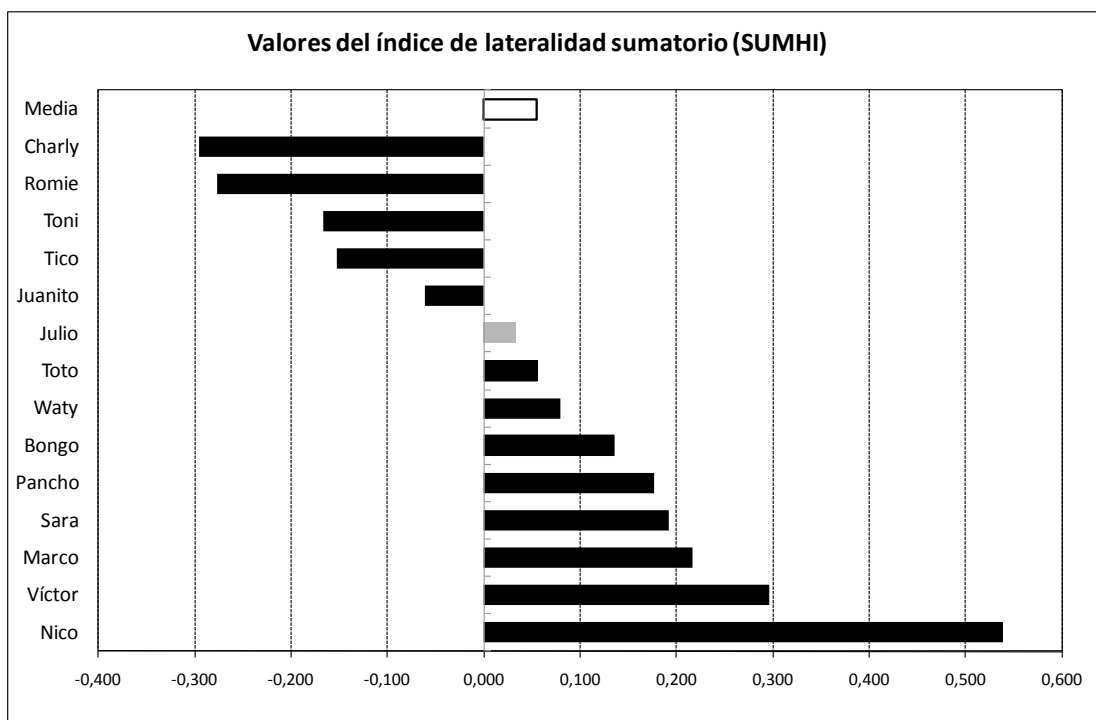
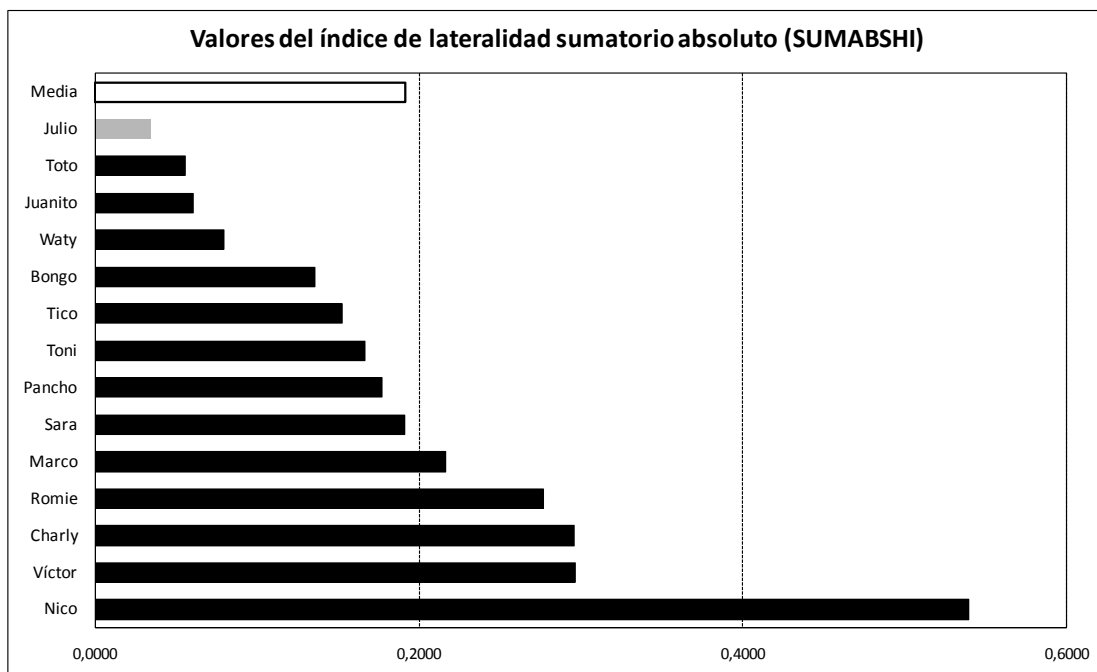


Figura 91: Valores de SUMABSHI calculados a partir del total de respuestas obtenidas por los individuos.



Para la variable sexo no se han detectado diferencias significativas entre machos y hembras ni para HI ($HI \text{ machos} = 0,071 \cdot HI \text{ hembras} = -0,002$; $U = 15$, $P = 0,815$) ni para ABSHI ($ABSHI \text{ machos} = 0,194 \cdot ABSHI \text{ hembras} = 0,183$; $U = 15$, $P = 0,815$).

Para la variable lugar de nacimiento no se han detectado diferencias significativas entre individuos nacidos en libertad y cautividad para HI ($HI \text{ libertad} = -0,011 \cdot HI \text{ cautividad} = 0,092$; $U = 16$, $P = 0,386$) ni para ABSHI ($ABSHI \text{ libertad} = 0,166 \cdot ABSHI \text{ cautividad} = 0,205$; $U = 19$, $P = 0,641$).

Para la variable grupo no se han detectado diferencias significativas entre individuos del grupo A, B y C para HI ($HI \text{ grupo A} = -0,017 \cdot HI \text{ grupo B} = 0,095 \cdot HI \text{ Grupo C} = 0,059$; $KW = 0,333$, $P = 0,846$) ni para ABSHI ($ABSHI \text{ grupo A} = 0,214 \cdot ABSHI \text{ grupo B} = 0,191 \cdot ABSHI \text{ Grupo C} = 0,161$; $KW = 0,984$, $P = 0,611$).

Para la variable clase de edad no se han detectado diferencias significativas entre individuos juveniles, adolescentes y adultos para HI ($HI \text{ juveniles} = 0,205 \cdot HI \text{ adolescentes} = 0,136 \cdot HI \text{ adultos} = -0,012$; $KW = 1,606$, $P = 0,448$) ni para ABSHI ($ABSHI \text{ juveniles} = 0,245 \cdot ABSHI \text{ adolescentes} = 0,136 \cdot ABSHI \text{ adultos} = 0,186$; $KW = 0,159$, $P = 0,924$).

Para la variable preferencia manual no se han detectado diferencias significativas entre individuos juveniles, adolescentes y adultos para ABSHI (ABSHI diestros $0,211 \cdot$ ABSHI zurdos $= 0,191 \cdot$ ABSHI ambipreferentes $= 0,034$; KW =2,619, P=0,270).

Análisis a través del test Binomial

En la tabla 71 se muestran los resultados del test Binomial de cada individuo para cada conducta. Tan solo se ha aplicado el test binomial en aquellos casos en los que el individuo ha obtenido un mínimo de 6 respuestas en la conducta evaluada. De los 644 posibles tests binomiales (de la combinación de los 14 individuos por las 46 conductas evaluadas) tan sólo se ha podido aplicar la prueba en 284 casos (44,10%), que son aquellos en los que las respuestas eran de al menos 6 acciones unimanuales. De los 284 casos evaluados, el 68,30% han sido tests no significativos (194 casos ambipreferentes) y el 31,69% han sido significativos (90 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se han encontrado más diestros (57 casos; 20,07%) que zurdos (32 casos; 11,62%). Se han detectado diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1, n=288)=38,085; p=0,000), así como también entre el número de casos diestros y zurdos (χ^2 (1, n=90)=6,400; p=0,011).

El individuo al que se le han podido evaluar más conductas ha sido Bongo (31 patrones) y al que menos ha sido Toto (16 patrones). La media de conductas evaluadas por individuo ha sido de 20,26; es decir, casi la mitad (44,04%) de los patrones de comportamiento evaluables.

Tal y como se indica en la tabla 71, Nico ha sido el individuo con un mayor número absoluto de conductas lateralizadas (n=20). Por el contrario, Sara, Toto y Waty han sido los individuos con un menor número absoluto de conductas lateralizadas (N=1). La media de conductas lateralizadas por individuos ha sido de 6,43 (SD=4,96).

El individuo con mayor porcentaje de conductas lateralizadas sobre el evaluado¹⁷¹ ha sido Nico (74,07% de conductas lateralizadas), y los de menor porcentaje han sido Sara y Waty (9,09%). El porcentaje medio de conductas lateralizadas sobre el evaluado ha sido de 31,20%. El individuo con mayor porcentaje de conductas lateralizadas sobre el total de conductas (n=46) ha sido Nico (43,48%), y los de menor porcentaje han sido Sara, Toto y Waty (4,35%). El porcentaje medio de conductas lateralizadas sobre el total ha sido de 13,98%.

¹⁷¹ Se considera “evaluado” el número total de conductas en las que un individuo ha obtenido al menos 6 respuestas.

Tabla 71: Preferencias manuales (Unimanual conjunta) por individuos y conductas según la prueba Binomial.

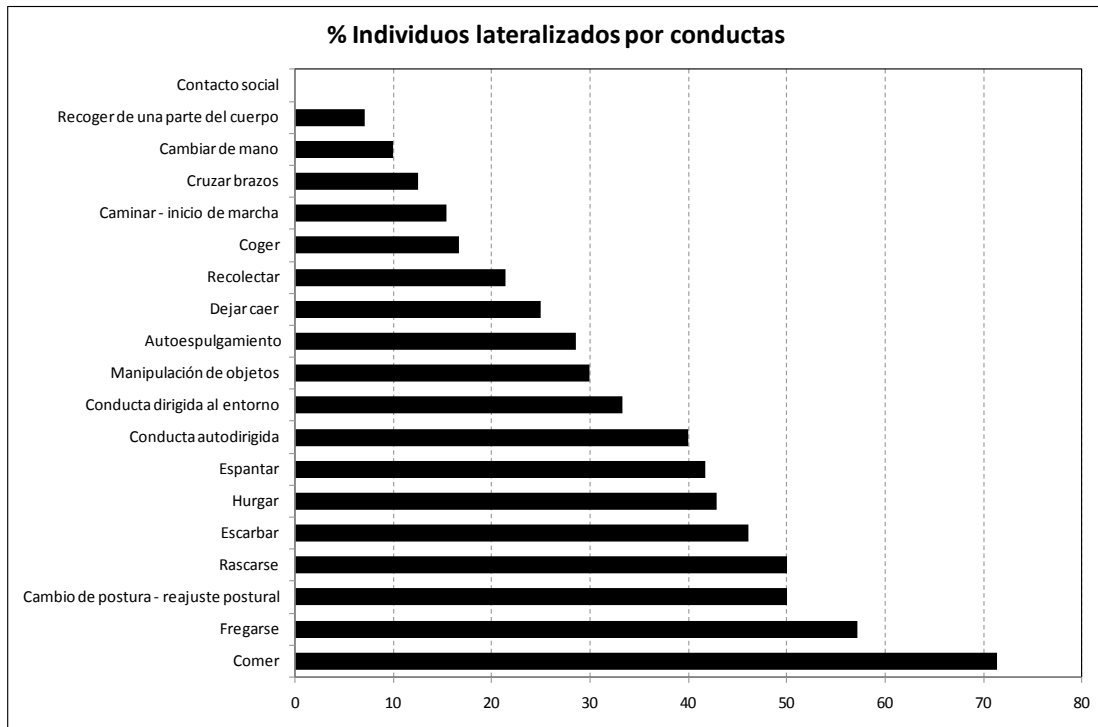
Conducta	Bongo	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Romie	Sara	Tico	Toni	Toto	Victor	Waty	R	L	A	N lateralizados	Evaluados	%R	%L	%A	%Lat
1 Alabrar	A														1	0	1	0	1	0,00	0,00	100,00	0,00
2 Agresión	R	A	R	R	R	R	R	R	A	A					3	2	2	3	5	60,00	0,00	40,00	60,00
3 Alincuzar	A								A						2	0	2	0	2	0,00	0,00	100,00	0,00
4 Arrastrar	A	A							A	A			A	A	6	0	6	0	6	0,00	0,00	100,00	0,00
5 Ascender	A								A	R					1	3	4	1	4	25,00	0,00	75,00	25,00
6 Beber											L				1	1	1	1	1	0,00	100,00	0,00	100,00
7 Braquiar															0	0	0	0	0				
8 Dejar caer	R	A	L	A	A	A	R	R	A	A	A	A	A	A	1	1	6	2	8	12,50	12,50	75,00	25,00
9 Caminar - inicio de marcha	R	A	A	A	A	A	A	A	A	L	A	A	A	A	1	1	11	2	13	7,69	7,69	84,62	15,38
10 Cazar	A								A						1	4	4	1	5	20,00	0,00	80,00	20,00
11 Caminar con giro a la izquierda	A														1	0	1	0	1	0,00	0,00	100,00	0,00
12 Caminar con giro a la derecha															0	0	0	0	0				
13 Cambiar de mano	A	A	A	A	A	A	A	A	A	R	A	A	A	A	1	9	1	10	10,00	0,00	90,00	10,00	
14 Colgarse	A								A						4	0	4	0	4	0,00	0,00	100,00	0,00
15 Comunicación															0	0	0	0	0				
16 Cambio de postura - require postural	L	L	A	A	R	L	L	A	A	A	L	A	A	R	2	5	7	7	14	14,29	35,71	50,00	50,00
17 Cruzar brazos	A	A	A						A	R					1	7	7	1	8	12,50	0,00	87,50	12,50
18 Descender	R	L	A	A	R	R	R	R	A	A	L	L	A	A	6	4	4	10	14	100,00	0,00	0,00	100,00
19 Conducir	R	R	A	A	R	R	R	R	L	A	A	A	R	A	3	3	6	3	9	42,86	28,57	28,57	71,43
20 Conducir dirigida al entorno	R	R	A	A	R	R	R	R	A	A	A	A	A	A	2	0	2	0	2	0,00	0,00	100,00	0,00
21 Empujar	A								A						1	1	1	1	1	0,00	0,00	100,00	0,00
22 Escarbar	A	L	A	A	R	R	R	R	A	R	L	A	A	A	4	2	7	6	13	30,77	15,38	53,85	46,15
23 Espantar	A	L	A	A	R	R	R	R	A	A	R	R	A	A	4	1	7	5	12	33,33	8,33	58,33	41,67
24 Extender la mano									A						2	0	2	0	2	0,00	0,00	100,00	0,00
25 Fregarse	R	L	L	A	A	R	A	L	A	L	L	A	A	R	3	5	6	8	14	21,43	35,71	42,86	57,14
26 Golpear el suelo	A								R						1	1	1	1	2	50,00	0,00	50,00	50,00
27 Espulgamiento	A	L	A	A					A						1	4	1	5	5	0,00	20,00	80,00	20,00
28 Hurgar	A	L	A	L	A	R	A	L	R	A	R	A	A	A	3	3	8	6	14	21,43	21,43	57,14	42,86
29 Inspección genital									A						2	1	2	0	2	0,00	0,00	100,00	0,00
30 Lanzar	A	A	A	A	R	R	R	R	A	A	A	A	R	A	3	7	7	3	10	30,00	0,00	70,00	30,00
31 Manipulación de objetos									R						1	1	1	1	1	100,00	0,00	0,00	100,00
32 Masturbarse															0	0	0	0	0				
33 Pedir															0	0	0	0	0				
34 Pelar															0	0	0	0	0				
35 Estrar	A	A	A						A						1	4	1	5	2	20,00	0,00	80,00	20,00
36 Quitar															0	0	0	0	0				
37 Golpear	A	A	R	A	R	R	R	R	L	A	L	R	A	A	1	2	1	3	3	33,33	0,00	66,67	33,33
38 Rasarse	A	R	R	A	R	A	R	R	L	A	L	R	A	A	5	2	7	7	14	35,71	14,29	50,00	50,00
39 Recolectar	A	L	A	A	R	A	R	R	A	A	A	A	A	A	2	1	11	3	14	14,29	7,14	78,57	21,43
40 Recoger de una parte del cuerpo	A	A	A	A	A	A	A	A	A	L	A	A	A	A	1	13	1	14	14	0,00	7,14	92,86	7,14
41 Reposo									A	A	L				1	4	1	5	5	0,00	20,00	80,00	20,00
42 Contacto social	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	8	0	8	0	8	0,00	0,00	100,00	0,00
43 Conducir autodirigida	A	R	A	A	A	R	A	L	A	L	L	A	A	A	2	2	6	4	10	20,00	20,00	60,00	40,00
44 Autoespulgamiento	A	A	A	A	A	R	R	L	A	A	A	A	A	A	1	1	5	2	7	14,29	14,29	71,43	28,57
45 Sostener - transportar	A	A	A	A	A	A	R	A	A	A	A	A	A	A	1	5	1	6	6	16,67	0,00	83,33	16,67
46 Conocer	R	A	A	A	A	R	A	R	A	A	A	A	A	A	2	10	2	12	12	16,67	0,00	83,33	16,67
R	8	1	2	2	3	19	7	0	2	4	3	1	3	2	57	33	194	90	284	20,0704	11,62	68,31	31,69
L	1	8	2	1	0	1	2	6	0	6	5	1	0	0									
A	22	8	16	19	15	7	9	10	20	11	9	14	14	20									
% conductas lateralizadas sobre evaluado	29,03%	52,94%	20,00%	13,64%	16,67%	74,07%	50,00%	37,50%	9,09%	47,62%	47,06%	12,50%	17,65%	9,09%									
% conductas lateralizadas sobre las 46	19,57%	19,57%	8,70%	6,52%	6,52%	43,48%	19,57%	13,04%	4,35%	21,74%	17,39%	4,35%	6,52%	4,35%									
% R	25,81%	5,88%	10,00%	9,09%	16,67%	70,37%	38,89%	0,00%	9,09%	19,05%	17,65%	6,25%	17,65%	9,09%									
% L	3,23%	47,06%	10,00%	4,55%	0,00%	3,70%	11,11%	37,50%	0,00%	28,57%	29,41%	6,25%	0,00%	0,00%									
% A	70,97%	47,06%	80,00%	86,36%	83,33%	25,93%	50,00%	62,50%	90,91%	52,38%	52,94%	87,50%	82,35%	90,91%									
conductas evaluadas	31	17	20	22	18	27	18	16	22	21	17	16	17	22									
conductas no evaluadas	15	29	26	24	28	19	28	30	24	25	29	30	29	24									

En relación con la dirección de las preferencias en las conductas lateralizadas, el individuo con mayor número absoluto de patrones diestros ha sido Nico (19 conductas; 70,37%), y el que menor Romie (ninguna conducta lateralizada hacia la derecha, 0%). El individuo con mayor número absoluto de patrones zurdos ha sido Charly (8; 47,06%), mientras que Marco, Sara, Toto, Víctor y Waty no presentan ninguna conducta lateralizada hacia la izquierda (0%). Por último, el individuo que muestra un mayor número absoluto de conductas ambipreferentes es Bongo (n=22), y el que menos es Nico (n=7). Respecto al porcentaje de ambipreferencia, Sara y Waty son los sujetos con porcentaje mayor (90,91%), y Nico el menor (25,93%). El porcentaje medio de ambipreferencia para la muestra es del 68,80% de las conductas evaluadas.

En relación al análisis de las conductas, tan sólo en 7 de las 46 (15,22%) se ha podido aplicar el test binomial para los 14 individuos: cambio de postura (CPO), comer (EAT), fregarse (FRE), hurgar (HUR), rascarse (RAS), recolectar (REC), y recoger de una parte del cuerpo (REG). En otras 12 conductas (26,09%) se ha podido evaluar al menos al 50% de la muestra (7 individuos o más): caminar-inicio de marcha (CAM), escarbar (ESC), espantar (ESP), coger (TAK), cambiar de mano (CMA), manipulación de objetos (MAO), conducta autodirigida (SDB), conducta dirigida al entorno (EDB), dejar caer (CAE), cruzar brazos (CRB), conducta de contacto social (SCB), y autoespulgamiento (SGR). En las 27 conductas restantes se ha evaluado a menos del 50% de la muestra, y en 6 casos (braquiar [BRA], caminar con giro a la derecha [CGR], comunicación [COM], pedir [PED], pelar [PEL] y quitar [QUI]), no se ha podido evaluar a ningún individuo por no disponer de datos suficientes.

El 67,39% de las conductas (n=31) han presentado sujetos lateralizados (al menos a un individuo), y en cambio el 32,61% de las conductas (n=15) ningún individuo ha mostrado preferencias manuales significativas (Tabla 70). Teniendo en cuenta tan sólo las 31 conductas que presentan sujetos lateralizados, la media de individuos lateralizados por conducta es de 2,90 individuos por patrón de comportamiento. Del total de conductas con algún sujeto lateralizado (n=31), el patrón con mayor número de individuos lateralizados ha sido EAT (comer; 10 individuos), mientras que otras 14 conductas tan sólo han presentado 1 individuo lateralizado.

Figura 92: Porcentaje de individuos lateralizados en las 31 conductas en las que se ha evaluado el 50% de la muestra.



Análisis a través del test Binomial de aquellas conductas en las que se ha podido evaluar a más del 50% de la muestra

De los 266 posibles tests binomiales (de la combinación de los 14 individuos por las 19 conductas evaluadas) se ha podido aplicar la prueba en 218 casos (81,95%), que son aquellos en los que las respuestas eran de al menos 6 episodios manuales. De los 218 casos evaluados, el 66,51% han sido tests no significativos (145 casos ambipreferentes) y el 33,49% han sido significativos (73 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se han encontrado más diestros (44 casos; 20,18%) que zurdos (29 casos; 13,30%). Se han detectado diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1, n=218)=23,780; P=0,000), aunque no entre el número de sujetos diestros y zurdos (χ^2 (1, n=73)=3,082; P=0,079).

Tal como se muestra en la tabla 71, de los 19 patrones conductuales en los que al menos el 50 por ciento de los sujetos han podido ser evaluados, “comer” sigue siendo la conducta que presenta un mayor porcentaje de individuos lateralizados (10 sujetos; 71,43%), mientras que en “contacto social” ninguno de los 8 sujetos evaluados presenta preferencias manuales significativas. El porcentaje medio de lateralizados¹⁷² para estas 19 conductas es del 31,54%, y el número medio de sujetos lateralizados por conducta es de 3,84.

La conducta con mayor número de sujetos diestros ha sido “comer” (n=6; 42,86%¹⁷³) y las de menor han sido “recoger de una parte del cuerpo” y “contacto social” que no cuentan con ningún individuo diestro. La conducta con mayor número de sujetos zurdos ha sido “fregarse” (n=5; 35,71%), mientras que seis de los patrones no han presentado ningún individuo lateralizado en esta dirección: “conducta dirigida al entorno”, “manipulación de objetos”, “coger”, “cruzar brazos”, “cambiar de mano” y “contacto social”. La conducta con mayor número de sujetos ambipreferentes ha sido “recoger de una parte del cuerpo” (n=13; 92,86%), y la que menos “comer” (n=4; 28,57%).

¹⁷² El porcentaje de lateralización de una conducta se calcula dividiendo el número de individuos lateralizados por el total de la muestra (n=14), hayan podido ser o no evaluados todos los individuos. Otra variante sería dividir el número total de individuos lateralizados por el total de individuos que han podido ser evaluados para esa conducta. La media de porcentaje de lateralización se calcula a través del promedio de porcentaje de las 19 conductas, según el primer procedimiento que hemos expuesto.

¹⁷³ Los porcentajes están calculados teniendo en cuenta el número de sujetos lateralizados (diestros y zurdos) o ambipreferentes, divididos por el total de individuos que han podido ser evaluados para esa conducta, y no sobre el total de la muestra (14 sujetos) ya que no toda ha podido ser evaluada por datos insuficientes en algunas conductas.

Análisis a través del test Binomial de aquellas conductas en las que se ha podido evaluar al 100% de la muestra

De los 98 posibles tests binomiales (de la combinación de los 14 individuos por las 7 conductas evaluadas) se ha podido aplicar la prueba en 98 casos (100%), que son aquellos en los que las respuestas eran de al menos 6 episodios manuales. De éstos, el 57,14% han sido tests no significativos (56 casos ambipreferentes) y el 42,86% han sido significativos (42 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se han encontrado el mismo número de diestros que de zurdos (21 casos en cada dirección; 21,43%). No se han detectado diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1, n=98)=2,000; P=0,157).

“Comer” es la conducta con un mayor porcentaje de individuos lateralizados (71,43%) y “recoger de una parte del cuerpo” la que tiene un menor porcentaje (7,14%). La diferencia entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados tan sólo es significativa para las conductas “recolectar” (χ^2 (1, n=14)=4,571; P=0,033) y “recoger del cuerpo” (χ^2 (1, n=14)=10,286; P=0,001). La figura 93 muestra la distribución de individuos diestros, zurdos y ambipreferentes para estas 7 conductas.

Tabla 72: Resumen de resultados del test Binomial en la evaluación de individuos por conductas.

	Análisis conjunto	50% muestra evaluada	100% muestra evaluada
Conductas evaluadas	46	19	7
Casos posibles de evaluar	644	266	98
Casos aplicable Binomial (respuestas ≥ 6)	284	218	98
Casos lateralizados	90	73	42
Casos R	57	44	21
Casos L	33	29	21
Casos A	194	145	56

Figura 93: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes en conductas con el 100% de la muestra evaluada.

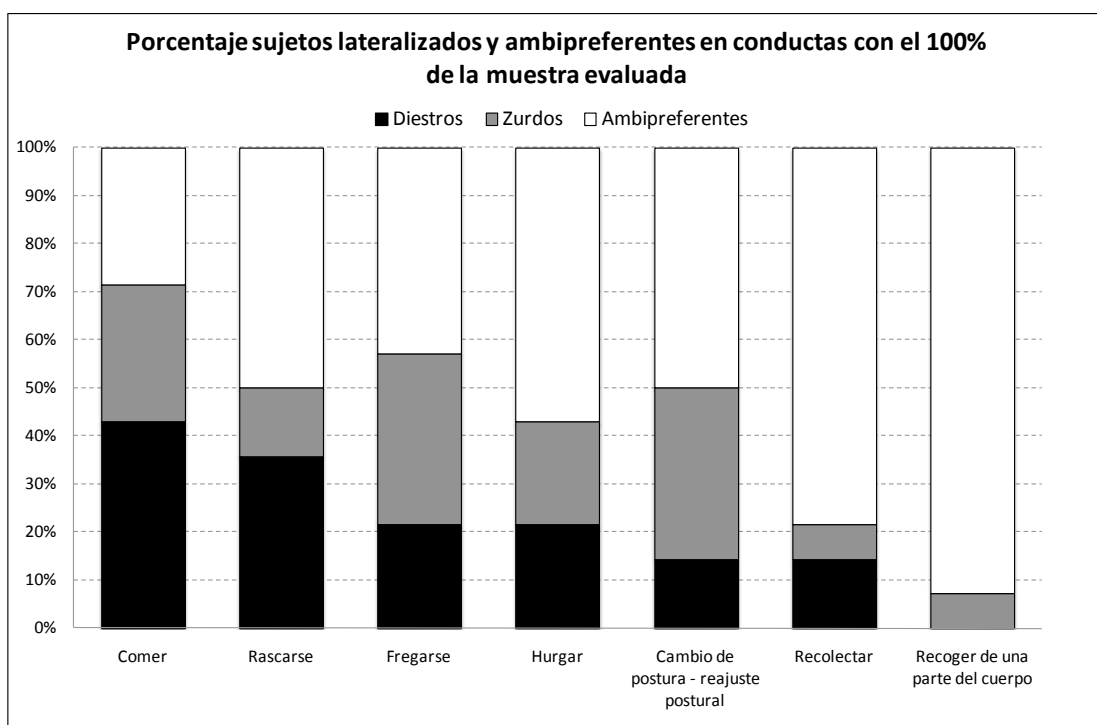
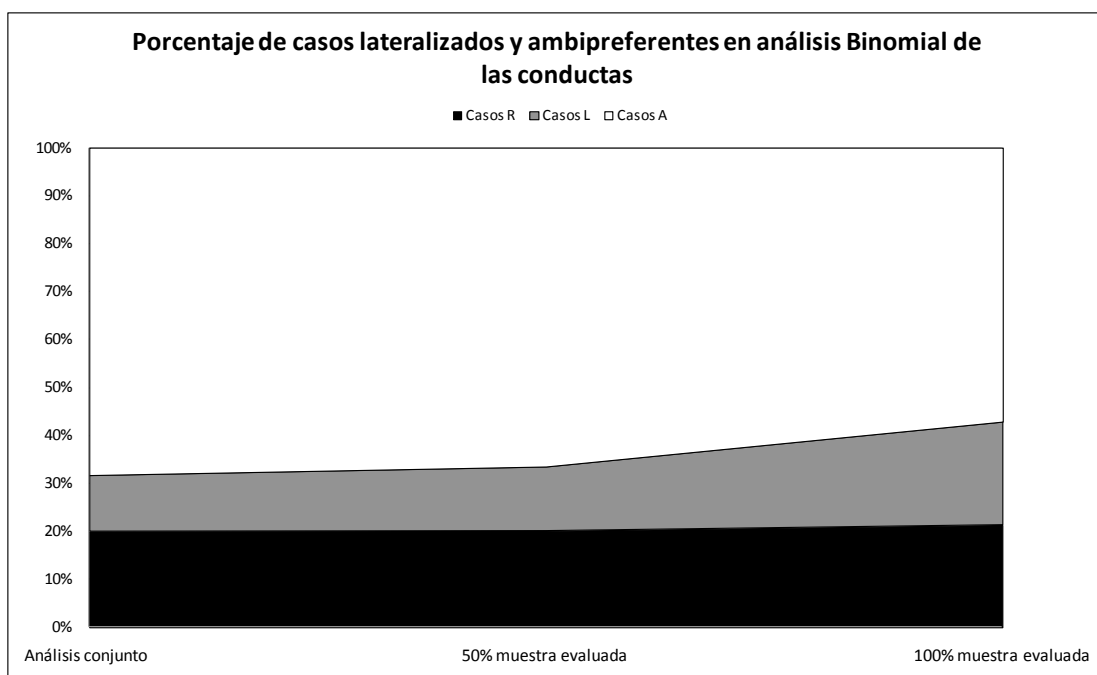


Figura 94: Porcentaje de casos lateralizados y ambipreferentes en el análisis Binomial de las conductas.



Índices de lateralidad de los individuos para las conductas

Igual que en el caso del test Binomial, a la hora de calcular los valores del HI¹⁷⁴ de un individuo para cada una de las conductas, tan sólo se han tenido en cuenta aquellos patrones en los que se han obtenido un mínimo de 6 respuestas. De ésta manera y tal como se muestra en la tabla 73, para cada uno de los individuos se ha calculado un valor alternativo de HI (MHI), a partir del promedio obtenido de los valores de HI de cada una de las conductas en las que el sujeto ha obtenido 6 respuestas o más. Las conductas con menos de 6 respuestas no se han considerado casos válidos y, por tanto, no se ha calculado un HI. No se han encontrado diferencias significativas entre valores de SUMHI y MHI (SUMHI=0,055 · MHI=0,052; Z= -0,282 · P=0,778), aunque sí entre los valores de SUMABSHI y MABSHI (SUMABSHI=0,191 · MABSHI=0,344; Z= -3,296 · P=0,001).

Teniendo en cuenta a las 46 conductas, la que muestra un valor más elevado de HI es “descender” (HI=1,000; sólo datos válidos para un sujeto) y la que muestra un valor menor es “beber” (HI= -1,000; sólo datos válidos para un sujeto). Para las conductas “braquiar”, “caminar con giro a la derecha”, “comunicación”, “pedir”, “pelar” y “quitar” no se ha podido calcular el valor de HI por falta de datos. En relación a los valores del ABSHI, las que han presentado un valor más elevado son “beber” y “descender” (ABSHI=1,000; sólo datos válidos para un sujeto), y la que ha tenido un valor menor ha sido “empujar” (ABSHI=0,138; sólo datos válidos para dos sujetos).

Teniendo en cuenta a las 19 conductas para las que se ha podido evaluar al 50% de la muestra para cada patrón, la conducta que ha mostrado un valor más elevado de HI ha sido “conducta dirigida al entorno” (HI=0,314), y la de un valor menor ha sido “contacto social” (HI=-0,146). En relación a los valores del ABSHI el patrón que ha presentado un valor más elevado ha sido “conducta autodirigida” (ABSHI=0,421), y la de un valor menor ha sido “cambio de postura” (ABSHI=0,183).

Teniendo en cuenta las 7 conductas para las que se ha podido evaluar al 100% de la muestra para cada patrón, la conducta que ha mostrado un valor más elevado de HI ha sido “recolectar” (HI=0,089), y la de un valor menor ha sido “recoger de una parte del cuerpo” (HI=-0,057). En relación a los valores del ABSHI, el patrón con un valor más

¹⁷⁴ HI: Índice de lateralidad (*handedness index*).

elevado ha sido “hurgar” (ABS_{HI}=0,388), y el de menor “cambio de postura” (ABS_{HI}=0,183).

A la hora de evaluar si existen diferencias significativas entre las diferentes medidas individuales del HI (SUM_{HI}, M_{HI}, M_{HI}50¹⁷⁵ y M_{HI}100¹⁷⁶), los resultados de la ANOVA de *Friedman* han sido negativos aunque al borde de la significación, tanto si comparamos los 4 valores entre sí (F (3, n=14)=7,114; p=0,068), como si tan sólo comparamos los 3 índices derivados (M_{HI}, M_{HI}50 y M_{HI}100) (F (2, n=14)=5,571; p=0,062). Por otra parte, si comparamos los 4 índices por pares a través de la prueba de *Wilcoxon*, las únicas diferencias significativas entre valores de HI las hemos encontrado entre SUM_{HI} y M_{HI}100 (Z=-2,103; P=0,035).

A la hora de evaluar si existen diferencias significativas entre las diversas medidas individuales del ABS_{HI} (SUM_{ABS_{HI}}, M_{ABS_{HI}}, M_{ABS_{HI}}50 y M_{ABS_{HI}}100), los resultados de la ANOVA de *Friedman* han indicado diferencias en la comparación de los 4 valores (F (3, n=14)=20,741; p=0,000), y en la de los 3 índices derivados (M_{ABS_{HI}}, M_{ABS_{HI}}50¹⁷⁷ y M_{ABS_{HI}}100¹⁷⁸) (F (2, n=14)=8,982; p=0,011). Por otra parte, si comparamos los 4 índices por pares a través de la prueba de *Wilcoxon*, han sido significativos todos los pares: SUM_{ABS_{HI}}-M_{ABS_{HI}} (Z=-3,296; P=0,001), SUM_{ABS_{HI}}-M_{ABS_{HI}}50 (Z=-3,233; P=0,001), SUM_{ABS_{HI}}-M_{ABS_{HI}}100 (Z=-2,542; P=0,011), M_{ABS_{HI}}-M_{ABS_{HI}}50 (Z=-2,760; P=0,006), M_{ABS_{HI}}-M_{ABS_{HI}}100 (Z=-2,856; P=0,004) y M_{ABS_{HI}}50-M_{ABS_{HI}}100 (Z=-2,355; P=0,019). Por último, comentar que no se han encontrado diferencias significativas a nivel poblacional para los índices M_{HI}50 (t(13)= 1,011; P=0,330) ni M_{HI}100 (t(13)= 0,191; P=0,852).

¹⁷⁵ Índice medio de lateralidad en aquellas conductas en las que se ha podido evaluar al 50% de la muestra.

¹⁷⁶ Índice medio de lateralidad en aquellas conductas en las que se ha podido evaluar al 100% de la muestra.

¹⁷⁷ Índice medio de lateralidad absoluto en aquellas conductas en las que se ha podido evaluar al 50% de la muestra.

¹⁷⁸ Índice medio de lateralidad absoluto en aquellas conductas en las que se ha podido evaluar al 100% de la muestra.

Tabla 73: Índices de lateralidad de los individuos para las conductas.

Conducta	Evaluados													N lateralizados	N Evaluados	MHl	SD	SE	t	gl	P	Pobl	
	Bongo	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Romie	Sara	Tico	Toni	Toto	Victor										Waty
1	0,444													0	1	0,444							
2	0,786	-0,333	0,368		0,625	0,231								3	5	0,335	0,43	0,12					
3			0,333			0,500								0	2	0,417	0,12	0,03					
4	0,250	0,750			0,571		0,333				0,750	0,143		0	6	0,466	0,26	0,07					
5	-0,167					0,000	0,329					-0,667		1	4	-0,076	0,49	0,13					
6														1	1	-1,000							
7														0	0								
8	0,364	0,125	-1,000	0,200	0,143	0,455	0,111				-0,667	-0,167	0,556	2	8	-0,046	0,54	0,14	-0,242	7	0,816	no	
9		0,143	-0,111	0,600	0,283	0,360	0,143	-0,455	-0,778	0,714	-0,467	0,333	-0,364	2	13	0,058	0,46	0,12	0,456	12	0,657	no	
10														1	5	0,006	0,63	0,17					
11	0,667													0	1	0,667							
12	-0,250	0,000	-0,143	0,333		0,176		-0,333	0,778	0,333	0,400		-0,091	0	0	0,120	0,35	0,09	1,101	9	0,299	no	
13	-0,176		-0,040		0,250		-0,750							0	4	-0,179	0,42	0,11					
14														0	0								
15	0,125	-0,333	-0,063	-0,178	-0,020	0,158	-0,312	-0,253	0,186	-0,081	0,037	-0,463	0,015	7	14	-0,042	0,22	0,06	-0,697	13	0,498	no	
16	1,000					-0,400				0,000	0,667		0,714	1	8	0,026	0,46	0,12	0,161	7	0,877	no	
17	0,130	-0,234	0,084	-0,093	0,352	0,655	0,234	-0,664	0,413	-0,211	-0,386	-0,028	0,449	1	1	1,000							
18	0,651	0,600	0,020	0,125	0,580					0,220	-0,200	0,500		10	14	0,056	0,36	0,10	0,585	13	0,569	no	
19	0,100				0,176									3	9	0,314	0,30	0,08	3,197	8	0,013	si	
20	0,500	-0,881	0,083	-0,200	0,308	0,576	0,778	0,250		0,371	-0,700	0,111	0,440	6	13	0,141	0,49	0,13	1,031	12	0,323	no	
21	0,053	-0,444	-0,111	-0,246	0,625	0,390	-0,069	-0,143	0,023	0,375	0,323		-0,273	5	12	0,042	0,32	0,09	0,451	11	0,661	no	
22					0,429								0,167	0	2	0,298	0,19	0,05					
23	0,261	-0,478	-0,266	-0,082	0,086	0,448	0,175	-0,225	-0,055	-0,234	-0,229	-0,047	-0,130	8	14	-0,040	0,25	0,07	-0,589	13	0,566	no	
24						1,000								1	2	0,600	0,57	0,15					
25	-0,538	-0,800					-0,474					0,429	-0,037	1	5	-0,284	0,48	0,13					
26	-0,148	-0,515	0,059	-1,000	-0,011	0,541	-0,113	-0,792	0,600	-0,122	0,617	0,283	0,636	6	14	0,003	0,52	0,14	0,018	13	0,989	no	
27						0,333	-0,750							0	2	-0,208	0,77	0,20					
28	0,800					0,846								3	3	0,215	1,05	0,28					
29	0,385	0,250	-0,444	1,000	0,742		0,250	0,091	-0,130			0,560	-0,167	3	10	0,254	0,44	0,12	1,822	9	0,102	no	
30							0,778							1	1	0,778							
31														0	0								
32														0	0								
33														0	0								
34	0,059	0,333				1,000		0,250			0,130			1	5	0,355	0,38	0,10					
35														0	0								
36	0,429					0,800								1	3	0,197	0,75	0,20					
37	0,034	-0,114	0,231	0,385	0,063	0,645	0,280	-0,374	-0,060	-0,394	0,299	0,040	0,169	7	14	0,071	0,29	0,08	0,091	13	0,380	no	
38	0,143	-0,600	-0,167	-0,267	0,206	0,474	0,495	-0,304	0,278	0,400	-0,200	-0,048	0,500	3	14	0,089	0,35	0,09	0,943	13	0,363	no	
39	0,200	-0,278	-0,308	0,081	0,173	0,290	-0,159	-0,724	0,200	-0,280	-0,244	0,000	0,077	1	14	-0,057	0,28	0,08	-0,753	13	0,465	no	
40														1	5	-0,165	0,59	0,16					
41	0,222	-0,143	-0,200		-0,100	-0,100	-0,333	-0,500				0,000		0	8	-0,146	0,21	0,06	-1,916	7	0,097	no	
42	0,267	1,000	-0,167	0,333	0,318	0,043	-0,727	-0,333	-0,684			0,333		4	10	0,038	0,53	0,14	0,229	9	0,824	no	
43	0,500	-0,111	-0,100		1,000	1,000	-0,526				0,111		0,391	2	7	0,181	0,50	0,13	0,961	6	0,374	no	
44	0,333	-0,429			-0,600	1,000							0,143	1	6	0,003	0,61	0,16					
45	0,684	0,091	-0,057	-0,300	0,091	0,740	0,444	0,182	-0,220	-0,714	0,240	0,278		2	12	0,168	0,59	0,11	1,472	11	0,169	no	
46	0,256	-0,241	0,027	-0,141	0,186	0,360	0,194	-0,319	0,030	-0,025	-0,125	-0,011	0,309	0,024		0,052	0,23	0,06	0,829	13	0,422	no	
SD	0,35	0,37	0,43	0,33	0,33	0,37	0,35	0,47	0,52	0,34	0,29	0,31											
SE	0,05	0,05	0,06	0,05	0,05	0,05	0,05	0,06	0,05	0,07	0,08	0,05	0,04	0,05									

Figura 95: Valores de HI para las conductas en las que se ha evaluado al 50% de la muestra.

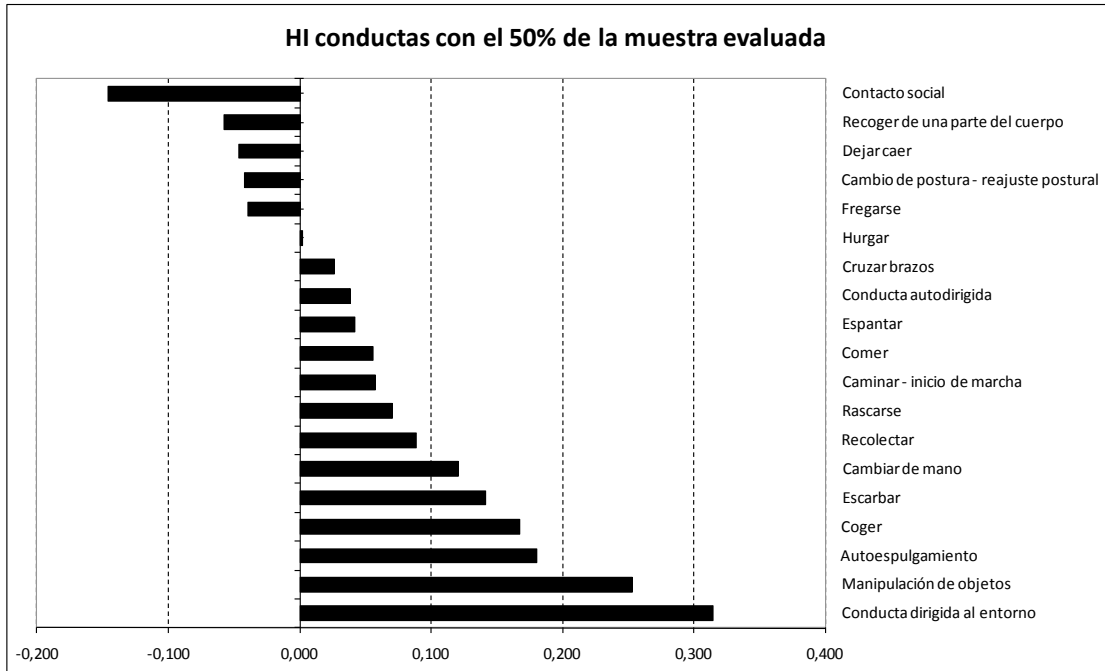
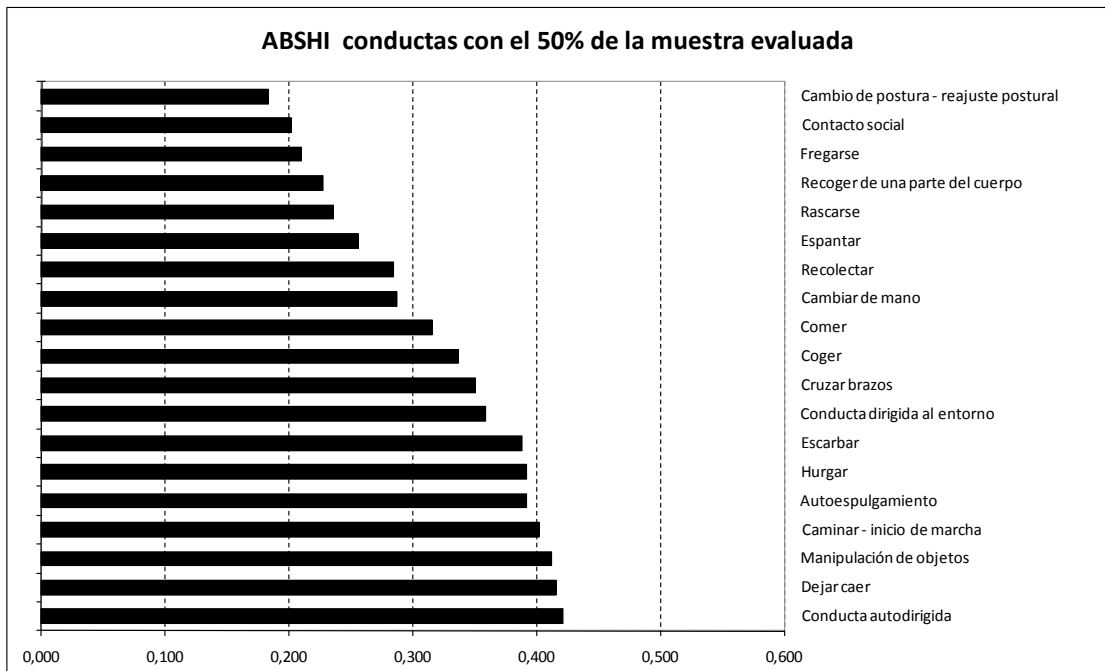


Figura 96: Valores de ABSHI para las conductas en las que se ha evaluado al 50% de la muestra.



Análisis de las preferencias individuales según la “clase de conducta”

Tal como hemos comentado anteriormente, las diferentes conductas del etograma han sido agrupadas a su vez en categorías más amplias que contienen aquellos patrones de comportamiento de una misma área temática. En la tabla 74 se muestran los resultados del test Binomial para cada individuo y clase de conducta. De los 140 posibles test Binomiales (de la combinación de los 14 individuos por las 10 categorías de conductas), se ha podido aplicar la prueba en 122 casos (87,14%), que son aquellos en los que las respuestas han sido 6 o más. De los casos evaluados, el 63,11% han sido tests no significativos (77 casos) y el 36,88% han sido significativos (45 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se han encontrado más diestros (26 casos; 21,31%) que zurdos (19 casos; 15,57%).

Tan sólo en cuatro individuos se han podido evaluar las 10 categorías de comportamiento: Bongo, Nico, Sara y Waty. En Toto tan sólo se han podido evaluar 7 categorías. La media de categorías evaluadas por individuo ha sido de 8,71 (SD=0,99). Tal como se indica en la tabla 74, Nico ha sido el individuo con mayor número absoluto de categorías lateralizadas (n=9). Por el contrario, Julio, Sara y Toto han sido los individuos con un menor número absoluto de categorías lateralizadas (n=1). La media de conductas lateralizadas por individuo ha sido de 3,21 (SD=2,22).

El individuo con mayor porcentaje de categorías lateralizadas sobre el evaluado ha sido Nico (90%), y el de menor ha sido Sara (10%). El porcentaje medio de categorías lateralizadas sobre el evaluado ha sido del 36,28%. El individuo con mayor porcentaje de conductas lateralizadas sobre el total de conductas ha sido de nuevo Nico (90%) y el de menor ha sido Julio, Sara y Toto (10%). El porcentaje medio de categorías lateralizadas sobre el total ha sido del 32,14%.

Tabla 74: Preferencias manuales por individuos y categorías de comportamiento según el test Binomial.

Categoría de comportamiento	Bongo	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Ronnie	Sara	Tico	Toni	Toto	Victor	Waty	R	L	A	N lateralizados	Evaluados	%R	%L	%A	%Lat
	R	L	A	R	L	A	R	L	A	R	L	A	R	A									
1	R	L	A	L	A	R	R	L	R	L	L	A	A	A	5	5	4	10	14	35,71	23,08	7,69	28,57
2	A	L	A	A	A	R	A	L	A	L	L	A	A	A	1	3	9	4	13	7,69	23,08	69,23	30,77
3	A	R	R	R	R	R	R	A	A	A	A	A	A	A	4	0	5	4	9	44,44	0,00	55,56	44,44
4	R	R	A	A	A	R	R	A	A	A	A	R	R	A	3	0	6	3	9	33,33	0,00	66,67	33,33
5	A	L	A	A	A	R	R	A	A	A	A	R	R	A	4	1	6	5	11	36,36	9,09	54,55	45,45
6	A	A	A	A	A	R	A	L	A	A	L	A	A	L	1	1	12	2	14	7,14	7,14	85,71	14,29
7	R	A	A	A	A	R	A	L	A	A	L	A	R	A	3	2	9	5	14	21,43	14,29	64,29	35,71
8	L	L	A	A	A	L	L	R	A	A	L	A	A	R	2	5	7	7	14	14,29	35,71	50,00	50,00
9	R	A	A	A	A	R	A	A	A	L	A	A	A	A	0	1	10	1	11	0,00	9,09	90,91	9,09
10	R	L	A	1	2	8	2	1	1	0	1	1	2	1	26	19	77	45	122	21,31%	15,57%	63,11%	36,89
L	1	4	0	1	0	1	1	4	0	3	3	0	0	1									
A	5	4	7	7	6	1	5	3	9	6	4	6	6	8									
5	5	1	2	2	2	9	3	5	1	3	4	1	2	2									
50,00%	55,56%	12,50%	22,22%	25,00%	90,00%	90,00%	37,50%	62,50%	10,00%	33,33%	50,00%	14,29%	25,00%	20,00%									
50,00%	50,00%	10,00%	20,00%	20,00%	90,00%	90,00%	30,00%	50,00%	10,00%	30,00%	40,00%	10,00%	20,00%	20,00%									
40,00%	11,11%	12,50%	25,00%	80,00%	25,00%	25,00%	12,50%	10,00%	0,00%	0,00%	12,50%	14,29%	25,00%	10,00%									
10,00%	4,44%	0,00%	11,11%	0,00%	10,00%	12,50%	50,00%	0,00%	33,33%	37,50%	0,00%	0,00%	0,00%	10,00%									
50,00%	44,44%	87,50%	77,78%	75,00%	10,00%	62,50%	37,50%	90,00%	66,67%	50,00%	85,71%	75,00%	80,00%	80,00%									
10	9	8	9	8	10	8	8	8	10	9	8	7	8	10									
0	1	2	1	2	0	2	2	2	0	1	2	3	2	0									
0	1	2	1	2	0	2	2	2	0	1	2	3	2	0									

Respecto a la dirección de las preferencias en las conductas lateralizadas, el individuo con mayor número absoluto de patrones diestros ha sido Nico (n=8; 80%), y el de menor ha sido Tico (ninguna categoría). El individuo con mayor número absoluto de patrones zurdos han sido Charly (n=4; 44,44%) y Romie (n=4; 50%), mientras que Julio, Marco, Sara, Toto y Víctor no han presentado ninguna categoría lateralizada hacia la izquierda. Por último, el individuo que ha presentado un mayor número absoluto de patrones ambipreferentes ha sido Sara (9; 90%) y el de menor ha sido Nico (1; 10%). El porcentaje medio de ambipreferencia de la muestra ha sido del 63,72% de las categorías evaluadas.

En relación al análisis de las categorías, tan sólo en 4 de las 10 se ha podido aplicar el test Binomial a los 14 sujetos: alimentación, locomoción, manipulativas y postural. No obstante, en el resto de categorías siempre se ha podido evaluar a más del 70% de la muestra. El 100% de las categorías han presentado sujetos lateralizados (al menos a un individuo), siendo 4,5 el porcentaje medio de individuos lateralizados por categoría. La categoría con un mayor número de sujetos lateralizados ha sido “alimentación” (n=10), y la de menor reposo” (n=1).

Figura 97: Porcentaje de individuos lateralizados en las 10 categorías de comportamiento.

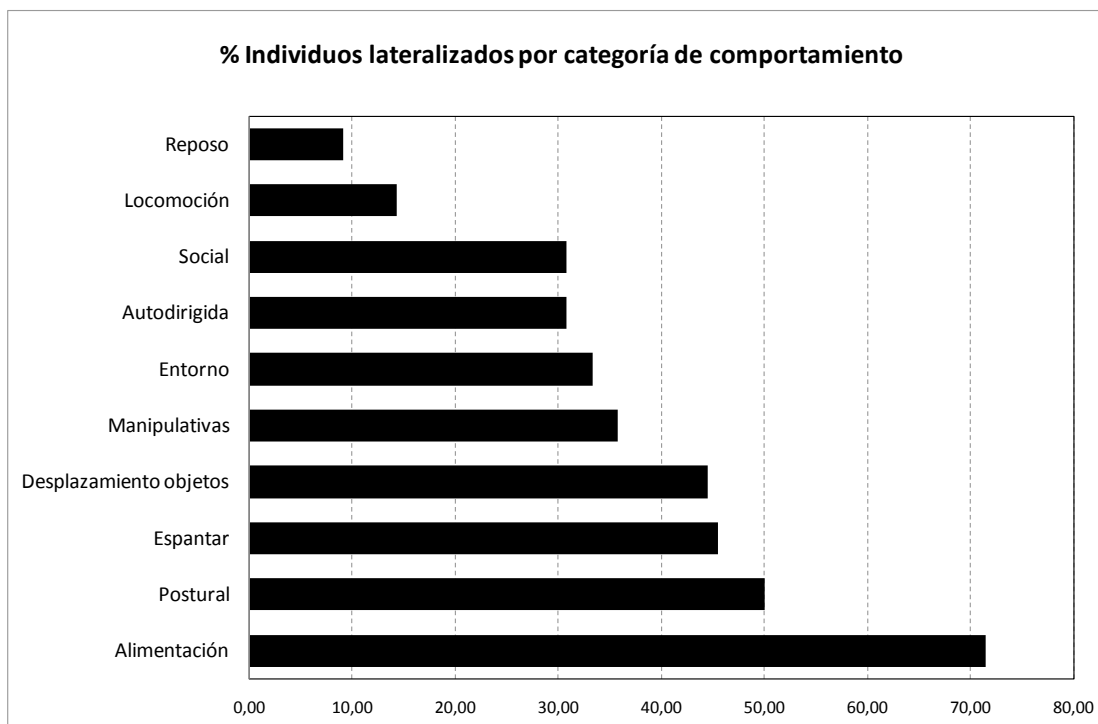
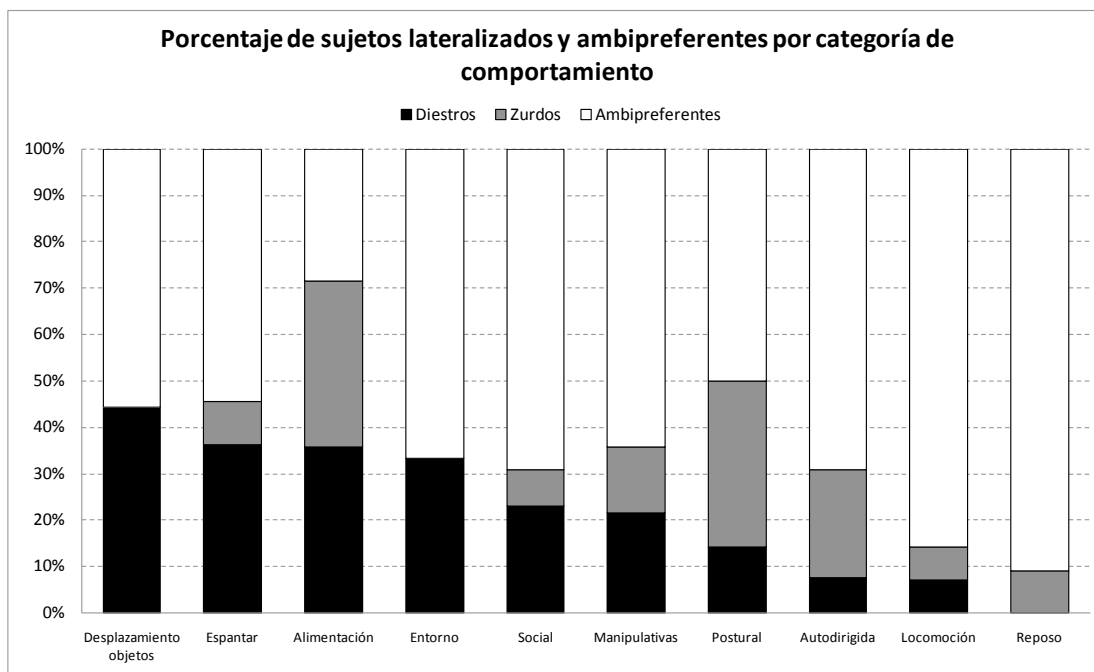


Figura 98: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes según categoría de comportamiento.



En relación a los valores del HI¹⁷⁹ de cada individuo para cada categoría se ha seguido el criterio de $n \geq 6$. No se han encontrado diferencias significativas entre valores de SUMHI y MHI-CLASE (SUMHI=0,055 · MHI-CLASE=0,062; $Z = -0,345$ · $P = 0,730$), aunque sí entre los valores de SUMABSHI y MABSHI-CLASE (SUMABSHI=0,191 · MABSHI=0,245; $Z = -2,354$ · $P = 0,019$). Los valores de MHI-CLASE de la muestra han oscilado de 0,465 a -0,306. Diez de los individuos han obtenidos valores positivos y 4 valores negativos. Éstos han sido calculados a partir de la media de los valores de HI obtenidos por cada sujeto para las 10 categorías de conducta. Los valores de MABSHI-CLASE han oscilado de 0,527 a 0,139. Tan sólo un individuo ha obtenido un valor superior a 0,500. Para la variable preferencia manual no existen preferencias significativas entre individuos diestros, zurdos y ambipreferentes para ABSHI-CLASE (diestros=0,250 · zurdos=0,262 · ambipreferentes=0,168); $KW = 2,219$; $p = 0,330$).

La categoría que ha presentado un valor más elevado de HI ha sido “desplazamiento de objetos” (HI=0,356; datos para 10 sujetos), y la de menor ha sido “reposo” (HI=-0,116; datos para 11 sujetos). En relación a los valores del ABSHI, las que ha presentado un valor

¹⁷⁹ Índice de lateralidad.

más elevado ha sido “desplazamiento de objetos” (ABS_{HI}=0,392; datos para 10 sujetos) y la de menor ha sido “autodirigida” (ABS_{HI}=0,164; datos para 13 sujetos).

No se han encontrado preferencias a nivel poblacional para el valor MHI-CLASE ($t(13)=1,224$; $p=0,243$). La única categoría de comportamiento en la que se han detectado preferencias poblacionales ha sido “desplazamiento de objetos” ($t(7)=2,566$; $p=0,037$), y la categoría “entorno” se encuentra al borde de la significación ($t(8)=2,246$; $p=0,055$).

Tabla 75: Valores del índice de lateralidad de los individuos para las categorías de comportamiento.

Conducta	Evaluados										N	MHl	SD	SE	t	gl	p	Pobl					
	Bongo	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Romie	Sara	Tico									Toni	Toto	Victor	Waty	N lateralizados
1	0,139	-0,294	0,056	-0,114	0,340	0,639	0,262	-0,600	0,389	-0,125	-0,405	-0,047	0,450	0,089	10	0,056	0,35	0,09	0,60	13	0,560	no	
2	0,099	-0,369	0,015	0,053	0,067	0,537	0,061	-0,436	0,107	-0,306	0,059	-0,003	0,146	0,037	4	0,005	0,24	0,06	0,07	13	0,943	no	
3	0,120	0,478	0,078	1,000	0,813	0,813	0,061	-0,436	-0,143	0,290	0,059	-0,003	0,290	0,000	4	0,536	0,39	0,10	2,57	7	0,037	si	
4	0,650	0,548	0,478	-0,057	0,125	0,645	0,061	-0,436	0,227	-0,238	0,250	0,317	0,290	0,000	4	0,239	0,32	0,09	2,246	8	0,055	no*	
5	0,070	-0,420	0,045	-0,176	-0,246	0,642	0,385	-0,069	-0,143	0,223	0,201	0,317	-0,304	0,000	4	0,028	0,32	0,08	0,308	11	0,764	no	
6	0,214	0,091	0,455	-0,016	0,333	0,254	0,385	0,000	-0,256	0,077	0,656	-0,467	0,200	-0,448	5	0,104	0,32	0,09	1,201	13	0,251	no	
7	0,262	-0,162	-0,105	-0,167	0,156	0,680	0,076	-0,500	0,150	-0,045	-0,246	-0,027	0,368	0,172	4	0,044	0,29	0,08	0,562	13	0,584	no	
8	-0,159	-0,275	0,153	-0,013	0,152	-0,313	-0,264	0,193	-0,109	0,037	-0,457	0,015	0,123	0,285	5	-0,045	0,22	0,06	-0,760	13	0,461	no	
9	0,048	-0,273	-0,043	0,043	0,043	0,250	-0,400	-0,500	0,333	-0,419	-0,419	0,231	-0,385	0,000	2	-0,116	0,32	0,08	-1,154	9	0,278	no	
10	0,310	-0,200	0,040	0,021	0,000	0,500	0,429	-0,538	0,000	-0,176	0,100	0,310	0,057	0,057	3	0,066	0,28	0,08	0,841	12	0,417	no	
MHl	0,175	-0,151	0,131	0,059	0,216	0,465	0,117	-0,306	0,056	-0,078	-0,010	-0,016	0,265	-0,050		0,062							
SD	0,21	0,30	0,22	0,36	0,19	0,33	0,31	0,30	0,22	0,22	0,38	0,23	0,11	0,24									
SE	0,03	0,04	0,03	0,05	0,03	0,05	0,05	0,04	0,03	0,03	0,06	0,03	0,02	0,04									

Figura 99: Valores de HI para las categorías de comportamiento.

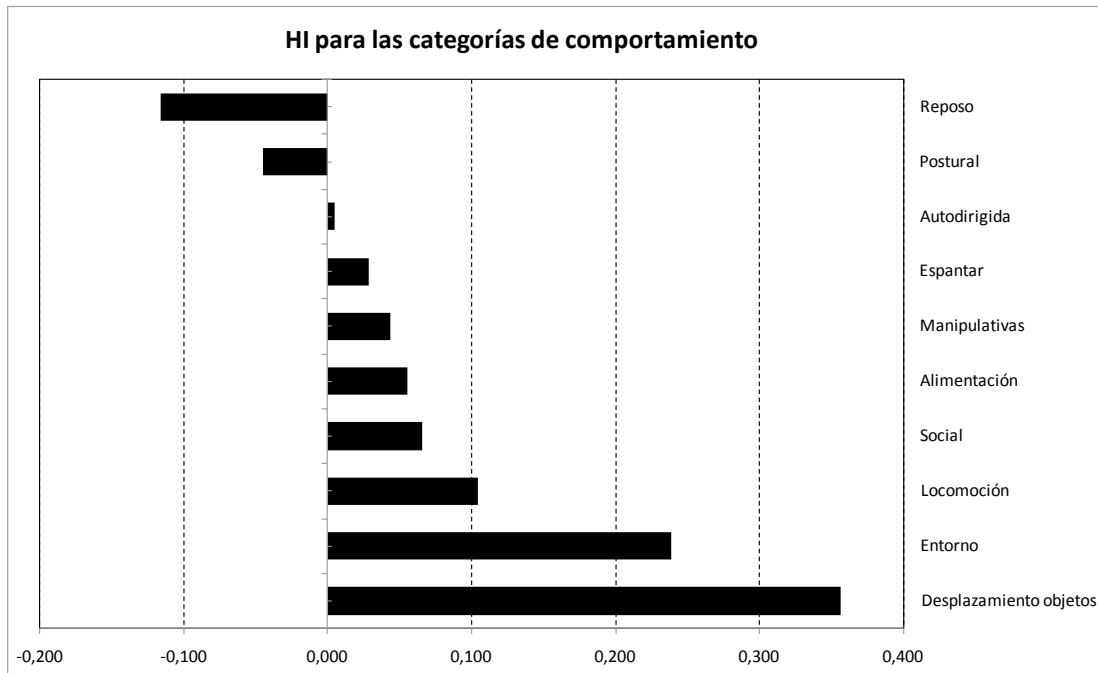
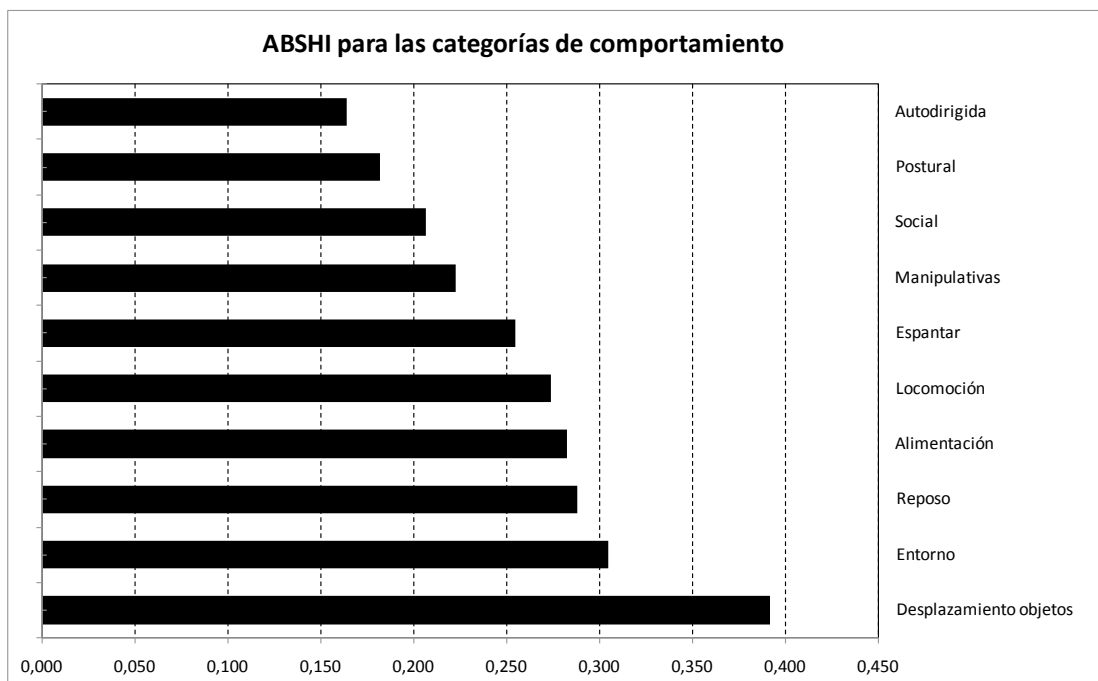


Figura 100: Valores de ABSHI para las categorías de comportamiento.



5.3.1.2. Tipo de manipulación-presión

Del total de respuestas unimanuales realizadas por los individuos, la mayoría han sido manipulaciones sin presión (NMA; 50,59%), seguido de manipulaciones con presión de no precisión (MNP; 35,70%) y, por último, manipulaciones con presión de precisión (MPR; 11,10%). En un 2,61% de los casos no se pudo codificar el tipo de manipulación por falta de visibilidad por parte del observador.

El individuo que ha presentado un mayor porcentaje de manipulaciones sin presión ha sido Toto (70,48%) y el que menos ha sido Pancho (39,77%). El individuo que ha presentado un mayor porcentaje de presión de no precisión ha sido Sara (46,67%), y el que menos ha sido Romie (21,97%). El individuo que ha presentado un mayor porcentaje de presión de precisión ha sido Waty (19,35%), y el que menos ha sido Romie (7,69%).

Tabla 76: Total de respuestas por individuo para cada tipo de manipulación-presión (Unimanual conjunta).

Sujeto	No precisión (MNP)	% MNP	Precisión (MPR)	% MPR	Sin presión (NMA)	% NMA	No visible (MNV)	% MNV	Total
Bongo	828	40,81%	171	8,43%	963	47,46%	67	3,30%	2.029
Charly	597	32,50%	270	14,70%	913	49,70%	57	3,10%	1.837
Julio	294	28,63%	172	16,75%	540	52,58%	21	2,04%	1.027
Junio	526	46,43%	91	8,03%	461	40,69%	55	4,85%	1.133
Marco	793	44,08%	219	12,17%	707	39,30%	80	4,45%	1.799
Nico	816	32,76%	209	8,39%	1.388	55,72%	78	3,13%	2.491
Pancho	1.160	42,40%	427	15,61%	1.088	39,77%	61	2,23%	2.736
Romie	297	21,97%	104	7,69%	930	68,79%	21	1,55%	1.352
Sara	546	46,67%	117	10,00%	483	41,28%	24	2,05%	1.170
Tico	593	44,22%	127	9,47%	582	43,40%	39	2,91%	1.341
Toni	296	26,52%	103	9,23%	702	62,90%	15	1,34%	1.116
Toto	491	21,44%	166	7,25%	1.614	70,48%	19	0,83%	2.290
Víctor	217	42,89%	58	11,46%	227	44,86%	4	0,79%	506
Waty	323	33,79%	185	19,35%	421	44,04%	27	2,82%	956
Total	7.777	35,70%	2.419	11,10%	11.019	50,59%	568	2,61%	21.783

De acuerdo con los cálculos del test Binomial de los 14 individuos de la muestra, y teniendo en cuenta los diferentes tipos de manipulación, la distribución de sujetos lateralizados y no lateralizados ha quedado de la siguiente manera:

- **Manipulación sin presión:** 8 sujetos lateralizados (57,14%) y 6 sujetos no lateralizados (42,86%). De los individuos lateralizados, 5 (35,71%) han sido clasificados como diestros, y 3 (21,43%) como zurdos. No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2(1, n=14)=0,286$; $p=0,593$).
- **Presión de no precisión:** 11 sujetos lateralizados (78,57%) y 3 sujetos no lateralizados (21,43%). De los individuos lateralizados, 7 (50%) han sido clasificados como diestros, y 4 (28,57%) como zurdos. Se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2(1, n=14)=4,571$; $p=0,033$), aunque no entre el número de sujetos diestros y zurdos ($\chi^2(1, n=11)=0,818$ $p=0,366$).
- **Presión de precisión:** 10 sujetos lateralizados (71,43%) y 4 sujetos no lateralizados (28,57%). De los individuos lateralizados, 6 (42,86%) han sido clasificados como diestros, y 4 (28,57%) como zurdos. No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2(1, n=14)=2,571$; $p=0,109$).

En relación a los valores del HI y ABSHI de los 14 individuos de la muestra y teniendo en cuenta los diferentes tipos de manipulación, hemos hallado los siguientes datos (éstos han sido calculados a partir de la suma total de respuestas obtenidas por los sujetos en las 46 conductas):

- **Manipulación sin presión:** los valores de HI han oscilado de 0,463 a -0,402. Nueve sujetos han presentado valores positivos y 5 valores negativos. El valor medio del HI para este tipo de manipulación ha sido 0,041. Los valores de ABSHI han oscilado de 0,463 a 0,011. El valor medio del ABSHI para este tipo de manipulación ha sido 0,145. El test t de

una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para el HI en este tipo de manipulación ($t(13)=0,738$; $p= 0,474$).

- **Preñión de no precisión:** los valores de HI han oscilado de 0,571 a -0,515. Nueve sujetos han presentado valores positivos y 5 valores negativos. El valor medio del HI para este tipo de manipulación ha sido 0,064. Los valores de ABSHI han oscilado de 0,571 a 0,035. El valor medio del ABSHI para este tipo de manipulación ha sido 0,234. El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para el HI en este tipo de manipulación ($t(13)=0,850$; $p= 0,411$).
- **Preñión de precisión:** los valores de HI han oscilado de 0,895 a -0,827. Nueve sujetos han presentado valores positivos y 5 valores negativos. El valor medio del HI para este tipo de manipulación ha sido -0,025. Los valores de ABSHI han oscilado de 0,895 a 0,011. El valor medio del ABSHI para este tipo de manipulación ha sido 0,400. El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para el HI en este tipo de manipulación ($t(13)=0,850$; $p= 0,411$). El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para el HI en este tipo de manipulación ($t(14)= -0,178$; $p= 0,861$).

No se han detectado diferencias entre los tres tipos de manipulación en relación al HI ($F(2, N=14)=1,857$; $p=0,395$), y éstos han estado altamente correlacionados ([MNP x MPR, $R_s=0,780$; $P=0,001$] · [MNP x NMA, $R_s=0,648$; $P=0,012$] · [NMA x MPR, $R_s=0,824$; $P=0,000$]). En cuanto al ABSHI, sí se han detectado diferencias entre las tres manipulaciones ($F(2, N=14)=9,000$; $p=0,011$). Éstas diferencias se han encontrado entre MPR y NMA ($Z= -2,794$; $P=0,005$), aunque no entre MNP y MPR ($Z= -1,726$; $P= 0,084$), ni entre MNP y NMA ($Z= -1,852$; $P= 0,064$), aún estando al borde de la significación. No obstante, no ha existido una correlación significativa entre los valores MNP x MPR ($R_s=0,314$; $P=0,274$), ni entre MNP x NMA ($R_s=0,204$; $P=0,483$), aunque sí entre los valores de MPR x NMA ($R_s=0,587$; $P=0,027$).

Tampoco se han detectado diferencias significativas entre los valores de HI de los tres tipos de manipulación si los comparamos con los valores globales del HI (HI46), y en

relación al ABSHI las únicas diferencias las encontramos en la comparación del ABSHI global (ABSHI46) y el ABSHI de MPR ((Z= -2,291; P= 0,022).

Figura 101: Valores de ABSHI según el tipo de manipulación-
presión.

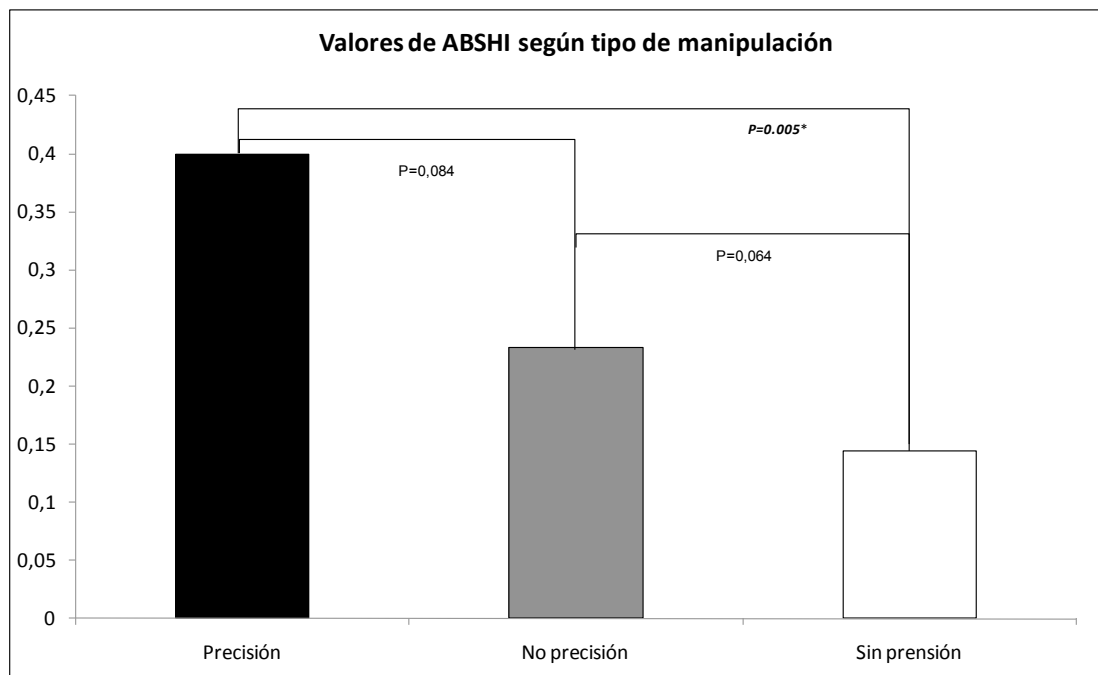


Tabla 77: Valores de HI y ABSHI según los diferentes tipos de manipulación (unimanual-conjunta).

Individuo	Prensión de no precisión			Prensión de precisión			Manipulación sin prensión		
	HI	ABSHI	Pref	HI	ABSHI	Pref	HI	ABSHI	Pref
Bongo	0,152	0,152	R	0,216	0,216	R	0,099	0,099	R
Charly	0,072	0,072	A	-0,696	0,696	L	-0,402	0,402	L
Julio	0,095	0,095	A	0,035	0,035	A	0,011	0,011	A
Junio	-0,106	0,106	L	-0,011	0,011	A	-0,015	0,015	A
Marco	0,317	0,317	R	0,425	0,425	R	0,030	0,030	A
Nico	0,571	0,571	R	0,895	0,895	R	0,463	0,463	R
Pancho	0,253	0,253	R	0,138	0,138	R	0,090	0,090	R
Romie	-0,515	0,515	L	-0,692	0,692	L	-0,151	0,151	L
Sara	0,231	0,231	R	0,504	0,504	R	0,077	0,077	A
Tico	-0,035	0,035	A	-0,827	0,827	L	-0,137	0,137	L
Toni	-0,304	0,304	L	-0,748	0,748	L	-0,020	0,020	A
Toto	-0,226	0,226	L	0,169	0,169	R	0,131	0,131	R
Víctor	0,272	0,272	R	0,172	0,172	A	0,348	0,348	R
Waty	0,121	0,121	R	0,070	0,070	A	0,050	0,050	A
media	0,064	0,234		-0,025	0,400		0,041	0,145	
n total			14			14			14
n° lateralizados			11			10			8
n° Diestros			7			6			5
n° Zurdos			4			4			3
n° Ambipref			3			4			6
% lateralizados			78,57%			71,43%			57,14%
% Diestros			50,00%			42,86%			35,71%
% Zurdos			28,57%			28,57%			21,43%
% Ambipref			21,43%			28,57%			42,86%

Teniendo en cuenta la variable preferencia manual (diestros, zurdos o ambipreferentes) en relación al ABSHI, según el tipo de manipulación, los resultados indican que:

- **Manipulación sin prensión:** se han detectado diferencias significativas según la preferencia manual (diestros = 0,226· zurdos = 0,230· ambipreferentes = 0,033; KW=9,790; p=0,007). Éstas se encuentran entre diestro y ambipreferente (p=0,004) y entre zurdo y ambipreferente (p=0,024), pero no entre diestros y zurdos (p=0,571).
- **Prensión de no precisión:** se han detectado diferencias significativas según la preferencia manual (diestros = 0,274· zurdos = 0,288· ambipreferentes = 0,067; KW=6,622; p=0,036). Éstas se encuentran entre diestro y ambipreferente (p=0,017) y entre zurdo y ambipreferente (p=0,05), pero no entre diestros y zurdos (p=0,927).

- **Prensión de precisión:** se han detectado diferencias significativas según la preferencia manual (diestros = 0,391· zurdos = 0,741· ambipreferentes = 0,072; KW=8,324; p=0,016). Éstas se encuentran entre diestro y ambipreferente (p=0,038) y entre zurdo y ambipreferente (p=0,029), pero no entre diestros y zurdos (p=0,114).

En la tabla 78 se muestran los resultados de la prueba Binomial en relación al número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según el tipo de manipulación. Se han podido evaluar 178 casos¹⁸⁰ para MNP, 66 casos para MPR y 172 casos para NMA. De los 416 casos evaluados (de la combinación de sujetos, conductas y tipo de manipulación), el 39,42% han estado lateralizados, mayoritariamente hacia la derecha (24,52%). Del total de casos evaluados, MPR ha sido el tipo de manipulación que ha presentado un mayor porcentaje de lateralizados, seguido de NMA y MNP. El mayor porcentaje de casos lateralizados hacia la derecha lo encontramos de nuevo en MPR, seguido de NMA y MNP.

Se han detectado diferencias significativas entre el número lateralizados (diestros, zurdos o ambipreferentes) para cada tipo de manipulación (χ^2 (4,n=416)=20,853; p=0,000). Si analizamos el valor de los residuos ajustados, vemos que existe un patrón de activación entre MNP y ambipreferentes (RA=2,7), entre MPR y zurdos (RA=3,5), y un patrón de inhibición entre MPR y ambipreferentes (RA= -4,1).

¹⁸⁰ Entendemos por “caso” la combinación de sujetos x conductas, en aquellos casos en los que las respuestas de un individuo para una conducta según el tipo de manipulación es de al menos 6.

Tabla 78: Número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según el tipo de manipulación (unimanual-conjunta).

		Prensión de no precisión	Prensión de precisión	Manipulación sin prensión	Total
Bongo	R	5	4	6	15
	L	1	0	1	2
	A	12	2	11	25
	Total lateralizadas	6	4	7	17
Charly	R	2	0	0	2
	L	1	5	8	14
	A	6	0	3	9
	Total lateralizadas	3	5	8	16
Juanito	R	0	0	2	2
	L	1	0	0	1
	A	9	3	12	24
	Total lateralizadas	1	0	2	3
Julio	R	0	0	2	2
	L	1	1	1	3
	A	11	3	10	24
	Total lateralizadas	1	1	3	5
Marco	R	4	3	1	8
	L	0	0	0	0
	A	10	1	11	22
	Total lateralizadas	4	3	1	8
Nico	R	14	6	10	30
	L	0	0	1	1
	A	6	1	6	13
	Total lateralizadas	14	6	11	31
Pancho	R	6	3	5	14
	L	0	1	1	2
	A	7	3	5	15
	Total lateralizadas	6	4	6	16
Romie	R	0	0	1	1
	L	4	4	5	13
	A	5	1	3	9
	Total lateralizadas	4	4	6	14
Sara	R	2	2	2	6
	L	0	0	0	0
	A	13	2	11	26
	Total lateralizadas	2	2	2	6
Tico	R	1	0	2	3
	L	2	5	5	12
	A	11	0	6	17
	Total lateralizadas	3	5	7	15
Toni	R	0	0	4	4
	L	5	3	2	10
	A	6	0	3	9
	Total lateralizadas	5	3	6	14
Toto	R	0	2	2	4
	L	4	0	0	4
	A	8	3	9	20
	Total lateralizadas	4	2	2	8
Víctor	R	2	1	4	7
	L	0	0	0	0
	A	7	3	5	15
	Total lateralizadas	2	1	4	7
Waty	R	2	1	1	4
	L	0	0	0	0
	A	10	3	11	24
	Total lateralizadas	2	1	1	4
Total	R	38	22	42	102
	L	19	19	24	62
	A	121	25	106	252
	Total lateralizadas	57	41	66	164
% conductas lateralizadas sobre evaluado					
	% R	21,35%	33,33%	24,42%	
	% L	10,67%	28,79%	13,95%	
	% A	67,98%	37,88%	61,63%	
	% lateralizadas	32,02%	62,12%	38,37%	
	conductas evaluadas	178	66	172	416

En la tabla 79 podemos observar los valores de HI y ABSHI para cada una de las conductas que se han evaluado¹⁸¹. Globalmente, tan sólo 17 de las 46 conductas han podido ser incluidas en este análisis: 10 conductas para MNP, 2 para MPR, y 10 para NMA. Para cada tipo de manipulación se ha calculado un valor alternativo de promedio de HI (HI17¹⁸²) y ABSHI (ABSHI17¹⁸³). Para MNP, tanto entre los valores de HI (0,064) y HI17 (0,072) [Z= -0,408; p= 0,683], como entre ABSHI (0,224) y ABSHI17 (0,335) [Z= -1,664; p= 0,096] no se han detectado diferencias significativas. Para MPR, tanto entre los valores de HI (-0,025) y HI17 (0,032) [Z= -0,094; p= 0,925], como entre ABSHI (0,400) y ABSHI17 (0,446) [Z= -0,094; p= 0,925] no se han detectado diferencias significativas. Para NMA, entre los valores de HI (0,041) y HI17 (0,075) [Z= -0,596; p= 0,551] no se han detectado diferencias significativas, aunque sí entre ABSHI (0,145) y ABSHI17 (0,330) [Z= -2,542; p= 0,011].

Tabla 79: Valores de HI y ABSHI para las diferentes conductas según el tipo de manipulación (unimanual-conjunta).

CONDUCTA	Prensión de no precisión			Prensión de precisión			Manipulación sin prensión		
	HI17	ABSHI17	N	HI17	ABSHI17	N	HI17	ABSHI17	N
1 Dejar caer	-0,049	0,451	7						
2 Caminar-inicio de marcha							0,073	0,381	13
3 Cambiar de mano	0,192	0,280	9						
4 Cambio de postura							-0,040	0,184	14
5 Cruzar brazos							0,023	0,339	8
6 Comer	0,067	0,258	14	0,022	0,440	14	0,148	0,567	13
7 Conducta dirigida al entorno	0,489	0,489	7						
8 Escarbar							0,188	0,420	12
9 Espantar							0,048	0,256	12
10 Fregarse	-0,166	0,373	10				-0,028	0,214	14
11 Hurgar							0,128	0,368	13
12 Manipulación de objetos	0,271	0,405	10						
13 Rascarse	0,074	0,507	9				0,092	0,237	14
14 Recolectar	0,126	0,301	14						
15 Recoger del cuerpo	-0,087	0,165	14	0,037	0,476	13			
16 Conducta autodirigida							0,154	0,382	7
17 Coger	0,171	0,343	12						
Promedio	0,065	0,349	14	0,037	0,476	14	0,079	0,291	14

¹⁸¹ Tan sólo se han incluido en el análisis aquellas conductas con 6 respuestas o más y que han podido ser evaluadas para al menos el 50% de la muestra.

¹⁸² Índice medio de lateralidad de aquellas conductas con un mínimo de 6 respuestas.

¹⁸³ Índice medio de lateralidad absoluto de aquellas conductas con un mínimo de 6 respuestas.

En la presión de no precisión, la conducta con un valor de HI más elevado ha sido EDB¹⁸⁴ (0,489; datos para 7 sujetos), y la de un valor menor FRE¹⁸⁵ (-0,166; datos para 10 sujetos). La conducta con una ABSHI más elevado ha sido RAS¹⁸⁶ (0,507; datos para 9 sujetos), y la de menor REG¹⁸⁷ (0,165; datos para 14 sujetos). Tan sólo se han detectado preferencias a nivel poblacional para “conducta dirigida al entorno” durante la presión de no precisión (Tabla 80), mientras que la conducta “manipulación de objetos” se encuentra al borde de la significación ($p=0,077$).

Tabla 80: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas con presión de no precisión.

Conducta	N sujetos	Valor HI	Desviación típica	Valor de t	GL ¹⁸⁸	Sig p ¹⁸⁹	Pob ¹⁹⁰
Comer	14	0,067	0,318	0,785	13	0,447	no
Recolectar	14	0,126	0,325	1,447	13	0,171	no
Recoger del cuerpo	14	-0,087	0,247	-1,314	13	0,211	no
Coger	12	0,171	0,388	1,528	11	0,155	no
Manipulación objetos	10	0,271	0,430	1,994	9	0,077	no*
Fregarse	9	-0,140	0,420	-1,002	8	0,345	no
Rascarse	9	0,074	0,626	0,356	8	0,731	no
Cambiar de mano	8	0,119	0,271	1,243	7	0,254	no
Dejar caer	7	-0,049	0,620	-0,207	6	0,842	no
Conducta dirigida al entorno	7	0,489	0,205	6,298	6	0,001	si

En la presión de precisión, la conducta con un valor de HI más elevado ha sido REG (0,037; datos para 13 sujetos), y la de un valor menor EAT¹⁹¹ (0,022; datos para 14 sujetos). La conducta con una ABSHI más elevado ha sido REG (0,476; datos para 13 sujetos), y la de menor EAT (0,440; datos para 14 sujetos). No se han detectados preferencias a nivel poblacional para ninguna conducta durante la presión de precisión (Tabla 81).

¹⁸⁴ Conducta dirigida al entorno.

¹⁸⁵ Fregarse.

¹⁸⁶ Rascarse.

¹⁸⁷ Recoger de una parte del cuerpo.

¹⁸⁸ Grados de libertad.

¹⁸⁹ Probabilidad de la significación de p .

¹⁹⁰ Asimetría a nivel poblacional.

¹⁹¹ Comer.

Tabla 81: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas con presión de precisión.

Conducta	N sujetos	Valor HI	Desviación típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
Comer	14	0,022	0,540	0,151	13	0,882	no
Recoger del cuerpo	13	0,037	0,564	0,234	12	0,819	no

En la manipulación sin presión, la conducta con un valor de HI más elevado ha sido ESC¹⁹² (0,188; datos para 12 sujetos), y la de un valor menor CPO¹⁹³ (-0,040; datos para 14 sujetos). La conducta con una ABSHI más elevado ha sido EAT (0,567; datos para 13 sujetos), y la de menor CPO (0,184; datos para 14 sujetos). No se han detectado preferencias a nivel poblacional para ninguna conducta durante la manipulación sin presión (Tabla 82).

Tabla 82: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas con manipulación sin presión.

Medida	N sujetos	Valor HI	Desviación típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
Caminar-inicio de marcha	13	0,073	0,448	0,591	12	0,565	no
Cambio de postura	14	-0,040	0,225	-0,660	13	0,521	no
Cruzar brazos	8	0,023	0,456	0,142	7	0,891	no
Comer	13	0,148	0,627	0,850	12	0,412	no
Escarbar	12	0,188	0,477	1,366	11	0,199	no
Espantar	12	0,048	0,322	0,519	11	0,614	no
Fregarse	14	-0,028	0,259	-0,410	13	0,689	no
Hurgar	13	0,128	0,474	0,974	12	0,349	no
Rascarse	14	0,092	0,282	1,218	13	0,245	no
Conducta autodirigida	7	0,154	0,491	0,829	6	0,439	no

Teniendo en cuenta la única conducta que ha podido ser evaluada con los tres tipos de manipulación, los resultados de la ANOVA de *Friedman* para la conducta de EAT nos indican que no existen diferencias significativas entre los valores de HI ($F(2, n=13)=1,077; p=0,584$). Entre los valores de ABSHI para EAT sí que se han detectado diferencias significativas entre los tres tipos de manipulación ($F(2, n=13)=7,538;$

¹⁹² Escarbar.

¹⁹³ Cambio de postura-reajuste postural.

$p=0,023$). Estas diferencias se encuentran entre MNP y MPR ($Z=-2,229$; $P=0,026$) y entre MNP y NMA ($Z=-2,830$; $P=0,005$), aunque no se manifiestan entre MPR y NMA ($Z=-1,293$; $P=0,196$).

5.3.1.3. Tipo de postura

Del total de respuestas unimanuales realizadas por los individuos, la mayoría se han realizado en la postura sentado (74,12%), seguido de las posturas cuadrúpedo (19,69%), estirado (4%), y otro tipo de posturas (2,19% [bipedismo, bipedismo asistido, braquiación, colgado]). De cara al análisis tan sólo se han tenido en cuenta las tres primeras posturas: sentado (SIT), cuadrúpedo (QUA) y estirado (EST).

El individuo que ha presentado un mayor porcentaje de respuestas en postura sentado ha sido Pancho (85,34%) y el de menor ha sido Víctor (65,22%). El individuo que ha presentado un mayor porcentaje de respuestas en postura cuadrúpedo ha sido Nico (25,01%) y el de menor ha sido Toni (10,57%). El individuo que ha presentado un mayor porcentaje de respuestas en postura estirado ha sido Nico (20,11%) y el de menor ha sido Romie (0%).

Tabla 83: Total de respuestas por individuo para cada tipo de postura (unimanual-conjunta).

<i>Individuo</i>	<i>Sentado</i>		<i>Cuadrúpedo</i>		<i>Estirado</i>		<i>Otros</i>		<i>Total general</i>
	<i>N</i>	<i>%</i>	<i>N</i>	<i>%</i>	<i>N</i>	<i>%</i>	<i>N</i>	<i>%</i>	
Bongo	1.445	71,22%	466	22,97%	46	2,27%	72	3,55%	2.029
Charly	1.496	81,44%	222	12,08%	89	4,84%	30	1,63%	1.837
Julio	774	75,37%	192	18,70%	49	4,77%	12	1,17%	1.027
Juanito	555	48,98%	425	37,51%	21	1,85%	132	11,65%	1.133
Marco	1.200	66,70%	560	31,13%	19	1,06%	20	1,11%	1.799
Nico	1.302	52,27%	623	25,01%	501	20,11%	65	2,61%	2.491
Pancho	2.335	85,34%	355	12,98%	33	1,21%	13	0,48%	2.736
Romie	1.084	80,18%	267	19,75%		0,00%	1	0,07%	1.352
Sara	892	76,24%	200	17,09%	28	2,39%	50	4,27%	1.170
Tico	1.115	83,15%	186	13,87%	16	1,19%	24	1,79%	1.341
Toni	991	88,80%	118	10,57%	7	0,63%	0	0,00%	1.116
Toto	1.932	84,37%	328	14,32%	30	1,31%	0	0,00%	2.290
Víctor	330	65,22%	161	31,82%	1	0,20%	14	2,77%	506
Waty	694	72,59%	185	19,35%	32	3,35%	45	4,71%	956
Total general	16.145	74,12%	4288	19,69%	872	4,00%	478	2,19%	21.783

De acuerdo a los cálculos del test Binomial de los 14 individuos de la muestra y teniendo en cuenta los diferentes tipos de postura, la distribución de los sujetos lateralizados y no lateralizados ha quedado de la siguiente manera:

- **Sentado:** 12 sujetos lateralizados (85,71%) y 2 sujetos no lateralizados (14,29%). De los individuos lateralizados, 8 han sido clasificado como diestros (57,14%) y 4 como zurdos (28,57%). Se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=14)=7,143 p=0,008), aunque no entre el número de sujetos diestros y zurdos (χ^2 (1, n=12)=1,333 p=0,248).
- **Cuadrúpedo:** 10 sujetos lateralizados (71,43%) y 4 sujetos no lateralizados (28,57%). De los individuos lateralizados, 8 han sido clasificado como diestros (57,14%) y 2 como zurdos (14,29%). No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=14)=2,571 p=0,109), ni entre el número de sujetos diestros y zurdos (χ^2 (1, n=10)=3,600 p=0,058), aunque se encuentra al borde de la significación.
- **Estirado:** 3 sujetos lateralizados (25%) y 9 sujetos no lateralizados (75%). De los individuos lateralizados, 3 han sido clasificado como diestros (25%) y ninguno como zurdo (0%). No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=12)=3,000 p=0,083).

En relación a los valores del HI y ABSHI de los 14 individuos de la muestra y teniendo en cuenta los diferentes tipos de posturas, hemos hallado los siguientes datos (calculados a partir de la suma total de respuestas obtenidas por los sujetos en las 46 conductas):

- **Sentado:** los valores de HI han oscilado de 0,499 a -0,349. Diez sujetos han presentado valores positivos y 4 valores negativos. El valor medio del HI para esta postura ha sido 0,047. Los valores de ABSHI han oscilado de 0,499 a 0,008. El valor medio del ABSHI para esta postura ha sido 0,210.

El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para el HI en esta postura ($t(13)=0,686$; $p=0,504$).

- **Cuadrúpedo:** los valores de HI han oscilado de 0,437 a -0,243. Diez sujetos han presentado valores positivos y 4 valores negativos. El valor medio del HI para esta postura ha sido 0,118. Los valores de ABSHI han oscilado de 0,437 a 0,019. El valor medio del ABSHI para esta postura ha sido 0,206. El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para el HI en esta postura ($t(13)=2,061$; $p=0,060$), aunque se encuentra al borde de la significación estadística.
- **Estirado:** los valores de HI han oscilado de 1,000 a -0,158. Ocho sujetos han presentado valores positivos y 4 valores negativos. El valor medio del HI para esta postura ha sido 0,192. Los valores de ABSHI han oscilado de 1 a 0. El valor medio del ABSHI para esta postura ha sido 0,278. El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para el HI en esta postura ($t(13)=1,7946$; $p=0,100$).

No se han detectado diferencias entre los tres tipos de postura en relación al HI ($F(2, N=12)=1,167$; $p=0,558$). Sin embargo, los valores no están correlacionados entre ellos ([SIT x QUA, $R_s=0,385$; $P=0,175$] · [SIT x EST, $R_s=-0,102$; $P=0,753$] · [QUA x EST, $R_s=0,389$; $P=0,212$]). En cuanto al ABSHI no se han detectado diferencias entre las tres posturas ($F(2, N=12)=0,167$; $p=0,820$). Los valores del ABSHI para cada postura tampoco están correlacionados entre ellos: ([SIT x QUA, $R_s=0,235$; $P=0,418$] · [SIT x EST, $R_s=0,186$; $P=0,564$] · [QUA x EST, $R_s=0,221$; $P=0,491$]).

Tampoco se han encontrado diferencias significativas entre los valores de HI de los tres tipos de postura si los comparamos con los valores globales del HI (HI46¹⁹⁴), ni en relación al ABSHI.

Teniendo en cuenta la variable preferencia manual (diestros, zurdos o ambipreferentes) en relación al ABSHI, según el tipo de postura, los resultados indican que:

¹⁹⁴ Índice de lateralidad medio para las 46 conductas evaluadas en “unimanual-conjunta”.

- **Sentado:** no se han detectado diferencias significativas según la preferencia manual (diestros = 0,222· zurdos = 0,285· ambipreferentes = 0,010; KW=5,571; p=0,062). No obstante, se han detectado entre diestros y ambipreferentes (p=0,037), pero no entre diestros y zurdos (p=0,308), ni entre zurdos y ambipreferentes (p=0,064).
- **Cuadrúpedo:** se han detectado diferencias significativas según la preferencia manual (diestros = 0,268· zurdos = 0,215· ambipreferentes = 0,076; KW=8,036; p=0,018). Éstas se han detectado entre diestros y ambipreferentes (p=0,007) pero no entre diestros y zurdos (p=0,794), ni entre zurdos y ambipreferentes (p=0,064).
- **Estirado:** se han detectado diferencias significativas según la preferencia manual (diestros = 0,717· ambipreferentes = 0,132 ; U=0; p=0,012).

Tabla 84: Valores de HI y ABSHI según los diferentes tipos de postura (unimanual-conjunta).

Individuo	Sentado			Cuadrúpedo			Estirado		
	HI	ABSHI	Pref	HI	ABSHI	Pref	HI	ABSHI	Pref
BONGO	0,113	0,113	R	0,210	0,210	R	0,348	0,348	R
CHARLY	-0,334	0,334	L	-0,243	0,243	L	0,191	0,191	A
JULIO	0,008	0,008	A	0,167	0,167	R	-0,143	0,143	A
JUANITO	0,013	0,013	A	-0,186	0,186	L	-0,143	0,143	A
MARCO	0,265	0,265	R	0,125	0,125	R	-0,158	0,158	A
NICO	0,499	0,499	R	0,416	0,416	R	0,804	0,804	R
PANCHO	0,141	0,141	R	0,437	0,437	R	0,091	0,091	A
ROMIE	-0,349	0,349	L	0,019	0,019	A			
SARA	0,283	0,283	R	-0,120	0,120	A	-0,071	0,071	A
TICO	-0,220	0,220	L	0,194	0,194	R	0,000	0,000	A
TONI	-0,237	0,237	L	0,356	0,356	R	1,000	1,000	R
TOFO	0,073	0,073	R	-0,061	0,061	A	0,200	0,200	A
VICTOR	0,327	0,327	R	0,242	0,242	R			
WATY	0,078	0,078	R	0,103	0,103	A	0,188	0,188	A
media	0,047	0,210		0,118	0,206		0,192	0,278	
n total			14			14			12
n° lateralizados			12			10			3
n° Diestros			8			8			3
n° Zurdos			4			2			
n° Ambipref			2			4			9
% lateralizados			85,71%			71,43%			25,00%
% Diestros			57,14%			57,14%			25,00%
% Zurdos			28,57%			14,29%			0,00%
% Ambipref			14,29%			28,57%			75,00%

En la tabla 85 se muestran los resultados de la prueba Binomial en relación al número de conductas en las que los sujetos han estado lateralizados según el tipo de postura. Se han podido evaluar 226 casos para SIT, 157 casos para QUA y 42 casos para EST. De los 425

casos evaluados (de la combinación de sujetos, conductas y tipo de postura), el 35,06% han estado lateralizados, mayoritariamente hacia la derecha (23,29%). Del total de casos evaluados, SIT es la postura que ha presentado un porcentaje mayor de individuos lateralizados, seguida de QUA y EST. El mayor porcentaje de casos lateralizados hacia la derecha lo encontramos en EST, seguido de SIT y QUA.

Se han detectado diferencias significativas entre el número de lateralizados (diestros, zurdos o ambipreferentes) para cada tipo de manipulación ($\chi^2 (4,n=425)=16,150$ $p=0,003$). Analizando el valor de los residuos ajustados se ha observado que existe un patrón de activación entre SIT y zurdos (AR=3,4), entre QUA y ambipreferente (AR=2,3) y entre EST y diestros (AR=2); y un patrón de inhibición entre SIT y ambipreferente (AR= -2), QUA y zurdos (AR= -2,3) y entre EST y zurdos (AR=-2).

Tabla 85: Número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según el tipo de postura (unimanual conjunta).

		Sentado	Cuadrúpedo	Estirado	Total
Bongo	R	5	4	1	10
	L	2	1	0	3
	A	15	14	2	31
Total lateralizadas		7	5	1	13
Charly	R	1	0	0	1
	L	10	3	0	13
	A	5	4	4	13
Total lateralizadas		11	3	0	14
Juanito	R	2	0	0	2
	L	0	3	0	3
	A	13	12	1	26
Total lateralizadas		2	3	0	5
Julio	R	1	4	0	5
	L	2	0	0	2
	A	12	8	4	24
Total lateralizadas		3	4	0	7
Marco	R	3	3	0	6
	L	0	0	1	1
	A	11	10	1	22
Total lateralizadas		3	3	1	7
Nico	R	14	8	12	34
	L	1	1	0	2
	A	3	12	1	16
Total lateralizadas		15	9	12	36
Pancho	R	8	5	1	14
	L	2	0	0	2
	A	8	4	2	14
Total lateralizadas		10	5	1	16
Romie	R	0	0	0	0
	L	9	0	0	9
	A	5	6	0	11
Total lateralizadas		9	0	0	9
Sara	R	5	0	0	5
	L	0	0	0	0
	A	12	11	3	26
Total lateralizadas		5	0	0	5
Tico	R	3	2	0	5
	L	6	0	0	6
	A	8	8	2	18
Total lateralizadas		9	2	0	11
Toni	R	3	4	1	8
	L	5	2	0	7
	A	7	0	0	7
Total lateralizadas		8	6	1	15
Toto	R	2	0	0	2
	L	1	1	0	2
	A	11	8	3	22
Total lateralizadas		3	1	0	4
Victor	R	2	2	0	4
	L	0	0	0	0
	A	12	7	0	19
Total lateralizadas		2	2	0	4
Waty	R	2	1	0	3
	L	0	0	0	0
	A	15	9	3	27
Total lateralizadas		2	1	0	3
Total	R	51	33	15	99
	L	38	11	1	50
	A	137	113	26	276
Total lateralizadas		89	44	16	149
% conductas lateralizadas sobre evaluado					
	% R	22,57%	21,02%	35,71%	
	% L	16,81%	7,01%	2,38%	
	% A	60,62%	71,97%	61,90%	
% lateralizadas		39,38%	28,03%	38,10%	
conductas evaluadas		226	157	42	425

En la tabla 86 podemos observar los valores de HI y ABSHI para cada una de las conductas que se han evaluado. Globalmente, tan sólo 18 de las 46 conductas han podido ser incluidas en este análisis: 17 conductas para SIT, 9 para QUA, y 1 para EST. Para cada tipo de postura se ha calculado un valor alternativo de promedio de HI (HI18¹⁹⁵) y ABSHI (ABSHI18¹⁹⁶). Para SIT, no se han detectado diferencias entre los valores de HI (0,047) y HI18 (0,060) [Z= -0,031; p= 0,975], pero sí entre ABSHI (0,210) y ABSHI18 (0,329) [Z= -2,103; p= 0,035]. Para QUA, tanto entre los valores de HI (0,118) y HI18 (0,107) [Z= -0,220; p= 0,826], como entre ABSHI (0,206) y ABSHI18 (0,306) [Z= -1,664; p= 0,096] no se han detectado diferencias significativas. Para EST, tanto entre los valores de HI (0,192) y HI18 (0,083) [Z= -0,169; p= 0,866], como entre ABSHI (0,278) y ABSHI18 (0,388) [Z= -1,690; p= 0,091] no se han detectado diferencias significativas.

Tabla 86: Valores de HI y ABSHI para las diferentes conductas según el tipo de postura (unimanual-conjunta).

CONDUCTA	Sentado			Cuadrúpedo			Estirado		
	HI	ABSHI	N	HI	ABSHI	N	HI	ABSHI	N
1 Rascarse	0,071	0,268	14	0,086	0,192	8	0,083	0,388	9
2 Cambio de postura	-0,045	0,183	14	-0,086	0,264	14			
3 Comer	0,049	0,311	14	0,147	0,273	14			
4 Recolectar	-0,114	0,453	11	0,167	0,278	11			
5 Escarbar	0,185	0,556	12	0,199	0,284	8			
6 Fregarse	-0,041	0,226	14	0,131	0,301	12			
7 Espantar	0,002	0,280	12	0,109	0,341	9			
8 Coger	0,224	0,262	9	0,235	0,355	8			
9 Caminar				-0,020	0,368	11			
10 Recoger del cuerpo	-0,052	0,232	14						
11 Conducta autodirigida	-0,105	0,311	7						
12 Cambio de mano	0,166	0,312	8						
13 Cruzar brazos	0,038	0,363	8						
14 Hurgar	0,088	0,366	13						
15 Manipulación de objetos	0,273	0,376	10						
16 Autoespulgamiento	0,175	0,397	7						
17 Conducta dirigida al entorno	0,379	0,442	8						
18 Dejar caer	-0,072	0,451	7						
Promedio	0,072	0,341	14	0,108	0,295	14	0,083	0,388	14

¹⁹⁵ Índice medio de lateralidad de aquellas conductas con un mínimo de 6 respuestas.

¹⁹⁶ Índice medio de lateralidad absoluto de aquellas conductas con un mínimo de 6 respuestas.

En la postura de sentado, la conducta con un valor de HI más elevado ha sido EDB¹⁹⁷ (0,379; datos para 8 sujetos), y la de un valor menor REC¹⁹⁸ (-0,114; datos para 11 sujetos). La conducta con un ABSHI más elevado ha sido ESC¹⁹⁹ (0,556; datos para 12 sujetos) y la de menor CPO²⁰⁰ (0,183; datos para 14 sujetos). Tan sólo se han detectado preferencias a nivel poblacional para la “conducta dirigida al entorno” y “coger”, ambas hacia la derecha (Tabla 87), mientras que “manipulación de objetos” se encuentra al borde de la significación (p=0,068).

Tabla 87: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas en postura sentado.

Medida	N sujetos	Valor HI	Desviación típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
Dejar caer	7	-0,072	0,584	-0,328	6	0,754	no
Cambiar de mano	8	0,166	0,352	1,336	7	0,223	no
Cambio de postura	14	-0,045	0,239	-0,709	13	0,491	no
Cruzar brazos	8	0,038	0,482	0,223	7	0,830	no
Comer	14	0,049	0,397	0,463	13	0,651	no
Conducta dirigida al entorno	8	0,379	0,335	3,202	7	0,015	si
Escarbar	12	0,185	0,602	1,063	11	0,311	no
Espantar	12	0,002	0,333	0,016	11	0,988	no
Fregarse	14	-0,041	0,277	-0,548	13	0,593	no
Hurgar	13	0,088	0,460	0,687	12	0,505	no
Manipulación objetos	10	0,273	0,415	2,078	9	0,068	no*
Rascarse	14	0,071	0,339	0,783	13	0,447	no
Recolectar	11	-0,114	0,545	-0,696	10	0,502	no
Recoger del cuerpo	14	-0,052	0,286	-0,682	13	0,507	no
Conducta autodirigida	7	-0,105	0,436	-0,639	6	0,546	no
Autoespulgamiento	7	0,175	0,515	0,902	6	0,402	no
Coger	9	0,224	0,253	2,653	8	0,029	si

En la postura de cuadrúpedo, la conducta con un valor de HI más elevado ha sido TAK²⁰¹ (0,235; datos para 8 sujetos), y la de un valor menor CPO (-0,086; datos para 14 sujetos). La conducta con un ABSHI más elevado ha sido CAM²⁰² (0,368; datos para 11 sujetos) y la

¹⁹⁷ Conducta dirigida al entorno.

¹⁹⁸ Recolectar.

¹⁹⁹ Escarbar.

²⁰⁰ Cambio de postura.

²⁰¹ Coger.

²⁰² Caminar-inicio de marcha.

de menor RAS²⁰³ (0,192; datos para 8 sujetos). No se han detectado preferencias a nivel poblacional para ninguna conducta durante la postura cuadrúpeda (Tabla 88).

En la postura de estirado, tan sólo se ha podido evaluar la conducta RAS: HI=0,083; ABSHI=0,388 (datos para 9 sujetos). No se han detectado preferencias a nivel poblacional para la conducta “rascarse” ($t(8)=0,493$; $p=0,635$).

Tabla 88: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas en postura cuadrúpeda.

Medida	N sujetos	Valor HI	Desviación típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
Caminar-inicio de marcha	11	-0,020	0,436	-0,153	10	0,882	no
Cambio de postura	14	-0,086	0,305	-1,060	13	0,308	no
Comer	14	0,147	0,321	1,716	13	0,110	no
Escarbar	8	0,199	0,297	1,890	7	0,101	no
Espantar	9	0,109	0,472	0,691	8	0,509	no
Fregarse	12	0,131	0,423	1,075	11	0,305	no
Rascarse	8	0,086	0,390	0,621	7	0,554	no
Recolectar	11	0,167	0,324	1,709	10	0,118	no
Coger	8	0,235	0,369	1,805	7	0,114	no

Teniendo en cuenta la única conducta que ha podido ser evaluada en los tres tipos de postura, los resultados de la ANOVA de *Friedman* para la conducta de RAS han indicado que no existen diferencias significativas entre los valores de HI ($F(2, n=5)=0,400$; $p=0,819$), ni entre los valores de ABSHI ($F(2, n=5)=0,316$; $p=0,854$).

²⁰³ Rascarse.

5.3.1.4. Zona donde se lleva a cabo la acción

Del total de respuestas unimanuales realizadas por los individuos, la mayoría se han llevado a cabo en zona terrestre (82,91%), y en menor medida en zona arbórea/estructuras (17,09%). El individuo que ha presentado un mayor porcentaje de respuestas en zona terrestre (TR) ha sido Pancho (95,18%), y el que menos ha sido Víctor (59,88%). El individuo que ha presentado un mayor porcentaje de respuestas en zona arbórea (AR) ha sido Tico (49,14%) y el de menor ha sido Nico (2,05%).

Tabla 89: Total de respuestas por individuo según la zona donde se lleva a cabo la acción (unimanual conjunta).

Individuo	Arbóreo		Terrestre		Total general
	N	%	N	%	
Bongo	457	22,52%	1.572	77,48%	2.029
Charly	288	15,68%	1.549	84,32%	1.837
Julio	214	20,84%	813	79,16%	1.027
Juanito	238	21,01%	895	78,99%	1.133
Marco	182	10,12%	1.617	89,88%	1.799
Nico	51	2,05%	2.440	97,95%	2.491
Pancho	132	4,82%	2.604	95,18%	2.736
Romie	67	4,96%	1.285	95,04%	1.352
Sara	462	39,49%	708	60,51%	1.170
Tico	659	49,14%	682	50,86%	1.341
Toni	408	36,56%	708	63,44%	1.116
Toto	59	2,58%	2.231	97,42%	2.290
Víctor	203	40,12%	303	59,88%	506
Waty	302	31,59%	654	68,41%	956
Total general	3.722	17,09%	18.061	82,91%	21.783

De acuerdo a los cálculos del test Binomial de los 14 individuos de la muestra y teniendo en cuenta la zona donde se lleva a cabo la acción, la distribución de sujetos lateralizados y no lateralizados ha quedado de la siguiente manera:

- **Arbóreo:** 9 sujetos lateralizados (64,29%) y 5 sujetos no lateralizados (31,71%). De los individuos lateralizados, 7 han sido clasificado como diestros (50%) y 2 como zurdos (14,29%). No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=14)=1,143 p=0,285).

- **Terrestre:** 10 sujetos lateralizados (71,43%) y 4 sujetos no lateralizados (28,57%). De los individuos lateralizados, 6 han sido clasificados como diestros (42,86%) y 4 como zurdos (28,57%). No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2(1, n=14)=2,571$ $p=0,109$).

En relación a los valores del HI y ABSHI de los 14 individuos de la muestra y teniendo en cuenta las diferentes zonas de acción, hemos hallado los siguientes datos:

- **Arbóreo:** los valores del HI han oscilado de 0,627 a -0,287. Diez sujetos han mostrado valores positivos y 4 valores negativos. El valor medio del HI para esta zona ha sido 0,097. Los valores del ABSHI han oscilado de 0,627 a 0,015. El valor medio del ABSHI para esta zona ha sido 0,202. El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para el HI de esta zona ($t(13)=1,485$; $p=0,161$).
- **Terrestre:** los valores del HI ha oscilado de 0,544 a -0,298. Nueve sujetos han presentado valores positivos y 5 valores negativos. El valor medio del HI para esta zona ha sido 0,054. Los valores del ABSHI han oscilado de 0,544 a 0,023. El valor medio del ABSHI para esta zona ha sido 0,186. El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para el HI de esta zona ($t(13)=0,862$; $p=0,404$).

No se han detectado diferencias significativas entre las dos zonas en relación al HI ($Z=-0,910$; $P=0,363$) ni al ABSHI ($Z=-0,031$; $P=0,975$). Los valores del HI ha estado altamente correlacionados entre ellos ($R_s=0,609$; $p=0,021$), pero no los del ABSHI ($R_s=0,059$; $p=0,840$). Tampoco se han encontrado diferencias significativas entre los valores de HI y ABSHI de las dos zonas si se comparan con los valores globales de HI (SUMHI) y ABSHI (SUMABSHI).

Teniendo en cuenta la variable preferencia manual (diestros, zurdos o ambipreferentes) en relación al ABSHI, según el tipo de zona, los resultados indican que:

- **Arbóreo:** se han detectado diferencias significativas según la preferencia manual (diestros = 0,284· zurdos = 0,285· ambipreferentes = 0,093; KW=6,018; $p=0,049$). Éstas se han encontrado entre diestros y ambipreferentes ($p=0,015$) pero no entre diestros y zurdos ($p=0,827$), ni entre zurdos y ambipreferentes ($p=0,317$).
- **Terrestre:** se han detectado diferencias significativas según la preferencia manual (diestros = 0,257· zurdos = 0,225· ambipreferentes = 0,039; KW=8,024; $p=0,018$). Éstas se han encontrado entre diestros y ambipreferentes ($p=0,011$) y entre zurdos y ambipreferentes ($p=0,021$), pero no entre diestros y zurdos ($p=0,831$).

Tabla 90: Valores de HI y ABSHI según las zonas donde se lleva a cabo la acción (unimanual conjunta).

<i>Individuo</i>	<i>Arbóreo</i>			<i>Terrestre</i>		
	HI	ABSHI	Pref	HI	ABSHI	Pref
Bongo	0,225	0,225	R	0,109	0,109	R
Charly	-0,285	0,285	L	-0,298	0,298	L
Julio	0,047	0,047	A	0,031	0,031	A
Juanito	0,050	0,050	A	-0,091	0,091	L
Marco	-0,088	0,088	A	0,250	0,250	R
Nico	0,294	0,294	R	0,544	0,544	R
Pancho	0,197	0,197	R	0,176	0,176	R
Romie	0,015	0,015	A	-0,292	0,292	L
Sara	0,173	0,173	R	0,203	0,203	R
Tico	-0,287	0,287	L	-0,023	0,023	A
Toni	-0,074	0,074	A	-0,220	0,220	L
Toto	0,627	0,627	R	0,041	0,041	A
Víctor	0,350	0,350	R	0,261	0,261	R
Waty	0,119	0,119	R	0,061	0,061	A
media	0,097	0,202		0,054	0,186	
n total			14			14
n° lateralizados			9			10
n° Diestros			7			6
n° Zurdos			2			4
n° Ambipref			5			4
% lateralizados			64,29%			71,43%
% Diestros			50,00%			42,86%
% Zurdos			14,29%			28,57%
% Ambipref			35,71%			28,57%

En la tabla 91 se muestran los resultados de la prueba Binomial en relación al número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según la zona donde se lleva a cabo la acción. Se han podido evaluar 117 casos para arbóreo y 262 para terrestre. De los 379 casos evaluados (de la combinación de sujetos, conductas y zona), el 34,04% han estado lateralizados, mayoritariamente hacia la derecha (21,64%). Del total de casos evaluados, TR es la zona que ha presentado una mayor porcentaje de lateralizados en total y también hacia la derecha. No se han encontrado diferencias significativas entre el número de casos lateralizados (diestros, zurdos o ambipreferentes) para cada tipo de zona ($\chi^2(2, n=379)=3,802$ $p=0,149$).

En la tabla 92 podemos observar los valores de HI y ABSHI para cada una de las conductas que se han evaluado. Globalmente, tan sólo 15 de las 46 conductas han podido ser incluidas en este análisis: 7 para AR y 15 para TR. Para AR, no se han detectado diferencias entre los valores de HI (0,097) y HI15²⁰⁴ (0,110) [$Z= -0,282$; $p=0,778$], ni entre ABSHI (0,202) y ABSHI15²⁰⁵ (0,274) [$Z= -1,475$; $p=0,140$]. Para TR, no se han detectado diferencias entre los valores de HI (0,054) y HI15 (0,058) [$Z= -0,471$; $p=0,638$], aunque sí entre ABSHI (0,186) y ABSHI15 (0,322) [$Z= -2,354$; $p=0,019$].

²⁰⁴ Índice de lateralidad medio teniendo en cuenta aquellas conductas con un mínimo de 6 respuestas.

²⁰⁵ Índice de lateralidad medio absoluto teniendo en cuenta aquellas conductas con un mínimo de 6 respuestas.

Tabla 91: Número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según la zona donde se lleva a cabo la acción (unimanual-conjunta).

		Arbóreo	Terrestre	Total
Bongo	R	6	7	13
	L	0	1	1
	A	9	17	26
	Total lateralizadas	6	8	14
Charly	R	0	1	1
	L	4	8	12
	A	4	6	10
	Total lateralizadas	4	9	13
Juanito	R	0	1	1
	L	0	3	3
	A	11	18	29
	Total lateralizadas	0	4	4
Julio	R	0	2	2
	L	0	2	2
	A	8	15	23
	Total lateralizadas	0	4	4
Marco	R	0	5	5
	L	1	1	2
	A	6	13	19
	Total lateralizadas	1	6	7
Nico	R	1	20	21
	L	0	1	1
	A	3	6	9
	Total lateralizadas	1	21	22
Pancho	R	2	8	10
	L	0	2	2
	A	5	9	14
	Total lateralizadas	2	10	12
Romie	R	1	1	2
	L	0	7	7
	A	3	8	11
	Total lateralizadas	1	8	9
Sara	R	3	3	6
	L	0	0	0
	A	9	13	22
	Total lateralizadas	3	3	6
Tico	R	1	2	3
	L	4	4	8
	A	8	14	22
	Total lateralizadas	5	6	11
Toni	R	1	3	4
	L	1	6	7
	A	7	5	12
	Total lateralizadas	2	9	11
Toto	R	3	1	4
	L	0	1	1
	A	1	15	16
	Total lateralizadas	3	2	5
Victor	R	2	3	5
	L	0	0	0
	A	6	10	16
	Total lateralizadas	2	3	5
Waty	R	2	3	5
	L	0	1	1
	A	5	16	21
	Total lateralizadas	2	4	6
Total	R	22	60	82
	L	10	37	47
	A	85	165	250
	Total lateralizadas	32	97	129
% conductas lateralizadas sobre evaluado				
	% R	18,80%	22,90%	
	% L	8,55%	14,12%	
	% A	72,65%	62,98%	
	% lateralizadas	27,35%	37,02%	
	conductas evaluadas	117	262	379

Tabla 92: Valores de HI y ABSHI para las diferentes conductas según la zona donde se lleva a cabo la acción (unimanual-conjunta).

CONDUCTA	Arbóreo			Terrestre		
	HI	ABSHI	N	HI	ABSHI	N
1 Caminar-inicio marcha				-0,0147	0,4050	13
2 Cambiar de mano				0,0103	0,2500	7
3 Cambio de postura	-0,0654	0,1977	9	-0,0308	0,1846	14
4 Comer	0,1156	0,2875	12	0,0604	0,2718	14
5 Conducta dirigida al entorno				0,3144	0,3668	7
6 Escarbar				0,1264	0,4336	13
7 Espantar	-0,0020	0,2113	9	-0,0038	0,3343	12
8 Fregarse	0,0142	0,2764	13	-0,0619	0,2292	14
9 Hurgar	0,0870	0,2810	9	0,0725	0,3732	11
10 Manipulación de objetos				0,2698	0,4087	10
11 Rascarse	0,2301	0,3367	13	0,0667	0,2779	14
12 Recolectar				0,0915	0,3087	14
13 Recoger del cuerpo	0,0167	0,1894	9	-0,0653	0,2849	13
14 Conducta autodirigida				0,0511	0,4423	9
15 Coger				0,1509	0,3394	12
Promedio	0,0566	0,2543	14	0,0692	0,3274	14

En la zona arbórea, la conducta con un valor de HI más elevado ha sido RAS²⁰⁶ (0,230; datos para 13 sujetos), y la de un valor menor ha sido CPO²⁰⁷ (-0,065; datos para 9 sujetos). La conducta con una ABSHI más elevado ha sido RAS (0,337; datos para 13 sujetos), y la de menor ha sido REG²⁰⁸ (0,189; datos para 9 sujetos). No se han detectado preferencias a nivel poblacional para ninguna conducta durante su realización en zona arbórea/estructuras (tabla 93), aunque para la conducta de “rascarse” se encuentra al borde de la significación ($p=0,056$).

En la zona terrestre, la conducta con un valor de HI más elevado ha sido EDB²⁰⁹ (0,314; datos para 7 sujetos), y la de menor valor ha sido REG (-0,065; datos para 13 sujetos). La conducta con un ABSHI más elevado ha sido SDB²¹⁰ (0,442; datos para 9 sujetos), y la de

²⁰⁶ Rascarse.

²⁰⁷ Cambio de postura-reajuste postural.

²⁰⁸ Recoger de una parte del cuerpo.

²⁰⁹ Conducta dirigida al entorno.

²¹⁰ Conducta autodirigida.

menor ha sido CPO (0,185; datos para 14 sujetos). Tan sólo se han detectado preferencias a nivel poblacional para “conducta dirigida al entorno” (Tabla 94).

Tabla 93: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas en zona arbórea/estructuras.

Medida	N sujetos	Valor HI	Desviación típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
Cambio de postura	9	-0,065	0,242	-0,810	8	0,441	no
Comer	12	0,116	0,318	1,261	11	0,234	no
Espantar	9	-0,002	0,269	-0,023	8	0,982	no
Fregarse	13	0,014	0,364	0,140	12	0,891	no
Hurgar	9	0,087	0,379	0,688	8	0,511	no
Rascarse	13	0,230	0,392	2,117	12	0,056	no*
Recoger del cuerpo	9	0,017	0,304	0,165	8	0,873	no

Tabla 94: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas en zona terrestre.

Medida	N sujetos	Valor HI	Desviación típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
Caminar-inicio de marcha	13	-0,015	0,475	-0,112	12	0,913	no
Cambiar de mano	7	0,010	0,313	0,087	6	0,933	no
Cambio de postura	14	-0,031	0,232	-0,496	13	0,628	no
Comer	14	0,060	0,349	0,647	13	0,529	no
Conducta dirigida al entorno	7	0,314	0,326	2,554	6	0,043	si
Escarbar	13	0,126	0,504	0,904	12	0,384	no
Espantar	12	-0,004	0,398	-0,033	11	0,974	no
Fregarse	14	-0,062	0,262	-0,885	13	0,392	no
Hurgar	11	0,073	0,522	0,461	10	0,655	no
Manipulación de objetos	9	0,270	0,451	1,795	8	0,110	no
Rascarse	14	0,067	0,365	0,683	13	0,507	no
Recolectar	14	0,092	0,344	0,997	13	0,337	no
Recoger del cuerpo	13	-0,065	0,355	-0,663	12	0,520	no
Conducta autodirigida	9	0,051	0,557	0,275	8	0,790	no
Coger	12	0,151	0,408	1,283	11	0,226	no

Teniendo en cuenta las 7 conductas que han podido ser evaluadas en ambas zonas, los resultados de la prueba de *Wilcoxon* nos indican que no se han detectado diferencias significativas para ninguna de las conductas: CPO²¹¹ ($Z=-0,533$; $P=0,594$), FRE²¹² ($Z=-$

²¹¹ Cambio de postura-reajuste postural.

²¹² Fregarse.

1,922; P=0,055), EAT²¹³ (Z=-0,863; P=0,388), RAS²¹⁴ (Z=-1,433; P=0,152), REG²¹⁵ (Z=-0,140; P=0,889) y ESP²¹⁶ (-0,296; P=0,767).

5.3.1.5. Acciones instrumentales y no instrumentales

Del total de respuestas unimanuales espontáneas realizadas por los individuos, la mayoría han sido acciones no instrumentales (95,86%), y en menor medida instrumentales²¹⁷ (4,14%). El individuo que ha presentado un mayor porcentaje de acciones no instrumentales ha sido Romie (99,78%) y el de menor ha sido Bongo (88,42%). El individuo que ha presentado un mayor porcentaje de conductas instrumentales ha sido Bongo (11,58%) y el de menor ha sido Romie (0,22%).

Tabla 95: Total de respuestas por individuo para acciones instrumentales y no instrumentales (unimanual-conjunta).

Individuo	No instrumental		Instrumental		Total general
	N	%	N	%	
Bongo	1.794	88,42%	235	11,58%	2.029
Charly	1.641	89,33%	196	10,67%	1.837
Julio	1.016	98,93%	11	1,07%	1.027
Juanito	1.100	97,09%	33	2,91%	1.133
Marco	1.606	89,27%	193	10,73%	1.799
Nico	2.424	97,31%	67	2,69%	2.491
Pancho	2.718	99,34%	18	0,66%	2.736
Romie	1.349	99,78%	3	0,22%	1.352
Sara	1.088	92,99%	82	7,01%	1.170
Tico	1.331	99,25%	10	0,75%	1.341
Toni	1.095	98,12%	21	1,88%	1.116
Toto	2.280	99,56%	10	0,44%	2.290
Víctor	487	96,25%	19	3,75%	506
Waty	953	99,69%	3	0,31%	956
Total general	20.882	95,86%	901	4,14%	21.783

²¹³ Comer.

²¹⁴ Rascarse.

²¹⁵ Recoger de una parte del cuerpo.

²¹⁶ Espantar.

²¹⁷ Se ha considera “acción instrumental” es toda aquella conducta del etograma que se ha realizado acompañada de un elemento externo al cuerpo del individuo (p.e. bastones, ramas, heces, hojas, elementos de enriquecimiento, etc.)

De acuerdo con los cálculos del test Binomial de los 14 individuos de la muestra y teniendo en cuenta la instrumentalidad de las acciones, la distribución de los sujetos lateralizados y no lateralizados ha quedado de la siguiente manera:

- **Acciones no instrumentales:** 9 sujetos lateralizados (64,29%) y 5 sujetos no lateralizados (31,71%). De los individuos lateralizados, 8 han sido clasificado como diestros (57,14%) y 1 como zurdos (7,14%). No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=14)=1,143 p=0,285).
- **Acciones instrumentales:** 6 sujetos lateralizados (50%) y 6 sujetos no lateralizados (50%). De los individuos lateralizados, 5 han sido clasificado como diestros (41,67%) y 1 como zurdos (8,33%).

En relación a los valores del HI y ABSHI de los 14 individuos de la muestra y teniendo en cuenta la instrumentalidad de las acciones, encontramos los siguientes datos:

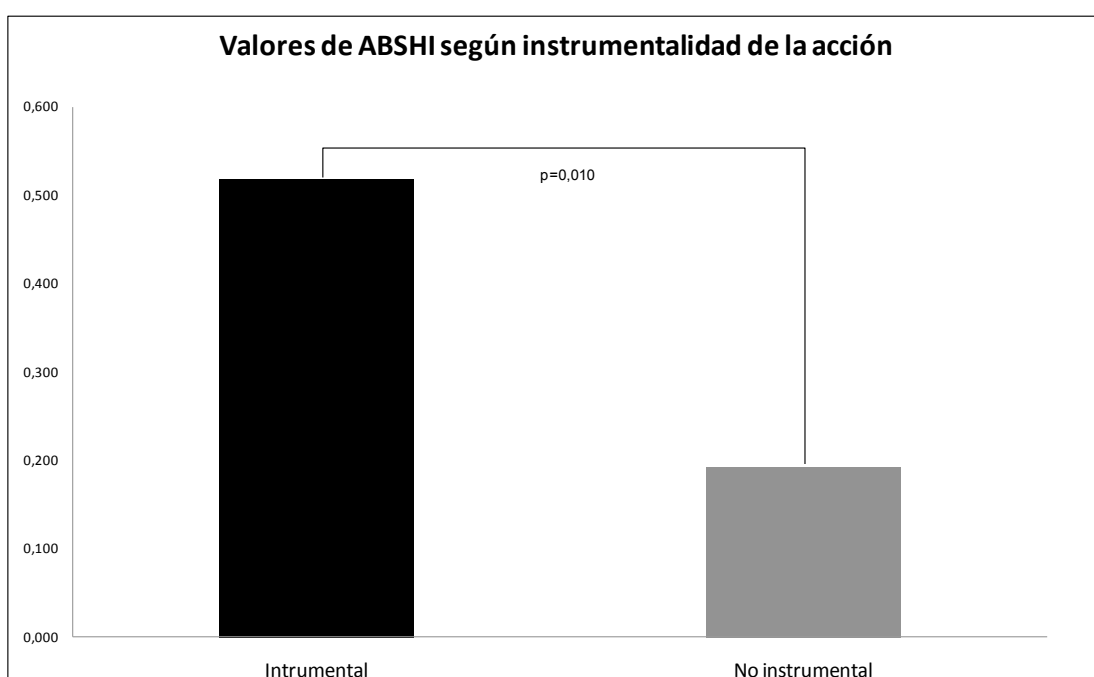
- **Acciones no instrumentales:** los valores del HI han oscilado de 0,536 a -0,421. Nueve sujetos han presentado valores positivos y 5 valores negativos. El valor medio del HI para este tipo de acciones ha sido 0,040. Los valores del ABSHI han oscialdo de 0,536 a 0,031. El valor medio del ABSHI para este tipo de acción ha sido 0,193. El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para este tipo de acción (t(13)=0,609; p=0,553).
- **Acciones instrumentales:** los valores del HI han oscilado de 0,902 a -0,619. Ocho sujetos han presentado valores positivos y 4 valores negativos. El valor medio del HI para esta zona ha sido 0,205. Los valores del ABSHI han oscilado de 0,902 a 0,030. El valor medio del ABSHI para esta zona ha sido 0,518. El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales para este tipo de acción (t(11)=1,225; p=0,246).

No se han detectado diferencias significativas entre los dos tipos de acción en relación al HI (Z=-0,748; P= 0,433); sin embargo, sí que se han encontrado diferencias entre acciones instrumentales y no instrumentales para el ABSHI (Z=-2,589; P=0,010). Los valores del

HI no han estado correlacionados entre ellos ($R_s=0,308$; $p=0,331$), así como tampoco los del ABSHI ($R_s=0,378$; $p=0,226$).

En cuanto a la comparación de los valores de HI y ABSHI de los dos tipos de acción si se comparan con los valores globales de HI (HI46²¹⁸) y ABSHI (ABSHI46²¹⁹), las únicas diferencias las hemos encontrado entre el ABSHI de las acciones instrumentales y el ABSHI46 ($Z=2,589$; $P=0,010$).

Figura 102: Valores de ABSHI según la instrumentalidad de la acción.



Teniendo en cuenta la variable preferencia manual (diestros, zurdos o ambipreferentes) en relación al ABSHI, según la instrumentalidad de la acción, los resultados han indicado que:

- **No instrumental:** no se han encontrado diferencias significativas según la preferencia manual (diestros = 0,200· zurdos = 0,214· ambipreferentes = 0,032; $KW=2,767$; $p=0,251$).
- **Instrumental:** no se han encontrado diferencias significativas según la preferencia manual (diestros = 0,697· zurdos = 0,619· ambipreferentes =

²¹⁸ Índice de lateralidad medio teniendo en cuenta los comportamientos con un mínimo de 6 respuestas.

²¹⁹ Índice de lateralidad medio absoluto teniendo en cuenta los comportamientos con un mínimo de 6 respuestas.

0,283; KW=5,767; p=0,056). No obstante, entre diestro y ambipreferente sí que se han detectado diferencias significativas (U=3,000; P=0,028).

En la tabla 98 se muestran los resultados de la prueba Binomial en relación al número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según la instrumentalidad la acción. Se han podido evaluar 294 casos para no instrumental y 32 para instrumental. De los 326 casos evaluados (de la combinación de sujetos, conductas y instrumentalidad), el 36,50% han estado lateralizados, mayoritariamente hacia la derecha (24,54%). Del total de casos evaluados, las acciones instrumentales han presentado un mayor porcentaje de lateralizados en total y también hacia la derecha.

Tabla 96: Valores de HI y ABSHI según la instrumentalidad de la acción (unimanual-conjunta).

Individuo	Instrumental			No instrumental		
	HI	ABSHI	Pref	HI	ABSHI	Pref
Bongo	0,115	0,115	A	0,138	0,138	R
Charly	0,755	0,755	R	-0,421	0,421	L
Julio	0,273	0,273	A	0,031	0,031	A
Juanito	0,030	0,030	A	-0,064	0,064	L
Marco	0,731	0,731	R	0,154	0,154	R
Nico	0,642	0,642	R	0,536	0,536	R
Pancho	0,889	0,889	R	0,172	0,172	R
Romie				-0,277	0,277	L
Sara	0,902	0,902	R	0,138	0,138	R
Tico	-0,400	0,400	A	-0,151	0,151	L
Toni	-0,619	0,619	L	-0,158	0,158	L
Toto	-0,600	0,600	A	0,059	0,059	R
Víctor	-0,263	0,263	A	0,318	0,318	R
Waty				0,081	0,081	R
media	0,205	0,518		0,040	0,193	
n total			12			14
n° lateralizados			6			9
n° Diestros			5			8
n° Zurdos			1			1
n° Ambipref			6			5
% lateralizados			50,00%			64,29%
% Diestros			41,67%			57,14%
% Zurdos			8,33%			7,14%
% Ambipref			50,00%			35,71%

Se han encontrado diferencias significativas entre el número de casos lateralizados (diestros, zurdos o ambipreferentes) en relación a la instrumentalidad de la acción ($\chi^2(2, n=326)=9,591$ $p=0,008$). Analizando el valor de los residuos ajustados hemos detectado un patrón de activación entre no instrumental y ambipreferente ($AR=2,4$), y entre instrumental y diestro ($AR=3,1$), y un patrón de inhibición entre no instrumental y diestro ($AR=-3,1$) y entre instrumental y ambipreferente ($AR=-2,4$).

En la tabla 97 podemos observar los valores de HI y ABSHI para cada una de las conductas que se han evaluado. Globalmente, tan sólo 19 de las 46 conductas han podido ser incluidas en este análisis, todas ellas para las acciones no instrumentales. Se ha calculado un valor alternativo de promedio de HI (HI19²²⁰) y ABSHI (ABSHI19²²¹). Para las acciones no instrumentales, no se han detectado diferencias entre los valores de HI (0,040) y HI19 (0,052) [$Z= -0,345$; $p=0,730$], aunque sí entre ABSHI (0,192) y ABSHI19 (0,313) [$Z= -2,166$; $p=0,030$].

²²⁰ Índice de lateralidad medio teniendo en cuenta los comportamientos con un mínimo de 6 respuestas.

²²¹ Índice de lateralidad medio absoluto teniendo en cuenta los comportamientos con un mínimo de 6 respuestas.

Tabla 97: Valores de HI y ABSHI para las diferentes conductas según la instrumentalidad (unimanual-conjunta).

CONDUCTA	Instrumental			No instrumental		
	HI	ABSHI	N	HI	ABSHI	N
1 Dejar caer				-0,128	0,183	8
2 Caminar-inicio marcha				-0,042	0,183	13
3 Cambio de mano				-0,039	0,209	10
4 Cambio de postura				-0,057	0,228	14
5 Cruzar brazos				0,081	0,246	8
6 Comer				0,042	0,256	14
7 Conducta dirigida al entorno				0,120	0,284	9
8 Escarbar				0,028	0,299	13
9 Espantar				0,092	0,318	12
10 Fregarse				0,171	0,335	14
11 Hurgar				0,168	0,337	14
12 Manipulación de objetos				0,026	0,350	9
13 Rascarse				0,207	0,359	14
14 Recolectar				0,178	0,390	14
15 Recoger del cuerpo				0,181	0,391	14
16 Conducta de contacto social				0,058	0,392	8
17 Conducta autodirigida				-0,046	0,412	10
18 Autoespulgamiento				0,031	0,417	7
19 Coger				0,040	0,422	12
Promedio				0,058	0,316	

De entre las acciones no instrumentales, la conducta con un valor de HI más elevado ha sido EDB²²² (0,207; datos para 9 sujetos), y la de un valor menor SCB²²³ (-0,128; datos para 8 sujetos). La conducta con una ABSHI más elevado ha sido SDB²²⁴ (0,422; datos para 10 sujetos), y la de menor SCB (0,183; datos para 8 sujetos). No se han podido evaluar las posibles diferencias entre instrumental-no instrumental para una misma conducta ya que no ha habido ninguna que se dé en ambos casos. No se han detectado preferencias poblaciones para ninguna conducta no instrumental (Tabla 99).

²²² Conducta dirigida al entorno.

²²³ Conducta de contacto social.

²²⁴ Conducta autodirigida.

Tabla 98: Número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según la instrumentalidad de la conducta (unimanual-conjunta).

		No instrumental	Instrumental	Total
Bongo	R	9	1	10
	L	1	0	1
	A	22	2	24
	Total lateralizadas	10	1	11
Charly	R	0	3	3
	L	9	0	9
	A	9	0	9
	Total lateralizadas	9	3	12
Juanito	R	2	0	2
	L	2	0	2
	A	18	3	21
	Total lateralizadas	4	0	4
Julio	R	2	0	2
	L	2	0	2
	A	17	2	19
	Total lateralizadas	4	0	4
Marco	R	3	3	6
	L	0	0	0
	A	15	0	15
	Total lateralizadas	3	3	6
Nico	R	21	3	24
	L	1	0	1
	A	6	2	8
	Total lateralizadas	22	3	25
Pancho	R	7	2	9
	L	2	0	2
	A	9	0	9
	Total lateralizadas	9	2	11
Romie	R	0	0	0
	L	7	0	7
	A	10	0	10
	Total lateralizadas	7	0	7
Sara	R	3	3	6
	L	0	0	0
	A	20	0	20
	Total lateralizadas	3	3	6
Tico	R	4	0	4
	L	7	0	7
	A	11	2	13
	Total lateralizadas	11	0	11
Toni	R	3	0	3
	L	5	2	7
	A	10	0	10
	Total lateralizadas	8	2	10
Toto	R	3	0	3
	L	0	1	1
	A	13	1	14
	Total lateralizadas	3	1	4
Víctor	R	5	0	5
	L	0	0	0
	A	13	2	15
	Total lateralizadas	5	0	5
Waty	R	3	0	3
	L	0	0	0
	A	20	0	20
	Total lateralizadas	3	0	3
Total	R	65	15	80
	L	36	3	39
	A	193	14	207
	Total lateralizadas	101	18	119
% conductas lateralizadas sobre evaluado				
	% R	22,11%	46,88%	
	% L	12,24%	9,38%	
	% A	65,65%	43,75%	
	% lateralizadas	34,35%	56,25%	
	conductas evaluadas	294	32	326

Tabla 99: Resultados del test t de una muestra para las conductas no instrumentales.

Medida	N sujetos	Valor HI	Desviación típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
Dejar caer	8	-0,046	0,540	-0,242	7	0,816	no
Caminar-inicio de marcha	13	0,058	0,456	0,456	12	0,657	no
Cambiar de mano	10	0,120	0,346	1,101	9	0,299	no
Cambio de postura	14	-0,042	0,225	-0,697	13	0,498	no
Cruzar brazos	8	0,026	0,461	0,161	7	0,877	no
Comer	14	0,028	0,372	0,281	13	0,783	no
Conducta dirigida al entorno	9	0,207	0,401	1,545	8	0,161	no
Escarbar	13	0,178	0,464	1,381	12	0,192	no
Espantar	12	0,042	0,322	0,450	11	0,661	no
Fregarse	14	-0,039	0,251	-0,575	13	0,575	no
Hurgar	14	0,031	0,561	0,207	13	0,839	no
Manipulación de objetos	9	0,171	0,375	1,365	8	0,209	no
Rascarse	14	0,081	0,298	1,019	13	0,327	no
Recolectar	14	0,092	0,356	0,964	13	0,353	no
Recoger del cuerpo	14	-0,057	0,284	-0,753	13	0,465	no
Contacto social	8	-0,128	0,221	-1,635	7	0,146	no
Conducta autodirigida	10	0,040	0,531	0,237	9	0,818	no
Autoespulgamiento	7	0,181	0,498	0,961	6	0,374	no
Coger	12	0,168	0,394	1,472	11	0,169	no

5.3.1.6. Consistencia de las preferencias manuales

Se han seguido diferentes pasos a la hora de evaluar la consistencia de las preferencias manuales de los individuos. En primer lugar, y para evaluar la consistencia en la preferencia, evaluada a través del test Binomial, se ha calculado el porcentaje de consistencia diestra, zurda y ambipreferente teniendo en cuenta las diferentes variables estudiadas: global, tipo de manipulación, postura, zona e instrumentalidad (Tabla 100).

El porcentaje medio de consistencia de los sujetos según la comparación de su preferencia global con la preferencia obtenida a través de las variables ha sido del 69,79%. No se han encontrado diferencias entre el porcentaje de consistencia y la preferencia manual de los individuos (diestros, zurdos o ambipreferentes) [KW=3,581; p=0,167]; es decir, el grado de consistencia ha sido similar independientemente de la dirección de la lateralidad.

Tabla 100: Porcentaje de consistencia en las preferencias a través de las diferentes variables de medida (Unimanual-conjunta).

Sujeto	Global	Manipulación ²²⁵			Postura ²²⁶			Zona ²²⁷		Instrumental ²²⁸		%Consistencia intervariables		
		MNP	MPR	NMA	SIT	QUA	EST	AR	TR	TOOL	NTOOL	L	A	R
Bongo	R	R	R	R	R	R	R	R	R	A	R	0	9	91
Charly	L	A	L	L	L	L	A	L	L	R	L	73	18	9
Julio	A	A	A	A	A	R	A	A	A	A	A	0	91	9
Juanito	L	L	A	A	A	L	A	A	L	A	L	45	55	0
Marco	R	R	R	A	R	R	A	A	R	R	R	0	27	73
Nico	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	0	0	100
Pancho	R	R	R	R	R	R	A	R	R	R	R	0	9	91
Romie	L	L	L	L	L	A		A	L		L	78	22	0
Sara	R	R	R	A	R	A	A	R	R	R	R	0	27	73
Tico	L	A	L	L	L	R	A	L	A	A	L	55	36	9
Toni	L	L	L	A	L	R	R	A	L	L	L	64	18	18
Toto	R	L	R	R	R	A	A	R	A	A	R	9	36	55
Víctor	R	R	A	R	R	R		R	R	A	R	0	20	80
Waty	R	R	A	A	R	A	A	R	A		R	0	50	50

²²⁵ MNP: Manipulación con prensión de no precisión; MPR: Manipulación con prensión de precisión; NMA: Manipulación sin prensión.

²²⁶ SIT: Sentado; QUA: cuadrúpedo; EST: Estirado.

²²⁷ AR: zona arbórea/de estructuras; TR: zona terrestre.

²²⁸ TOOL: acciones instrumentales; NTOOL: acciones no instrumentales.

Tabla 101: Correlaciones entre los diferentes valores de HI según las variables analizadas (unimanual-conjunta).

	Global	MNP ²²⁹	MPR ²³⁰	NMA ²³¹	SIT ²³²	QUA ²³³	EST ²³⁴	AR ²³⁵	TR ²³⁶	TOO ²³⁷	NTOO ²³⁸
Global		0,885**	0,566*	0,431	0,979**	-0,051	0,127	0,813**	0,566*	0,468	1,000**
MNP			0,405	0,223	0,846**	0,073	0,272	0,658**	0,729**	0,538	0,885**
MPR				0,402	0,601*	0,074	0,272	0,375	0,515	0,291	0,566*
NMA					0,461	0,220	0,304	0,582*	0,312	0,103	0,431
SIT						-0,017	0,157	0,812**	0,538*	0,504	0,979**
QUA							0,471	-0,163	0,348	0,056	-0,051
EST								0,155	0,386	0,000	0,127
AR									0,375	0,359	0,813**
TR										0,703*	0,566*
TOO											0,468

En segundo lugar, para determinar si los individuos han mostrado una consistencia direccional y de intensidad en el uso de las manos a través de las diferentes acciones hemos realizado una correlación de los valores del HI y ABSHI para las diferentes conductas del etograma. En total se han encontrado 17 correlaciones significativas para la dirección (Tabla 102) y 9 para la intensidad de la lateralización (Tabla 103).

²²⁹ Manipulación de no precisión.

²³⁰ Manipulación de precisión.

²³¹ Manipulación sin prensión.

²³² Postura sentado.

²³³ Postura cuadrúpeda.

²³⁴ Postura estirado.

²³⁵ Acciones que se llevan a cabo en zona de estructuras.

²³⁶ Acciones que se llevan a cabo en zona de sustrato terrestre.

²³⁷ Acciones instrumentales.

²³⁸ Acciones no instrumentales.

Tabla 102: Correlaciones del HI entre conductas.

Conducta 1	Conducta 2	Valor Rho <i>Spearman</i>
Comer	Fregarse	0,600*
Comer	Recolectar	0,745**
Comer	Recoger del cuerpo	0,722**
Comer	Escarbar	0,615*
Comer	Coger	0,592*
Comer	Manipular objetos	0,650*
Fregarse	Recoger del cuerpo	0,805*
Fregarse	Coger	0,725**
Fregarse	Dejar caer	0,833*
Fregarse	Autoespulgamiento	0,786*
Recolectar	Escarbar	0,775**
Recolectar	Coger	0,711**
Recolectar	Dejar caer	0,810*
Recoger del cuerpo	Cambio de mano	-0,689*
Caminar	Manipulación de objetos	0,783*
Escarbar	Coger	0,752**
Conducta dirigida al entorno	Conducta de contacto social	0,900*

Tabla 103: Correlaciones del ABSHI entre conductas.

Conducta 1	Conducta 2	Valor Rho <i>Spearman</i>
Dejar caer	Autoespulgamiento	-1,000**
Caminar	Cambio de mano	0,862**
Cambio de mano	Conducta autodirigida	0,935**
Cambio de postura	Conducta dirigida al ambiente	0,667*
Cambio de postura	Espantar	0,587*
Cambio de postura	Fregarse	0,631*
Conducta dirigida al entorno	Fregarse	0,767*
Fregarse	Recoger del cuerpo	0,739**
Recoger del cuerpo	Conducta autodirigida	0,640

5.3.1.7. Preferencias a nivel poblacional

Globalmente, y teniendo en cuenta las acciones unimanuales espontáneas evaluadas, tan sólo en nueve casos se han podido detectar preferencias poblacionales significativas. Las conductas para las que se han detectado estas asimetrías poblacionales han sido: conducta dirigida al entorno, manipulación de objetos, coger y rascarse. En la mayoría de casos se trata de la ocurrencia de la conducta junto a una variable asociada (tipo de prensión-manipulación, postura o zona donde se lleva a cabo la acción). En todas las ocasiones estas preferencias han presentado una direccionalidad diestra.

Tabla 104: Análisis de preferencias a nivel poblacional en el “análisis conjunto”.

Conducta	Variable/Medida	N sujetos	Valor HI	Desviación típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
Conducta dirigida al entorno	Unimanual conjunta	9	0,314	0,295	3,197	8	0,013	si
Manipulación de objetos	Manipulación no precisión	10	0,271	0,430	1,994	9	0,077	no*
Conducta dirigida al entorno	Manipulación no precisión	7	0,489	0,205	6,298	6	0,001	si
	HI_ConQUA	14	0,118	0,215	2,061	13	0,060	no*
Conducta dirigida al entorno	Sentado	8	0,379	0,335	3,202	7	0,015	si
Manipulación de objetos	Sentado	10	0,273	0,415	2,078	9	0,068	no*
Coger	Sentado	9	0,224	0,253	2,653	8	0,029	si
Rascarse	Arbóreo	13	0,230	0,392	2,117	12	0,056	no*
Conducta dirigida al entorno	Terrestre	7	0,314	0,326	2,554	6	0,043	si

5.3.1.8. Tablas resumen del apartado

Con el objetivo de clarificar la cantidad de datos obtenidos del análisis unimanual espontáneo, en las tablas 105 y 106 puede observarse un resumen de los principales resultados en relación a los índices de lateralidad manual, tanto para las diferentes variables

analizadas como para los resultados correspondientes a los diferentes individuos de la muestra de estudio.

Tabla 105: Resumen de valores de HI y ABSHI para cada una de las variables estudiadas.

Variables	Medida	HI	ABSHI	% lateralizados	% R	% L	% A
Tipo de manipulación-prensión	Manipulación no precisión	0,064	0,234	78,57	50	28,57	21,43
	Manipulación de precisión	-0,025	0,400	71,43	42,86	28,57	28,57
	Manipulación sin prensión	0,041	0,145	57,14	35,71	21,43	42,86
Postura	Sentado	0,047	0,210	85,71	57,14	28,57	14,29
	Cuadrúpedo	0,118	0,206	71,43	57,14	14,29	28,57
	Estirado	0,192	0,278	25	25	0	75
Zona	Arbóreo	0,097	0,202	64,29	50	14,29	31,71
	Terrestre	0,054	0,186	71,43	42,86	28,57	28,57
Instrumentalidad	No instrumental	0,040	0,193	64,29	57,14	7,14	31,71
	Instrumental	0,205	0,518	50	41,67	8,33	50

Tabla 106: Resumen de los valores de HI para cada una de las variables estudiadas por individuo.

Sujeto	Global	Manipulación			Postura			Zona		Instrumentalidad	
		MNP	MPR	NMA	SIT	QUA	EST	AR	TR	TOOL	NTOOL
Bongo	0,136	0,152	0,216	0,099	0,113	0,210	0,348	0,225	0,109	0,115	0,138
Charly	-0,296	0,072	-0,696	-0,402	-0,334	-0,243	0,191	-0,285	-0,298	0,755	-0,421
Julio	0,034	0,095	0,035	0,011	0,008	0,167	-0,143	0,047	0,031	0,273	0,031
Juanito	-0,061	-0,106	-0,011	-0,015	0,013	-0,186	-0,143	0,050	-0,091	0,030	-0,064
Marco	0,216	0,317	0,425	0,030	0,265	0,125	-0,158	-0,088	0,250	0,731	0,154
Nico	0,539	0,571	0,895	0,463	0,499	0,416	0,804	0,294	0,544	0,642	0,536
Pancho	0,177	0,253	0,138	0,090	0,141	0,437	0,091	0,197	0,176	0,889	0,172
Romie	-0,277	-0,515	-0,692	-0,151	-0,349	0,019	-	0,015	-0,292	-	-0,277
Sara	0,191	0,231	0,504	0,077	0,283	-0,120	-0,071	0,173	0,203	0,902	0,138
Tico	-0,153	-0,035	-0,827	-0,137	-0,220	0,194	0,000	-0,287	-0,023	-0,400	-0,151
Toni	-0,167	-0,304	-0,748	-0,020	-0,237	0,356	1,000	-0,074	-0,220	-0,619	-0,158
Toto	0,056	-0,226	0,169	0,131	0,073	-0,061	0,200	0,627	0,041	-0,600	0,059
Víctor	0,296	0,272	0,172	0,348	0,327	0,242	-	0,350	0,261	-0,263	0,318
Waty	0,079	0,121	0,070	0,050	0,078	0,103	0,188	0,119	0,061	-	0,081

5.3.2. Análisis con la mano 2 desocupada

5.3.2.1. Preferencias individuales

De acuerdo con los cálculos del test Binomial de los 14 individuos de la muestra y teniendo en cuenta aquellas respuestas en las que la mano 2 ha estado desocupada, 9 individuos se han mostrado lateralizados (64,29%) y 5 no lateralizados (35,71%). De los individuos lateralizados, 5 (35,71%) han sido clasificados como diestros y 4 (28,57%) como zurdos (Tabla 107). No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2 (1, n=14)=1,143 P=0,285$).

Tabla 107: Total de respuestas de actividad unimanual con la mano 2 desocupada.

<i>Sujeto</i>	<i>L</i> ²³⁹	<i>R</i> ²⁴⁰	<i>Total</i>	<i>P</i> <i>Binomial</i>	<i>%R</i> ²⁴¹	<i>SUMHI</i> ²⁴²	<i>SUMABSHI</i> ²⁴³	<i>Preferencia</i> ²⁴⁴	<i>MHI</i> ²⁴⁵	<i>LABSHI</i> ²⁴⁶
Bongo	326	376	702	0,0643	53,56%	0,071	0,071	A	0,192	0,360
Charly	487	245	732	0,0000	33,47%	-0,331	0,331	L	-0,351	0,428
Julio	266	245	511	0,3763	47,95%	-0,041	0,041	A	-0,145	0,249
Juanito	146	143	289	0,9064	49,48%	-0,010	0,010	A	0,026	0,336
Marco	178	294	472	0,0000	62,29%	0,246	0,246	R	0,064	0,295
Nico	179	714	893	0,0000	79,96%	0,599	0,599	R	0,651	0,651
Pancho	607	838	1445	0,0000	57,99%	0,160	0,160	R	0,186	0,350
Romie	247	96	343	0,0000	27,99%	-0,440	0,440	L	-0,596	0,596
Sara	142	275	417	0,0000	65,95%	0,319	0,319	R	0,301	0,382
Tico	457	193	650	0,0000	29,69%	-0,406	0,406	L	-0,240	0,419
Toni	273	162	435	0,0000	37,24%	-0,255	0,255	L	-0,286	0,482
Toto	392	347	739	0,1055	46,96%	-0,061	0,061	A	-0,128	0,299
Víctor	56	142	198	0,0000	71,72%	0,434	0,434	R	0,534	0,534
Waty	208	212	420	0,8836	50,48%	0,010	0,010	A	-0,090	0,333
Total	3964	4282	8246		51,93%	0,021	0,242		0,008	0,408

²³⁹ Respuestas realizadas con la mano izquierda.

²⁴⁰ Respuestas realizadas con la mano derecha.

²⁴¹ Porcentaje de uso de la mano derecha.

²⁴² Índice de lateralidad sumatorio: se calcula a partir del total de la suma de respuestas obtenidas por los sujetos en las 43 conductas con datos, independientemente de si en alguna conducta los datos obtenidos por un sujeto han sido inferiores a 6. Indica la dirección de la preferencia.

²⁴³ Índice de lateralidad sumatorio absoluto: es un reflejo de los valores del SUMHI independientemente de la dirección. Indica la intensidad de la preferencia.

²⁴⁴ Preferencia: R=diestra; L=zurda; A=ambipreferente.

²⁴⁵ Índice medio de lateralidad: calculado a partir de aquellos comportamientos con una frecuencia igual o superior a 6. Indica dirección de la preferencia.

²⁴⁶ Índice medio de lateralidad absoluto: es un reflejo de los valores absolutos del MHI independientemente de la dirección. Indica la intensidad de la preferencia.

Los valores del índice de lateralidad (SUMHI) obtenidos de la muestra han oscilado de 0,599 a -0,440. Éstos han sido calculados a partir del total de la suma de respuestas obtenidas por los sujetos en las 43 conductas con datos (independientemente de si en alguna de las conductas los datos obtenidos por un sujeto han sido inferiores a 6). De ellos, 7 sujetos han mostrado valores positivos y otros 7 negativos. El valor medio del SUMHI para la muestra teniendo en cuenta aquellas respuestas en las que la mano 2 ha estado desocupada ha sido de 0,021. Teniendo en cuenta el cálculo del HI de los individuos, a través de sólo aquellos comportamientos con 6 respuestas o más (MHI), el valor medio del HI ha sido 0,008. No se han detectado diferencias significativas entre ambas medidas del HI ($Z=-0,408$; $p=0,683$) y éstas se han mostrado altamente correlacionadas ($R_s=0,947$; $p=0,000$).

Tabla 108: Recuento de episodios unimanuales con la mano 2 desocupada por conductas.

	Conducta	Frecuencia	%	% acumulado
1	Comer	3075	37,29%	37,29%
2	Rascarse	874	10,60%	47,89%
3	Fregarse	829	10,05%	57,94%
4	Espantar	819	9,93%	67,88%
5	Hurgar	534	6,48%	74,35%
6	Recoger del cuerpo	329	3,99%	78,34%
7	Cruzar brazos	205	2,49%	80,83%
8	Conducta dirigida al entorno	171	2,07%	82,90%
9	Escarbar	159	1,93%	84,83%
10	Conducta autodirigida	126	1,53%	86,36%
11	Manipulación de objetos	125	1,52%	87,87%
12	Coger	122	1,48%	89,35%
13	Autoespulgamiento	107	1,30%	90,65%
14	Recolectar	100	1,21%	91,86%
15	Cambio de postura-reajuste postural	90	1,09%	92,95%
16	Dejar caer	82	0,99%	93,95%
17	Reposar	64	0,78%	94,72%
18	Colgarse	60	0,73%	95,45%
19	Espulgamiento	45	0,55%	96,00%
20	Cazar	43	0,52%	96,52%
21	Conducta de contacto social	39	0,47%	96,99%
22	Caminar-inicio de marcha	34	0,41%	97,40%
23	Ascender	25	0,30%	97,71%
24	Beber	20	0,24%	97,95%
25	Agresión	19	0,23%	98,18%
26	Masturbación	19	0,23%	98,41%

27	Lanzar	16	0,19%	98,61%
28	Estirar	14	0,17%	98,78%
29	Empujar	13	0,16%	98,93%
30	Golpear el suelo	12	0,15%	99,08%
31	Abrazar	11	0,13%	99,21%
32	Extender la mano	11	0,13%	99,35%
33	Inspección genital	11	0,13%	99,48%
34	Golpear	10	0,12%	99,60%
35	Sostener	8	0,10%	99,70%
36	Amenazar	6	0,07%	99,77%
37	Arrastrar	4	0,05%	99,82%
38	Camina con giro a la derecha	4	0,05%	99,87%
39	Descender	4	0,05%	99,92%
40	Braquiar	3	0,04%	99,95%
41	Quitar	2	0,02%	99,98%
42	Caminar con giro a la izquierda	1	0,01%	99,99%
43	Pedir	1	0,01%	100,00%
Total general		8246		

En relación a los valores absolutos del índice de lateralidad (SUMABSHI), tan sólo un individuo ha obtenido un valor superior a 0,50. La media del ABSHI para todos los individuos ha sido 0,242. El cálculo del ABSHI para conductas con 6 respuestas o más (MABSHI) ha sido 0,408. Sí que se han encontrado diferencias significativas entre ambas medidas del ABSHI. ($Z=-3,296$; $p=0,001$), aunque éstas siguen estando altamente correlacionadas ($R_s=0,880$; $p=0,000$).

La comparación entre los índices obtenidos del análisis conjunto y del análisis para la mano 2 desocupada nos indican que no hay diferencias significativas ni para SUMHI ($Z= -1,161$; $p=0,245$) ni para SUMABHSI ($Z=-1,664$; $p=0,096$). Para los índices medios del análisis conjunto y para la mano 2 desocupada no existen diferencias entre MHI ($Z=-0,973$; $p=0,331$) pero sí entre los valores de MABSHI ($Z=-2,857$; $p=0,004$).

Para la variable preferencia manual se han encontrado diferencias significativas entre individuos diestros, zurdos y ambipreferentes para SUMABSHI (diestros=0,352 · zurdos=0,358 · ambipreferentes=0,038 · $KW=9,123$; $p=0,010$). Estas diferencias se han dado entre diestros y ambipreferentes ($U=0$; $p=0,009$), y entre zurdos y ambipreferentes ($U=0$; $p=0,014$), aunque no entre diestros y zurdos ($U=8$; $p=0,624$).

Figura 103: Porcentaje de uso de la mano derecha según el total de respuestas obtenidas por los individuos con la mano 2 desocupada.

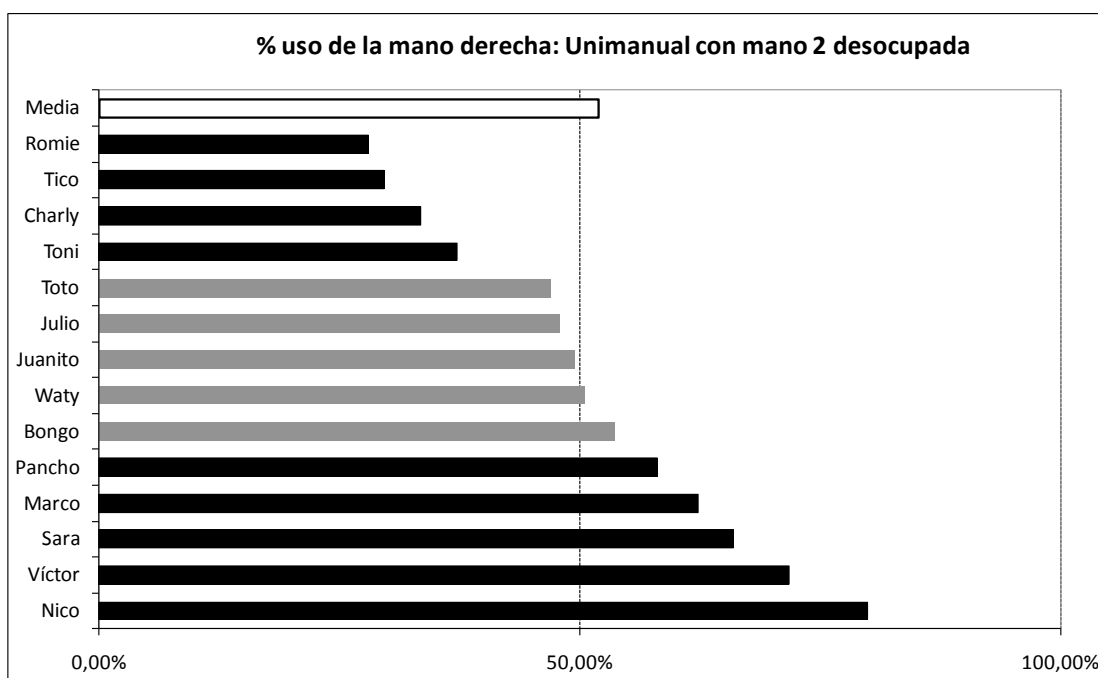


Figura 104: Valores de SUMHI en unimanual con la mano 2 desocupada.

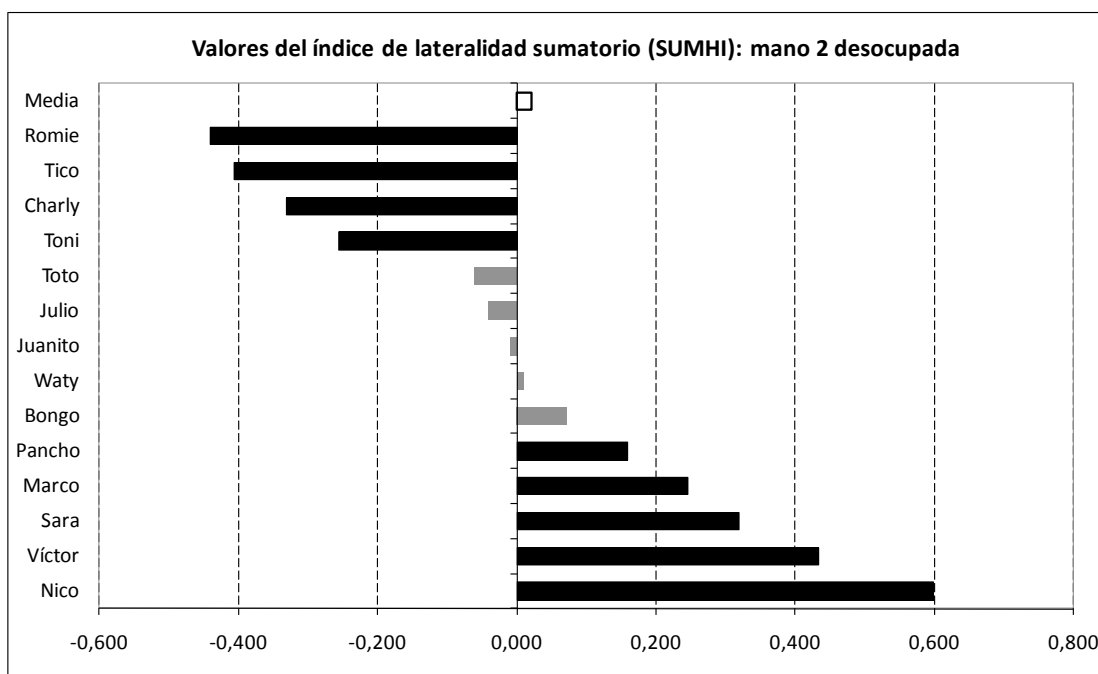
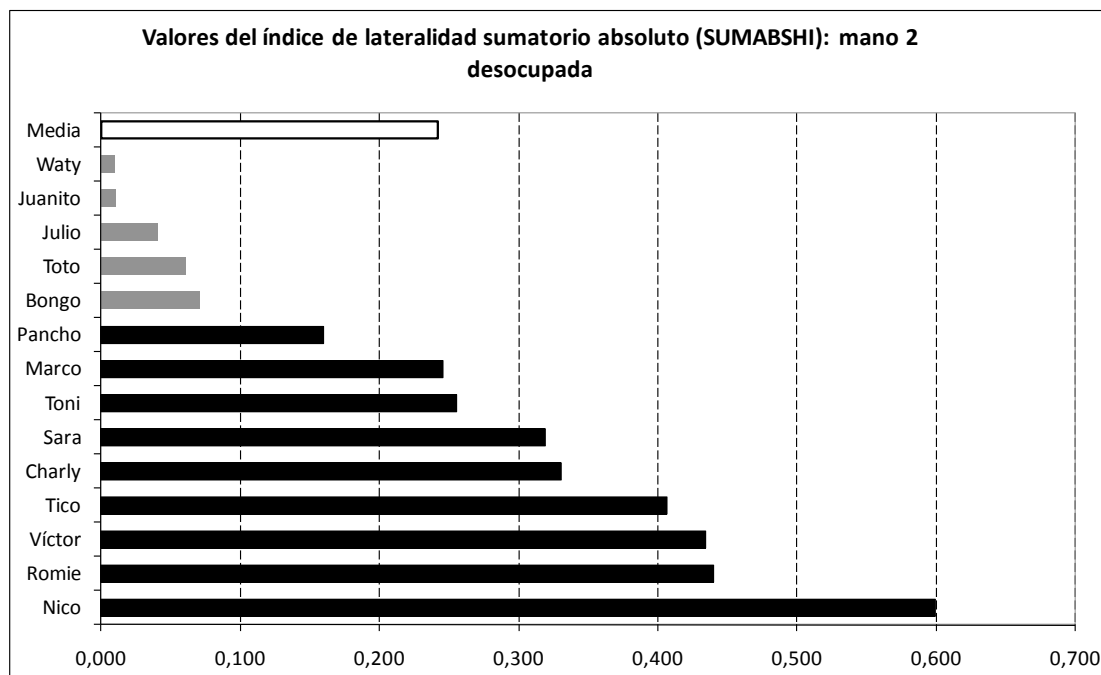


Figura 105: Valores de SUMABSHI en unimanual con la mano 2 desocupada.



Análisis a través del test Binomial

En la tabla 109 se muestran los resultados del test Binomial para cada individuo y conducta. De los 602 posibles tests binomiales (de la combinación de los 14 individuos por las 43 conductas evaluadas) tan sólo se ha podido aplicar la prueba en 163 casos (27,08%), que son aquellos en los que las respuestas eran ≥ 6 . De los casos evaluados, el 56,44% han sido tests no significativos (92 casos ambipreferentes) y el 43,56% han sido significativos (71 casos lateralizados). De los casos lateralizados se han encontrado más diestros (40 casos; 24,54%) que zurdos (31 casos; 19,02%). No se han detectado diferencias significativas entre el número de casos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2(1, n=163)=2,706$; $p=0,100$).

El individuo al que se le han podido evaluar más conductas ha sido Bongo (20 patrones) y al que menos ha sido Romie (7 patrones). La media de conductas evaluadas por individuo ha sido de 11,64 (27,07% de los patrones comportamentales evaluables).

Nico ha sido el individuo con un mayor número absoluto de conductas lateralizadas ($n=14$). Por el contrario, Juanito y Víctor han sido los individuos con un menor número absoluto de conductas lateralizadas ($n=2$). La media de conductas lateralizadas por individuos ha sido de 5,07 ($SD=2,97$).

El individuo con mayor porcentaje de conductas lateralizadas sobre el evaluado ha sido Nico (77,78% de conductas lateralizadas), y el de menor Juanito (18,18%). El porcentaje medio de conductas lateralizadas sobre el evaluado ha sido de 44,50%. El individuo con mayor porcentaje de conductas lateralizadas sobre el total de conductas (sobre las 43) ha sido Nico (30,43%) y los de menor porcentaje Juanito y Víctor (4,35%). El porcentaje medio de conductas lateralizadas sobre el total ha sido de 11,02%.

Respecto a la dirección de las preferencias en las conductas lateralizadas, el individuo con mayor número absoluto de patrones diestros ha sido Nico ($n=14$; 77,78%), y los de menor Charly y Romie (ninguna conducta lateralizada hacia la derecha; 0%). Los individuos con mayor número absoluto de patrones zurdos ($n=5$) han sido Charly (50%), Romie (71,43%) y Tico (38,46%), mientras que Juanito, Nico, Sara y Víctor no han presentado ninguna conducta lateralizada hacia la izquierda. Por último, el individuo que ha presentado un mayor número absoluto de conductas ambipreferentes ha sido Bongo ($n=15$), y el que

menos Romie (n=2). Respecto al porcentaje de ambipreferencia, Juanito ha sido el individuo con un porcentaje mayor (81,82%), y Nico el de menor (22,22%). El porcentaje medio de ambipreferencia para la muestra ha sido del 55,50% de las conductas evaluadas.

En relación al análisis de las conductas, tan sólo en 4 de las 43 (9,30%) se ha podido aplicar el test binomial para los 14 individuos: comer (EAT), fregarse (FRE), rascarse (RAS) y recoger (REG). En otras 7 conductas (16,28%) se ha podido evaluar al menos al 50% de la muestra (≥ 7 individuos): hurgar (HUR), espantar (ESP), cruzar brazos (CRB), coger (TAK), conducta dirigida al entorno (EDB), escarbar (ESC) y recolectar (REC). En las 32 conductas restantes se ha evaluado a menos del 50% de la muestra, y en 13 de estos casos (Tabla 109), no se ha podido evaluar a ningún individuo por no disponer de suficientes datos.

El 51,16% de las conductas (n=22) han presentado sujetos lateralizados (al menos a un individuo), y en el 48,84% de las conductas (n=21) ningún individuo ha presentado preferencias manuales significativas. Teniendo en cuenta tan sólo los 22 patrones con sujetos lateralizados, la media de individuos lateralizados por conducta es de 3,23 por patrón de comportamiento. Del total de conductas con algún sujeto lateralizado el patrón con mayor número de individuos lateralizados ha sido “comer” (n=12), mientras que otras 8 conductas tan sólo han presentado un individuo lateralizado.

Figura 106: Porcentaje de individuos lateralizados en las 11 conductas en las que se ha evaluado el 50% de la muestra.

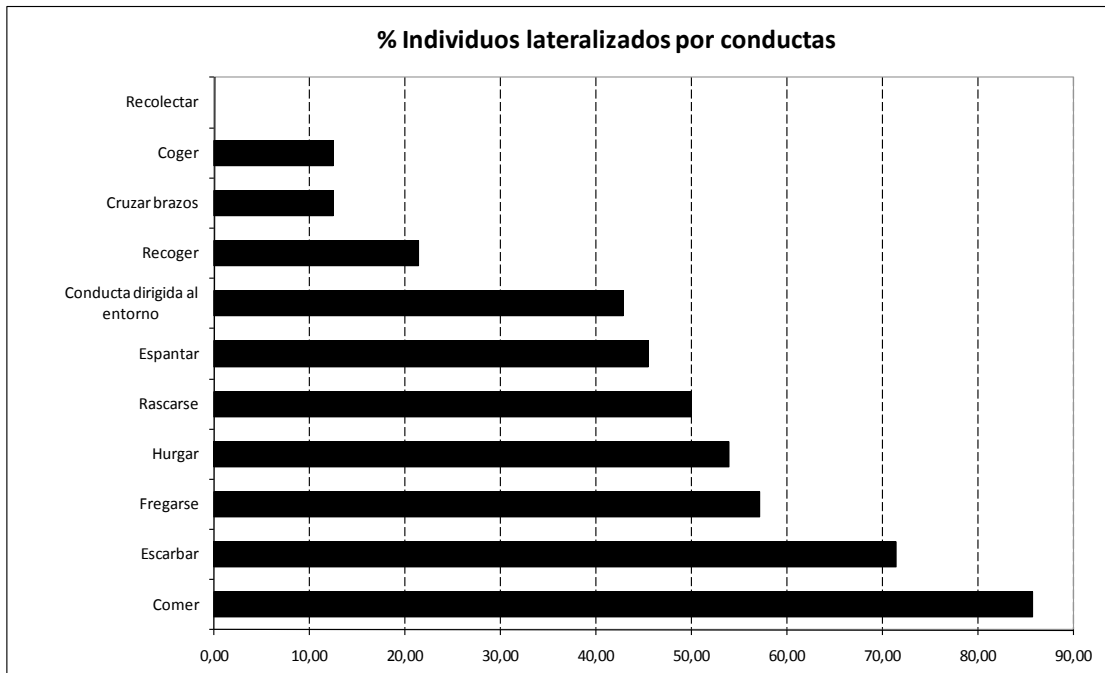


Tabla 109: Preferencias manuales (unimanual mano 2 desocupada) por individuos y conductas según la prueba binomial.

Conducta	Individuos										N				%Lat											
	Bongo	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Romie	Sara	Tico	Toni	Toto	Victor	Way		R	L	A	N lateralizados	Evaluados	%R	%L	%A			
1	A														1			0	1	0,00	0,00	100,00				
2	R		R												2			2	2	100,00	0,00	0,00	100,00			
3																		0	0							
4	A																	0	0	0,00	0,00	100,00	0,00			
5																		0	1	0,00	100,00	0,00	0,00			
6												L			1			1	1	0,00	100,00	0,00	100,00			
7																		0	0							
8			L				R					L			1	2		3	3	33,33	66,67	0,00	100,00			
9				A			R								1	1	2	2	2	0,00	0,00	100,00	0,00			
10											L				1	1		0	0	50,00	50,00	0,00	100,00			
11																		0	0							
12																		0	0							
13	A			A			A								3	0	3	0	0,00	0,00	100,00	0,00				
14	A			A		R						A		A	1	0	3	1	4	25,00	0,00	75,00	25,00			
15	A	A		A			A		A	R					1	7	1	8	12,50	0,00	87,50	12,50				
16																		0	0							
17	L	L	A	A	R	R	R	L	R	L	L	L	R	R	6	6	2	12	14	42,86	42,86	14,29	85,71			
18	R	A		A	A	R		R	A						3	4	3	7	7	42,86	0,00	57,14	42,86			
19	A																	0	1	0,00	0,00	100,00	0,00			
20		L	A			R	R	A	A	L			R		3	2	2	5	7	42,86	28,57	28,57	71,43			
21	A	L	A	A	R	R	A			A	R			L	3	2	6	5	11	27,27	18,18	54,55	45,45			
22																		0	0							
23	A	L	L	A	R	R	A	L	A	L	L	L	A	A	2	6	6	8	14	14,29	42,86	42,86	57,14			
24																		0	0							
25	L														1	2	1	3	0,00	33,33	66,67	33,33				
26	A	L	A	L	L	R	A	L	R	A	R	R	A	A	4	3	6	7	13	30,77	23,08	46,15	53,85			
27																		0	1	0,00	0,00	100,00	0,00			
28															1	5	1	6	6	16,67	0,00	83,33	16,67			
29															1			1	1	100,00	0,00	0,00	100,00			
30																		0	0							
31																		0	0							
32															1	1	1	1	1	100,00	0,00	0,00	100,00			
33																		0	0							
34																		0	0							
35	A	A	R	R	R	R	R	A	A	L	A	A	A	L	5	2	7	7	14	35,71	14,29	50,00	50,00			
36	A	A	A												7	0	7	0	7	0,00	0,00	100,00	0,00			
37	R	A	A	A	A	R	A	L	A	A	A	A	A	A	2	1	11	3	14	14,29	7,14	78,57	21,43			
38															1	1		2	2	50,00	50,00	0,00	100,00			
39																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00			
40															2	4	2	6	6	0,00	33,33	66,67	33,33			
41															1	1	2	2	4	25,00	25,00	50,00	50,00			
42																		0	0							
43															1	7	1	8	8	12,50	0,00	87,50	12,50			
															40	31	92	71	163	24,5399	19,02	56,44	43,56			
conductas lateralizadas																										
% conductas lateralizadas sobre evaluado																										
% conductas lateralizadas sobre las 43																										
% R																										
% L																										
% A																										
conductas evaluadas																										
conductas no evaluables																										

Análisis a través del test Binomial de aquellas conductas en las que se ha podido evaluar a más del 50% de la muestra

De los 154 posibles test binomiales (14 individuos por 11 conductas evaluadas) se ha podido aplicar la prueba en 117 casos (75,97%). De los casos evaluados, el 55,56% han sido test no significativos (65 casos ambipreferentes) y el 44,44% han sido significativos (52 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se han encontrado más diestros (30 casos; 25,64%) que zurdos (22 casos; 18,80%). No se han detectado diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2(1, n=117)=1,444; p=0,229$).

De los 11 patrones conductuales en los que se ha podido evaluar al 50% de la muestra, “comer” sigue siendo la conducta que presenta un mayor porcentaje de individuos lateralizados (12 sujetos; 85,71%), mientras que en “recolectar”, ninguno de los 7 sujetos evaluados ha presentado preferencias manuales significativas. El porcentaje medio de lateralizados para estas 11 conductas ha sido del 41,17%, y el número medio de sujetos lateralizados por conducta ha sido de 4,73.

La conducta con un mayor número de sujetos diestros ha sido “comer” (n=6; 42,86%) y la de menor “recolectar” (n=0). Las conductas con un mayor número de sujetos zurdos han sido “comer” y “fregarse” (n=6; 42,86%), mientras que cuatro de los patrones no han presentado ningún individuo lateralizado en esta dirección: “conducta dirigida al entorno”, “cruzar brazos”, “coger” y “recolectar”. La conducta con un mayor número de sujetos ambipreferentes ha sido “recoger del cuerpo” (n=11; 78,57%), y las que menos “comer” (n=2; 14,29%) y “escarbar” (n=2; 28,57%).

Análisis a través del test Binomial de aquellas conductas en las que se ha podido evaluar a más del 100% de la muestra

De los 56 posibles tests binomiales (14 individuos por las 4 conductas evaluadas) se ha podido aplicar la prueba en 4 casos (100%). De éstos, el 46,43% han sido tests no significativos (26 casos ambipreferentes) y el 53,57% han sido significativos (30 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se ha encontrado el mismo número de diestros que zurdos (n=15; 26,79%). No se han detectado diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=56)=0,286; P=0,593).

“Comer” sigue siendo la conducta que ha presentado un mayor porcentaje de individuos lateralizados (85,71%), y “recoger del cuerpo” la que ha tenido un menor porcentaje (21,43%). La diferencia entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados tan sólo ha sido significativa para las conductas “comer” (χ^2 (1,n=14)=7,143; P=0,008) y “recoger del cuerpo” (χ^2 (1,n=14)=4,571; P=0,033). La figura 107 muestra la distribución de individuos diestros, zurdos y ambipreferentes para estas 4 conductas.

Tabla 110: Resumen de resultados del test Binomial en la evaluación de individuos por conductas en unimanual con mano 2 desocupada.

	<i>Análisis conjunto</i>	<i>50% muestra evaluada</i>	<i>100% muestra evaluada</i>
Conductas evaluadas	43	11	4
Casos posibles de evaluar	602	154	56
Casos aplicable Binomial (respuestas ≥ 6)	163	117	56
Casos lateralizados	71	52	30
Casos R	40	30	15
Casos L	31	22	15
Casos A	92	65	26

Figura 107: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes en conductas con el 100% de la muestra evaluada con mano 2 desocupada.

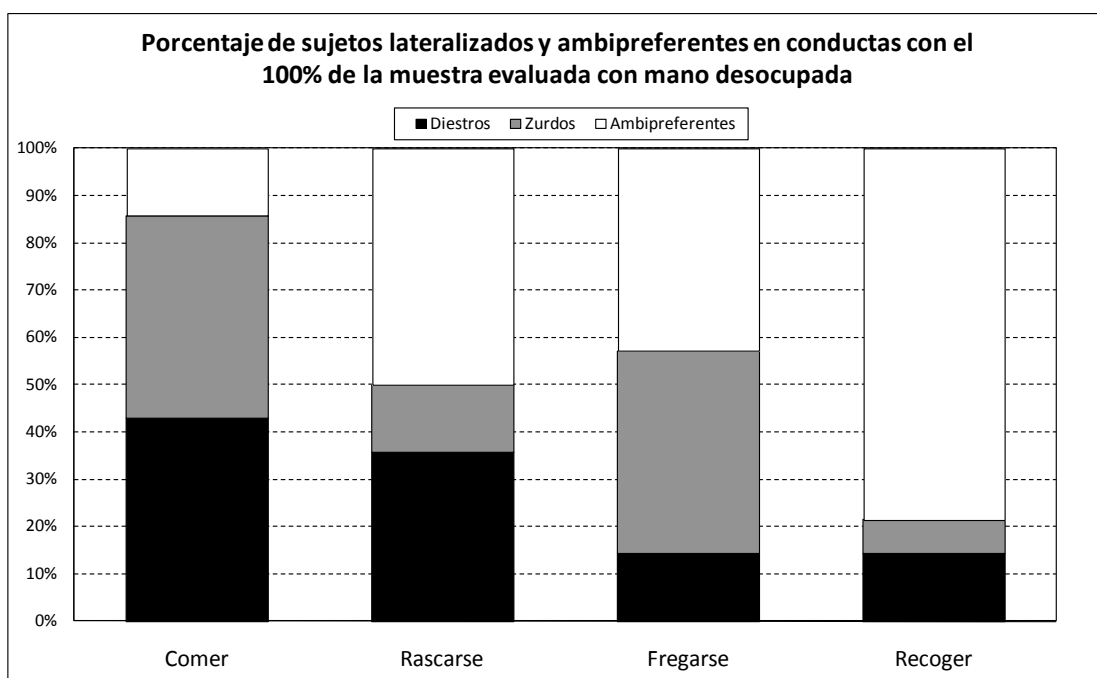
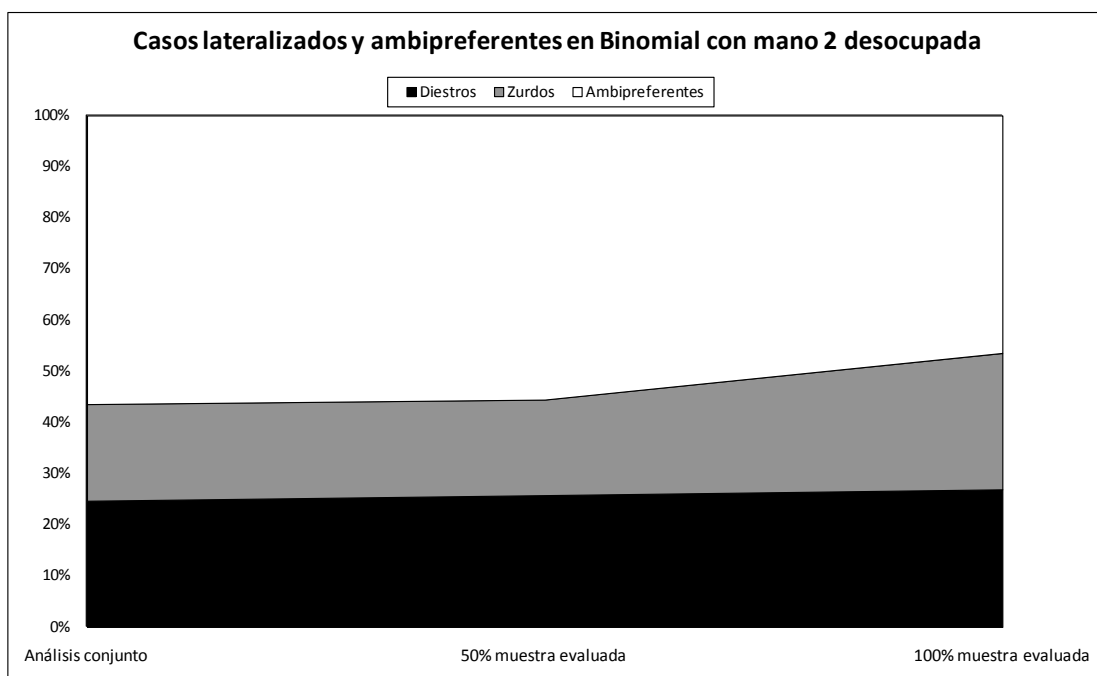


Figura 108: Porcentaje de casos lateralizados y ambipreferentes en el análisis Binomial de conductas con mano desocupada.



Índices de lateralidad de los individuos para las conductas

Tal como se muestra en la tabla 111 para cada uno de los individuos de ha calculado un valor alternativo de HI (MHI) a partir del promedio obtenido de los valores de HI de cada una de las conductas en las que el sujeto ha obtenido 6 respuestas o más. No se han encontrado diferencias significativas entre los valores de SUMHI y MHI ($SUMHI=0,021 \cdot MHI=0,008$; $Z=-0,408 \cdot P=0,683$), aunque sí entre los valores de SUMABHI y MABSHI ($SUMABSHI=0,241 \cdot MABSHI=0,408$; $Z=-3,296 \cdot P=0,001$).

Teniendo en cuenta las 43 conductas analizadas, la que ha mostrado un valor más elevado de HI ha sido “estirar” ($HI=1,000$; sólo datos válidos para un sujeto) y la de un valor menor ha sido “beber” ($HI=-1,000$; sólo datos válidos para un sujeto). En 13 conductas no se ha podido calcular el HI por falta de datos. En relación a los valores del ABSHI, las que han presentado un valor más elevado han sido “beber” y “estirar” ($ABSHI=1,000$; sólo datos válidos para un sujeto), y la que ha obtenido un valor menor ha sido “contacto social” ($ABSHI=0,089$; sólo datos válidos para dos sujetos).

Teniendo en cuenta los 11 patrones para los que se ha podido evaluar al 50% de la muestra, la conducta con un valor más elevado de HI ha sido “conducta dirigida al entorno” ($HI=0,233$), y la de un valor menor “espantar” ($HI=-0,098$). En relación a los valores del ABSHI el patrón que ha presentado un valor más elevado ha sido “escarbar” ($ABSHI=0,734$), y la de un valor menor “coger” ($ABSHI=0,280$).

Teniendo en cuenta las 4 conductas para las que se ha podido evaluar al 100% de la muestra, la conducta que ha presentado un valor más elevado de HI ha sido “rascarse” ($HI=0,057$), y la de un valor menor “fregarse” ($HI=-0,049$). En relación a los valores del ABSHI, el patrón con un valor más elevado ha sido “comer” ($ASBHI=0,352$), y el de menor “rascarse” ($ABSHI=0,298$).

A la hora de evaluar si existen diferencias significativas entre las diferentes medidas individuales del HI ($SUMHI$, MHI , $MHI50^{247}$ y $MHI100^{248}$), los resultados de la ANOVA de *Friedman* son no significativos tanto si comparamos los 4 índices entre sí

²⁴⁷ Índice de lateralidad medio en teniendo en cuenta aquellas conductas que han podido ser evaluadas en al menos el 50% de la muestra.

²⁴⁸ Índice de lateralidad medio teniendo en cuenta aquellas conductas que ha podido ser evaluadas en el 100% de la muestra.

($F(3=14)=3,171$; $p=0,366$), como si comparamos los tres índices derivados (MHI, MHI50 y MHI100) ($F(2=14)=3,571$; $p=0,168$).

A la hora de evaluar si existen diferencias significativas entre las diferentes medidas individuales del ABSHI (SUMABSHI, MABSHI, MABSHI50²⁴⁹ y MABSHI100²⁵⁰), los resultados de la ANOVA de *Friedman* han detectado diferencias en la comparación de los 4 valores ($F(3=14)=21,686$; $P=0,000$), y en la de los 3 índices derivados (MABSHI, MABSHI50 y MABSHI100) ($F(2=14)=7,429$; $P=0,024$). Por otra parte, si comparamos los 4 índices por pares a través de la prueba de *Wilcoxon*, han sido significativos todos los pares menos la comparación MABSHI50-MABSHI100 ($Z=-1,852$; $P=0,064$): SUMABSHI-MABSHI ($Z=-3,296$; $P=0,001$), SUMABSHI-MABSHI50 ($Z=-3,107$; $P=0,002$), SUMABSHI-MABSHI100 ($Z=-2,166$; $P=0,030$), MABSHI-MABSHI50 ($Z=-2,605$; $P=0,009$) y MABSHI-MABSHI100 ($Z=-2,668$; $P=0,008$). Por último, comentar que no se han detectado diferencias significativas a nivel poblacional para los índices MHI50 ($t(13)=0,357$; $P=0,727$) ni MHI100 ($t(13)=0,055$; $P=0,957$).

²⁴⁹ Índice de lateralidad medio absoluto en teniendo en cuenta aquellas conductas que han podido ser evaluadas en al menos el 50% de la muestra.

²⁵⁰ Índice de lateralidad medio absoluto en teniendo en cuenta aquellas conductas que han podido ser evaluadas en el 100% de la muestra.

Tabla 111: Valores de HI de los individuos para mano 2 desocupada.

	Conducta	Bongo	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Romie	Sara	Tico	Toni	Toto	Victor	Wayy	N lateralizados	N Evaluados	MHI	SD	SE	t	gl	P	Pobl
1	Abrazar	0,750														0	1	0,750						
2	Agresión	1,000			0,778											2	2	0,889	0,16	0,04				
3	Amenezar															0	0							
4	Armsinar															0	0							
5	Ascender	-0,250														0	1	-0,250						
6	Beber												-1,000			1	1	-1,000						
7	Braquiar															0	0							
8	Dejar caer			-1,000			0,500						-0,429			3	3	-0,310	0,76	0,20				
9	Caminar - inicio de marcha	0,636					0,333									0	2	0,485	0,21	0,06				
10	Cazar						1,000						-0,833			2	2	0,083	1,50	0,35				
11	Caminar con giro a la izquierda															0	0							
12	Caminar con giro a la derecha															0	0							
13	Colgarse	0,000			-0,167		0,667									0	3	0,167	0,44	0,12				
14	Cambio de postural	-0,250			0,636		0,765									1	4	0,192	0,59	0,16				
15	Cruzar brazos	0,200	-0,333	-0,055				-0,400		0,000	0,625			0,714	-0,500	1	8	0,031	0,46	0,12				
16	Descender															0	0							
17	Comer	-0,184	-0,291	0,029	-0,019	0,355	0,634	0,164	-0,699	0,451	-0,524	-0,641	-0,217	0,543	0,175	12	14	-0,016	0,43	0,12				
18	Conducta dirigida al entorno	0,573	0,385	-0,286	0,000	0,586				0,733	-0,333					3	7	0,233	0,44	0,12				
19	Jimpular	0,143														0	1	0,143						
20	Escarbar	-0,950	-0,030				1,000	0,714		0,444	-1,000		1,000			5	7	0,168	0,86	0,23				
21	Espaniar	0,200	-0,569	-0,636	-0,556	0,570	0,495	-0,121		-0,120	0,163	0,185				5	11	-0,098	0,46	0,12				
22	Extender la mano															0	0							
23	Fregarse	0,185	-0,500	-0,354	-0,111	0,364	0,500	0,067	-0,436	-0,111	-0,465	-0,341	-0,166	0,636	0,045	8	14	-0,049	0,37	0,10				
24	Golpear el suelo															0	0							
25	Espulgar	-1,000														1	3	-0,259	0,68	0,18				
26	Hurgar	0,040	-0,525	0,273		-0,366	0,750	0,025	-0,833	0,667	-0,200	0,514	0,583	0,600	-0,200	7	13	0,102	0,51	0,14				
27	Inspección genital							0,250								0	1	0,250						
28	Lanzar															1	6							
29	Manipulación de objetos	0,250		0,000	-0,250		0,649			0,333	-0,333					1	1	0,108	0,37	0,10				
30	Misturbarse															0	0	0,882						
31	Peñir															0	0							
32	Estrañar															1	1	1,000						
33	Quitar															0	0							
34	Golpear															0	0							
35	Rasarse	0,017	-0,038	0,320	0,579	0,436	0,618	0,257	-0,308	-0,192	-0,559	0,108	-0,053	0,149	-0,538	7	14	0,057	0,37	0,10				
36	Recoleccion	0,000	-0,556	-0,250			0,333	0,333	0,667							0	7	0,075	0,41	0,11				
37	Recoger del cuerpo	0,857	-0,130	-0,300	-0,091	0,280	0,579	-0,117	-0,778	0,130	-0,273	-0,259	-0,059	0,500	0,250	3	14	0,028	0,44	0,12				
38	Reposar									0,778	-0,852					2	2	-0,037	1,15	0,31				
39	Contacto social	0,067														0	2	-0,022	0,13	0,03				
40	Conducta autorigida	0,600				0,000	0,167	-0,200	-1,000		-0,625					2	6	-0,176	0,57	0,15				
41	Autospulgamiento			-0,125			1,000	-0,515							0,429	2	4	0,197	0,66	0,18				
42	Sostener - transportar															0	0							
43	Coner			-0,053	-0,143		0,501	0,333	-0,143	0,091				0,333	0,556	1	8	0,196	0,30	0,08				
	MHI	0,192	-0,351	-0,145	0,026	0,064	0,651	0,186	-0,596	0,301	-0,240	-0,286	-0,128	0,534	-0,090			0,008	0,34	0,09				
	SD	0,46	0,56	0,55	0,44	0,57	0,24	0,39	0,52	0,58	0,42	0,53	0,43	0,25	0,40									
	SE	0,07	0,05	0,05	0,07	0,05	0,04	0,06	0,05	0,06	0,06	0,08	0,06	0,04	0,06									

Análisis de las preferencias individuales según la “clase de conducta”

En la tabla 114 se muestran los resultados del test Binomial para cada individuo y clase de conducta cuando la mano 2 está desocupada. De los 140 posibles tests Binomiales, se ha podido aplicar la prueba en 87 casos (62,14%), que son aquellos en los que las respuestas son ≥ 6 . De los casos evaluados, el 62,07% han sido tests no significativos (54 casos) y el 37,93% han sido significativos (33 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se han encontrado más diestros ($n=19$; 21,84%) que zurdos ($n=14$; 16,09%). Se han detectado diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2 (1, n=87)=5,069$; $p=0,024$), aunque no entre el número de casos diestros y zurdos ($\chi^2 (1, n=33)=0,758$; $p=0,384$).

No se han podido evaluar todas las categorías en ninguno de los sujetos de la muestra. Tan sólo en Bongo y Nico se han podido evaluar 9 categorías de comportamiento. En los sujetos Julio, Romie y Toto tan sólo se han podido evaluar 4 categorías de comportamiento. La media de categorías evaluadas por individuo ha sido de 6,21 (SD=1,72). Tal como se indica en la tabla 114, Nico ha sido el individuo con mayor número absoluto de conductas lateralizadas ($n=8$). Por el contrario, Julio, Juanito, Marco y Toto, tan sólo se han mostrado lateralizados para una categoría. La media de conductas lateralizadas por individuo ha sido de 2,36 (SD=1,78).

El individuo con mayor porcentaje de categorías lateralizadas sobre el evaluado ha sido Nico (88,89%) y el de menor ha sido Juanito (12,50%). El porcentaje medio de categorías lateralizadas sobre el evaluado ha sido del 36,77%.

Respecto a la dirección de las preferencias en las conductas lateralizadas, el individuo con un mayor número absoluto de patrones diestros ha sido Nico ($n=8$; 88,89%) y los de menor han sido Charly, Julio, Juanito, Romie, Tico, Toni y Toto ($n=0$). El individuo con un mayor número absoluto de patrones zurdos ha sido Charly ($n=3$; 42,86%) y los de menor han sido Marco, Nico, Pancho, Sara y Víctor ($n=0$). Por último, el individuo con un mayor número absoluto de patrones ambipreferentes ha sido Juanito ($n=7$; 87,50%), y el de menor ha sido Nico ($n=1$; 11,11%). El porcentaje medio de ambipreferencia de la muestra ha sido del 63,23% de las conductas evaluadas.

En relación al análisis de las categorías y tal como hemos comentado anteriormente en ningún patrón se ha podido aplicar el test Binomial a los 14 individuos. No obstante, en 7

de las 10 categorías de comportamiento se ha podido evaluar a más del 50% de la muestra. El 80% de las categorías han presentado sujetos lateralizados, y la media de individuos lateralizados por categoría ha sido de 3,3. La categoría con mayor número de sujetos lateralizados ha sido “alimentación” (n=12), y la de menor “reposo” (n=0).

Figura 109: Porcentaje de individuos lateralizados por categoría de comportamiento ($\geq 50\%$ de la muestra) con mano 2 desocupada.

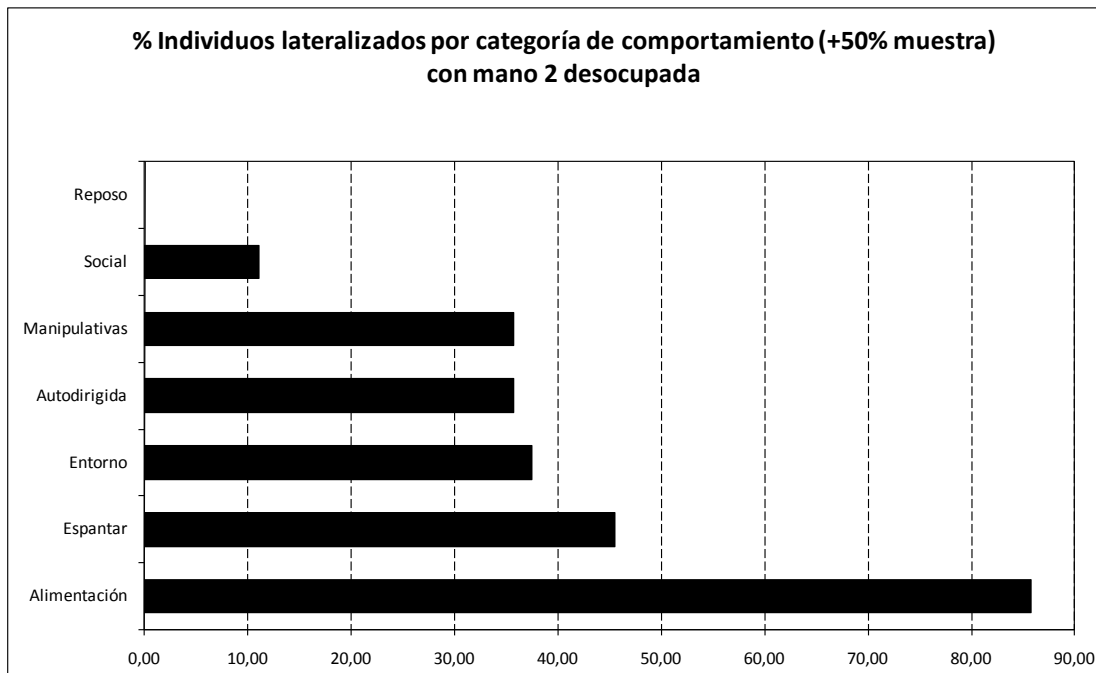


Figura 110: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes según categoría de comportamiento ($\geq 50\%$ de la muestra) con mano 2 desocupada.

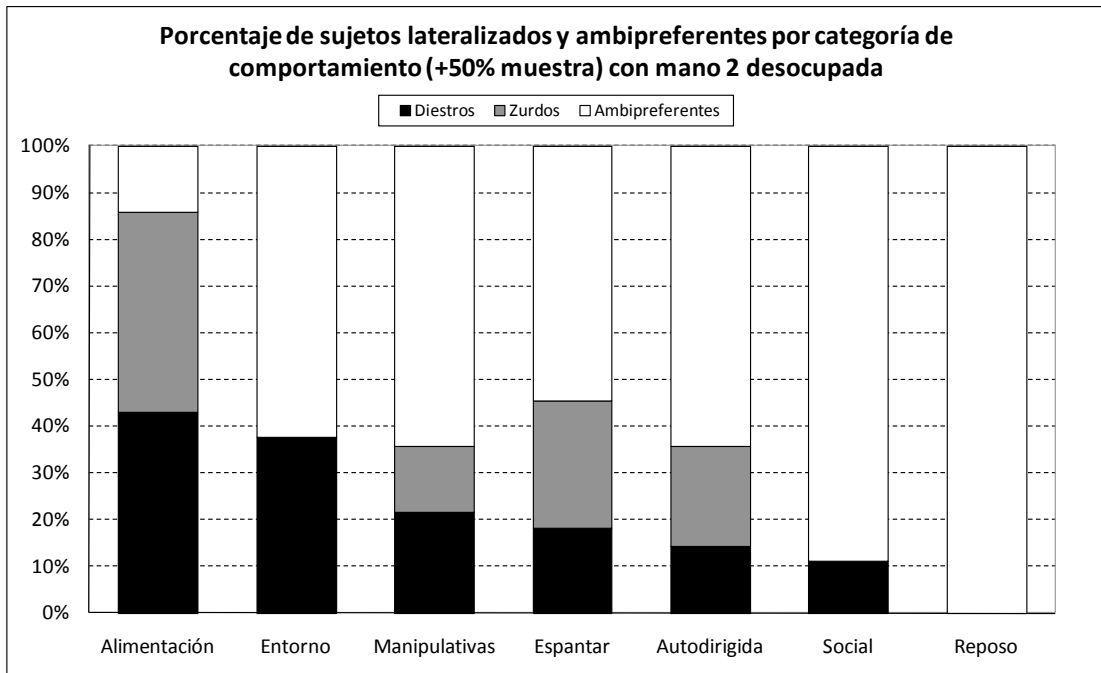


Tabla 112: Estadísticos de contraste para MHI-Clase de conducta con mano 2 desocupada.

		MHI-CLASE- IDLE	
	Valor HI		0,000
MHI_CLASE_CONJ	0,062	Z	-1,412
		p	0,158
SUMHI_CONJ	0,055	Z	-1,789
		p	0,074
MHI_CONJ	0,052	Z	-1,161
		p	0,245
SUMHI_IDLE	0,021	Z	-0,772
		p	0,470
MHI_IDLE	0,008	Z	-0,785
		p	0,433

Tabla 113: Estadísticos de contraste para MABSHI-Clase de conducta con mano 2 desocupada.

		MABSHI-CLASE- IDLE	
		Valor MABSHI	0,236
MABSHI_CLASE_CONJ	0,249	Z p	-0,282 0,778
SUMABSHI_CONJ	0,191	Z p	-1,224 0,221
MABSHI_CONJ	0,344	Z p	-2,731 0,006
SUMABSHI_IDLE	0,242	Z p	-0,126 0,900
MABSHI_IDLE	0,408	Z p	-3,233 0,001

En relación a los valores del HI de cada individuo para cada categoría se ha seguido el criterio de $n \geq 6$. No se han encontrado diferencias entre los valores de MHI-CLASE-DESOCUPADA con ningún otro valor relacionado (Tabla 112). Para los valores absolutos, se han encontrado diferencias significativas entre los valores de MABSHI-CLASE-DESOCUPADA y MABSHI-CONJUNTO y entre MABSHI-CLASE-DESOCUPADA y MHI-DESOCUPADA (Tabla 113).

La categoría que ha presentado un valor más elevado de HI ha sido “desplazamiento de objetos” (HI=1,000; datos para 1 sujeto), y la de menor ha sido “espantar” (HI=-0,115; datos para 11 sujetos). En relación a los valores del ABSHI, la que ha presentado un valor más elevado ha sido “desplazamiento de objetos” (ABSHI=1,000; datos para 1 sujeto) y la de menor ha sido “autodirigida” (ABSHI=0,223; datos para 13 sujetos).

No se han encontrado preferencias a nivel poblacional para el valor MHI-CLASE-DESOCUPADA ($t(13)=-0,040$; $p=0,968$) ni para ninguna de las 10 categorías de comportamiento.

Tabla 114: Preferencias manuales por individuos y categorías de comportamiento según el test Binomial para mano 2 desocupada.

Categoría de comportamiento	Bongo		Charly		Julio		Juanito		Marco		Nico		Pancho		Romie		Sara		Tico		Toni		Toto		Victor		Way		N	%R	%L	%A	%Lat
	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A					
1 Alimentación	L	L	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	14	42,86	42,86	14,29	85,71	
2 Autodirigida	A	L	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	14	14,29	21,43	64,29	35,71		
3 Desplazamiento objetos	A	L	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	1	100,00	0,00	0,00	100,00		
4 Entorno	R	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	8	37,50	0,00	62,50	37,50		
5 Espantar	A	L	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	5	18,18	27,27	54,55	45,45		
6 Locomoción	A	L	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	4	0,00	0,00	100,00	0,00		
7 Manipulativas	R	A	L	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	14	21,43	14,29	64,29	35,71		
8 Postural	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	4	25,00	0,00	75,00	25,00		
9 Reposo	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	8	0,00	0,00	100,00	0,00		
10 Social	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	9	11,11	0,00	88,89	11,11		
R	2	0	0	0	1	8	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	0	3	1	1	19	11,11%	16,09%	62,07%	37,93		
L	1	3	1	1	0	0	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	1	0	1	1	33	21,84%	16,09%	62,07%	37,93		
A	6	4	3	7	4	1	4	2	5	4	2	5	4	4	4	3	2	5	4	4	3	2	5	5	2	5	87	21,84%	16,09%	62,07%	37,93		
categorías lateralizadas																																	
% categorías lateralizadas sobre evaluado																																	
% categorías lateralizadas sobre las 10																																	
% R																																	
% L																																	
% A																																	
categorías evaluadas																																	
categorías no evaluables																																	

Tabla 115: Valores de HI de los individuos para las categorías de comportamiento con mano 2 desocupada.

	Conducta										N		MHI	SD	SE	t	gl	p	Pobl						
	Bongo	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Romie	Sara	Tico	Toni	Toto								Victor	Waty	lateralizados	Evaluaados		
1	Alimentación	-0,175	-0,367	-0,016	-0,035	0,355	0,649	0,185	-0,650	0,444	-0,460	-0,662	-0,250	0,579	0,173	12	14	-0,016	0,43	0,12	-0,142	13	0,889	no	
2	Autodignidad	0,143	-0,336	-0,007	0,116	0,143	0,565	0,081	-0,620	0,149	-0,447	-0,026	-0,081	0,278	-0,124	5	14	-0,012	0,30	0,08	-0,146	13	0,886	no	
3	Desplazamiento objetos					1,000										1	1	1,000							
4	Entorno	0,579	0,286		-0,182	0,000	0,588		0,750	-0,333	-0,143					3	8	0,193	0,41	0,11	1,324	7	0,227	no	
5	Espaniar	0,250	-0,519		-0,667	-0,556	0,596	0,481	-0,111	-0,120	-0,055	0,148	-0,714			5	11	-0,115	0,46	0,12	-0,836	10	0,423	no	
6	Locomoción	0,212			-0,135	0,360		-0,273								0	4	0,041	0,29	0,08					
7	Manipulativas	0,707	-0,176		-0,306	-0,111	0,200	0,600	0,094	-0,538	0,182	-0,231	-0,375	0,500	0,300	5	14	0,044	0,39	0,10	0,427	13	0,677	no	
8	Pastural	-0,111			0,636	0,765							-0,385			1	4	0,226	0,56	0,15					
9	Reposo	0,053	-0,273		-0,035		-0,400		0,412	-0,302		0,600	-0,385			0	8	-0,041	0,38	0,10	-0,310	7	0,766	no	
10	Social	0,120	0,167		0,368	0,818	0,200	0,077	0,077	-0,667		0,091	-0,032			1	9	0,127	0,39	0,10	0,982	8	0,355	no	
	MHI-CLASE-IDLE	0,198	-0,174	-0,091	-0,001	0,028	0,660	0,107	-0,480	0,249	-0,316	-0,321	-0,104	0,410	-0,167	33	87	0,000	0,31	0,08	-0,002	13	0,999	no	
	SD	0,29	0,29	0,14	0,39	0,35	0,18	0,29	0,25	0,32	0,13	0,29	0,18	0,22	0,35										
	SE	0,04	0,04	0,02	0,06	0,05	0,03	0,04	0,04	0,05	0,02	0,04	0,05	0,03	0,05										

5.3.2.2. Preferencias a nivel poblacional

Globalmente, y teniendo en cuenta las acciones unimanuales espontáneas con la mano 2 desocupada, en ningún caso se han podido detectar preferencias poblacionales significativas (Tabla 116).

Tabla 116: Resultados del test t de una muestra en el análisis con la mano 2 desocupada.

Conducta	N sujetos	Valor HI	Desviación típica	Valor de t	GL ²⁵¹	Sig P ²⁵²	Pob ²⁵³
Cruzar brazos	8	0,031	0,46	0,195	7	0,851	No
Comer	14	-0,016	0,43	-0,138	13	0,892	No
Conducta dirigida al entorno	7	0,233	0,44	1,413	6	0,207	No
Escarbar	7	0,168	0,86	0,519	6	0,622	No
Espantar	11	-0,098	0,46	-0,709	10	0,494	No
Fregarse	14	-0,049	0,37	-0,501	13	0,626	No
Hurgar	13	0,102	0,51	0,725	12	0,483	No
Rascarse	14	0,057	0,37	0,570	13	0,578	No
Recolectar	7	0,075	0,41	0,489	6	0,642	No
Recoger del cuerpo	14	0,028	0,44	0,237	13	0,816	No
Coger	8	0,196	0,30	1,852	7	0,106	No

²⁵¹ Grados de libertad.

²⁵² Grado de significación de p.

²⁵³ Preferencia a nivel poblacional.

5.3.3. Análisis con la mano 2 realizando soporte postural

5.3.3.1. Preferencias individuales

De acuerdo con los cálculos del test Binomial de los 14 individuos de la muestra y teniendo en cuenta aquellas respuestas en las que la mano 2 ha estado realizando soporte postural, 10 individuos se han mostrado lateralizados (71,43%) y 4 no lateralizados (28,57%). De los individuos lateralizados, 7 (50%) han sido clasificados como diestros y 3 (21,43%) como zurdos. No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=14)=2,571; P=0,109), ni entre el número de diestros y zurdos (χ^2 (1,n=10)=1,600 ; P=0,206).

Los valores del índice de lateralidad (SUMHI) obtenidos de la muestra han oscilado de 0,648 a -0,329. Éstos han sido calculados a partir del total de la suma de respuestas obtenidas por los sujetos en las 44 conductas con datos (independientemente de si en alguna de las conductas los datos obtenidos por un sujeto han sido inferiores a 6). De ellos, 9 sujetos han mostrado valores positivos y otros 5 negativos. El valor medio del SUMHI para la muestra teniendo en cuenta aquellas respuestas en las que la mano 2 ha estado realizando soporte postural ha sido de 0,109. Teniendo en cuenta el cálculo del HI de los individuos a través de sólo aquellos comportamientos con 6 respuestas o más (MHI), el valor medio del HI ha sido 0,079. No se han detectado diferencias significativas entre ambas medidas del índice de lateralidad ($Z=-1,036$; $p=0,300$), y éstas han estado altamente correlacionadas ($R_s=0,825$; $p=0,000$).

En relación a los valores absolutos del índice de lateralidad (SUMABSHI), tan sólo un individuo ha obtenido un valor superior a 0,50. La media del ABSHI para todos los individuos ha sido 0,221. El cálculo del ABSHI para conductas con 6 respuestas o más (MABSHI) ha sido 0,213. Para estos valores tampoco se han encontrado diferencias significativas entre ambas medidas del ABSHI, y éstas han estado también altamente correlacionadas ($R_s=0,741$; $p=0,002$).

Tabla 117: Total de respuestas de actividad unimanual con la mano 2 realizando soporte postural.

<i>Individuo</i>	<i>L</i> ²⁵⁴	<i>R</i> ²⁵⁵	<i>Total</i>	<i>% R</i> ²⁵⁶	<i>p</i> <i>Binomial</i>	<i>SUMHI</i> ²⁵⁷	<i>SUMABSHI</i> ²⁵⁸	<i>Preferencia</i> ²⁵⁹	<i>MHI</i> ²⁶⁰	<i>MABSHI</i> ²⁶¹
Bongo	234	532	766	69,45%	0,0000	0,389	0,389	R	0,354	0,354
Charly	451	249	700	35,57%	0,0000	-0,289	0,289	L	-0,198	0,198
Julio	127	166	293	56,66%	0,0263	0,133	0,133	R	0,089	0,089
Juanito	284	215	499	43,09%	0,0023	-0,138	0,138	L	-0,170	0,170
Marco	315	535	850	62,94%	0,0000	0,259	0,259	R	0,163	0,163
Nico	222	1.039	1.261	82,39%	0,0000	0,648	0,648	R	0,543	0,543
Pancho	256	446	702	63,53%	0,0000	0,271	0,271	R	0,168	0,168
Romie	541	273	814	33,54%	0,0000	-0,329	0,329	L	-0,383	0,383
Sara	147	183	330	55,45%	0,0539	0,109	0,109	A	0,043	0,043
Tico	172	169	341	49,56%	0,9138	-0,009	0,009	A	-0,126	0,126
Toni	158	173	331	52,27%	0,4416	0,045	0,045	A	0,221	0,221
Toto	531	512	1.043	49,09%	0,5773	-0,018	0,018	A	-0,057	0,057
Víctor	73	126	199	63,32%	0,0002	0,266	0,266	R	0,230	0,230
Waty	92	135	227	59,47%	0,0052	0,189	0,189	R	0,230	0,230
Total	3.603	4.753	8.356			0,109	0,221		0,079	0,213

En la comparación entre los índices obtenidos del análisis conjunto y del análisis para la mano 2 realizando soporte postural no se han detectado diferencias significativas ni para SUMHI ($Z = -1,538$; $p = 0,124$) ni para SUMABHSI ($Z = -0,910$; $p = 0,363$). En la comparación entre los índices obtenidos del análisis de la mano 2 desocupada y del análisis para la mano 2 realizando soporte postural tampoco se han detectado diferencias significativas ni para SUMHI ($Z = -1,664$; $p = 0,096$) ni para SUMABHSI ($Z = -0,314$; $p = 0,735$).

²⁵⁴ Respuestas realizadas con la mano izquierda.

²⁵⁵ Respuestas realizadas con la mano derecha.

²⁵⁶ Porcentaje de uso de la mano derecha.

²⁵⁷ Índice de lateralidad sumatorio: calculado a partir del total de la suma de respuestas obtenidas por los sujetos en las 44 conductas con datos, independientemente de si en alguna conducta los datos obtenidos por un sujeto han sido inferiores a 6. Indica la dirección de la preferencia.

²⁵⁸ Índice de lateralidad sumatorio absoluto: es un reflejo de los valores de SUMHI independientemente de la dirección. Indica la intensidad de la preferencia.

²⁵⁹ Preferencia: R=diestra; L=zurda; A=ambipreferente.

²⁶⁰ Índice medio de lateralidad: calculado a partir de aquellos comportamientos que tienen una frecuencia igual o superior a 6. Indica dirección de la preferencia.

²⁶¹ Índice medio de lateralidad absoluto: es un reflejo de los valores absolutos del MHI independientemente de la dirección. Indica intensidad de la preferencia.

Tabla 118: Recuento de episodios unimanuales con la mano 2 realizando soporte postural por conductas.

	Conducta	Frecuencia	%	% acumulado
1	Comer	2.727	32,64%	32,64%
2	Espantar	1.264	15,13%	47,76%
3	Fregarse	1.017	12,17%	59,93%
4	Rascarse	593	7,10%	67,03%
5	Recolectar	304	3,64%	70,67%
6	Coger	269	3,22%	73,89%
7	Hurgar	234	2,80%	76,69%
8	Escarbar	226	2,70%	79,39%
9	Caminar-inicio de marcha	189	2,26%	81,65%
10	Cambio de postura-reajuste postural	182	2,18%	83,83%
11	Conducta dirigida al entorno	176	2,11%	85,94%
12	Manipulación de objetos	154	1,84%	87,78%
13	Recoger del cuerpo	144	1,72%	89,50%
14	Conducta de contacto social	102	1,22%	90,73%
15	Estirar	83	0,99%	91,72%
16	Agresión	79	0,95%	92,66%
17	Arrastrar	72	0,86%	93,53%
18	Conducta autodirigida	68	0,81%	94,34%
19	Sostener	55	0,66%	95,00%
20	Empujar	40	0,48%	95,48%
21	Dejar caer	37	0,44%	95,92%
22	Golpear	34	0,41%	96,33%
23	Cazar	33	0,39%	96,72%
24	Ascender	29	0,35%	97,07%
25	Espulgamiento	27	0,32%	97,39%
26	Lanzar	25	0,30%	97,69%
27	Autoespulgamiento	23	0,28%	97,97%
28	Extender la mano	22	0,26%	98,23%
29	Amenazar	19	0,23%	98,46%
30	Inspección genital	19	0,23%	98,68%
31	Reposar	18	0,22%	98,90%
32	Caminar con giro a la derecha	16	0,19%	99,09%
33	Caminar con giro a la izquierda	15	0,18%	99,27%
34	Abrazar	13	0,16%	99,43%
35	Descender	11	0,13%	99,56%
36	Golpear el suelo	9	0,11%	99,66%
37	Quitar	8	0,10%	99,76%
38	Colgarse	6	0,07%	99,83%
39	Comunicación	5	0,06%	99,89%
40	Braquiar	4	0,05%	99,94%
41	Beber	2	0,02%	99,96%
42	Cambio de mano	1	0,01%	99,98%

43	Cruzar brazos	1	0,01%	99,99%
44	Pedir	1	0,01%	100,00%
Total general		8.356		

Para la variable preferencia manual se han encontrado diferencias significativas entre individuos diestros, zurdos y ambipreferentes para SUMABSHI (diestros=0,308 · zurdos=0,252 · ambipreferentes=0,045 · KW=8,007; p=0,018). Estas diferencias se han dado entre diestros y ambipreferentes (U=0; p=0,008), y entre zurdos y ambipreferentes (U=0; p=0,034), aunque no entre diestros y zurdos (U=10; p=0,909).

Figura 111: Porcentaje de uso de la mano derecha según el total de respuestas obtenidas por los individuos con la mano 2 realizando soporte postural.

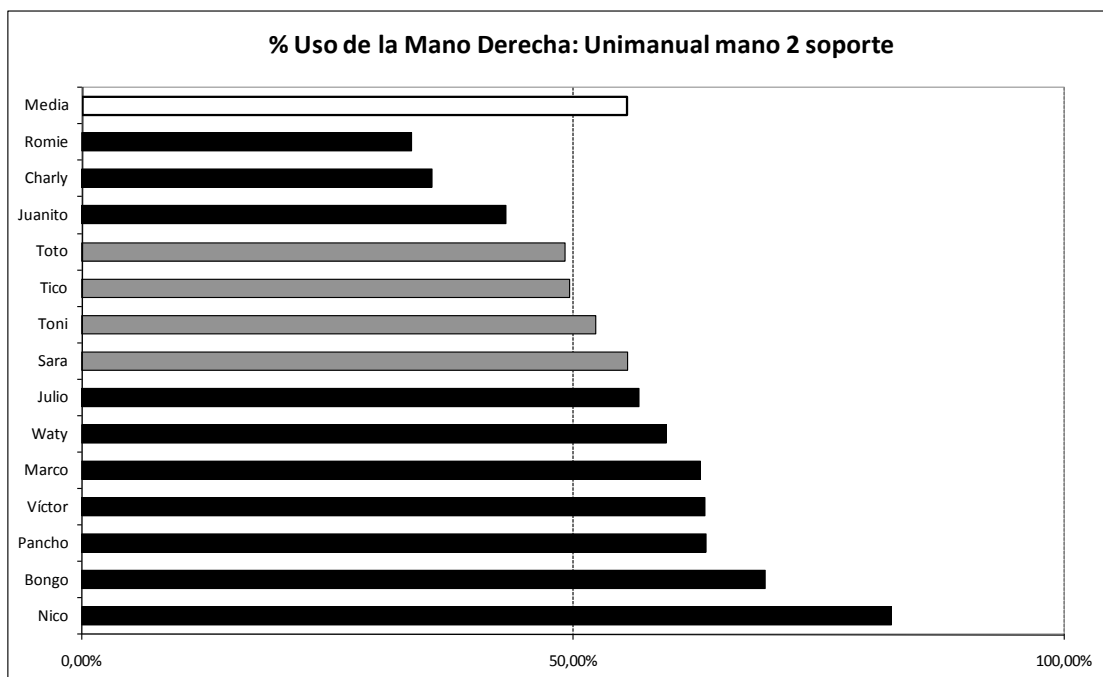


Figura 112: Valores de SUMHI en unimanual con la mano 2 realizando soporte postural.

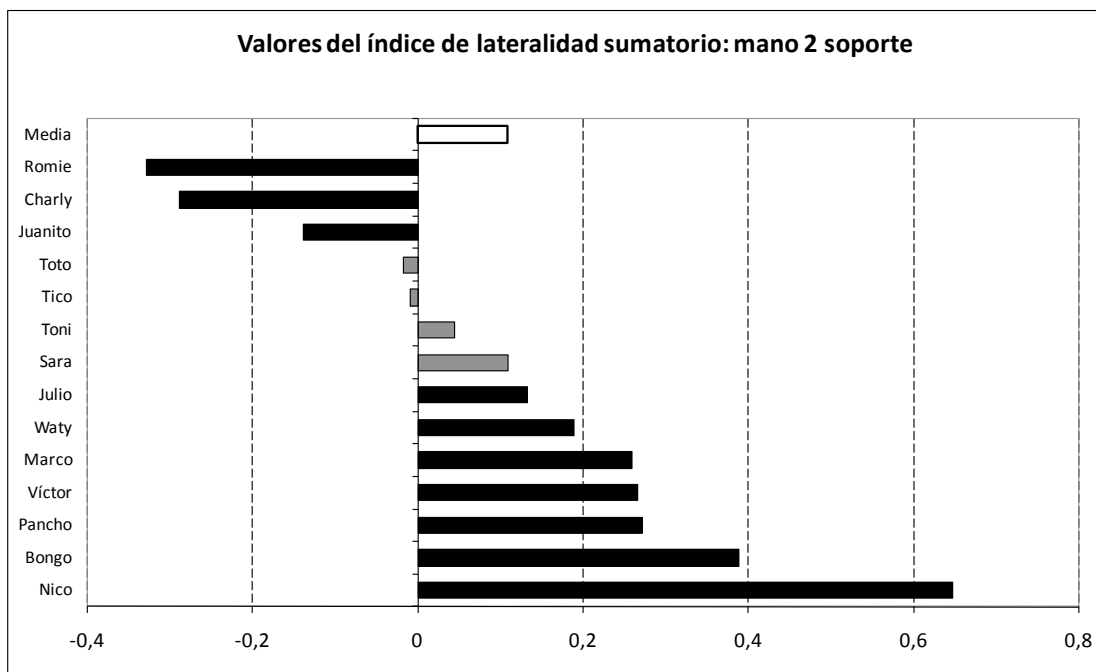
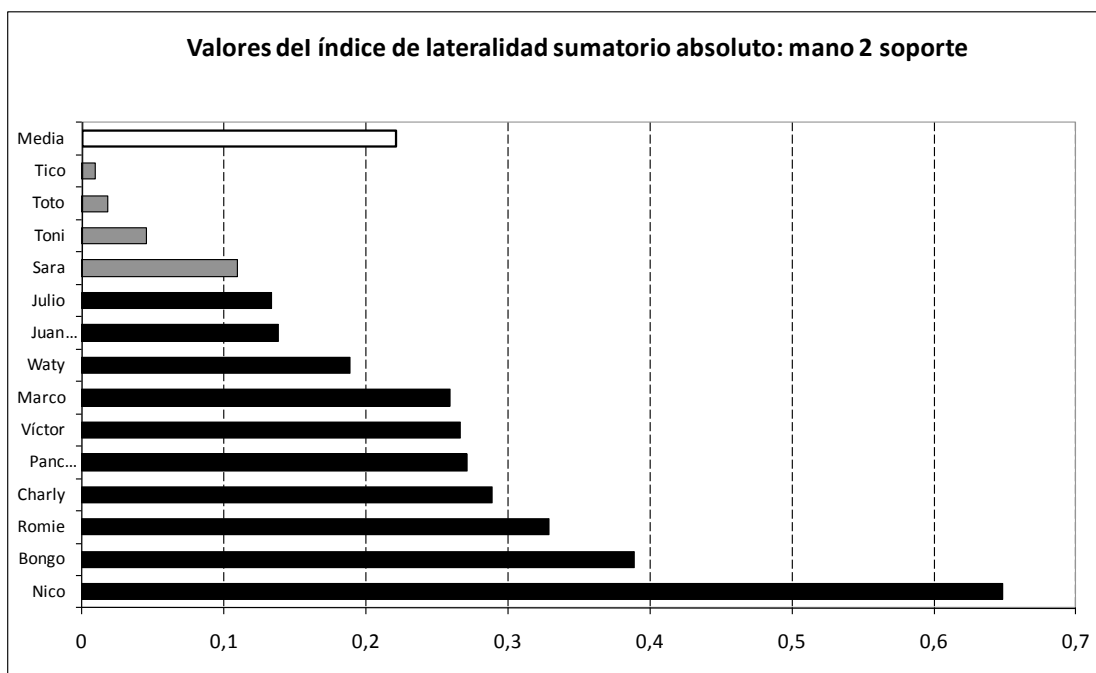


Figura 113: Valores de SUMABSHI en unimanual con la mano 2 realizando soporte postural.



Análisis a través del test Binomial

En la tabla 119 se muestran los resultados del test Binomial para cada individuo y conducta. De los 616 posibles tests binomiales (de la combinación de los 14 individuos por las 44 conductas evaluadas), tan sólo se ha podido aplicar la prueba en 187 casos (30,36%), que son aquellos en los que las respuestas eran ≥ 6 . De los casos evaluados, el 68,98% han sido tests no significativos (129 ambipreferentes) y el 31,01% han sido significativos (58 casos lateralizados). De los casos lateralizados se han encontrado más diestros (42 casos; 22,46%) que zurdos (16 casos; 8,56%). Se han encontrado diferencias significativas entre el número de casos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2(1, n=187)=26,957$; $P=0,000$), así como entre el número de casos diestros y zurdos ($\chi^2(1, n=58)=11,655$; $P=0,001$).

El individuo al que se le han podido evaluar más conductas ha sido Nico (23 patrones) y a los que menos han sido Pancho, Toni y Víctor (10 patrones). La media de conductas evaluadas por individuo ha sido de 13,79 (31,34% de los patrones comportamentales evaluables).

Nico ha sido el individuo con un mayor número absoluto de conductas lateralizadas ($n=15$). Por el contrario, Julio ha sido el individuo con un menor número absoluto de conductas lateralizadas ($n=0$). La media de conductas lateralizadas por individuos ha sido de 4,14 ($SD=3,84$).

El individuo con mayor porcentaje de conductas lateralizadas sobre el evaluado ha sido Nico (65,22% de conductas lateralizadas), y el de menor ha sido Julio (0%). El porcentaje medio de conductas lateralizadas sobre el evaluado ha sido de 28,86%. El individuo con mayor porcentaje de conductas lateralizadas sobre el total de conductas (sobre las 44) ha sido Nico (32,61%) y el de mejor porcentaje Julio (0%). El porcentaje medio de conductas lateralizadas sobre el total ha sido de 9,01%.

Respecto a la dirección de las preferencias en las conductas lateralizadas, el individuo con mayor número absoluto de patrones diestros ha sido Nico ($n=15$; 65,22%), y los de menor Julio, Juanito y Romie (ninguna conducta lateralizada hacia la derecha; 0%). Los individuos con mayor número absoluto de patrones zurdos ($n=5$) han sido Charly (38,46%) y Romie (41,67%), mientras que Bongo, Julio, Marco, Nico, Sara, Víctor y Waty no han presentado ninguna conducta lateralizada hacia la izquierda. Por último, el individuo que ha presentado un mayor número absoluto de conductas ambipreferentes ha sido Bongo

(n=15), y el que menos Pancho (n=4). Respecto al porcentaje de ambipreferencia, Julio ha sido el individuo con un porcentaje mayor (100%), y Nico el de menor (34,78%). El porcentaje medio de ambipreferencia para la muestra se ha situado en el 71,14% de las conductas evaluadas.

En relación al análisis de las conductas, tan sólo en 2 de las 44 (4,55%) se ha podido aplicar el test binomial para los 14 individuos: comer (EAT) y fregarse (FRE). En otras 10 conductas (22,73%) se ha podido evaluar al menos al 50% de la muestra (≥ 7 individuos): caminar-inicio de marcha (CAM), cambio de postura-reajuste postural (CPO), conducta dirigida al entorno (EDB), escarbar (ESC), espantar (ESP), hurgar (HUR), rascarse (RAS), recolectar (REC), recoger del cuerpo (REG) y coger (TAK). En las 35 conductas restantes se ha evaluado a menos del 50% de la muestra, y en 13 de estos casos (Tabla 119), no se ha podido evaluar a ningún individuo por no disponer de suficientes datos.

El 52,27% de las conductas (n=23) han presentado sujetos lateralizados (al menos a un individuo), y en el 47,73% de las conductas (n=21) ningún individuo ha presentado preferencias manuales significativas (Tabla 119). Teniendo en cuenta tan sólo los 23 patrones con sujetos lateralizados, la media de individuos lateralizados por conducta es de 2,52 por patrón de comportamiento. Del total de conductas con algún sujeto lateralizado el patrón con mayor número de individuos lateralizados ha sido “comer” (n=8), mientras que otras 10 conductas tan sólo han presentado un individuo lateralizado.

Análisis a través del test Binomial de aquellas conductas en las que se ha podido evaluar a más del 50% de la muestra

De los 168 posibles test binomiales (14 individuos por 12 conductas evaluadas) se ha podido aplicar la prueba en 138 casos (82,14%). De los casos evaluados, el 66,66% han sido tests no significativos (92 casos ambipreferentes) y el 33,33% han sido significativos (46 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se han encontrado más diestros (31 casos; 22,46%) que zurdos (15 casos; 10,87%). Se han encontrado diferencias significativas entre el número de casos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=138)=15,333; P=0,000), así como entre el número de casos diestros y zurdos (χ^2 (1,n=46)=5,565; P=0,018).

De los 12 patrones conductuales en los que se ha podido evaluar al 50% de la muestra, “espantar” y “hurgar” han sido la conducta que presenta un mayor porcentaje de individuos lateralizados (6 sujetos: 60%), mientras que en “caminar-inicio de marcha” tan sólo 2 individuos (16,67%) presentan preferencias manuales significativas. El porcentaje medio de lateralizados para estas 12 conductas es del 33,83% y el número medio de sujetos lateralizados por conducta es de 3,83.

La conducta con un mayor número de sujetos diestros ha sido “comer” (n=5; 35,71%) y las de menor ha sido “caminar-inicio de marcha” (n=1; 8,33%), “escarbar” (n=1; 9,09%) y “recoger” (n=1; 9,09%). La conducta con un mayor número de sujetos zurdos ha sido “comer” (n=3; 21,43%), mientras que “cambio de postura” y “conducta dirigida al ambiente” no han presentado ningún individuo lateralizado en esta dirección. Finalmente, la conducta con un mayor número de sujetos ambipreferentes ha sido “cambio de postura” (n=11; 84,62%), y las que menos han sido “espantar” y “hurgar” (n=4; 40%).

Análisis a través del test Binomial de aquellas conductas en las que se ha podido evaluar al 100% de la muestra

Tan sólo dos conductas han podido utilizarse para evaluar las preferencias manuales en el 100% de la muestra: comer y fregarse. De los 28 posibles tests binomiales (14 individuos por las 2 conductas evaluadas), el 53,57% han sido tests no significativos (15 casos ambipreferentes) y el 46,43% han sido significativos (13 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se ha encontrado un mayor número de diestros (n=8; 28,57%) que de zurdos (n=5; 17,86%). No se han detectado diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=28)=0,143; P=0,705).

De los dos patrones evaluados, “comer” ha sido la conducta que ha presentado un mayor porcentaje de individuos lateralizados (57,14%), seguida de “fregarse” (35,71%). La diferencia entre el número de individuos lateralizados y no lateralizados no ha sido significativa para comer (χ^2 (1,n=14)=0,286; P=0,593) ni para fregarse (χ^2 (1,n=14)=1,143; P=0,285).

Tabla 120: Resumen de los resultados del test Binomial en la evaluación de individuos por conductas en unimanual con mano 2 en soporte postural.

	<i>Análisis conjunto</i>	<i>50% muestra evaluada</i>	<i>100% muestra evaluada</i>
Conductas evaluadas	44	12	2
Casos posibles de evaluar	616	168	28
Casos aplicable Binomial (respuestas ≥ 6)	187	138	28
Casos lateralizados	58	46	13
Casos R	42	31	8
Casos L	16	15	5
Casos A	129	92	15

Índices de lateralidad de los individuos para las conductas

Tal como se muestra en la tabla 121, para cada uno de los individuos se ha calculado un valor alternativo de HI (MHI) a partir del promedio obtenido de los valores de HI de cada una de las conductas en las que el sujeto ha obtenido un mínimo de 6 respuestas. No se han encontrado diferencias significativas entre los valores de SUMHI y MHI ($SUMHI=0,109 \cdot MHI=0,079$; $Z=-1,036 \cdot P=0,300$), ni entre los valores de SUMABSHI y MABSHI ($SUMABHI=0,221 \cdot MABSHI=0,213$; $Z=-0,408 \cdot P=0,683$).

Teniendo en cuenta las 44 conductas analizadas, las que han mostrado un valor más elevado de HI ha sido “lanzar” y “cazar” ($HI=0,775$; sólo datos válidos para dos sujetos) y la de un valor menor ha sido “reposar” ($HI=-1,000$; sólo datos válidos para un sujeto). En 13 conductas no se ha podido calcular el HI por falta de datos. En relación a los valores del ABSHI, las conductas que han presentado un valor más elevado ha sido “reposar” ($ABSHI=1,000$; sólo datos válidos para un sujeto) y la que ha obtenido un valor menor ha sido “autoespulgamiento” ($ABSHI=0,000$; sólo datos válidos para un sujeto).

Teniendo en cuenta los 12 patrones en los que se ha podido evaluar al 50% de la muestra, la conducta con un valor más elevado de HI ha sido “conducta dirigida al entorno” ($HI=0,372$), y la de un valor menor ha sido “recoger” ($HI=-0,186$). En relación a los valores del ABSHI el patrón que ha presentado un valor más elevado ha sido “hurgar” ($ABSHI=0,525$), y el que menor ha sido “fregarse” ($ABSHI=0,263$).

Teniendo en cuenta las 2 conductas en las que se ha podido evaluar al 100% de la muestra, la conducta que ha presentado un valor más elevado de HI ha sido “comer” ($HI=0,091$), y la de un valor menor ha sido “fregarse” ($HI=-0,035$). En relación a los valores del ABSHI, el patrón con un valor más elevado ha sido “comer” ($ABSHI=0,283$), y el de menor “fregarse” ($ABSHI=0,263$).

A la hora de evaluar si existen diferencias significativas entre las diferentes medidas individuales del índice de lateralidad (SUMHI, MHI, MHI50 y MHI100), los resultados de la ANOVA de *Friedman* no han sido significativos tanto si comparamos los 4 índices entre sí ($F(3=14)=5,912$; $P=0,116$), como si comparamos los 3 índices derivados (MHI, MHI50 y MHI100) ($F(2=14)=0,154$; $P=0,926$).

A la hora de evaluar si existen diferencias significativas entre las diferentes medidas individuales del índice de lateralidad absoluto (SUMABSHI, MABSHI, MABSHI50 y MABSHI100), los resultados de la ANOVA de *Friedman* no han detectado diferencias significativas en la comparación de los 4 valores ($F(3=14)=1,500$; $P=0,682$), ni en la de los 3 índices derivados (MABSHI, MABSHI50 y MABSHI100) ($F(2=14)=0,154$; $P=0,926$)

Por último, merece la pena comentar que no se han encontrado diferencias significativas a nivel poblacional para los índices MHI50 ($t(13)=1,124$; $P=0,281$) ni MHI100 ($t(13)=1,176$; $P=0,261$).

Tabla 121: Valores de HI de los individuos para mano 2 realizando soporte postural.

	Conducta	Bongo	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Romie	Sara	Tico	Toni	Toto	Victor	Waty	N Lateralizados	N Evaluados	MHI	SD	SE	t	Pobl			
																						gl	p		
1	Abrazar	0,714														0	1	0,714							
2	Agresión	0,700	-0,333	0,182	0,400		0,111									0	5	0,212	0,38	0,10					
3	Amanzar															0	0								
4	Arastrar	0,250	0,714		0,500		0,333				0,333			0,714	0,143	0	1	0,442	0,24	0,06					
5	Ascender									-0,200						0	0	-0,200							
6	Beber															0	0								
7	Braciar															0	0								
8	Dejar caer				0,529											1	1	0,529							
9	Caminar - inicio de marcha	0,259	0,125	0,600	0,278	0,391	0,000	-0,600	-0,714	1,000	-0,778	0,273	-0,222			2	12	0,051	0,54	0,15	0,325	11	0,751	no	
10	Cazar				0,882						0,667					1	2	0,775	0,15	0,04					
11	Caminar con giro a la izquierda															0	0								
12	Caminar con giro a la derecha															0	0								
13	Cambiar de mano															0	0								
14	Colgarse															0	0								
15	Comunicación															0	0								
16	Cambio de postura	-0,467	-0,077	0,385	0,000	0,500	-0,375	-0,231	-0,375	-0,556	0,111	-0,636	0,400	0,667		2	13	-0,050	0,43	0,12	-0,418	12	0,683	no	
17	Cruzar brazos															0	0								
18	Descender															0	0								
19	Comer	0,492	-0,256	0,165	-0,140	0,410	0,680	0,305	-0,662	0,322	0,156	-0,203	-0,084	0,000	0,085	8	14	0,091	0,35	0,09	0,972	13	0,349	no	
20	Conducta dirigida al ambiente	0,857	0,867	0,130	0,333	0,600				-0,143	-0,167	0,500				3	8	0,372	0,41	0,11	2,581	7	0,096	si	
21	Empujar	0,000			0,176											0	2	0,088	0,12	0,03					
22	Escobar	0,600	-0,778	0,261	-0,263	0,250	0,300			0,478	-0,636	0,333	0,286	-0,077		2	11	0,069	0,45	0,12	0,504	10	0,625	no	
23	Escarbar	0,000	-0,455		-0,200	-0,208	0,724	0,328	-0,134	0,455		0,630	0,276			6	10	0,141	0,40	0,11	1,127	9	0,289	no	
24	Esparzar				0,333											0	2	0,444	0,16	0,04					
25	Extender la mano	0,320	-0,467	-0,091	-0,067	0,080	0,458	0,120	-0,200	0,000	-0,360	-0,094	-0,146	-0,667	0,619	5	14	-0,035	0,35	0,09	-0,380	13	0,710	no	
26	Fregarse															0	0								
27	Golpear el suelo															0	0								
28	Espulgamiento	0,167	-0,300		0,421	0,600	-0,463	-0,737	0,833	-0,600	1,000	-0,130				6	10	0,079	0,62	0,16	0,406	9	0,694	no	
29	Hurgar															0	1	-0,750							
30	Inspuación genital	0,750			0,800											1	2	0,775	0,04	0,01					
31	Lanzar	0,333	-0,500	0,846			-0,250				0,535	0,000				2	6	0,161	0,50	0,13					
32	Manipulación de objetos															0	0								
33	Pedir	0,145		0,333						0,333				0,053		1	5	0,372	0,37	0,10					
34	Estirar				1,000											0	0								
35	Quitar	0,333			0,882											1	3	0,183	0,79	0,21					
36	Golpear	0,134	-0,111	0,200	0,222	-0,222	0,700	0,421	-0,438	0,304	-0,333	0,556	-0,048	0,368		4	13	0,135	0,35	0,09	1,403	12	0,186	no	
37	Rasarse	0,217	-0,600	0,000	-0,391	0,125	0,630	0,608	-0,222	0,083	0,333	-0,267	0,333	0,500		3	13	0,104	0,39	0,10	0,966	12	0,333	no	
38	Recolectar	0,733	-0,667		0,067	0,000	-0,250	-0,333	-0,750	0,200	-0,500	0,091	-0,636			2	11	-0,186	0,45	0,12					
39	Reoger															1	1	-1,000							
40	Reposar															1	1	-1,000							
41	Contrao social	0,306		-0,333	-0,375	0,143										1	5	-0,106	0,31	0,08					
42	Conducta autodirigida	0,200			-0,143	0,500		0,000								1	4	0,139	0,28	0,07					
43	Autoespulgamiento	0,429			0,429											0	1	0,000							
44	Sostener - transportar	0,647	-0,143	-0,048	-0,400	0,250	0,867			-0,333				0,143		1	6	0,063	0,58	0,15	2,135	8	0,065	no*	
	Coger									0,368				0,220	0,304	3	9	0,261	0,37	0,10	1,203	14	0,250	no	
	MHI	0,354	-0,198	0,089	-0,170	0,163	0,548	0,168	-0,383	0,043	-0,126	0,221	-0,857	0,230	0,230	58	187	0,079	0,25	0,07					
	SD	0,32	0,44	0,33	0,26	0,30	0,36	0,38	0,28	0,40	0,46	0,61	0,42	0,39	0,29										
	SE	0,05	0,06	0,05	0,04	0,04	0,05	0,06	0,04	0,06	0,07	0,09	0,06	0,06	0,04										

Análisis de las preferencias individuales según la “clase de conducta”

En la tabla 125 se muestran los resultados del test Binomial para cada individuo y clase de conducta cuando la mano 2 está realizando soporte postural. De los 140 posibles tests Binomiales, se ha podido aplicar la prueba en 105 casos (75%), que son aquellos en los que las respuestas han sido ≥ 6 . De los casos evaluados, el 59,05% han sido tests no significativos (62 casos) y el 40,95% han sido significativos (43 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se han encontrado más diestros ($n=26$; 24,76%) que zurdos ($n=17$; 16,19%). Las diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados han estado al borde de la significación ($\chi^2(1, n=105)=3,438$; $P=0,064$) y entre el número de casos diestros y zurdos las diferencias han sido no significativas ($\chi^2(1, n=43)=1,884$; $P=0,170$).

En cuatro de las categorías se han podido evaluar a todos los individuos de la muestra ($n=14$): alimentación, autodirigida, locomoción y manipulativas. En la categoría “reposo” tan sólo se ha podido evaluar a un individuo (Tico). La media de categorías evaluadas por individuo ha sido de 7,5 ($SD=0,94$). Tal como se indica en la tabla 125, Nico ha sido el individuo con mayor número absoluto de conductas lateralizadas ($n=7$). Por el contrario, Marco, Víctor y Waty tan sólo se han mostrado lateralizados para una categoría. La media de conductas lateralizadas por individuo ha sido de 3,07 ($SD=1,86$).

El individuo con mayor porcentaje de categorías lateralizadas sobre el evaluado ha sido Nico (77,78%), seguido de Romie y Toto (71,43%). El individuo con menor porcentaje de conductas lateralizadas ha sido Marco (12,50%). El porcentaje medio de categorías lateralizadas sobre el evaluado ha sido del 37,58%.

Respecto a la dirección de las preferencias en las conductas lateralizadas, el individuo con un mayor número absoluto de patrones diestros ha sido Nico ($n=7$; 77,78%) y los de menor han sido Juanito y Romie ($n=0$). El individuo con un mayor número absoluto de patrones zurdos ha sido Romie ($n=5$; 71,43%) y los de menor han sido Bongo, Julio, Marco, Nico, Pancho, Víctor y Waty ($n=0$). Por último, el individuo con un mayor número absoluto de patrones ambipreferentes ha sido Marco ($n=7$; 87,50%), y el de menor ha sido Nico ($n=2$; 22,22%), Romie y Toto ($n=2$; 28,57%). El porcentaje medio de ambipreferencia de la muestra ha sido del 58,26% de las conductas evaluadas.

En relación al análisis de las categorías y tal como hemos comentado anteriormente en 4 de las categorías se ha podido aplicar el test Binomial a los 14 individuos, y en 8 de las 10 categorías de comportamiento se ha podido evaluar a más del 50% de la muestra. El 100% de las categorías han presentado sujetos lateralizados, y la media de individuos lateralizados por categoría ha sido de 3,91. La categoría con mayor número de sujetos lateralizados ha sido “alimentación” (n=11), y la de menor “reposo” (n=1).

Figura 114: Porcentaje de individuos lateralizados por categoría de comportamiento ($\geq 50\%$ de la muestra) con mano 2 realizando soporte postural.

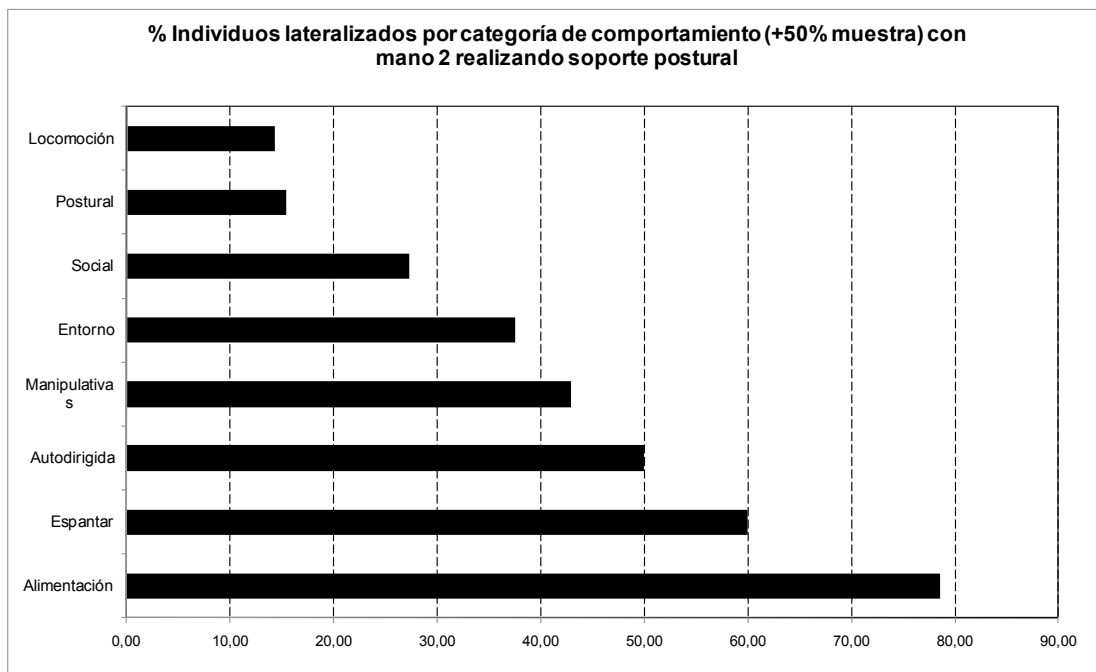
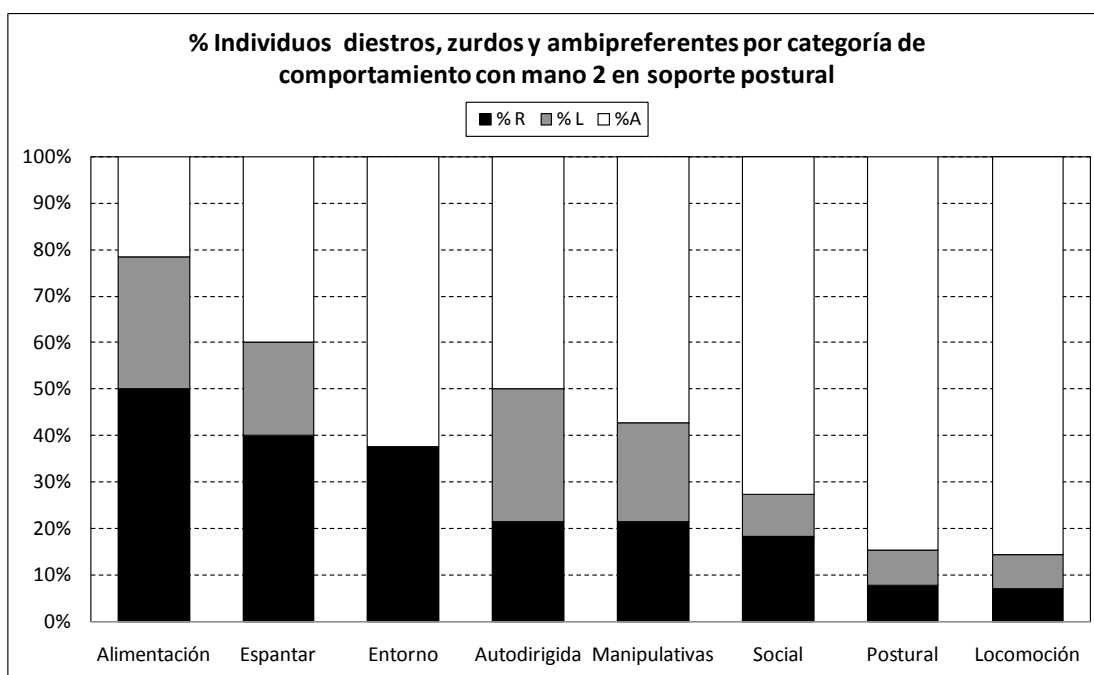


Figura 115: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes según categoría de comportamiento ($\geq 50\%$ de la muestra) con mano 2 realizando soporte postural.



En relación a los valores del HI de cada individuo para cada categoría se ha seguido el criterio de ≥ 6 . Se han encontrado diferencias significativas en el índice medio de lateralidad (MHI) entre “clase conducta con mano 2 soporte” y SUMHI-soporte y MHI-soporte (Tabla 122). Para los valores absolutos, se han encontrado diferencias significativas entre los “clase conducta con mano 2 soporte” y MABSHI-Clase-conjunto, SUMABSHI-conjunto, SUMABSHI-soporte y MABSHI-soporte (Tabla 123).

Tabla 122: Estadísticos de contraste para MHI-Clase de conducta con mano 2 realizando soporte postural.

MHI-CLASE-SUP			
	Valor HI		0,032
MHI_CLASE_CONJ	0,062	Z	-1,287
		p	0,198
SUMHI_CONJ	0,055	Z	-1,503
		p	0,133
MHI_CONJ	0,052	Z	-1,350
		p	0,177
MHI_CLASE_IDLE	0,000	Z	-0,157
		p	0,875
SUMHI_SUP	0,109	Z	-2,229
		p	0,026
MHI_SUP	0,079	Z	-2,103
		p	0,035

Tabla 123: Estadísticos de contraste para MABSHI-Clase de conducta con mano 2 realizando soporte postural.

MABSHI-CLASE-SUP			
	Valor MABSHI		0,313
MABSHI_CLASE_CONJ	0,249	Z	-2,480
		p	0,013
SUMABSHI_CONJ	0,191	Z	-3,180
		p	0,001
MABSHI_CONJ	0,344	Z	-1,287
		p	0,198
MABSHI_CLASE_IDLE	0,313	Z	0,000
		p	1,000
SUMABSHI_SUP	0,221	Z	-2,103
		p	0,035
MABSHI_SUP	0,213	Z	-2,983
		p	0,003

La categoría que ha presentado un valor más elevado de HI ha sido “entorno” (HI=0,343; datos para 8 sujetos), y la de menor ha sido “reposo” (HI=-1,000; datos para 1 sujetos). En relación a los valores del ABSHI, la que ha presentado un valor más elevado ha sido “reposo” (ABSHI=1,000; datos para 1 sujeto) y la de menor ha sido “social” (ABSHI=0,257; datos para 11 sujetos).

No se han encontrado preferencias a nivel poblacional para el valor MHI-CLASE-SUPPORT ($t(13)=-0,497$; $p=0,628$) ni para ninguna de las 10 categorías de comportamiento.

Tabla 124: Preferencias a nivel poblacional para categorías de conducta con mano 2 realizando soporte postural.

Conducta	N sujetos	Valor HI	Desv. Típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
MHI-Clase-soporte	14	0,032	0,24	0,497	13	0,628	No
Alimentación	14	0,099	0,34	1,085	13	0,298	No
Autodirigida	14	0,037	0,29	0,470	13	0,646	No
Entorno	8	0,343	0,45	2,177	7	0,066	borderl
Espantar	10	0,145	0,40	1,130	9	0,288	No
Locomoción	14	0,067	0,47	0,531	13	0,604	No
Manipulación	14	0,028	0,40	0,260	13	0,799	No
Postural	13	-0,044	0,38	-0,415	12	0,685	No
Social	11	0,104	0,32	1,086	10	0,303	No

Tabla 126: Valores de HI de los individuos para las categorías de comportamiento con mano 2 realizando soporte postural.

Conducta	Bongos										Totos										MHI										t	gl	p	Pobl
	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Romie	Sara	Tico	Toni	Toto	Victor	Way	N lateralizados	Evaluados	MHI	SD	SE																
1 Alimentación	0,476	-0,307	0,182	-0,174	0,373	0,652	0,354	-0,600	0,255	0,207	-0,217	-0,099	0,158	0,119	11	14	0,099	0,34	0,09	1,085	13	0,298	No											
2 Autodirigida	0,205	-0,366	0,111	-0,018	0,112	0,368	-0,018	-0,369	0,235	-0,439	0,173	-0,114	0,000	0,455	7	14	0,057	0,29	0,08	0,470	13	0,646	No											
3 Desplazamiento objetos	0,182	0,455	0,182	0,455	0,182	0,455	0,182	0,455	0,182	0,455	0,182	0,455	0,182	0,455	2	6	0,325																	
4 Entorno	0,784	0,867	0,182	-0,059	0,333	0,676	0,182	-0,182	-0,231	0,556	0,231	0,231	0,231	0,000	3	8	0,343	0,45	0,12	2,177	7	0,066	border											
5 Espantar	0,000	-0,436	0,241	-0,241	-0,208	0,731	0,328	-0,134	0,455	0,286	0,286	0,286	0,286	0,286	6	10	0,145	0,40	0,11	1,130	9	0,288	No											
6 Locomoción	0,316	0,053	0,429	0,091	0,500	0,263	0,391	-0,143	-0,364	-0,556	1,000	-0,778	0,067	-0,333	2	14	0,067	0,47	0,13	0,531	13	0,604	No											
7 Manipularvas	0,571	-0,294	-0,135	-0,298	0,098	0,797	0,135	-0,655	0,037	0,027	-0,053	-0,500	0,341	0,317	6	14	0,028	0,40	0,11	0,260	13	0,799	No											
8 Postural	-0,238	-0,143	0,385	0,111	0,357	-0,368	-0,222	-0,294	-0,667	0,111	-0,500	0,400	0,500	0,500	2	13	-0,044	0,38	0,10	-0,415	12	0,685	No											
9 Reposo	0,434	-0,200	-0,127	0,111	0,509	-0,517	0,000	0,091	0,067	0,500	0,273	0,273	0,273	0,273	1	11	-1,000			1,086	10	0,303	No											
10 Social	0,071	-0,331	-0,041	-0,089	0,216	0,509	0,161	-0,388	-0,029	-0,193	0,215	-0,106	0,216	0,187	3	11	0,029	0,32	0,08															
MHI	0,31	0,45	0,27	0,15	0,23	0,37	0,24	0,21	0,56	0,45	0,50	0,42	0,18	0,29	43	105		0,24	0,07															
SD	0,05	0,07	0,04	0,02	0,03	0,05	0,04	0,03	0,05	0,07	0,07	0,06	0,03	0,04																				
SE																																		

5.3.3.2. Preferencias a nivel poblacional

Globalmente, y teniendo en cuenta las acciones unimanuales con la mano 2 realizando soporte postural, tan sólo se ha detectado una asimetría a nivel poblacional para la conducta “dirigida al entorno” hacia la derecha. En la conducta “coger” se ha detectado una significación al borde de la significación hacia la derecha, mientras que para el resto de comportamientos analizados no se han detectado ningún tipo de asimetría poblacional (Tabla 127).

Tabla 127: Resultados del test t de una muestra en el análisis con la mano 2 realizando soporte postural.

Conducta	N sujetos	Valor HI	Desv. Típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
Conducta dirigida al entorno	8	0,372	0,41	2,581	7	0,036	Si
Coger	9	0,261	0,37	2,135	8	0,065	borderl
Espantar	10	0,142	0,40	1,127	9	0,289	No
Rascarse	13	0,135	0,35	1,403	12	0,186	No
Recolectar	13	0,104	0,39	0,966	12	0,353	No
Comer	14	0,091	0,35	0,972	13	0,349	No
Hurgar	10	0,079	0,62	0,406	9	0,694	No
Escarbar	11	0,069	0,45	0,504	10	0,625	No
Caminar-inicio de marcha	12	0,051	0,54	0,325	11	0,751	No
Fregarse	14	-0,035	0,35	-0,380	13	0,710	No
Cambio de postura	13	-0,050	0,43	-0,418	12	0,683	No
MHI_SUP	14	0,079	0,25	1,203	13	0,250	No
SUMHI_SUP	14	0,109	0,26	1,555	13	0,144	No

5.3.4. Análisis con la mano 2 realizando otra conducta del etograma

5.3.4.1. Preferencias individuales

De acuerdo con los cálculos del test Binomial de los 14 individuos de la muestra y teniendo en cuenta aquellas respuestas en las que la mano 2 ha estado realizando otra conducta del etograma, hemos detectado 9 individuos lateralizados (64,29%) y 5 no lateralizados (35,71%). De los individuos lateralizados, 6 (42,86%) han sido clasificados como diestros y 3 (21,43%) como zurdos.

Tabla 128: Total de respuestas de actividad unimanual con la mano 2 realizando otra conducta.

<i>Individuo</i>	<i>L</i> ²⁶²	<i>R</i> ²⁶³	<i>Total</i>	<i>% R</i> ²⁶⁴	<i>P</i>	<i>SUMHI</i> ²⁶⁵	<i>SUMABSHI</i> ²⁶⁶	<i>Preferencia</i>	<i>MHI</i> ²⁶⁷	<i>MABSHI</i> ²⁶⁸
	<i>Binomial</i>									
Bongo	317	244	561	43,49%	0,0023	-0,130	0,130	L	-0,069	0,269
Charly	252	153	405	37,78%	0,0000	-0,244	0,244	L	-0,379	0,379
Julio	103	120	223	53,81%	0,2839	0,076	0,076	A	0,021	0,230
Juanito	171	174	345	50,43%	0,9143	0,009	0,009	A	0,164	0,232
Marco	212	265	477	55,56%	0,0172	0,111	0,111	R	0,133	0,266
Nico	173	164	337	48,66%	0,6631	-0,027	0,027	A	0,189	0,330
Pancho	263	326	589	55,35%	0,0106	0,107	0,107	R	0,275	0,404
Romie	75	120	195	61,54%	0,0016	0,231	0,231	R	0,149	0,375
Sara	184	239	423	56,50%	0,0086	0,130	0,130	R	0,060	0,383
Tico	144	206	350	58,86%	0,0011	0,177	0,177	R	0,310	0,347
Toni	220	130	350	37,14%	0,0000	-0,257	0,257	L	-0,038	0,390
Toto	158	350	508	68,90%	0,0000	0,378	0,378	R	0,491	0,503
Víctor	49	60	109	55,05%	0,3382	0,101	0,101	A	-0,081	0,419
Waty	140	169	309	54,69%	0,1110	0,094	0,094	A	0,040	0,183
Total	2461	2720	5181			0,054	0,148		0,091	0,336

²⁶² Respuestas realizadas con la mano izquierda.

²⁶³ Respuestas realizadas con la mano derecha.

²⁶⁴ Porcentaje de uso de la mano derecha.

²⁶⁵ Índice de lateralidad sumatorio: se calcula a partir del total de la suma de respuestas obtenidas por los sujetos en las 44 conductas con datos, independientemente de si en alguna conducta los datos obtenidos por un sujeto han sido inferiores a 6. Indica la dirección de la preferencia.

²⁶⁶ Índice de lateralidad sumatorio absoluto: es un reflejo de los valores del SUMHI independientemente de la dirección. Indica la intensidad de la preferencia.

²⁶⁷ Índice medio de lateralidad: calculado a partir de aquellos comportamientos con una frecuencia igual o superior a 6. Indica la dirección de la preferencia.

²⁶⁸ Índice medio de lateralidad absoluto: es un reflejo de los valores absolutos del MHI independientemente de la dirección. Indica la intensidad de la preferencia.

No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=14)=1,143 p=0,285).

Los valores del índice de lateralidad (SUMHI) obtenidos de la muestra han oscilado de 0,378 a -0,257. Éstos han sido calculados a partir del total de la suma de respuestas obtenidas por los sujetos en las 43 conductas con datos (independientemente de si en alguna de las conductas los datos obtenidos por un sujeto han sido inferiores a 6). De ellos, 10 sujetos han mostrado valores positivos y otros 4 negativos. El valor medio del SUMHI para la muestra teniendo en cuenta aquellas respuestas en las que la mano 2 ha estado realizando otra conducta ha sido 0,054. Teniendo en cuenta el cálculo del HI de los individuos a través de sólo aquellos comportamientos con 6 respuestas o más (MHI), el valor medio del HI ha sido 0,091. No se han detectado diferencias significativas entre ambas medidas del índice de lateralidad ($Z = -0,973$; $p = 0,331$), y éstas han estado altamente correlacionadas ($R_s = 0,631$; $p = 0,016$).

Tabla 129: Recuento de episodios unimanuales con la mano 2 realizando otra conducta.

	Conducta	Frecuencia	%	% Acumulado
1	Cambio de postura	1917	37,00%	37,00%
2	Comer	1172	22,62%	59,62%
3	Rascarse	384	7,41%	67,03%
4	Fregarse	361	6,97%	74,00%
5	Espantar	336	6,49%	80,49%
6	Recoger del cuerpo	244	4,71%	85,20%
7	Hurgar	155	2,99%	88,19%
8	Cambio de mano	106	2,05%	90,23%
9	Recolectar	63	1,22%	91,45%
10	Coger	61	1,18%	92,63%
11	Escarbar	41	0,79%	93,42%
12	Dejar caer	35	0,68%	94,09%
13	Conducta dirigida al entorno	34	0,66%	94,75%
14	Conducta de contacto social	33	0,64%	95,39%
15	Ascender	27	0,52%	95,91%
16	Manipular objetos	25	0,48%	96,39%
17	Colgarse	23	0,44%	96,83%
18	Caminar-inicio de marcha	22	0,42%	97,26%
19	Conducta autodirigida	21	0,41%	97,66%
20	Espulgamiento	19	0,37%	98,03%
21	Reposar	17	0,33%	98,36%
22	Agresión	16	0,31%	98,67%
23	Cazar	12	0,23%	98,90%

24	Autoespulgamiento	8	0,15%	99,05%
25	Golpear	6	0,12%	99,17%
26	Cruzar brazos	5	0,10%	99,27%
27	Estirar	5	0,10%	99,36%
28	Abrazar	4	0,08%	99,44%
29	Amenazar	3	0,06%	99,50%
30	Beber	3	0,06%	99,56%
31	Caminar con giro a la izquierda	3	0,06%	99,61%
32	Estirar la mano	3	0,06%	99,67%
33	Pedir	3	0,06%	99,73%
34	Sostener-transportar	3	0,06%	99,79%
35	Descender	2	0,04%	99,83%
36	Inspección genital	2	0,04%	99,86%
37	Arrastrar	1	0,02%	99,88%
38	Braquiar	1	0,02%	99,90%
39	Caminar con giro a la derecha	1	0,02%	99,92%
40	Empujar	1	0,02%	99,94%
41	Lanzar	1	0,02%	99,96%
42	Masturbarse	1	0,02%	99,98%
43	Pelar	1	0,02%	100,00%
Total general		5181		

En relación a los valores absolutos del índice de lateralidad (SUMASBHI), ningún individuo ha obtenido un valor superior a 0,50. La media del SUMASBHI para todos los individuos ha sido 0,148. El cálculo del ABSHI para conductas con 6 respuestas o más (MABSBI) ha sido 0,336. Sí se han detectado diferencias significativas entre ambas medidas del ABSHI ($Z=-3,296$; $p=0,001$), aunque éstas han seguido estando altamente correlacionadas ($R_s=0,594$; $p=0,025$).

La comparación entre los índices obtenidos del análisis conjunto y del análisis para la mano 2 realizando otra conducta nos indican que no hay diferencias significativas ni para SUMHI ($Z= -0,220$; $p=0,826$) ni para SUMABHSI ($Z=-0,785$; $p=0,433$). En la comparación entre los índices de lateralidad en “mano 2 conducta” con el resto de variables tampoco se han encontrado resultados significativos (Tabla 130).

Tabla 130: Estadísticos de contraste para los valores del índice de lateralidad de la mano 2 realizando otra conducta del etograma con el resto de variables.

			H2 CONDUCTA	
			SUMHI	SUMABSHI
			0,054	0,148
		Valor HI		
CONJUNTO	SUMHI	0,055	Z	-0,220
			p	0,826
	SUMABSHI	0,191	Z	-0,785
			p	0,433
H2 DESOCUPADA	SUMHI	0,021	Z	-0,408
			p	0,683
	SUMABSHI	0,242	Z	-1,224
			p	0,221
H2 SOPORTE	SUMHI	0,109	Z	-0,910
			p	0,363
	SUMABSHI	0,221	Z	-1,572
			p	0,116

Para la variable preferencia manual se han encontrado diferencias significativas entre individuos diestros, zurdos y ambipreferentes para ABSHI (diestros=0,189 · zurdos=0,210 · ambipreferentes=0,061 · KW=9,371; p=0,009). Estas diferencias se han dado entre diestros y ambipreferentes (U=0; p=0,006), y entre zurdos y ambipreferentes (U=0; p=0,025), aunque no entre diestros y zurdos (U=5,500; p=0,364).

Figura 116: Porcentaje de uso de la mano derecha según el total de respuestas obtenidas por los individuos con la mano 2 realizando otra conducta.

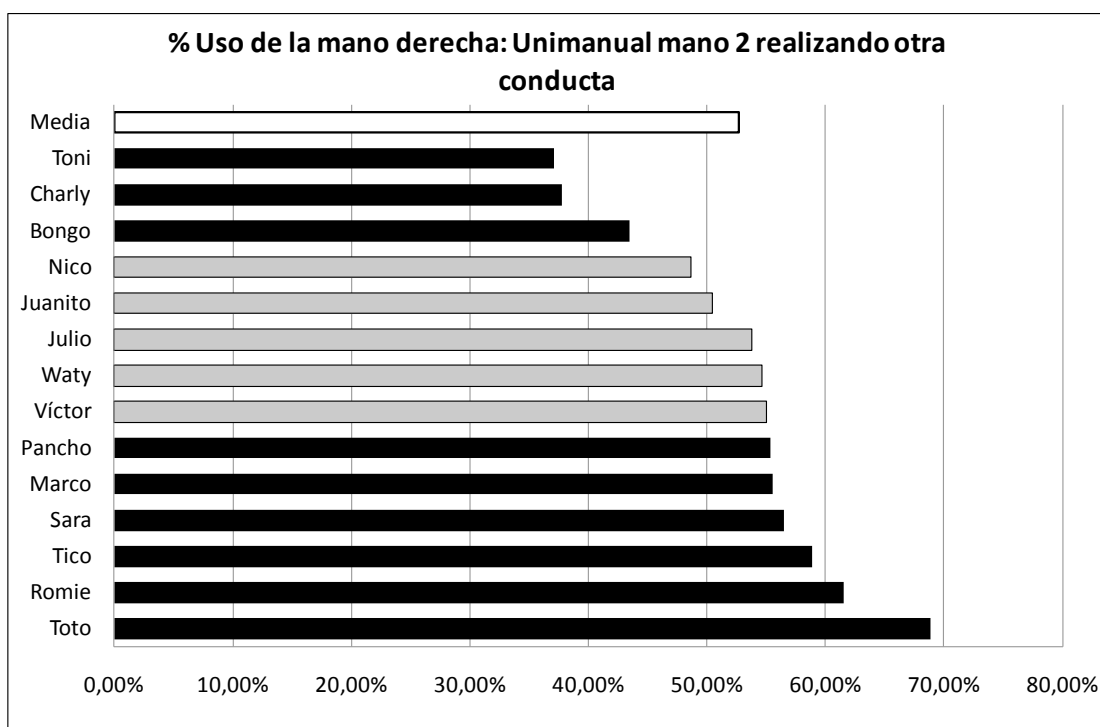


Figura 117: Valores de SUMHI en unimanual con mano 2 realizando otra conducta.

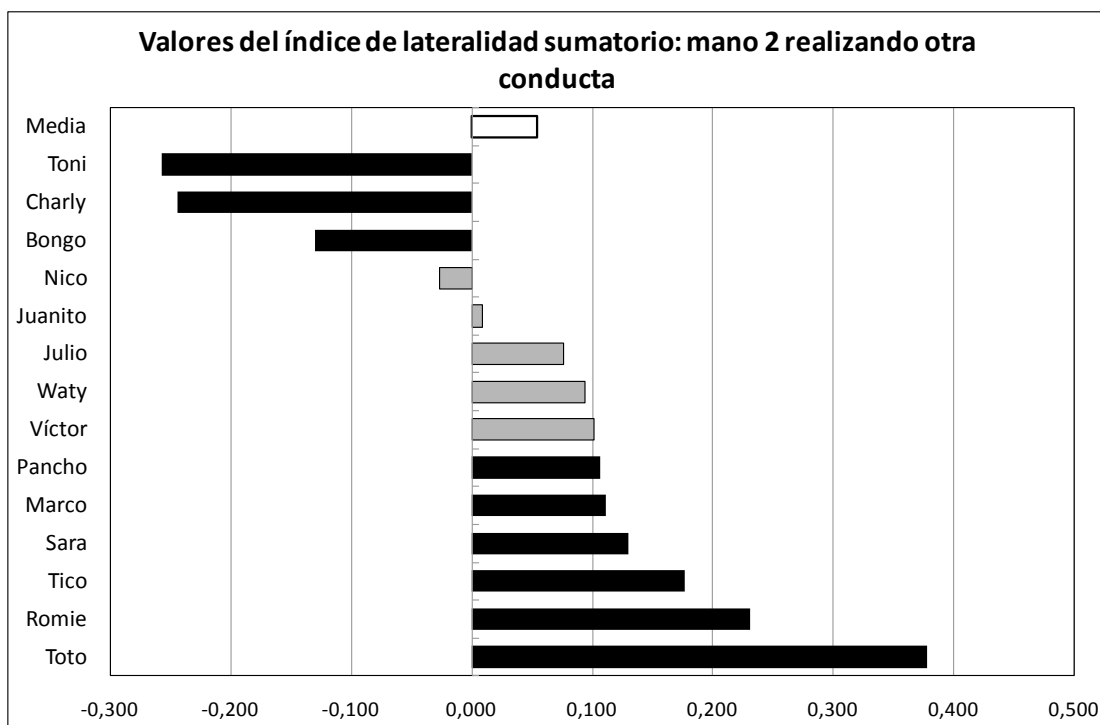
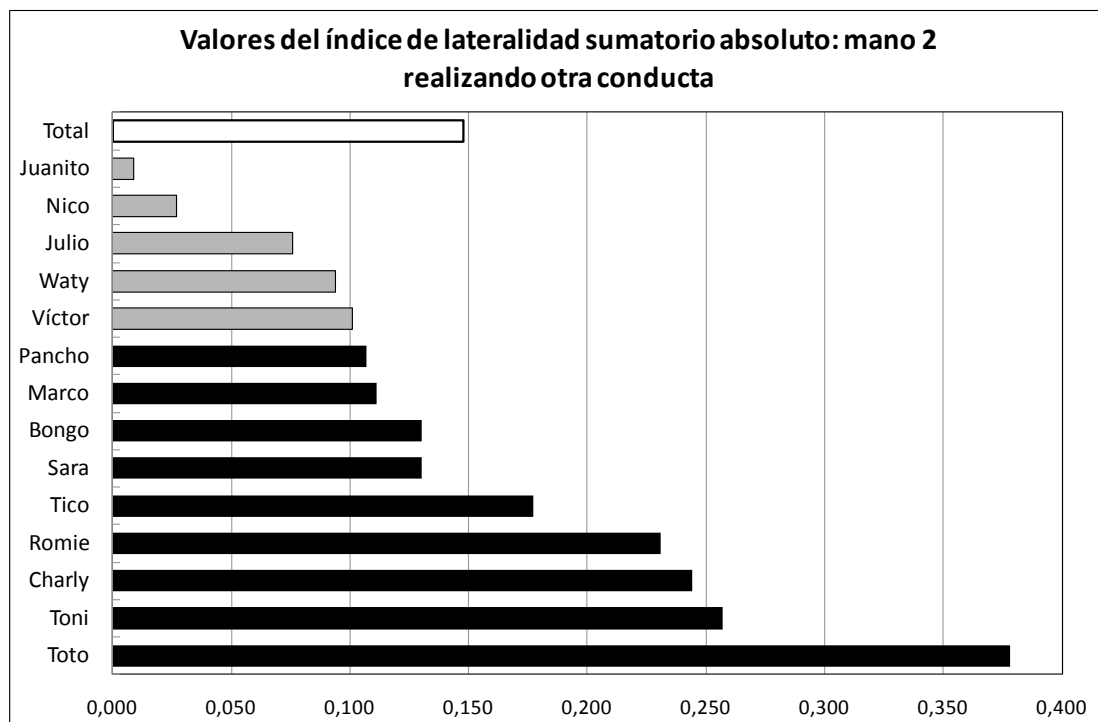


Figura 118: Valores de SUMABSHI en unimanual con la mano 2 realizando otra conducta.



Análisis a través del test Binomial

En la tabla 131 se muestran los resultados del test Binomial para cada individuo y conducta. De los 602 posibles test binomiales (de la combinación de los 14 individuos por las 43 conductas evaluadas) tan sólo se ha podido aplicar la prueba en 125 casos (20,76%), que son aquellos en los que las respuestas han sido ≥ 6 . De los casos evaluados, el 72% han sido tests no significativos (90 casos ambipreferentes) y el 28% han sido significativos (35 casos lateralizados). De los casos lateralizados se han encontrado más diestros (23 casos; 18,40%) que zurdos (12 casos; 9,60%). Se han detectado diferencias significativas entre el número de casos lateralizados y no lateralizados lateralizados ($\chi^2 (1, n=125)=24,200$ $p=0,000$).

Los individuos a los que se les ha podido evaluar más conductas han sido Bongo, Pancho y Sara (12 patrones) y al que menos Víctor (4 patrones). La media de conductas evaluadas por individuo ha sido 8,93 (20,77% de los patrones comportamentales evaluables).

Pancho ha sido el individuo con un mayor número absoluto de conductas lateralizadas ($n=5$). Por el contrario, Julio ha sido el individuo con un menor número absoluto de conductas lateralizadas ($n=0$). La media de conductas lateralizadas por individuo ha sido de 2,50 ($SD=1,61$).

El individuo con un mayor porcentaje de conductas lateralizadas sobre el evaluado ha sido Nico (66,67% de conductas lateralizadas), y el de menor ha sido Julio (0%). El porcentaje medio de conductas lateralizadas sobre el evaluado ha sido de 29,45%. Los individuos con un mayor porcentaje de conductas lateralizadas sobre el total de conductas (sobre las 43) han sido Pancho y Toto (11,63%), y el de menor Julio (0%). El porcentaje medio de conductas lateralizadas sobre el total ha sido 5,81%.

Respecto a la dirección de las preferencias en las conductas lateralizadas, el individuo con un mayor número absoluto de patrones diestros ha sido Toto ($n=5$; 50%), y los de menor Bongo, Charly, Julio y Víctor (ninguna conducta lateralizada hacia la derecha; 0%). El individuo con un mayor número absoluto de patrones zurdos ha sido Charly ($n=4$; 44,44%), mientras que Julio, Juanito, Marco, Romie, Tico, Toto y Waty no han presentado ninguna conducta lateralizada hacia la izquierda. Por último, los individuos que han mostrado un mayor número absoluto de conductas ambipreferentes han sido Juanito y Sara ($n=10$), y el que menos Nico ($n=2$). Respecto al porcentaje de ambipreferencia, Julio

ha sido el individuo con un porcentaje mayor (100%), y Nico el de menor (33,33%). El porcentaje medio de ambipreferencia para la muestra ha sido del 70,55% de las conductas evaluadas.

En relación al análisis de las conductas, en tan sólo 4 de las 43 (9,30%) se ha podido aplicar el test binomial para los 14 individuos: cambio de postura-reajuste postural (CPO), comer (EAT), fregarse (FRE) y rascarse (RAS). En otras 4 conductas se ha podido evaluar al menos al 50% de la muestra (≥ 7 individuos): recoger del cuerpo (REG), cambiar de mano (CMA), hurgar (HUR) y espantar (ESP). En las 35 conductas restantes se ha evaluado a menos del 50% de la muestra, y en 23 de estos casos, no se ha podido evaluar a ningún individuo por no disponer de suficientes datos.

El 27,91% de las conductas ($n=12$) han presentado sujetos lateralizados (al menos a un individuo), y en el 72,09% de las conductas ($n=31$) ningún individuo ha presentado preferencias manuales significativas. Teniendo en cuenta tan sólo los 12 patrones con sujetos lateralizados, la media de individuos lateralizados por conducta ha sido de 2,92 por patrón de comportamiento. Del total de conductas con algún sujeto lateralizado, los patrones con mayor número de sujetos lateralizados han sido “cambio de postura-reajuste postural” y “espantar”($n=7$), mientras que otras 6 conductas tan sólo han presentado un sujeto lateralizado.

Figura 119: Porcentaje de individuos lateralizados en la 8 conductas en las que se ha evaluado al 50% de la muestra.

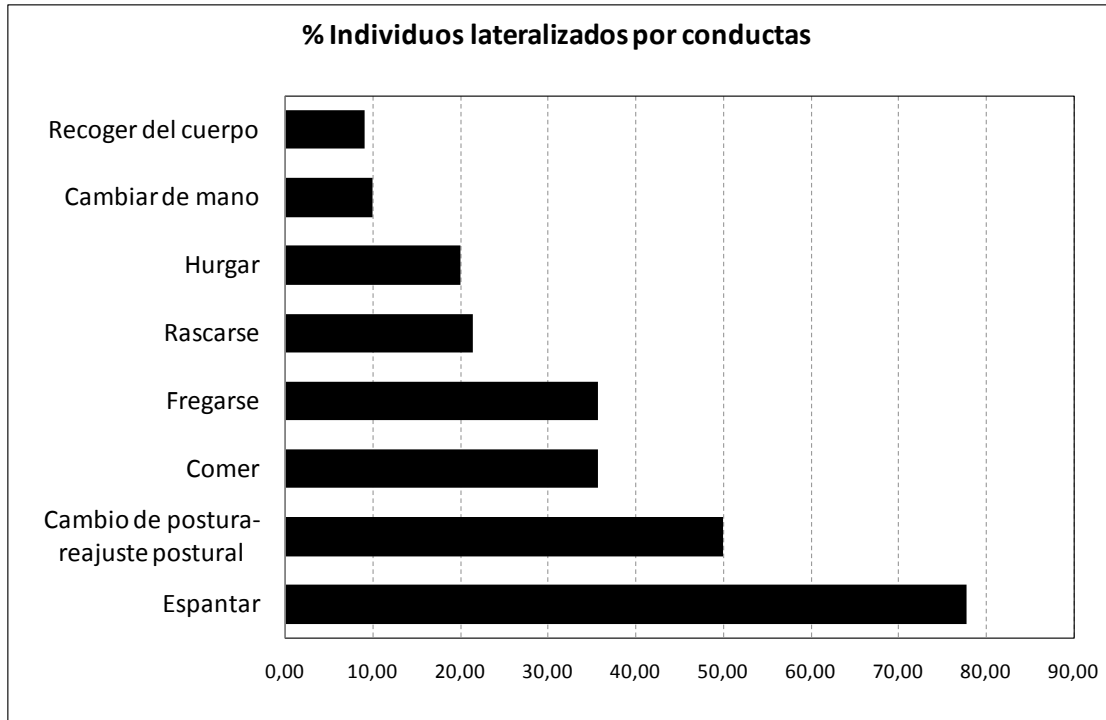


Tabla 131: Preferencias manuales (unimanual mano 2 conducta) por individuos y conductas según la prueba binomial.

Conducta	Borgo	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Romie	Sara	Tico	Toni	Toto	Victor	Way	R	L	A	N lateralizados	N Evaluados	%R	%L	%A	%Lat
1 Abrazar															1			0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
2 Agresión																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
3 Amenazar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
4 Arrastrar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
5 Ascender																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
6 Beber																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
7 Bañarse																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
8 Dejar caer																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
9 Caminar inicio de marcha																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
10 Cazar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
11 Caminar con giro a la izquierda																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
12 Caminar con giro a la derecha																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
13 Cambiar de mano																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
14 Colgarse																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
15 Cambio de postura en ajuste postural																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
16 Cruzar brazos																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
17 Descender																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
18 Comer																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
19 Conducir dirigida al entorno																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
20 Empujar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
21 Escuchar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
22 Espantarse																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
23 Estralar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
24 Fregarse																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
25 Acolamiento																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
26 Hurgar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
27 Inspección genital																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
28 Lanzar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
29 Manipulación de objetos																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
30 Masturbarse																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
31 Pedir																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
32 Pelar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
33 Estirar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
34 Golpear																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
35 Rascurse																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
36 Recolectar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
37 Recoger del cuerpo																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
38 Reposar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
39 Conducir de contacto social																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
40 Conducir autodirigida																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
41 Autoacostamiento																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
42 Sostener transportar																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
43 Coquetear																		0	0	0,00	0,00	100,00	0,00
R	0	0	0	1	1	3	4	2	1	3	2	5	0	1	23	12	90	35	125	18,4	9,6	72	28
L	3	4	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00
A	9	5	9	10	8	2	7	3	10	8	4	5	3	7	1	0	1	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00
conductas lateralizadas	3	4	0	1	1	4	5	2	2	3	3	5	1	1									
% conductas lateralizadas sobre evaluado	25,00%	44,44%	0,00%	9,09%	11,11%	66,67%	41,67%	40,00%	16,67%	27,27%	42,86%	50,00%	25,00%	12,50%									
% conductas lateralizadas sobre las 43	6,98%	9,30%	0,00%	2,33%	2,33%	9,30%	11,63%	4,65%	4,65%	6,98%	6,98%	11,63%	2,33%	2,33%									
% R	0,00%	0,00%	0,00%	9,09%	11,11%	50,00%	33,33%	40,00%	8,33%	27,27%	28,57%	50,00%	0,00%	12,50%									
% L	25,00%	44,44%	0,00%	0,00%	0,00%	16,67%	8,33%	0,00%	8,33%	0,00%	14,29%	0,00%	25,00%	0,00%									
% A	75,00%	55,56%	##	##	##	##	##	##	##	##	##	##	##	##									
conductas evaluadas	12	9	9	11	9	6	12	5	12	11	7	10	4	8									
conductas no evaluables	31	34	34	32	34	37	31	38	31	32	36	33	39	35									

Análisis a través del test Binomial de aquellas conductas en las que se ha podido evaluar a más del 50% de la muestra

De los 112 posibles test binomiales (14 individuos por 8 conductas evaluadas) se ha podido aplicar la prueba en 96 casos (76,80%). De los casos evaluados, el 67,71% han sido tests no significativos (65 casos ambipreferentes) y el 32,29% han sido significativos (31 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se han encontrado más diestros (20 casos; 20,83%) que zurdos (11 casos; 11,46%). Se han encontrado diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2(1, n=96)=12,042$ $p=0,001$).

De los 8 patrones conductuales en los que se ha podido evaluar al 50% de la muestra, “espantar” es la conducta que ha presentado un mayor porcentaje de individuos lateralizados (7 sujetos; 77,78%), mientras que en “recoger del cuerpo”, tan sólo un individuo ha estado lateralizado (9,09%). El porcentaje medio de lateralizados para estas 8 conductas ha sido del 32,47%, y el número medio de sujetos lateralizados por conducta ha sido 3,86.

La conducta con un mayor número de sujetos diestros ha sido “espantar” ($n=6$; 66,67%) y las de menor “hurgar” y “recoger del cuerpo” ($n=0$; 0%). Las conducta con un mayor número de sujetos zurdos ha sido “cambio de postura-reajuste postural” ($n=5$; 35,71%), mientras que tres de los patrones no han presentado ningún individuo lateralizado en esta dirección: “comer”, “rascarse” y “cambiar de mano”. La conducta con un mayor número de sujetos ambipreferentes ha sido “rascarse” ($n=11$; 78,57%), y la que menos “espantar” ($n=2$; 22,22%).

Análisis a través del test Binomial de aquellas conductas en las que se ha podido evaluar al 100% de la muestra

De los 56 posibles tests binomiales (14 individuos por las 4 conductas evaluadas) el 64,29% han sido tests no significativos (36 casos ambipreferentes) y el 35,71% han sido significativos (20 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se ha encontrado un mayor número de diestros ($n=13$; 23,21%) que de zurdos (12,50%). Se han encontrado diferencias significativas entre el número de casos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2(1, n=14)=4,571$; $p=0,033$).

“Cambio de postura-reajuste postural” ha sido la conducta con un mayor porcentaje de individuos lateralizados (50%) y “rascarse” la de menor (21,43%). La diferencia entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados tan sólo ha sido significativa para la conducta “rascarse” ($1, n=14$)= $4,571$; $p=0,033$). La figura 120 muestra la distribución de individuos diestros, zurdos y ambipreferentes para estas 4 conductas.

Tabla 132: Resumen de resultados del test Binomial en la evaluación de individuos por conductas en unimanual con mano 2 realizando otra conducta del etograma.

	<i>Análisis conjunto</i>	<i>50% muestra evaluada</i>	<i>100% muestra evaluada</i>
Conductas evaluadas	43	8	4
Casos posibles de evaluar	602	112	56
Casos aplicable Binomial (respuestas ≥ 6)	125	96	56
Casos lateralizados	35	31	20
Casos R	23	20	13
Casos L	12	11	7
Casos A	90	65	36

Figura 120: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes en conductas con el 100% de la muestra evaluada con mano 2-conducta.

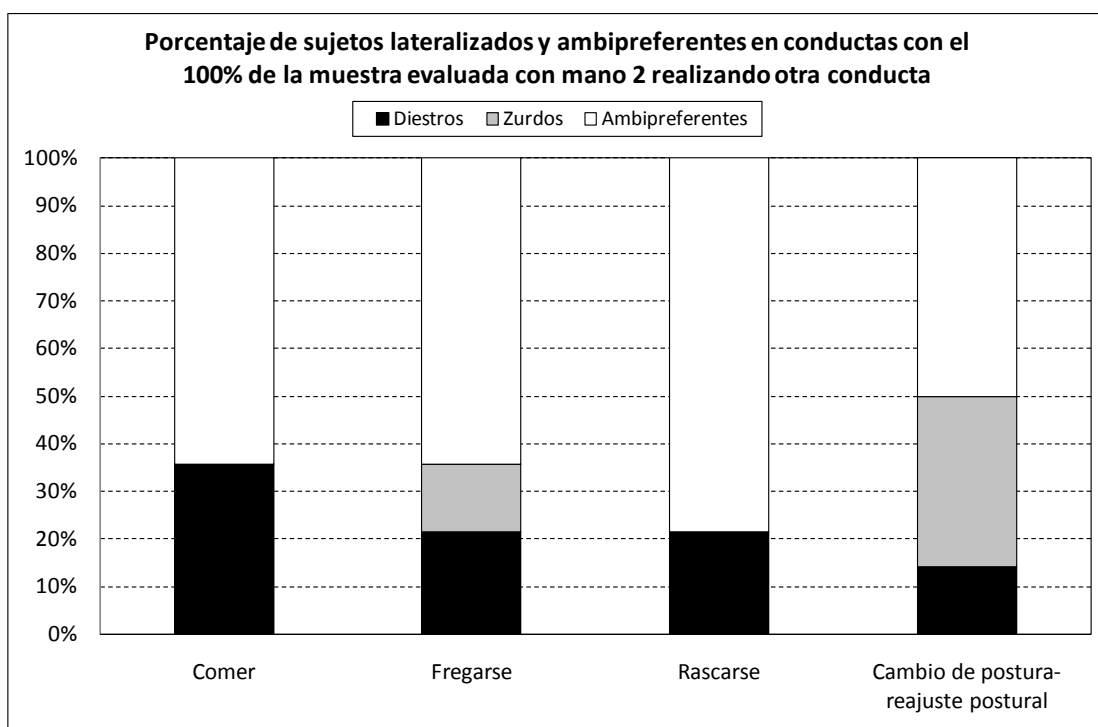
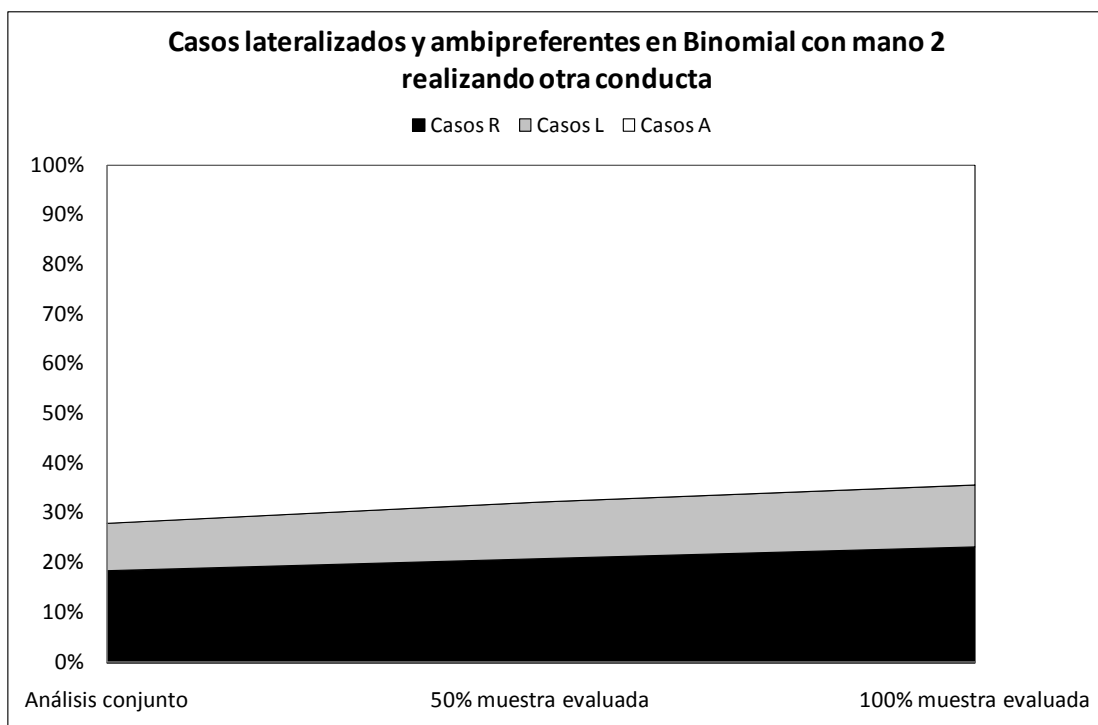


Figura 121: Porcentaje de casos lateralizados y ambipreferentes en el análisis Binomial de conductas con mano 2-conducta.



Índices de lateralidad de los individuos para las conductas

Tal como se muestra en la tabla 133, para cada uno de los individuos se ha calculado un valor alternativo de HI (MHI) a partir del promedio obtenido de los valores de HI de cada una de las conductas en las que el sujeto ha obtenido un mínimo de 6 respuestas. No se han encontrado diferencias entre los valores de SUMHI y MHI ($SUMHI=0,054 \cdot MHI=0,090$); $Z=-0,973 \cdot P=0,331$), aunque sí entre los valores de SUMABSHI y MABSHI ($SUMABSHI=0,148 \cdot MABSHI=0,336$; $Z=-3,296 \cdot P=0,001$).

Teniendo en cuenta las 43 conductas analizadas, la que ha mostrado un valor más elevado de HI ha sido “conducta autodirigida” ($HI=0,667$; sólo datos válidos para un sujeto) y la de un valor menor, “acicalamiento” ($HI=-0,500$; datos válidos para dos sujetos). En 23 conductas no se ha podido calcular el HI por falta de datos. En relación a los valores del ABSHI, la que ha presentado un valor más elevado ha sido de nuevo “conducta autodirigida” ($ABSHI=0,667$; datos válidos para un sujeto) y la de menor ha sido “conducta de contacto social” ($ABSHI=0,000$; datos válidos para dos sujetos).

Teniendo en cuenta los 8 patrones para los que se ha podido evaluar al 50% de la muestra, la conducta con un valor más elevado de HI ha sido “espantar” ($HI=0,258$), y la de un valor menor ha sido “cambio de postura-reajuste postural” ($HI=-0,062$). En relación a los valores del ABSHI el patrón que ha presentado un valor más elevado ha sido “espantar” ($ABSHI=0,533$), y la de un valor menor “cambio de postura-reajuste postural” ($ABSHI=0,197$).

Teniendo en cuenta las 4 conductas para las que se ha podido evaluar al 100% de la muestra, el patrón que ha presentado un valor más elevado de HI ha sido “comer” ($HI=0,156$) y el de menor ha sido “cambio de postura-reajuste postural” ($HI=-0,062$). En relación a los valores del ABSHI, el patrón con un valor más elevado ha sido “fregarse” ($ABSHI=0,361$) y el de menor ha sido “cambio de postura-reajuste postural” ($ABSHI=0,197$).

A la hora de evaluar si existen diferencias significativas entre las diferentes medidas individuales del HI ($SUMHI$, MHI , $MHI50^{269}$, $MHI100^{270}$), los resultados de la ANOVA

²⁶⁹ Índice de lateralidad medio teniendo en cuenta aquellas conductas que han podido ser evaluadas en al menos el 50% de la muestra.

de *Friedman* son no significativos si comparamos los 4 índices de lateralidad entre sí ($F(3=14)=1,532$; $p=0,675$), como si comparamos los tres índices derivados (MHI, MHI50, MHI100) ($F(2=14)=1,782$; $p=0,410$).

A la hora de evaluar si existen diferencias significativas entre las diferentes medidas individuales del ABSHI (SUMABSHI, MABSHI, MABSHI50²⁷¹ y MABSHI100²⁷²), los resultados de la ANOVA de *Friedman* muestran diferencias en la comparación de los 4 valores ($F(3=14)=21,388$; $p=0,000$), aunque no en la de los 3 índices derivados (MABSHI, MABSHI50 y MABSHI100) ($F(2=14)=5,055$; $p=0,080$). Por otra parte, si comparamos los 4 índices por pares a través de la prueba de *Wilcoxon*, han sido significativos todos los pares menos MABSHI50-MABSHI ($Z=-0,785$; $P=0,433$) y MABSHI100-MABSHI ($Z=-1,350$; $P=0,177$): MABSHI-SUMABSHI ($Z=-3,296$; $P=0,001$), MABSHI50-SUMABSHI ($Z=-2,919$; $P=0,004$), MABSHI100-SUMABSHI ($Z=-2,103$; $P=0,035$) y MABSHI100-MABSHI50 ($Z=-2,132$; $P=0,033$). Por último, hemos de comentar que no se han encontrado diferencias significativas a nivel poblacional para los índices MHI50 ($t(13)=1,055$; $P=0,311$), ni MHI100 ($t(13)=1,216$; $P=0,246$).

²⁷⁰ Índice de lateralidad medio teniendo en cuenta aquellas conductas que han podido ser evaluadas en el 100% de la muestra.

²⁷¹ Índice de lateralidad medio absoluto teniendo en cuenta aquellas conductas que han podido ser evaluadas en al menos el 50% de la muestra.

²⁷² Índice de lateralidad medio absoluto teniendo en cuenta aquellas conductas que han podido ser evaluadas en el 100% de la muestra.

Análisis de las preferencias individuales según la “clase de conducta”

En la tabla 137 se muestran los resultados del test Binomial para cada individuo y clase de conducta, cuando la mano 2 está realizando otra conducta del etograma. De los 140 posibles test Binomiales, se ha podido aplicar la prueba en 79 casos (56,43%), que son aquellos en los que las respuestas eran ≥ 6 . De los casos evaluados, el 70,89% han sido test no significativos (56 casos) y el 29,11% han sido significativos (23 casos lateralizados). De los casos lateralizados, se han encontrado más diestros ($n=16$; 20,25%) que zurdos ($n=7$; 8,86%). Se han detectado diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados ($\chi^2 (1, n=102)=30,745$ $p=0,000$), aunque no entre el número de casos diestros y zurdos ($\chi^2 (1, n=23)=3,522$ $p=0,061$).

En cuatro de las categorías se han podido evaluar a todos los individuos de la muestra ($n=14$): alimentación, autodirigida, manipulativas y postural. En dos de las categorías (desplazamiento de objetos y reposo) no se ha podido evaluar a ningún individuo de la muestra. La media de categorías evaluadas por individuo ha sido 5,64 (SD=1,34). Tal como se indica en la tabla 137, Toto ha sido el individuo con mayor número absoluto de categorías lateralizadas ($n=4$). Por el contrario, Julio y Juanito no se han mostrado lateralizados para ninguna categoría. La media de conductas lateralizadas por individuo ha sido 1,64 (SD=1,15).

El individuo con mayor porcentaje de categorías lateralizadas sobre el evaluado ha sido Toto (66,67%), seguido de Pancho (60%) y Nico (50%). Los individuos con menor porcentaje de conductas lateralizadas han sido Julio y Juanito (0%). El porcentaje medio de conductas lateralizadas sobre el evaluado se ha situado en el 29,71%.

Respecto a la dirección de las preferencias en las conductas lateralizadas, el individuo con una mayor número absoluto de patrones diestros ha sido Toto ($n=4$; 66,67%) y los de menor ($n=0$) han sido Bongo, Charly, Julio y Juanito. El individuo con una mayor número absoluto de patrones zurdos ha sido Charly ($n=2$; 33,33%) y los de menor ($n=0$) Julio, Juanito, Marco, Romie, Tico, Toto, Víctor y Waty. Por último, el individuo con un mayor número absoluto de patrones ambipreferentes ha sido Juanito ($n=8$; 100%), y los de menor Pancho ($n=2$; 40%) y Toto ($n=2$; 33,33%). El porcentaje medio de ambipreferencia de la muestra se ha situado en el 70,29% de las conductas evaluadas.

En relación al análisis de las categorías, y tal como hemos comentado anteriormente, en 4 de las categorías se ha podido aplicar el test Binomial a los 14 individuos, y en 5 de las 10 se ha podido evaluar al menos al 50% de la muestra. El 80% de las categorías han presentado sujetos lateralizados, y la media de individuos lateralizados por categoría ha sido de 2,30. Las categorías con un mayor número de sujetos lateralizados han sido “alimentación” y “postural” (n=7) y las de menor “reposo” y “social” (n=0).

Figura 122: Porcentaje de individuos lateralizados por categoría de comportamiento ($\geq 50\%$ de la muestra) con mano 2 realizando otra conducta.

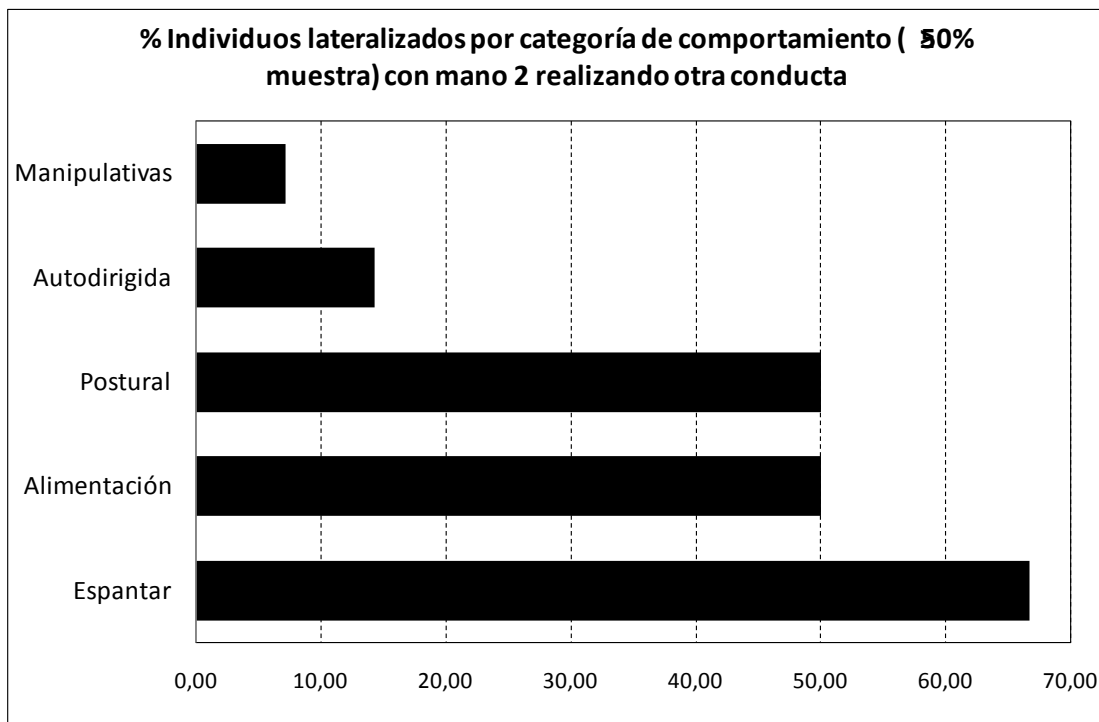
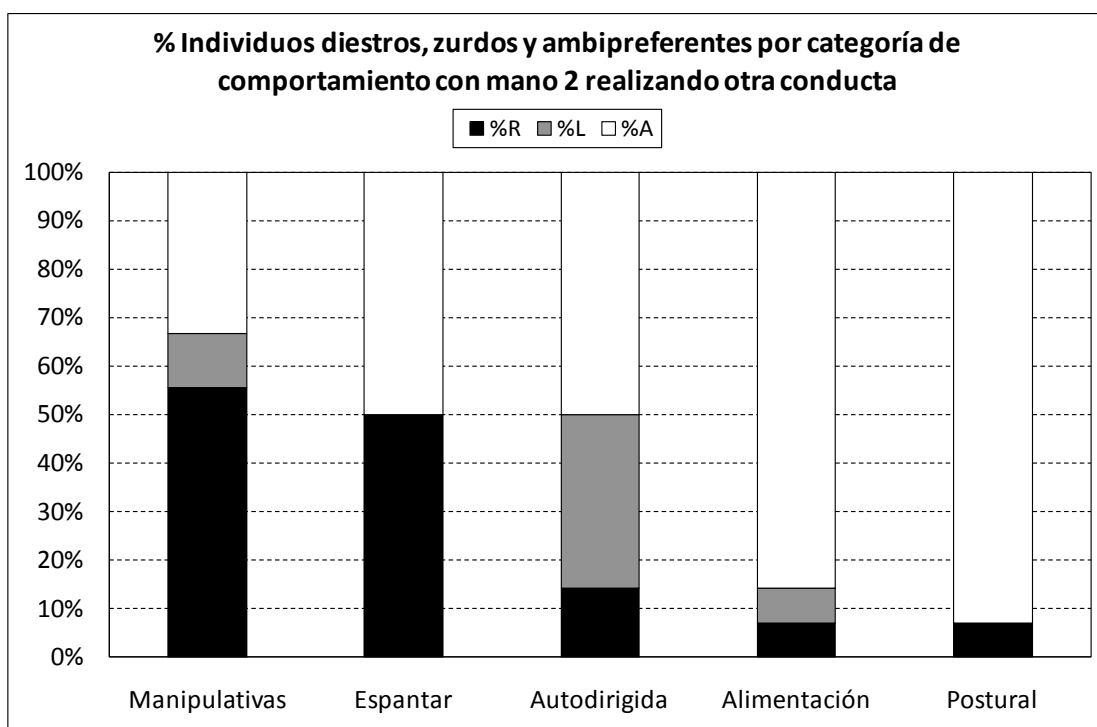


Figura 123: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes según categoría de comportamiento con mano 2 realizando otra conducta.



En relación a los valores del HI de cada individuo para cada categoría se ha seguido el criterio de $n \geq 6$. No se han encontrado diferencias significativas en el índice medio de lateralidad (MHI) entre “clase conducta con mano 2 conducta” y el resto de variables analizadas (Tabla 134). Para los valores absolutos (Tabla 135) se han encontrado diferencias significativas entre “Clase conducta con mano 2 conducta” y MABSHI-CLASE-IDLE, MABSHI-CLASE-SUP, SUMABSHI-COND, MABSHI-CONJ, MABSHI-IDLE y MABSHI-COND.

La categoría que ha presentado un valor más elevado de HI ha sido “entorno” ($HI=0,397$; datos para 3 sujetos), y la de menor ha sido “social” ($HI=-0,095$; datos para 6 sujetos). En relación a los valores absolutos del índice de lateralidad, la que ha presentado un valor más elevado ha sido “espantar” ($ABSHI=0,515$; datos para 9 sujetos) y la de menor “locomoción” ($ABSHI=0,141$; datos para 5 sujetos).

No se han encontrado preferencias a nivel poblacional para el valor MHI-CLASE-CONDUCTA ($t(13)=1,870$; $P=0,084$), ni para ninguna de las 10 categorías de

comportamiento²⁷³. Para la categoría “alimentación” se ha detectado una asimetría diestra poblacional al borde de la significación ($t(13)=1,991$; $P=0,068$).

Tabla 134: Estadísticos de contraste para MHI-Clase de conducta con mano 2 realizando otra conducta.

		MHI-CLASE-COND	
	Valor HI		0,077
MHI_CLASE_CONJ	0,062	Z	-0,220
		P	0,826
MHI_CLASE_IDLE	-0,000	Z	-0,847
		P	0,397
MHI_CLASE_SUP	0,032	Z	-0,157
		P	0,875
SUMHI_CONJ	0,055	Z	-0,596
		P	0,551
SUMHI_IDLE	0,021	Z	-0,910
		P	0,363
SUMHI_SUP	0,109	Z	-0,377
		P	0,706
SUMHI_COND	0,054	Z	-0,534
		P	0,594
MHI_CONJ	0,052	Z	-0,220
		P	0,826
MHI_IDLE	0,008	Z	-0,772
		P	0,470
MHI_SUP	0,079	Z	-0,282
		P	0,778
MHI_COND	0,090	Z	-0,220
		P	0,826

²⁷³ Tan sólo se ha calculado el test t de una muestra para las 5 categorías en las que se ha podido evaluar a $\geq 50\%$ de la muestra.

Tabla 135: Estadísticos de contraste para MABSHI-Clase de conducta con mano 2 realizando otra conducta.

				MABSHI-CLASE-COND	
		Valor HI			
			Z	-0,659	0,237
MABSHI_CLASE_CONJ	0,249		P	0,510	
MABSHI_CLASE_IDLE	0,313		Z	-2,417	
			P	0,016	
MABSHI_CLASE_SUP	0,316		Z	-2,354	
			P	0,019	
SUMABSHI_CONJ	0,191		Z	-1,507	
			P	0,132	
SUMABSHI_IDLE	0,242		Z	-0,063	
			P	0,950	
SUMABSHI_SUP	0,221		Z	-0,282	
			P	0,778	
SUMABSHI_COND	0,148		Z	-2,166	
			P	0,030	
MABSHI_CONJ	0,344		Z	-2,575	
			P	0,010	
MABSHI_IDLE	0,408		Z	-3,140	
			P	0,002	
MABSHI_SUP	0,213		Z	-0,594	
			P	0,552	
MABSHI_COND	0,336		Z	-3,297	
			P	0,001	

Tabla 136: Valores del test t de una muestra para “Clase de conducta” en mano 2 realizando otra conducta del etograma.

Conducta	N sujetos	Valor HI	Desv. Típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
MHI-Clase-conducta	14	0,077	0,154	1,870	13	0,0841	No
Alimentación	14	0,157	0,295	1,991	13	0,0679	borderl
Manipulación	14	0,071	0,212	1,258	13	0,2306	No
Autodirigida	14	0,014	0,251	0,209	13	0,8378	No
Postural	14	-0,064	0,243	-0,986	13	0,3421	No
Espantar	9	0,238	0,539	1,327	8	0,2212	No

Tabla 137: Preferencias manuales por individuo y categorías de comportamiento según el test Binomial para mano 2 realizando otra conducta.

Categoría de comportamiento	Bongo		Charly		Julio		Juanito		Marco		Nico		Pancho		Romie		Sara		Tico		Tomi		Toto		Victor		Way		N lateralizados	N Evaluados	%R	%L	%A	%Lat
	R	L	A	R	L	A	R	L	A	R	L	A	R	L	A	R	L	A	R	L	A	R	L	A	R	L	A	R						
1 Alimentación	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	7	0	7	50,00	0,00	50,00	50,00
2 Autodifensa	A	L	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	1	1	12	7,14	7,14	85,71	14,29	
3 Desplazamiento objetos	A	L	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0
4 Entorno	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0	0	3	0,00	0,00	100,00	0,00	
5 Espantar	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	5	1	3	55,56	11,11	33,33	66,67	
6 Locomoción	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0	0	5	0,00	0,00	100,00	0,00	
7 Manipularlas	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	1	0	13	7,14	0,00	92,86	7,14	
8 Postural	L	L	A	A	A	A	A	A	A	A	A	L	L	L	R	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	2	5	7	14,29	35,71	50,00	50,00	
9 Reposo	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0,00	0,00	100,00	0,00	
10 Social	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	0	0	6	0,00	0,00	100,00	0,00	
R	0	0	0	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	16	7	20,25%	8,86%	70,89%	29,11		
L	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
A	6	4	4	8	4	8	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	23	56	23	23	23	23	23	
categorías lateralizadas																																		
% categorías lateralizadas sobre evaluado																																		
% categorías lateralizadas sobre las 10																																		
% R																																		
% L																																		
% A																																		
categorías evaluadas																																		
categorías no evaluables																																		

Tabla 138: Valores de HI de los individuos para las categorías de comportamiento con mano 2 realizando otra conducta del etograma.

Conducta	Bongo	Charly	Julio	Juanito	Marco	Nico	Pancho	Romie	Sara	Tico	Toni	Toto	Victor	Waty	N		MH	SD	SE	t	gl	p	Pobl	
															lateralizados	evaluados								
1	Alimentación	0,000	-0,025	0,012	-0,060	0,221	0,474	0,381	-0,333	0,447	-0,161	0,614	0,529	-0,116	7	14	0,157	0,30	0,08	1,991	13	0,068	border	
2	Autodidáctica	-0,246	-0,453	-0,017	0,097	-0,219	0,277	0,071	0,000	-0,032	0,227	0,532	-0,238	0,059	2	14	0,014	0,25	0,07	0,209	13	0,838	No	
3	Desplazamiento objetos	0,714			0,143				0,333						0	0	0,397	0,29	0,08					
4	Entorno				0,600		0,364	0,319	0,510	-1,000	0,385	0,462	0,750		6	9	0,238	0,54	0,14	1,327	8	0,221	No	
5	Españar	-0,077			0,200				0,000	0,429	0,000				0	5	0,110	0,21	0,05					
6	Locomoción				0,083	0,184	-0,091	0,023	0,000	0,190	0,111	-0,222	0,500	0,333	1	14	0,071	0,21	0,06	1,258	13	0,231	No	
7	Manipularlas	-0,212	-0,043	0,286	0,083	0,184	-0,091	0,023	0,000	0,190	0,111	-0,222	0,500	0,333	1	14	0,071	0,21	0,06	1,258	13	0,231	No	
8	Postural	-0,156	-0,311	0,111	-0,077	0,114	-0,423	-0,255	0,269	-0,071	0,014	-0,470	-0,063	0,077	7	14	-0,064	0,24	0,06	-0,986	13	0,342	No	
9	Reposo				0,100		0,000		-0,111					0,091	0	0	-0,095	0,31	0,08					
10	Social	0,067	-0,714		0,100	0,000	0,000	0,089	-0,031	0,230	-0,051	0,389	0,175	0,047	23	79	0,077	0,15	0,04	1,870	13	0,0841	No	
	MHI	0,013	-0,298	0,098	0,136	0,075	0,100	0,108	0,089	-0,031	0,230	-0,051	0,389	0,175	0,047									
	SD	0,33	0,26	0,14	0,21	0,20	0,33	0,25	0,32	0,44	0,16	0,56	0,34	0,33	0,20									
	SE	0,05	0,04	0,02	0,03	0,03	0,05	0,04	0,05	0,06	0,02	0,05	0,05	0,05	0,05									

5.3.4.2. Preferencias a nivel poblacional

Globalmente, y teniendo en cuenta las acciones unimanuales con la mano 2 realizando otra conducta del etograma, no se ha detectado ninguna asimetría a nivel poblacional para ninguna de las 43 conductas evaluadas (Tabla 139).

Tabla 139: Resultados del test t de una muestra en el análisis con la mano 2 realizando otra conducta.

Conducta	N sujetos	Valor HI	Desv. Típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
SUMHI	14	0,054	0,174	1,158	13	0,2676	No
MHI	14	0,090	0,208	1,625	13	0,1283	No
Espantar	9	0,258	0,557	1,393	8	0,2011	No
Comer	14	0,156	0,319	1,834	13	0,0896	No
Cambio de mano	10	0,112	0,341	1,039	9	0,3259	No
Rascarse	14	0,092	0,288	1,197	13	0,2527	No
Fregarse	14	0,029	0,461	0,233	13	0,8192	No
Recoger del cuerpo	11	-0,033	0,391	-0,284	10	0,7822	No
Hurgar	10	-0,046	0,462	-0,317	9	0,7585	No
Cambio de postura	14	-0,062	0,244	-0,958	13	0,3557	No

5.3.5. Comparación de los resultados unimanuales según las variables de estudio

Hemos utilizado la ANOVA de *Friedman* para evaluar si la dirección y la intensidad de la lateralización difieren de manera significativa entre los diferentes casos analizados [Tabla 140 a 143] (“análisis conjunto”, “mano 2 desocupada”, “mano 2 con soporte” y “mano 2 realizando conducta”) tanto globalmente como en aquellos comportamientos más representativos. La comparación de los valores de los índices de lateralidad de cada uno de los individuos a través de los 4 casos comentados no ha detectado diferencias significativas ni para la dirección (SUMHI²⁷⁴) [*Friedman*=3,686; $p=0,297$], ni para la intensidad (SUMABSHI) [*Friedman*=2,314; $p=0,510$] de la lateralización. Es decir, las variaciones que se pueden encontrar entre el análisis conjunto y el resto de casos de la mano 2 no difieren lo suficiente como para ser estadísticamente significativas. Como vemos, el rol que esté desarrollando la mano 2 (desocupado, soporte postural u otra conducta) no tiene ninguna influencia ni sobre la dirección ni sobre la intensidad de las preferencias manuales de los individuos.

De esta manera vemos que entre los 4 índices de lateralidad no existen diferencias de preferencia ni intensidad. Además, tal como se indica en la tabla 146, los valores de HI conjunto están altamente correlacionados con los de las variables “desocupada” y “soporte”, mientras que la variable “conducta” está correlacionada negativamente con las variables “conjunto”, “desocupada” y “soporte”. Para los índices absolutos, los valores de ABSHI conjunto están altamente correlacionados con “desocupada” y “soporte” (Tabla 147).

²⁷⁴ Índice de lateralidad sumatorio.

Tabla 140: Comparación según variables de estudio del número de sujetos lateralizados y de los índices de lateralidad.

Variable	Análisis conjunto	Mano 2 desocupada	Mano 2 soporte postural	Mano 2 otra conducta
Nº sujetos lateralizados	13	9	10	9
Nº sujetos diestros	8	5	7	6
Nº sujetos zurdos	5	4	3	3
Nº sujetos ambipreferentes	1	5	4	5
Índice de lateralidad	0,055	0,021	0,109	0,054
Índice de lateralidad absoluto	0,191	0,242	0,221	0,148

Tabla 141: Preferencias individuales de los sujetos según test Binomial en las cuatro variables de estudio.

Sujeto	Conjunto	H2 Des	H2 Sop	H2 Cond
Bongo	R	A	R	L
Charly	L	L	L	L
Julio	A	A	R	A
Juanito	L	A	L	A
Marco	R	R	R	R
Nico	R	R	R	A
Pancho	R	R	R	R
Romie	L	L	L	R
Sara	R	R	A	R
Tico	L	L	A	R
Toni	L	L	A	L
Toto	R	A	A	R
Víctor	R	R	R	A
Waty	R	A	R	A

Tabla 142: Índices de lateralidad sumatorio de los sujetos para cada una de las cuatro variables de estudio.

Sujeto	Conjunto	H2 Des	H2 Sop	H2 Cond
Bongo	0,136	0,071	0,389	-0,130
Charly	-0,296	-0,331	-0,289	-0,244
Julio	0,034	-0,041	0,133	0,076
Juanito	-0,061	-0,01	-0,138	0,009
Marco	0,216	0,246	0,259	0,111
Nico	0,539	0,599	0,648	-0,027
Pancho	0,177	0,16	0,271	0,107
Romie	-0,277	-0,44	-0,329	0,231
Sara	0,191	0,319	0,109	0,130
Tico	-0,153	-0,406	-0,009	0,177
Toni	-0,167	-0,255	0,045	-0,257
Toto	0,056	-0,061	-0,018	0,378
Víctor	0,296	0,434	0,266	0,101
Waty	0,079	0,01	0,189	0,094
Total general	0,055	0,021	0,109	0,054

Tabla 143: Índices de lateralidad sumatorio absoluto de los sujetos para cada una de las cuatro variables de estudio.

Sujeto	Conjunto	H2 Des	H2 Sop	H2 Cond
Bongo	0,136	0,071	0,389	0,13
Charly	0,296	0,331	0,289	0,244
Julio	0,034	0,041	0,133	0,076
Juanito	0,061	0,01	0,138	0,009
Marco	0,216	0,246	0,259	0,111
Nico	0,539	0,599	0,648	0,027
Pancho	0,177	0,16	0,271	0,107
Romie	0,277	0,44	0,329	0,231
Sara	0,191	0,319	0,109	0,13
Tico	0,153	0,406	0,009	0,177
Toni	0,167	0,255	0,045	0,257
Toto	0,056	0,061	0,018	0,378
Víctor	0,296	0,434	0,266	0,101
Waty	0,079	0,01	0,189	0,094
Total general	0,191	0,242	0,221	0,148

Tabla 144: Comparación de los diferentes índices de lateralidad según CLASE CONDUCTA.

Sujeto	Conjunto	H2 Des	H2 Sop	H2 Cond
Bongo	0,175	0,198	0,071	0,013
Charly	-0,151	-0,174	-0,331	-0,298
Julio	0,131	-0,091	-0,041	0,098
Juanito	0,059	-0,001	-0,089	0,136
Marco	0,216	0,028	0,216	0,075
Nico	0,465	0,660	0,479	0,100
Pancho	0,117	0,107	0,161	0,108
Romie	-0,306	-0,480	-0,388	0,089
Sara	0,056	0,249	-0,029	-0,031
Tico	-0,078	-0,316	-0,147	0,230
Toni	-0,010	-0,321	0,215	-0,051
Toto	-0,016	-0,104	-0,106	0,389
Víctor	0,265	0,410	0,213	0,175
Waty	-0,050	-0,167	0,218	0,047
Total general	0,062	0,000	0,032	0,077

Tabla 145: Comparación de los diferentes índices de lateralidad absolutos según CLASE CONDUCTA.

Sujeto	Conjunto	H2 Des	H2 Sop	H2 Cond
Bongo	0,207	0,261	0,356	0,491
Charly	0,293	0,303	0,352	0,149
Julio	0,168	0,091	0,271	0,310
Juanito	0,180	0,281	0,140	0,060
Marco	0,216	0,216	0,216	0,133
Nico	0,527	0,660	0,591	0,275
Pancho	0,282	0,240	0,241	-0,069
Romie	0,355	0,480	0,388	-0,379
Sara	0,186	0,327	0,274	-0,038
Tico	0,173	0,316	0,363	-0,081
Toni	0,311	0,321	0,407	0,040
Toto	0,139	0,178	0,321	0,021
Víctor	0,265	0,410	0,216	0,164
Waty	0,178	0,302	0,282	0,189
Total general	0,249	0,313	0,316	0,090

Tabla 146: Correlaciones *Spearman* entre los diferentes valores de HI para las cuatro variables de estudio.

	Conjunto	Desocupada	Soporte	Conducta
Conjunto				
Desocupada	0,960**			
Soporte	0,815**	0,811**		
Conducta	-0,613*	-0,662**	-0,569*	

Tabla 147: Correlaciones *Spearman* entre los diferentes valores de ABSHI para las cuatro variables de estudio.

	Conjunto	Desocupada	Soporte	Conducta
Conjunto				
Desocupada	0,871**			
Soporte	0,574*	0,339		
Conducta	-0,249	-0,023	-0,246	

Figura 124: Valores del índice de lateralidad para las diferentes medidas unimanuales.

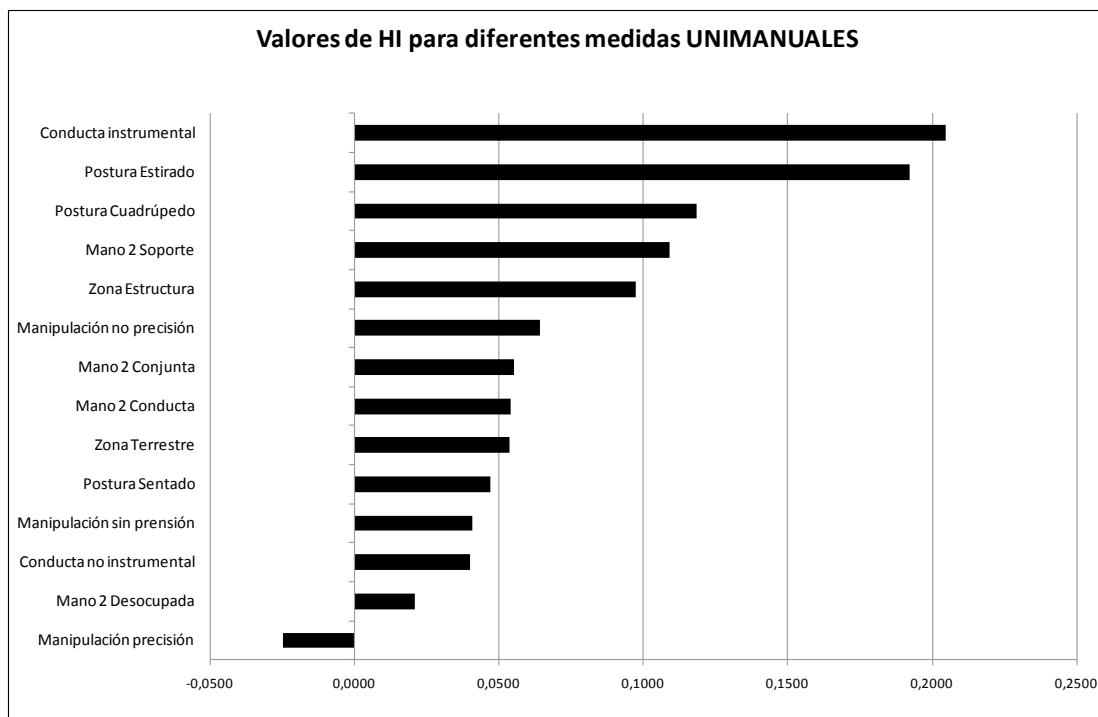
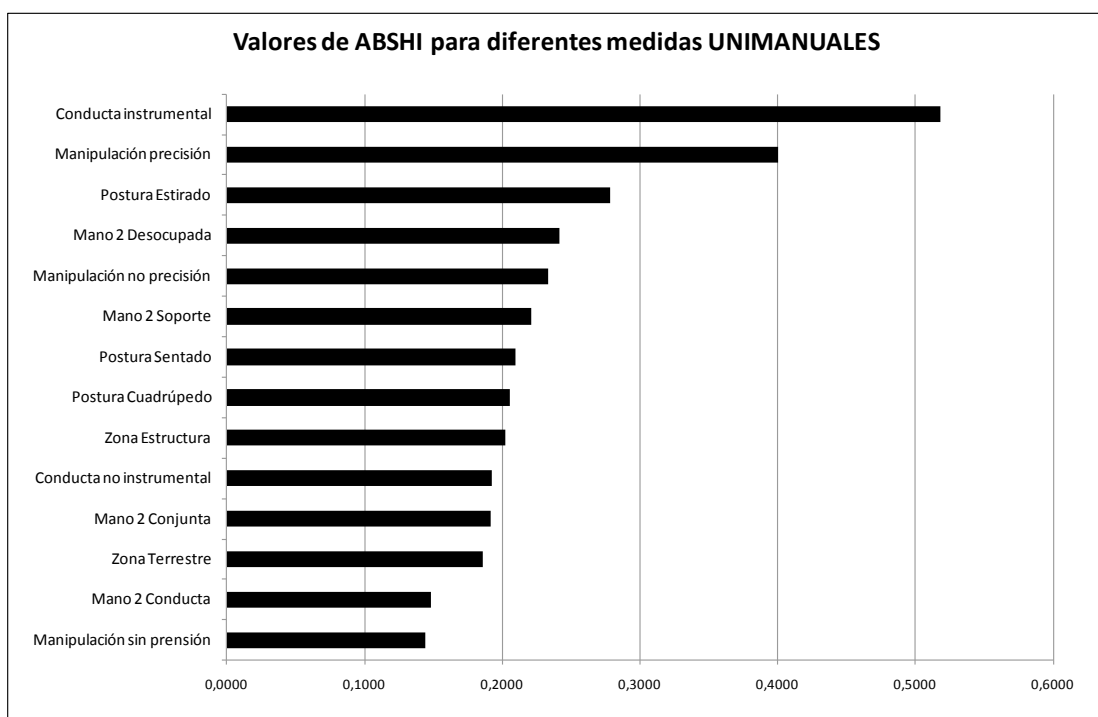


Figura 125: Valores del índice de lateralidad absoluto para las diferentes medidas unimanuales.



5.4. PREFERENCIAS MANUALES: COMPORTAMIENTOS BIMANUALES

Del total de conductas bimanuales (n=2976), el 31,28% han sido de tipo complementario (n=931), mientras que el 68,72% han sido de tipo coordinado (n=2045). Prácticamente la totalidad de conductas bimanuales registradas han sido de tipo manual (n=2965; 99,63%), y tan sólo un pequeño número han sido de tipo podal (n=11; 0,37%).

Tabla 148: Recuento de conductas bimanuales por tipo de lateralidad manual y podal.

Tipo Lateralidad	Complementaria	Coordinada	Total general
Manual	924	2.041	2.965 99,63%
Podal	7	4	11 0,37%
Total general	931	2.045	2.976
	31,28%	68,72%	

De acuerdo con los cálculos del test binomial para los comportamientos de tipo bimanual complementario, 10 individuos se han mostrado lateralizados (71,42%) y 4 no mostraron preferencias significativas (28,57%). De los individuos lateralizados, 9 (64,29%) han sido clasificados como diestros y 1 como zurdo (7,14%).

Tabla 149: Total de episodios de actividad Bimanual.

	L^{275}	R^{276}	Total COM ²⁷⁷	COO ²⁷⁸	Total general ²⁷⁹	Binomial	HI- COM ²⁸⁰	ABSHI- COM ²⁸¹	Preferencia- COM ²⁸²
Bongo	38	61	99	285	384	0,0265	0,2323	0,2323	R
Charly	18	27	45	122	167	0,2327	0,2000	0,2000	A
Julio	47	119	166	87	253	0,0000	0,4337	0,4337	R
Juanito	25	43	68	127	195	0,0385	0,2647	0,2647	R
Marco	12	40	52	189	241	0,0001	0,5385	0,5385	R
Nico	12	63	75	210	285	0,0000	0,6800	0,6800	R
Pancho	22	45	67	228	295	0,0067	0,3433	0,3433	R
Romie	8	4	12	67	79	0,3877	-0,3333	0,3333	A
Sara	49	64	113	101	214	0,1876	0,1327	0,1327	A
Tico	8	68	76	88	164	0,0000	0,7895	0,7895	R
Toni	7	15	22	225	247	0,1338	0,3636	0,3636	A
Toto	3	17	20	105	125	0,0026	0,7000	0,7000	R
Víctor	11	25	36	97	133	0,0288	0,3889	0,3889	R
Waty	46	27	73	110	183	0,0344	-0,2603	0,2603	L
Total general	306	618	924	2.041	2.965		0,3195	0,4043	

El test t de una muestra ha revelado preferencias poblacionales diestras para el índice HI-COM ($t(13)=3,662$; $P=0,003$). El índice de lateralidad bimanual es significativamente mayor que el unimanual-conjunto ($Z= -2,542$; $P=0,011$), aunque no significativo respecto a las conductas instrumentales unimanuales espontáneas ($Z= -1,020$ $P=0,308$). El índice de lateralidad absoluto bimanual es significativamente mayor que el unimanual-conjunto ($Z= -2,919$; $P=0,004$), aunque no significativo respecto a las conductas instrumentales unimanuales espontáneas ($Z= -0,628$ $P=0,530$).

²⁷⁵ Total de acciones realizadas con la mano izquierda.

²⁷⁶ Total de acciones realizadas con la mano derecha.

²⁷⁷ Total de acciones bimanuales complementarias.

²⁷⁸ Total de acciones bimanuales coordinadas.

²⁷⁹ Total de acciones bimanuales (complementarias + coordinadas).

²⁸⁰ Índice de lateralidad de las acciones bimanuales complementarias.

²⁸¹ Índice de lateralidad absoluto de las acciones bimanuales complementarias.

²⁸² Preferencia manual en las acciones bimanuales complementarias.

5.5. PREFERENCIAS MANUALES: COMPORTAMIENTOS UNIMANUALES Y BIMANUALES COMPLEMENTARIOS CONJUNTAMENTE

De acuerdo con los cálculos del test binomial para los comportamientos unimanuales más los de tipo bimanual complementario, 12 individuos se han mostrado lateralizados (85,71%) y 2 no mostraron preferencias significativas (14,29%). De los individuos lateralizados 8 (57,14%) han sido clasificados como diestros y 4 como zurdos (28,57%).

Figura 126: Total de episodios UNIMANUALES + BIMANUALES (complementarias).

	L^{283}	R^{284}	<i>Total</i>	<i>Binomial</i>	<i>HI-UNIBIM</i> ²⁸⁵	<i>ABSHI-UNIBIM</i> ²⁸⁶	<i>Preferencia-UNIBIM</i>
Bongo	915	1.213	2.128	0,0000	0,140	0,136	R
Charly	1.208	674	1.882	0,0000	-0,284	0,296	L
Julio	543	650	1.193	0,0021	0,090	0,034	R
Juanito	626	575	1.201	0,1491	-0,042	0,061	A
Marco	717	1.134	1.851	0,0000	0,225	0,216	R
Nico	586	1.980	2.566	0,0000	0,543	0,539	R
Pancho	1.148	1.655	2.803	0,0000	0,181	0,177	R
Romie	871	493	1.364	0,0000	-0,277	0,277	L
Sara	522	761	1.283	0,0000	0,186	0,191	R
Tico	781	636	1.417	0,0001	-0,102	0,153	L
Toni	658	480	1.138	0,0000	-0,156	0,167	L
Toto	1.084	1.226	2.310	0,0033	0,061	0,056	R
Víctor	189	353	542	0,0000	0,303	0,296	R
Waty	486	543	1.029	0,0808	0,055	0,079	A
Total general	10.334	12.373	22.707		0,066	0,191	

El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales significativas para el índice HI-COM ($t(13) = 1,336$; $p=0,203$).

²⁸³ Total de acciones realizadas con la mano izquierda.

²⁸⁴ Total de acciones realizadas con la mano derecha.

²⁸⁵ Índice de lateralidad de las acciones unimanuales+bimanuales.

²⁸⁶ Índice de lateralidad absoluto de las acciones unimanuales+bimanuales.

Tabla 150: Comparación de las preferencias manuales según test Binomial para las acciones unimanuales, bimanuales y unimanuales+bimanuales.

	Preferencia-UNI	Preferencia-COM	Preferencia-UNIBIM
Bongo	R	R	R
Charly	L	A	L
Julio	A	R	R
Juanito	L	R	A
Marco	R	R	R
Nico	R	R	R
Pancho	R	R	R
Romie	L	A	L
Sara	R	A	R
Tico	L	R	L
Toni	L	A	L
Toto	R	R	R
Víctor	R	R	R
Waty	R	L	A

En la comparación de las preferencias individuales en las conductas unimanuales con las bimanuales, observamos que tan solo un 42,86% de los individuos se mantienen constantes en sus preferencias. El 57,14% de los individuos no se han mantenido consistentes en sus preferencias, encontrándonos dos situaciones diferentes: los que cambian la direccionalidad de su preferencia entre unimanual y bimanual (21,43%) y los que no cambian la dirección pero pasan de una situación de preferencia a ambipreferencia (35,71%)

5.6. PREFERENCIAS PODALES

Tal como se indicó en el apartado 5.2, los episodios de acciones podales han sido muy escasos (106 episodios; 0,42% del total de acciones registradas). En 6 de los individuos no se han registrado el mínimo de 6 ocurrencias necesarias para poder aplicar las pruebas estadísticas, ni para calcular los índices de lateralidad correspondientes: Charly, Pancho, Romie, Toni, Toto y Waty. Este hecho limita el poder realizar un análisis exhaustivo de la lateralización en este tipo de comportamientos realizados por las extremidades inferiores. Por ello, nos centraremos en el cálculo de las preferencias individuales en aquellos individuos de los que disponemos de suficientes datos.

En primer lugar, en el análisis de las preferencias individuales, de los 14 individuos de la muestra tan sólo hemos podido analizar las pautas de preferencia podal en 8 de ellos. De éstos, 2 están lateralizados (25%) y 6 no lo están (75%). Los dos individuos lateralizados en el uso de las extremidades inferiores lo están hacia la derecha. No obstante, y a pesar del pequeño tamaño de la muestra, el test t de una muestra ha revelado preferencias poblacionales significativas diestras *borderline* para este tipo de acciones ($t(7) = 2,139$; $p = 0,070$).

Los valores del índice de lateralidad obtenidos han oscilado de 1 a -0,143. Éstos han sido calculados a partir del total de la suma de respuestas obtenidas por los sujetos en el conjunto de comportamientos del etograma. De los índices de lateralidad, 5 han mostrado valores positivos y 3 valores negativos. El valor medio del índice de lateralidad podal ha sido de 0,369; es decir, a nivel global la orientación lateral en el uso de las extremidades inferiores ha sido hacia la derecha.

En relación a los valores absolutos del índice de lateralidad podal, 3 de los sujetos han presentado valores superiores a 0,50. El valor medio del índice de lateralidad absoluto podal ha sido de 0,456.

Los análisis correspondientes a las posibles diferencias en la expresión de la lateralidad para este tipo de comportamientos en las variables asociadas a la muestra (sexo, lugar de nacimiento, grupo y edad) no se han llevado a cabo debido al escaso número de ocurrencias. De igual forma, y por la misma razón, tampoco se ha procedido a un análisis exhaustivo por conductas a través del test Binomial ni de los índices de lateralidad.

Tabla 151: Total de episodios de acciones podales por individuo.

Sujeto	L ²⁸⁷	R ²⁸⁸	Total general	Binomial	HI- POD ²⁸⁹	ABSHI- POD ²⁹⁰	Preferencia- POD
Bongo	9	14	23	0,4049	0,217	0,217	A
Charly							
Julio		13	13	0,0002	1,000	1,000	R
Juanito	5	4	9	1,0000	-0,111	0,111	A
Marco	3	6	9	0,5078	0,333	0,333	A
Nico	6	5	11	1,0000	-0,091	0,091	A
Pancho	1	2	3				
Romie		2	2				
Sara	4	3	7	1,0000	-0,143	0,143	A
Tico		6	6	0,0312	1,000	1,000	R
Toni		2	2				
Toto	1		1				
Víctor	1	7	8	0,0703	0,750	0,750	A
Waty	1		1				
Total general	31	64	95		0,369	0,456	

²⁸⁷ Total de acciones realizadas con la extremidad inferior izquierda.

²⁸⁸ Total de acciones realizadas con la extremidad inferior derecha.

²⁸⁹ Índice de lateralidad de las acciones podales.

²⁹⁰ Índice de lateralidad absoluto de las acciones podales.

5.7. PREFERENCIAS EN OTROS COMPORTAMIENTOS INDICADORES DE LATERALIDAD

Tal como se indicó en el anterior apartado 5.2, los episodios de acciones no manuales indicadoras de lateralidad manual han sido muy escasos (198 episodios; 0,79% del total de acciones registradas). De las seis conductas definidas en el etograma, en tan solo cuatro se han registrado ocurrencias: tumbarse, autolesión oral, balanceo y pirueta horizontal. Además, dos de ellas han sido realizadas tan sólo por un individuo. La conducta que ha sido llevada a cabo²⁹¹ por más individuos ha sido “tumbarse” (n=7). Este hecho limita bastante el poder realizar un análisis exhaustivo de la lateralización en este tipo de comportamientos no manuales. Por ello, nos centraremos tan sólo en el cálculo de las preferencias individuales en aquellos individuos con un mínimo de 6 respuestas en este tipo de comportamientos, y un análisis global de los índices de lateralidad obtenidos tanto por individuo como por conductas.

En primer lugar, en el análisis de las preferencias individuales, de los 14 individuos de la muestra tan sólo hemos podido analizar las pautas de preferencia lateral en la mitad de la muestra²⁹² (7 individuos). De estos 7 individuos evaluados, 3 han estado lateralizados (42,86%) y 4 (57,14%) no. De los individuos lateralizados, 2 (28,57%) han presentado una orientación lateral hacia la derecha, y 1 (14,29%) hacia la izquierda. No se han detectado diferencias entre el número de sujetos lateralizados y no lateralizados (χ^2 (1,n=7)=0,705; $p=0,143$). El test t de una muestra no ha revelado preferencias poblacionales significativas para este tipo de acciones (t (6) = 1,062; $p= 0,329$).

Los valores del índice de lateralidad (IL) obtenidos de la muestra han oscilado de 0,875 a -0,705. Estos han sido calculados a partir del total de la suma de respuestas obtenidas por los sujetos en las cinco conductas con datos. De ellos, 5 sujetos han mostrado valores positivos de IL y 2 valores negativos. El valor medio del IL para la muestra teniendo en cuenta el conjunto de conductas registradas y los sujetos con al menos 6 respuestas ha sido 0,210; es decir, a nivel global aunque no de manera significativa la orientación lateral de la muestra en este tipo de acciones ha sido hacia la derecha. En relación a los valores

²⁹¹ Tan sólo se han contabilizado aquellos individuos que al menos han realizado 6 ocurrencias en un comportamiento.

²⁹² Igual en los análisis anteriores tan sólo tenemos en cuenta aquellos individuos que han realizado al menos 6 acciones.

absolutos del índice de lateralidad (ILABS), 3 de los sujetos han obtenido valores superiores a 0,50. El valor medio del ILABS ha sido de 0,475.

Tabla 152: Total de episodios de acciones no manuales indicadoras de lateralidad por individuo.

Sujeto	L ²⁹³	R ²⁹⁴	Total	p Binomial	% R ²⁹⁵	IL ²⁹⁶	ILABS ²⁹⁷
Bongo	11	7	18	0,4807	38,89%	-0,222	0,222
Charly	4	15	19	0,0192	78,95%	0,579	0,579
Julio	8	17	25	0,1078	68,00%	0,360	0,360
Juanito	1	3	4				
Marco		5	5				
Nico	52	9	61	0,0000	14,75%	-0,705	0,705
Pancho	7	11	18	0,4807	61,11%	0,222	0,222
Romie	1	2	3				
Sara	1	1	2				
Tico	3	1	4				
Toto	1	15	16	0,0005	93,75%	0,875	0,875
Víctor		1	1				
Waty	7	15	22	0,1338	68,18%	0,364	0,364
Total	96	102	198		60,52%	0,210	0,475

Los análisis correspondientes a las posibles diferencias en la expresión de la lateralización para este tipo de comportamientos en las variables asociadas a la muestra (sexo, lugar de nacimiento, grupo y edad) no se han llevado a cabo debido al escaso número de episodios con los que contamos. De igual manera, y por la misma razón, tampoco se ha procedido a un análisis exhaustivo por conductas a través del test Binomial ni de los índices de lateralidad.

En la evaluación de los índices de lateralidad de los individuos para las conductas, de nuevo tan sólo se han tenido en cuenta aquellos parones en los que se han obtenido un mínimo de 6 respuestas. Tal como se indica en la tabla 153, tan sólo en una de las

²⁹³ Total de acciones no manuales realizadas hacia la izquierda.

²⁹⁴ Total de acciones no manuales realizadas hacia la derecha.

²⁹⁵ Porcentaje de orientación lateral diestra en aquellos comportamientos no realizados con las extremidades e indicadores de lateralidad.

²⁹⁶ Índice de lateralidad.

²⁹⁷ Índice de lateralidad absoluto.

conductas (tumbarse) se ha podido evaluar al menos al 50% de la muestra. En el resto de comportamientos (autolesión oral, balanceo y pirueta horizontal), sólo uno o dos individuos han llevado a cabo estas conductas. De los 7 individuos que han presentado la conducta de “tumbarse”, ninguno de ellos ha estado lateralizado, aunque en 3 casos (Bongo, Toto y Waty) han estado en el límite de la significación en el test Binomial ($p=0,0574$).

Figura 127: Porcentaje de orientación lateral derecha en otros comportamientos no manuales indicadores de lateralidad.

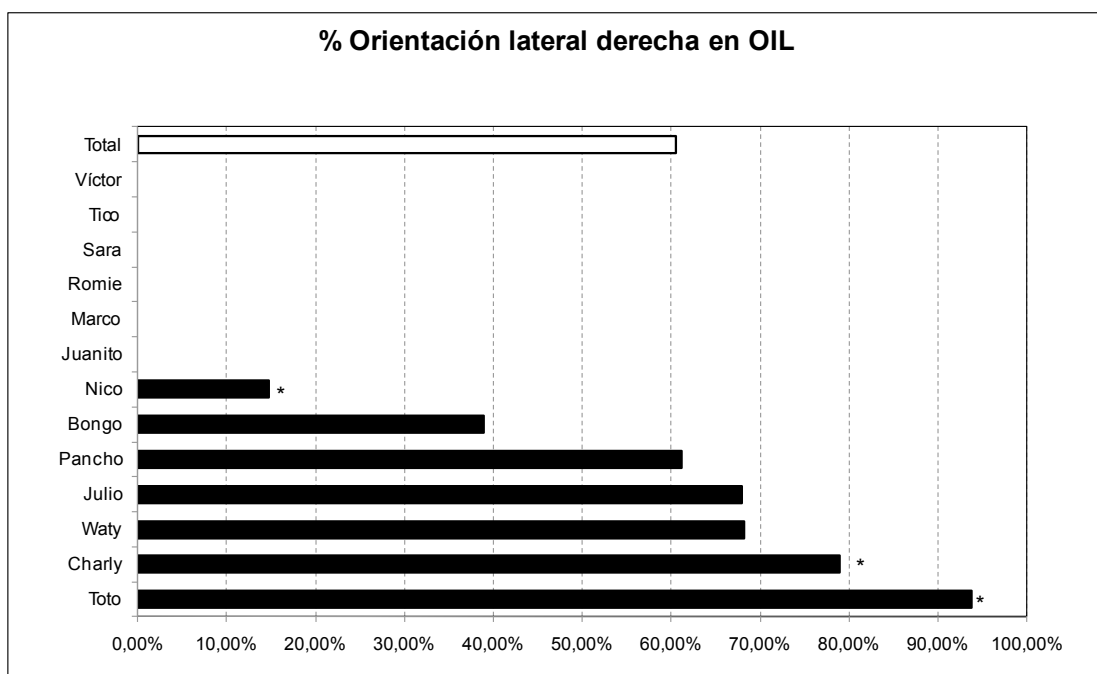


Tabla 153: Recuento general de episodios por conductas en otros comportamientos no manuales indicadores de lateralidad.

Conducta	L ²⁹⁸	R ²⁹⁹	Total general	% R ³⁰⁰	IL ³⁰¹	ILABS ³⁰²	Sujetos n≥6 ³⁰³
Tumbarse	40	70	110	63,64%	0,273	0,273	7
Autolesión oral	39	0	39				1
Balanceo	10	19	29	65,52%	0,310	0,310	2
Pirqueta horizontal	7	13	20	65,00%	0,300	0,300	1
Total general	96	102	198	51,52%	0,294	0,294	

Tabla 154: Recuento general de episodios de “tumbarse” por individuos.

Sujeto	L	R	Total	IL	ILABS	P Binomial
Bongo	11	3	14	-0,571	0,571	0,0574
Charly	2	8	10	0,600	0,600	0,1094
Julio	8	16	24	0,333	0,333	0,1516
Marco						
Nico	7	5	12	-0,167	0,167	0,7744
Pancho	7	8	15	0,067	0,067	1,0000
Romie						
Sara						
Tico						
Toto	1	15	16	0,875	0,875	0,0574
Víctor						
Waty	1	5	6	0,667	0,667	0,0574
	37	60	97	0,258	0,469	

²⁹⁸ Total de episodios hacia la izquierda.

²⁹⁹ Total de episodios hacia la derecha.

³⁰⁰ Porcentaje de orientación lateral derecha.

³⁰¹ Índice de lateralidad.

³⁰² Índice de lateralidad absoluto.

³⁰³ Número total de sujetos con un mínimo de 6 respuestas en un comportamiento determinado.

5.8. PREFERENCIAS LATERALES EN CONTEXTOS SOCIALES Y NO SOCIALES

Con el objeto de evaluar la posible influencia del contexto social sobre la lateralización de los individuos hemos realizado una comparación entre los diversos índices de lateralidad obtenidos en las respuestas unimanuales y bimanuales de los individuos de la muestra. Del total de respuestas llevadas a cabo por los individuos en aquellas acciones manuales indicadoras de lateralidad (unimanuales y bimanuales complementarias), la mayoría se ha producido en contextos individuales (92,80%), es decir, no sociales.

En primer lugar, en relación a las respuestas unimanuales, no se han detectado diferencias significativas entre los índices de lateralidad en contextos individuales y en contextos sociales ni para los valores del SUMHI ($Z = -0,220$; $P = 0,826$) ni para los del SUMABSHI ($Z = -0,094$; $P = 0,925$). En segundo lugar, tampoco hemos detectado diferencias para los índices de lateralidad en las respuestas bimanuales, ni en contextos individuales ni en contextos sociales, ni para el SUMHI ($Z = -1,183$; $P = 0,237$) ni para el SUMABSHI ($Z = -1,183$; $P = 0,237$). Finalmente, en el análisis de las asimetrías a nivel poblacional se ha detectado una preferencia poblacional diestra en las acciones bimanuales en contextos individuales, pero ninguna otra para el resto de variables analizadas (acciones unimanuales en contextos individuales y sociales, y acciones bimanuales en contextos sociales) [Tabla 156].

Tabla 155: Total de respuestas unimanuales y bimanuales complementarias en contextos individuales y sociales.

Contexto	L	R	Total general	%
Individual	9.610	11.463	21.073	92,80 %
Social	724	910	1.634	7,20 %
Total general	10.334	12.373	22.707	

Tabla 156: Resultados del test t de una muestra para los índices de lateralidad en contextos sociales e individuales.

Variable	N sujetos	Valor HI	Desv. Típica	Valor de t	GL	Sig P	Pob
Unimanual Individual	14	0,053	0,234	0,854	13	0,409	No
Unimanual Social	14	0,093	0,242	1,433	13	0,176	No
Bimanual Individual	14	0,273	0,373	2,739	13	0,017	Si
Bimanual Social	7	0,320	0,442	1,918	6	0,104	No

Tabla 157: Respuestas unimanuales e índices de lateralidad en contextos individuales.

Sujeto	L	R	Total general	SUMHI	SUMABSHI
Bongo	720	922	1.642	0,123	0,123
Charly	1.146	632	1.778	-0,289	0,289
Julio	479	513	992	0,034	0,034
Juanito	511	450	961	-0,063	0,063
Marco	695	1.081	1.776	0,217	0,217
Nico	541	1.825	2.366	0,543	0,543
Pancho	1.112	1.593	2.705	0,178	0,178
Romie	745	418	1.163	-0,281	0,281
Sara	438	641	1.079	0,188	0,188
Tico	768	557	1.325	-0,159	0,159
Toni	643	455	1.098	-0,171	0,171
Toto	991	1.064	2.055	0,036	0,036
Víctor	160	304	464	0,310	0,310
Waty	382	449	831	0,081	0,081
Total general	9.331	10.904	20.235	0,053	0,191

Tabla 158: Respuestas unimanuales e índices de lateralidad en contextos sociales.

Sujeto	L	R	Total general	SUMHI	SUMABSHI
Bongo	157	230	387	0,189	0,189
Charly	44	15	59	-0,492	0,492
Julio	17	18	35	0,029	0,029
Juanito	90	82	172	-0,047	0,047
Marco	10	13	23	0,130	0,130
Nico	33	92	125	0,472	0,472
Pancho	14	17	31	0,097	0,097
Romie	118	71	189	-0,249	0,249
Sara	35	56	91	0,231	0,231
Tico	5	11	16	0,375	0,375
Toni	8	10	18	0,111	0,111
Toto	90	145	235	0,234	0,234
Víctor	18	24	42	0,143	0,143
Waty	58	67	125	0,072	0,072
Total general	697	851	1.548	0,093	0,205

Tabla 159: Respuestas bimanuales complementarias e índices de lateralidad en contextos individuales.

Sujeto	L	R	Total general	SUMHI	SUMABSHI
Bongo	34	46	80	0,150	0,150
Charly	11	23	34	0,353	0,353
Julio	47	119	166	0,434	0,434
Juanito	22	35	57	0,228	0,228
Marco	12	37	49	0,510	0,510
Nico	12	60	72	0,667	0,667
Pancho	22	44	66	0,333	0,333
Romie	7	2	9	-0,556	0,556
Sara	44	58	102	0,137	0,137
Tico	8	68	76	0,789	0,789
Toni	7	7	14	0,000	0,000
Toto	3	17	20	0,700	0,700
Víctor	9	19	28	0,357	0,357
Waty	41	23	64	-0,281	0,281
Total general	279	558	837	0,273	0,393

Tabla 160: Respuestas bimanuales complementarias e índices de lateralidad en contextos sociales.

Sujeto	L	R	Total general	SUMHI	SUMABSHI
Bongo	4	15	19	0,579	0,579
Charly	7	4	11	-0,273	0,273
Julio					
Juanito	3	8	11	0,455	0,455
Marco		3	3		
Nico		2	2		
Pancho		1	1		
Romie	1	2	3		
Sara	5	6	11	0,091	0,091
Tico					
Toni		8	8	1,000	1,000
Toto					
Víctor	2	6	8	0,500	0,500
Waty	5	4	9	-0,111	0,111
Total general	27	59	86	0,320	0,430

5.9. RESUMEN GLOBAL DE LOS RESULTADOS EN COMPORTAMIENTOS ESPONTÁNEOS

En el presente apartado presentamos una breve compilación de los resultados más significativos de la fase de evaluación de las preferencias laterales en los comportamientos espontáneos de los individuos de la muestra. Éstos hacen referencia a cuatro tipos de datos y análisis: preferencias laterales según el test Binomial, valores de los índices de lateralidad, valores de los índices de lateralidad absolutos y análisis de las preferencias laterales a nivel poblacional.

En relación al primer apartado – las preferencias según el test binomial - como podemos observar en la tabla 161 la mayoría de individuos han presentado preferencias laterales significativas respecto a los casos ambipreferentes. En la mayor parte de los casos las preferencias han sido hacia la derecha.

En relación al segundo apartado – los valores del índice de lateralidad – y tal como se observa en la tabla 162 y figura 128, todos los índices de lateralidad medios han presentado resultados positivos. Es decir, en todas las variables estudiadas se ha observado una preferencia lateral (manual, podal o del eje vertical) hacia la derecha. El índice de lateralidad medio multivariable³⁰⁴ ha obtenido un valor de 0,126.

En relación al tercer apartado – los valores absolutos del índice de lateralidad - y tal como se observa en la tabla 163 y figura 129, el índice absoluto de lateralidad multivariable ha sido de 0,265. Los valores más elevados corresponden a los valores de “comportamientos podales” y “otros comportamientos indicadores de lateralidad”, aunque en ambos casos no ha podido evaluarse al total de la muestra estudiada. Teniendo en cuenta los índices en los que se ha podido evaluar al total de la muestra, el valor más elevado ha sido el correspondiente a las acciones Bimanuales con las extremidades superiores.

³⁰⁴ El índice medio multivariable (y también el índice medio absoluto multivariable) ha sido calculado a partir de un promedio del total de valores de los índices de lateralidad de cada una de las variables estudiadas: unimanual conjunta, unimanual con mano 2 desocupada, unimanual con mano 2 realizando soporte postural, unimanual con mano 2 realizando otra conducta, bimanual, bimanual+unimanual, podal y otros comportamientos no manuales indicadores de lateralidad. Se considera como un valor medio que refleja la asimetría lateral global del comportamiento del individuo teniendo en cuenta su eje vertical y sus extremidades inferiores y superiores en diversas situaciones contextuales.

En relación al último de los apartados, tan sólo en dos situaciones han podido detectarse preferencias poblacionales significativas, todas ellas hacia la derecha. En primer lugar en las acciones Bimanuales, y en segundo lugar en el índice multivariable. En el caso de las acciones podales se ha detectado una asimetría poblacional diestra al borde de la significación.

Tabla 161: Resumen global de resultados de preferencias laterales según Binomial.

Sujeto	Unimanuales			Bimanuales		Unimanuales+Bimanuales		Podales		Otros		L	R	A
	Conjunto	H2 Des	H2 Sop	H2 Cond	Bimanual COM	Preferencia-UNIBIM	Preferencia-POD	Prof OIL						
Bongo	R	A	R	L	R	R	A	A	A		1	4	3	
Charly	L	L	L	L	A	L	R	R	R		5	1	A	
Julio	A	A	R	A	R	R	R	A	A		0	4	4	
Juanito	L	A	L	A	R	A	A	A			2	1	4	
Marco	R	R	R	R	R	R	A	A			0	6	1	
Nico	R	R	R	A	R	R	A	L	L		1	5	2	
Pancho	R	R	R	R	R	R	R	A	A		0	6	1	
Romie	L	L	L	R	A	L					4	1	1	
Sara	R	R	A	R	A	R	A	A			0	4	3	
Tico	L	L	A	R	R	L	R	R			3	3	1	
Toni	L	L	A	L	A	L					4	0	2	
Toto	R	A	A	R	R	R		R	R		0	5	2	
Victor	R	R	R	A	R	R	A	A	A		0	5	3	
Waty	R	A	R	A	L	A					1	2	3	
Total general											21	47	30	

Tabla 162: Resumen global de resultados de los índices de lateralidad según variables de estudio.

Sujeto	Unimanuales				Unimanuales+Bimanuales			Podales		Otros	
	Conjunto	H2 Des	H2 Sop	H2 Cond	Bimanual COM	Preferencia-UNIBIM	Preferencia-POD	Pref OIL	IL		
Bongo	0,136	0,071	0,389	-0,130	0,232	0,140	0,217	-0,222	0,104		
Charly	-0,296	-0,331	-0,289	-0,244	0,200	-0,284		0,579	-0,095		
Julio	0,034	-0,041	0,133	0,076	0,434	0,090	1,000		0,246		
Juanito	-0,061	-0,010	-0,138	0,009	0,265	-0,042	-0,111	0,360	0,034		
Marco	0,216	0,246	0,259	0,111	0,538	0,225	0,333		0,276		
Nico	0,539	0,599	0,648	-0,027	0,680	0,543	-0,091	-0,705	0,273		
Pancho	0,177	0,160	0,271	0,107	0,343	0,181		0,222	0,209		
Romie	-0,277	-0,440	-0,329	0,231	-0,333	-0,277			-0,238		
Sara	0,191	0,319	0,109	0,130	0,133	0,186	-0,143		0,132		
Tico	-0,153	-0,406	-0,009	0,177	0,789	-0,102	1,000		0,185		
Toni	-0,167	-0,255	0,045	-0,257	0,364	-0,156		0,875	0,064		
Toto	0,056	-0,061	-0,018	0,378	0,700	0,061			0,186		
Victor	0,296	0,434	0,266	0,101	0,389	0,303	0,750	0,364	0,363		
Waty	0,079	0,010	0,189	0,094	-0,260	0,055			0,028		
Total general	0,055	0,021	0,109	0,054	0,320	0,066	0,369	0,210	0,126		

Tabla 163: Resumen global de resultados de los índices de lateralidad absolutos según variables de estudio.

Sujeto	Unimanuales				Unimanuales+Bimanuales			Podales		Otros	ILABS
	Conjunto	H2 Des	H2 Sop	H2 Cond	Bimanual COM	Preferencia-UNIBIM	Preferencia-POD	Pref OIL	Pref OIL		
Bongo	0,136	0,071	0,389	0,130	0,232	0,140	0,217	0,222	0,222	0,192	
Charly	0,296	0,331	0,289	0,244	0,200	0,284		0,579	0,579	0,317	
Julio	0,034	0,041	0,133	0,076	0,434	0,090	1,000			0,258	
Juanito	0,061	0,010	0,138	0,009	0,265	0,042	0,111	0,360	0,360	0,125	
Marco	0,216	0,246	0,259	0,111	0,538	0,225	0,333			0,276	
Nico	0,539	0,599	0,648	0,027	0,680	0,543	0,091	0,705	0,705	0,479	
Pancho	0,177	0,160	0,271	0,107	0,343	0,181		0,222	0,222	0,209	
Romie	0,277	0,440	0,329	0,231	0,333	0,277				0,315	
Sara	0,191	0,319	0,109	0,130	0,133	0,186	0,143			0,173	
Tico	0,153	0,406	0,009	0,177	0,789	0,102	1,000			0,377	
Toni	0,167	0,255	0,045	0,257	0,364	0,156		0,875	0,875	0,303	
Toto	0,056	0,061	0,018	0,378	0,700	0,061				0,212	
Victor	0,296	0,434	0,266	0,101	0,389	0,303	0,750	0,364	0,364	0,363	
Waty	0,079	0,010	0,189	0,094	0,260	0,055				0,115	
Total general	0,191	0,242	0,221	0,148	0,404	0,189	0,456	0,475	0,475	0,265	

Figura 128: Resumen de valores de los índices de lateralidad y asimetrías poblacionales según variables de estudio.

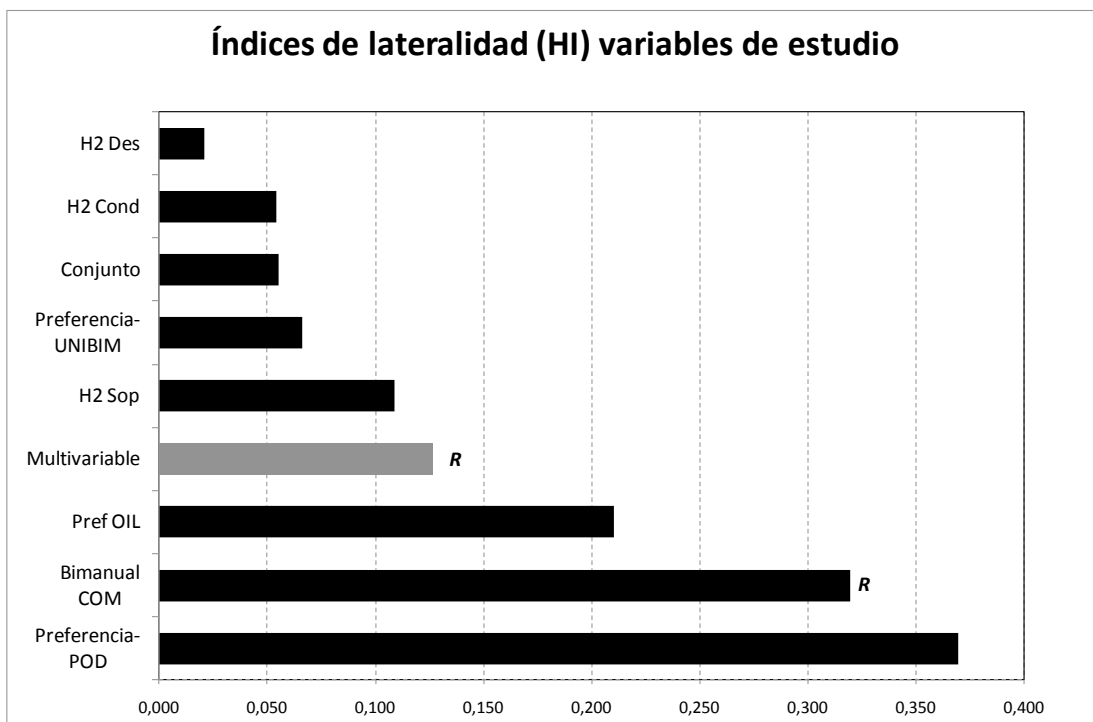


Figura 129: Resumen de los índices de lateralidad absolutos según las variables de estudio.

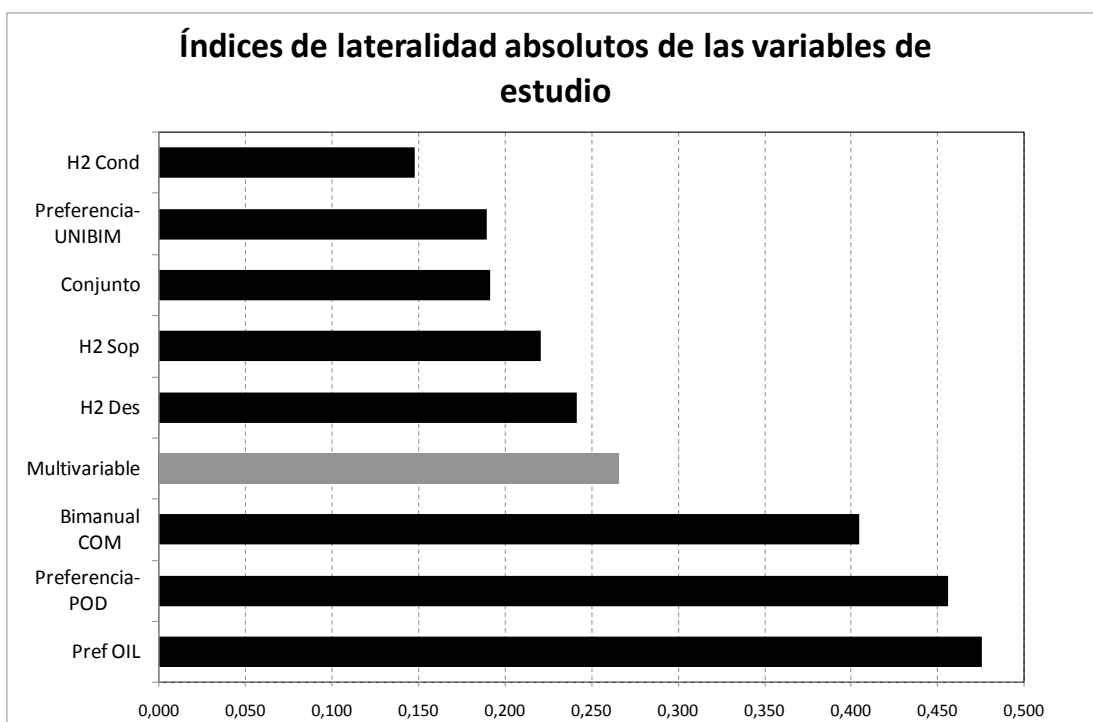


Tabla 164: Resumen de las preferencias poblaciones en las diferentes variables de estudio.

	Poblacional global	Dirección	N° casos lateralizadas poblacional		N° Casos borderline
			Derecha	Izquierda	
Unimanual-Conjunto	NO	-	5	0	4
Unimanual-H2 Des	NO	-	0	0	0
Unimanual-H2 Sop	NO	-	1	0	1
Unimanual-H2 Cond	NO	-	0	0	0
Bimanual	SI	R	-	-	-
Unimanual+Bimanual	NO	-	-	-	-
Podal	Border	R	-	-	-
Otras conductas indicadoras	NO	-	-	-	-
Multivariable	SI	R	-	-	-

Capítulo 6: Resultados fase experimental



6.1. INTRODUCCIÓN A LOS RESULTADOS DE LA FASE EXPERIMENTAL

El presente capítulo se organiza en cuatro apartados diferentes para hacer más comprensible la información analizada. Cada uno de ellos se relaciona con los experimentos realizados y las variables analizadas. La información se ha estructurado de la siguiente manera:

- **Experimento 1: *tube task (TB)*:** resultados de las fases test y retest en la evaluación de tareas bimanuales complejas.
- **Experimento 2: *simple reaching (SR)*:** resultados de las fases test y retest en la evaluación de tareas unimanuales simples.
- **Comparación de los experimentos:** comparación de los resultados de la fase test entre ambos experimentos.
- **Comparación de las tareas espontáneas y experimentales:** comparación de los resultados de la fase observacional (capítulo 5) y experimental (datos fase test).

6.2. EXPERIMENTO 1: *TUBE TASK*

6.2.1. Preferencias individuales en el uso de las manos

Se han obtenido un total de 2.939 acciones manuales de la combinación de aplicar los 4 test a los 14 sujetos de la muestra (56 tests en total). A nivel global, 2.015 acciones han sido realizadas con la mano derecha y 924 con la mano izquierda. Por tanto, el 68,56% de las acciones han sido realizadas con la mano derecha para esta actividad.

El número de respuestas de los sujetos ha oscilado entre 58 y 438 acciones bimanuales ($M= 209,93$; $SD=112,41$). El número de respuestas por test realizadas por los individuos ha oscilado entre 6 y 182 ($M= 52,48$; $SD= 41,53$).

En base a las puntuaciones obtenidas en la prueba Binomial, los 14 individuos han mostrado preferencias manuales de manera significativa: 10 sujetos han sido clasificados como diestros (71,43%), 4 como zurdos (28,57%) y ninguno como ambipreferente.

Los valores del SUMHI obtenidos en la muestra han oscilado de -1 (individuos completamente zurdos) a 1 (individuos completamente diestros). Tal y como hemos comentado anteriormente, 10 de ellos han presentado valores de HI positivos (preferencias manuales diestras) y 4 valores de HI negativos (preferencias manuales zurdas). La media del SUMHI para el total de la muestra ha sido de 0,352 ($SE=0,211$); es decir, a nivel global la expresión de la lateralidad manual de la muestra es hacia la derecha. El valor medio del MHI ha sido 0,416 ($SE^{305}=0,198$). Los valores de SUMHI y MHI están altamente correlacionados ($R_s=0,965$; $p=0,000$), mostrando que ambas maneras de caracterizar la preferencia manual son consistentes entre los sujetos. Por ello, en el resto de análisis utilizaremos principalmente los valores del índice de lateralidad sumatorio con el objetivo de minimizar el error de tipo I.

En relación a los valores absolutos del índice de lateralidad (SUMABSHI), 12 de los individuos tienen índices superiores a 0,50 (3 sujetos con valores de 1; 4 con valores

³⁰⁵ *Standard Error*: error típico de la media.

superiores a 0,90; 3 con valores superiores a 0,80 y 2 con un índice superior a 0,50) y dos individuos, índices inferiores a 0,50. La media del ABSHI para todos los individuos ha sido: 0,811; SE=0,058. Como vemos, la fuerza de la expresión lateral en la mayoría de la muestra es muy elevada.

En la tabla 167 y 168 puede verse un resumen de las medias de los índices de lateralidad para los diferentes grupos y variables analizados, y los índices estadísticos de contraste aplicados para evaluar las posibles diferencias. Por una parte, y en relación a los valores del SUMHI, las únicas diferencias significativas se han detectado en la variable sexo ($U=0$; $p=0,010$): mientras que los machos han presentado una direccionalidad diestra en el uso de las manos (SUMHI=0,713), las hembras han presentado una direccionalidad zurda (SUMHI=-0,970). Por otra parte, y en relación a los valores del SUMABSHI, las únicas diferencias significativas detectadas se han encontrado en la variable grupo ($KW=7,090$; $p=0,029$). Si comparamos los pares, entre el grupo A-B ($U=5$; $p=0,086$) y A-C ($U=1$; $p=0,077$), las diferencias han sido no significativas. Sin embargo, entre el grupo B-C ($U=1$; $p=0,028$), las diferencias encontradas han sido significativas.

Tabla 165: Valores individuales del índice de lateralidad, p Binomial y % de uso de la mano derecha obtenidos en *tube task-test*.

Sujeto	L ³⁰⁶	R ³⁰⁷	Total	P Binomial	%R ³⁰⁸	SUMHI ³⁰⁹	SUMABSHI ³¹⁰	Pref ³¹¹	MHI ³¹²	MABSHI ³¹³
Bongo		165	165	0,0000	100,00%	1,000	1,000	R	1,000	1,000
Charly	15	371	386	0,0000	96,11%	0,922	0,922	R	0,943	0,943
Julio	22	202	224	0,0000	90,18%	0,804	0,804	R	0,768	0,768
Juanito	42	196	238	0,0000	82,35%	0,647	0,647	R	0,711	0,711
Marco	11	144	155	0,0000	92,90%	0,858	0,858	R	0,764	0,764
Nico	6	118	124	0,0000	95,16%	0,903	0,903	R	0,965	0,965
Pancho	33	286	319	0,0000	89,66%	0,793	0,793	R	0,840	0,840
Romie	91	1	92	0,0000	1,09%	-0,978	0,978	L	-0,917	0,917
Sara	56	2	58	0,0000	3,45%	-0,931	0,931	L	-0,583	0,583
Tico	148	79	227	0,0000	34,80%	-0,304	0,304	L	-0,139	0,139
Toni	26	242	268	0,0000	90,30%	0,806	0,806	R	0,908	0,908
Toto		123	123	0,0000	100,00%	1,000	1,000	R	1,000	1,000
Víctor	36	86	122	0,0000	70,49%	0,410	0,410	R	0,560	0,560
Waty	438		438	0,0000	0,00%	-1,000	1,000	L	-1,000	1,000
Total	924	2.015	2.939		68,56%	0,352	0,811		0,416	0,793

³⁰⁶ Total de acciones realizadas con la mano izquierda.

³⁰⁷ Total de acciones realizadas con la mano derecha.

³⁰⁸ Porcentaje de uso de la mano derecha.

³⁰⁹ Índice de lateralidad sumatorio: se calcula a partir del total de acciones manuales realizadas en los 4 test del experimento. Se utiliza la fórmula $R-L/R+L$. Es un reflejo de la dirección de la preferencia manual.

³¹⁰ Índice de lateralidad sumatorio absoluto: se calcula a partir de los valores absolutos del SUMHI; es decir, independientemente de la dirección de la preferencia. Es un reflejo de la intensidad de la preferencia manual.

³¹¹ Preferencia manual: R=diestro; L=zurdo.

³¹² Índice de lateralidad medio: se calcula a partir del promedio del índice de lateralidad obtenido por cada individuo en cada uno de los 4 tests. Refleja la dirección de la preferencia manual.

³¹³ Índice de lateralidad medio absoluto: se calcula a partir de los valores absolutos del MHI. Refleja la intensidad de la preferencia manual.

Tabla 166: Valores del índice de lateralidad en la primera y segunda parte del estudio y en cada uno de los 4 tests en *tube task*.

Sujeto	SUMHI12 ³¹⁴	SUMHI34 ³¹⁵	HI1 ³¹⁶	HI2 ³¹⁷	HI3 ³¹⁸	HI4 ³¹⁹
Bongo	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Charly	1,000	0,866	1,000	1,000	0,945	0,828
Julio	0,826	0,731	0,889	0,756	0,806	0,619
Juanito	0,442	0,978	0,392	0,500	1,000	0,952
Marco	0,885	0,845	0,571	1,000	0,905	0,579
Nico	1,000	0,874	1,000	1,000	0,860	1,000
Pancho	0,836	0,757	0,882	0,795	1,000	0,684
Romie	-1,000	-0,935	-1,000	-1,000	-0,667	-1,000
Sara	-0,667	-1,000	-0,333	0,000	-1,000	-1,000
Tico	-0,143	-0,348	-0,333	0,091	0,280	-0,594
Toni	1,000	0,723	1,000	1,000	0,634	1,000
Toto	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Víctor	0,469	0,370	0,366	1,000	0,579	0,296
Waty	-1,000	-1,000	-1,000	-1,000	-1,000	-1,000
	0,403	0,347	0,388	0,510	0,453	0,312

³¹⁴ Índice de lateralidad sumatorio de la primera mitad del estudio (test 1 + test 2).

³¹⁵ Índice de lateralidad sumatorio de la segunda mitad del estudio (test 3 + test 4).

³¹⁶ Índice de lateralidad del test 1.

³¹⁷ Índice de lateralidad del test 2.

³¹⁸ Índice de lateralidad del test 3.

³¹⁹ Índice de lateralidad del test 4.

Figura 130: Valores individuales del índice de lateralidad obtenidos en *tube task-test*

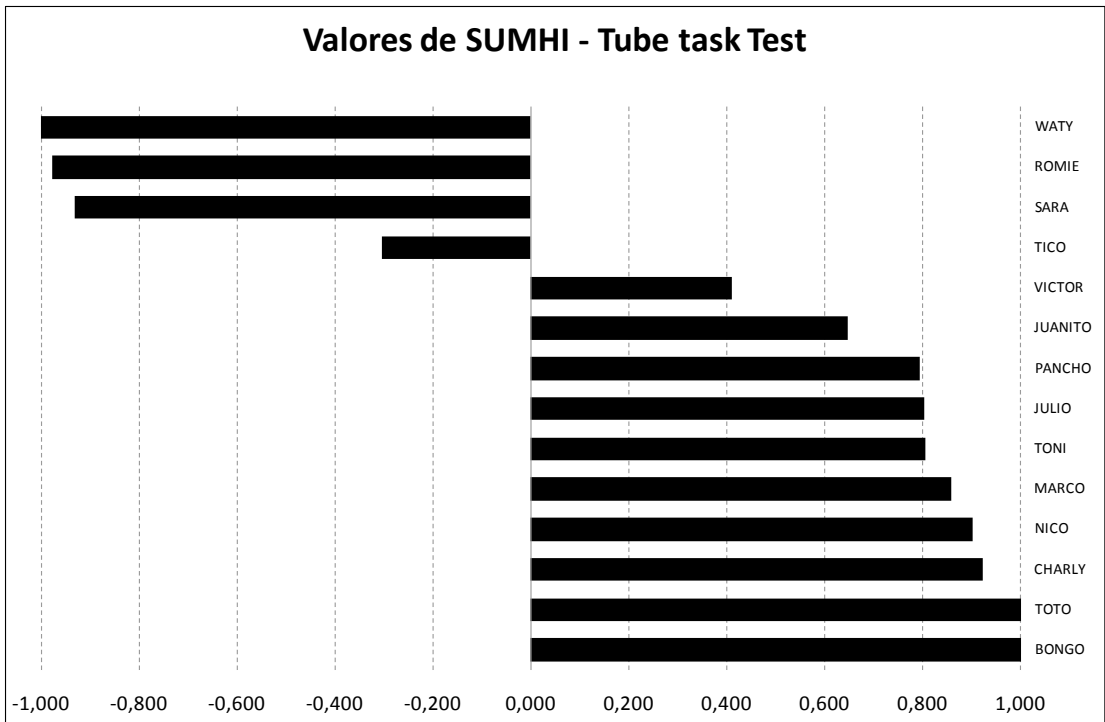


Figura 131: Porcentaje de uso de la mano derecha en *tube task*.

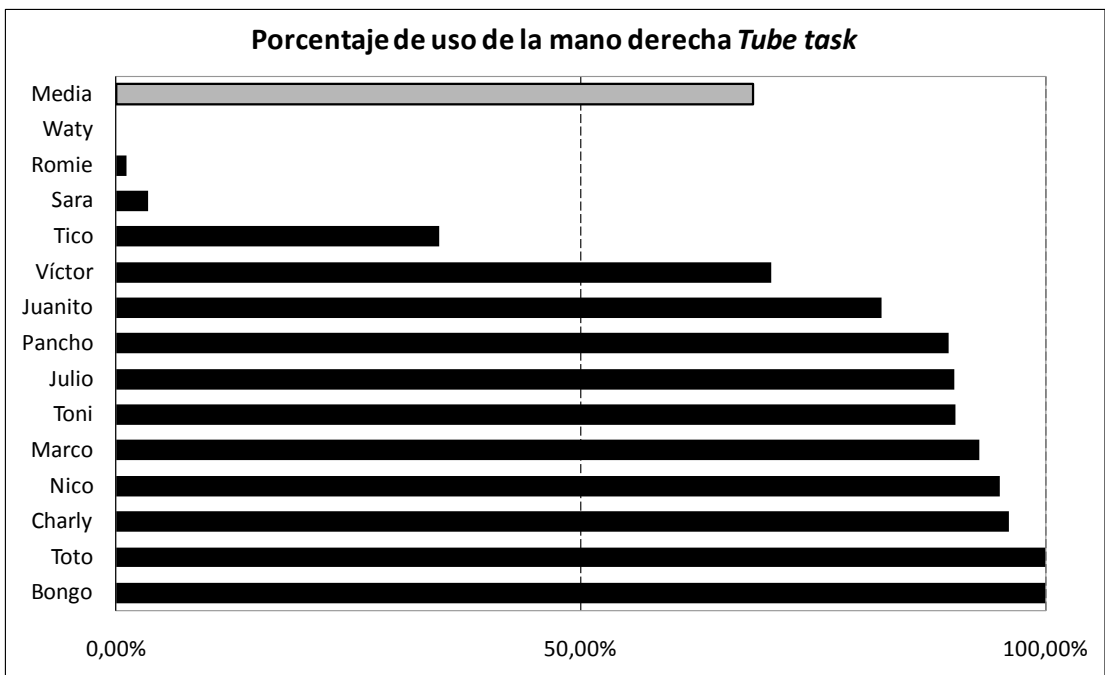


Tabla 167: Medias de los valores del índice de lateralidad sumatorio para las diferentes variables analizadas en *tube task*.

Variable	Código	Media	Error típico	Estadístico de contraste	Valor del estadístico	Significación de p
Media HI global	SUMHI	0,352	0,211	-	-	-
Sexo	Machos	0,713	0,114	U Mann de Whitney	0	0,010
	Hembras	-0,970	0,020			
Lugar de nacimiento	Libertad	0,408	0,360	U Mann de Whitney	22,50	1,000
	Cautividad	0,321	0,276			
Grupo	A	0,845	0,029	Kruskal-Wallis	1,545	0,462
	B	0,092	0,378			
	C	0,303	0,324			
Clase de edad	Juveniles	0,850	0,105	Kruskal-Wallis	4,74	0,093
	Adolescentes	-0,966	0,035			
	Maduros	0,479	0,226			

Tabla 168: Medias de los valores absolutos del HI para las diferentes variables analizadas.

Variable	Código	Media	Error típico	Estadístico de contraste	Valor del estadístico	Significación de p
Media HI absoluto	SUMABSHI	0,811	0,058	-	-	-
Preferencia manual	Diestros	0,822	0,056	U Mann de Whitney	18,00	0,776
	Zurdos	0,785	0,161			
Sexo	Machos	0,768	0,070	U Mann de Whitney	5,00	0,072
	Hembras	0,969	0,020			
Lugar de nacimiento	Libertad	0,800	0,106	U Mann de Whitney	22,00	0,947
	Cautividad	0,818	0,074			
Grupo	A	0,845	0,029	Kruskal-Wallis	7,090	0,029
	B	0,923	0,048			
	C	0,506	0,152			
Clase de edad	Juveniles	0,850	0,105	Kruskal-Wallis	2,466	0,291
	Adolescentes	0,966	0,035			
	Maduros	0,764	0,081			

6.2.2. Preferencias manuales a nivel poblacional

Basándonos en el test de bondad de ajuste de la chi cuadrado, la diferencia entre el número de sujetos diestros y de sujetos zurdos no ha sido significativa (χ^2 (1, n=14)=2,57, P=0,109), lo cual indica que no existe una lateralización a nivel poblacional en esta muestra de chimpancés utilizando este contraste estadístico. El test t de una muestra (*one sample t-test*) también ha revelado que no existen diferencias a nivel poblacional en las preferencias manuales para el índice de lateralidad sumatorio (t (13) = 1,670; P=0,119). Sin embargo, en los tests 2 y 3 se ha detectado una preferencia poblacional diestra, y en otros tres índices (MHI, SUMHI12 y Test 1) las asimetrías grupales diestras se encuentran al borde de la significación estadística (Tabla 169).

Tabla 169: Valores del Test t de una muestra para *Tube task*.

Variable	N sujetos	Valor HI	Desv. Típica	Valor de t	GL ³²⁰	Sig P ³²¹	Pob ³²²
SUMHI ³²³	14	0,352	0,789	1,670	13	0,119	No
MHI ³²⁴	14	0,416	0,740	2,101	13	0,056	Borderl
SUMHI12 ³²⁵	14	0,403	0,773	1,953	13	0,073	Borderl
SUMHI34 ³²⁶	14	0,347	0,797	1,630	13	0,127	No
Test 1	14	0,388	0,749	1,939	13	0,075	Borderl
Test 2	14	0,510	0,724	2,636	13	0,021	Si
Test 3	14	0,453	0,759	2,233	13	0,044	Si
Test 4	14	0,312	0,825	1,413	13	0,181	No

³²⁰ Grados de libertad.

³²¹ Significación de P.

³²² Lateralidad a nivel poblacional: sí, no o borderline.

³²³ Índice de lateralidad sumatorio.

³²⁴ Índice de lateralidad medio.

³²⁵ Índice de lateralidad sumatorio para la primera mitad del experimento (test 1 + test 2).

³²⁶ Índice de lateralidad sumatorio para la segunda mitad del experimento (test 3+ test 4).

6.2.3. Uso de los dedos en la extracción del alimento del tubo

A nivel general, el 80,64% de las acciones de extracción de alimento se ha realizado con los dedos y en el 19,36% restante se ha utilizado un instrumento para llevarla a cabo. De las acciones efectuadas únicamente con los dedos, la mayoría de ellas se han realizado con el dedo 2 (63,83%), seguidas del dedo 1 (7,96%), del dedo 5 (6,57%) y del dedo 3 (2,28%). Ninguna acción de extracción ha sido llevada a cabo por el dedo 4. Adicionalmente, en la figura 135 puede observarse el número de individuos que presenta cada una de las diferentes técnicas de extracción. De esta manera, mientras que la mayoría (12 sujetos) utiliza el dedo 2, el dedo 4 no es utilizado por ningún sujeto, el dedo 3 tan sólo es utilizado por 2 sujetos, el dedo 5 tan sólo por 3, y la más de la mitad de la muestra ha optado por utilizar instrumentos en alguna ocasión (8 individuos).

Por tanto, hemos detectado diferencias significativas en el número de individuos que utilizan cada una de las técnicas de extracción posibles ($\chi^2=20,742$; $P=0,000$). Adicionalmente, cada individuo se centra en unas pocas técnicas de extracción de las 6 posibles, mostrando de esta manera poca variabilidad. De media, cada sujeto utiliza 2,55 técnicas ($SD=0,96$) y, en valores absolutos, hay dos individuos que utilizan una sola técnica (Bongo: dedo 2; Nico: instrumental), y dos individuos que utilizan 4 técnicas (Pancho: dedo 1-2-5 e instrumental; Waty: dedo 2-3-5 e instrumental).

Por último, conviene comentar que se ha detectado una relación entre el tipo de extracción utilizada (dedos o instrumentos) y la preferencia manual ($\chi^2=350,435$; $P=0,000$). Analizando la diferencia entre las frecuencias reales y esperadas y obteniendo los correspondientes residuos corregidos tipificados, también denominados residuos ajustados (equivalentes a puntuaciones Z , con $\alpha = 0,05$)³²⁷, observamos que los individuos que han realizado las extracciones con el dedo pulgar ($RA=3,9$) y con el índice ($RA=8,8$) lo han hecho preferentemente con la mano derecha. Las extracciones con el dedo medio ($RA=8,2$) y meñique ($RA=16,1$) se han llevado a cabo preferentemente con la mano izquierda, mientras que en las extracciones instrumentales no han estado influenciadas hacia ninguna dirección ($RA=\pm 0,2$).

³²⁷ Según este criterio, cuando obtenemos residuos corregidos/residuos ajustados (RA) con valores superiores o inferiores a 1,96 existe una relación significativa entre ambas variables.

Finalmente, no se han detectado diferencias significativas entre las técnicas de extracción digital o instrumental (Tabla 170) en lo que respecta a la dirección (HI Digital= 0,333, HI Instrumental= 0,468; $Z = -0,730$; $p = 0,645$) o a la intensidad (ABSHI Digital= 0,827, HI Instrumental= 0,798; $Z = -0,730$; $p = 0,465$).

Figura 132: Diagrama de codificación de los diferentes dedos que extraen el alimento del tubo.



Figura 133: Ejemplo de morfología de la mano durante el uso de bastones para extracción del alimento.

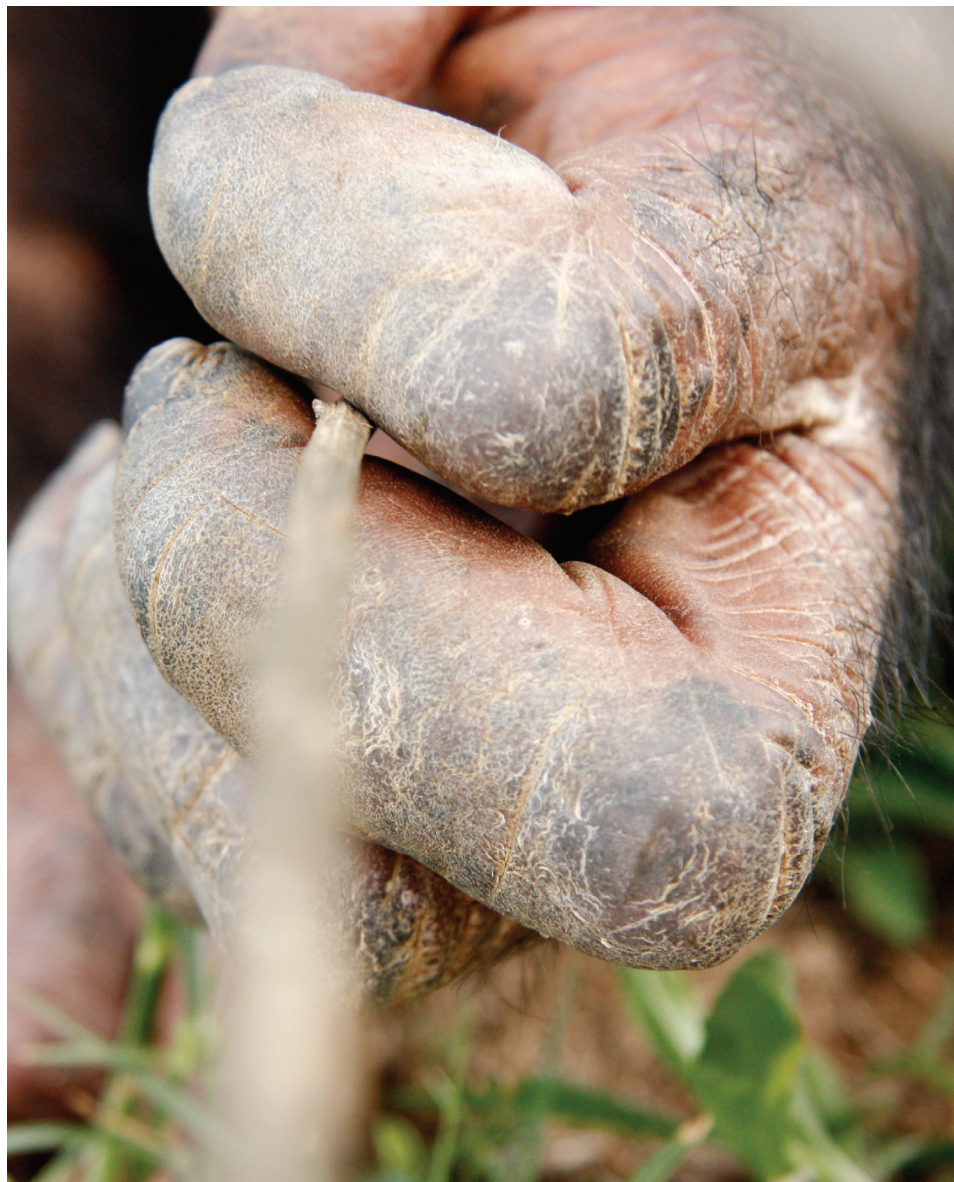


Figura 134: Relación entre uso del dedo y preferencia manual para *tube task*.

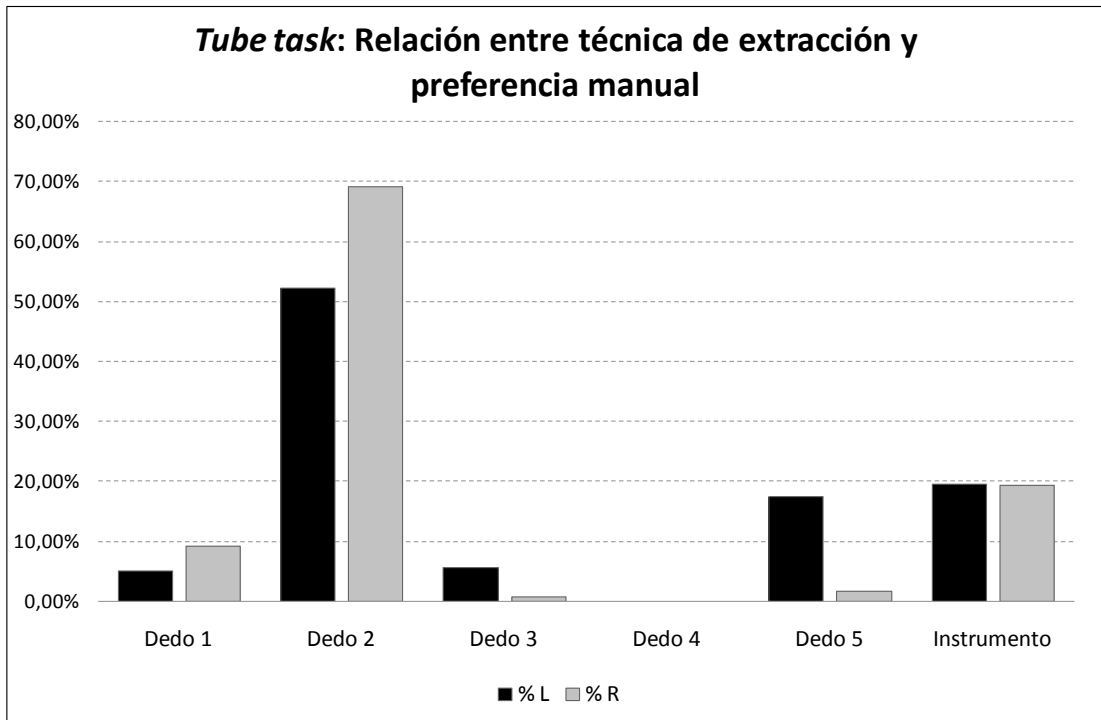


Figura 135: Relación entre la técnica de extracción y el número de individuos que la presentan.

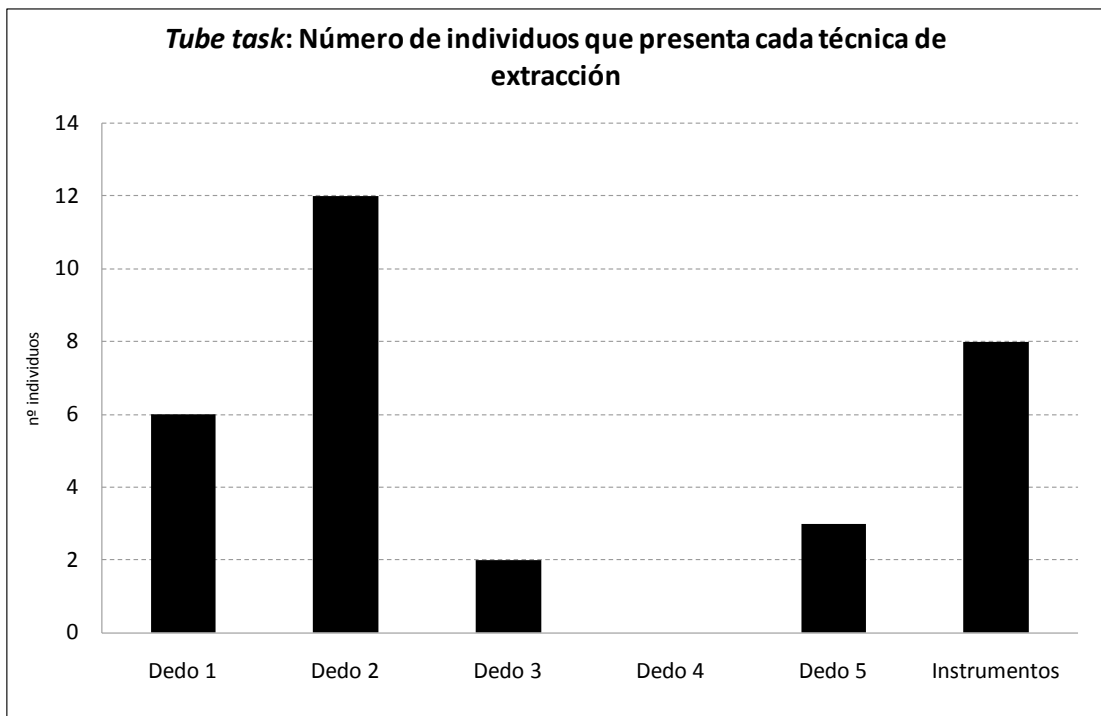


Figura 136: Número de técnicas de extracción que lleva a cabo cada individuo.

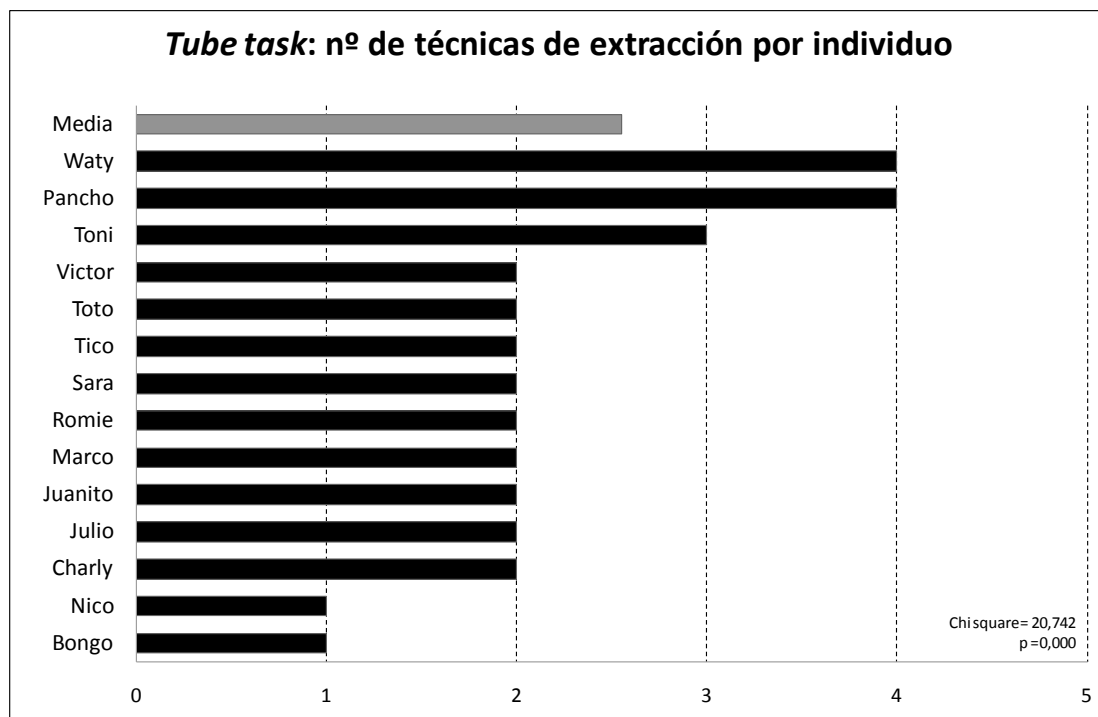


Tabla 170: Índices de lateralidad según técnica de extracción digital o instrumental.

Subjecto	HI Dedos	HI Instrumentos	ABSHI Dedos	ABSHI Instrumentos
Bongo	1,000		1,000	
Charly	0,908	0,975	0,908	0,975
Julio	0,804		0,804	
Juanito	0,665		0,665	
Marco	0,792	1,000	0,792	1,000
Nico		0,934		0,934
Pancho	0,969	0,524	0,969	0,524
Romie	-0,977		0,977	
Sara	-0,931		0,931	
Tico	-0,304		0,304	
Toni	1,000	-0,156	1,000	0,156
Toto	1,000	1,000	1,000	1,000
Victor	0,400		0,400	
Waty	-1,000	-1,000	1,000	1,000
Promedio	0,333	0,468	0,827	0,798

6.2.4. Consistencia en el uso de las manos

La consistencia y la estabilidad entre las diferentes sesiones de test han sido evaluadas a partir del cálculo de una correlación de *Spearman*. En primer lugar, se hallaron los coeficientes de correlación existentes entre las cuatro sesiones de test. En la tabla 171 puede observarse que los valores del HI de los 4 test están altamente correlacionados de forma positiva, indicando de esta manera que las preferencias fueron estables a lo largo de las sesiones y consistentes a lo largo de los test a nivel individual. En segundo lugar, a partir del total de frecuencias de uso de la mano derecha e izquierda de los tests 1-2 (primera mitad del experimento) y 3-4 (segunda mitad del experimento), se han calculado los HI individuales de cada individuo para el test 1 y 2 (SUM-HI12), y para el test 3 y 4 (SUM-HI34). Se encontró una correlación positiva entre SUM-HI12 y SUM-HI34: $R_s=0,775$; $P=0,001$. Así, se observa que las preferencias manuales evaluadas a través de *tube task* se han mostrado consistentes y estables a lo largo del tiempo, entre la primera y la segunda mitad del estudio. En la comparación de las medias de los valores absolutos del HI del test 1 y 2 (ABSHI-12) y del test 3 y 4 (ABSHI-34) no se ha detectado una correlación significativa: $R_s=0,432$; $P=0,123$.

Figura 137: Comparación de las medias de HI del test 1 y 2 (MHI12) y del test 3 y 4 (MHI34).

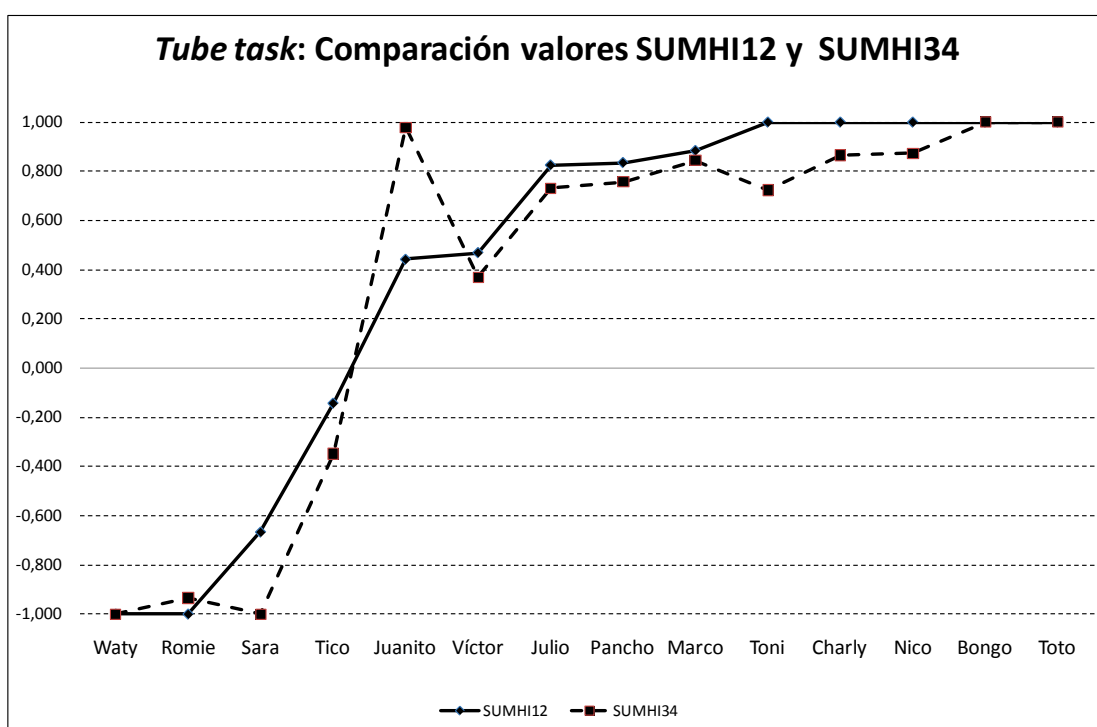


Figura 138: Comparación de los valores de ABSHI del test 1 y 2 (ABSHI-12) y del test 3 y 4 (ABSHI-34).

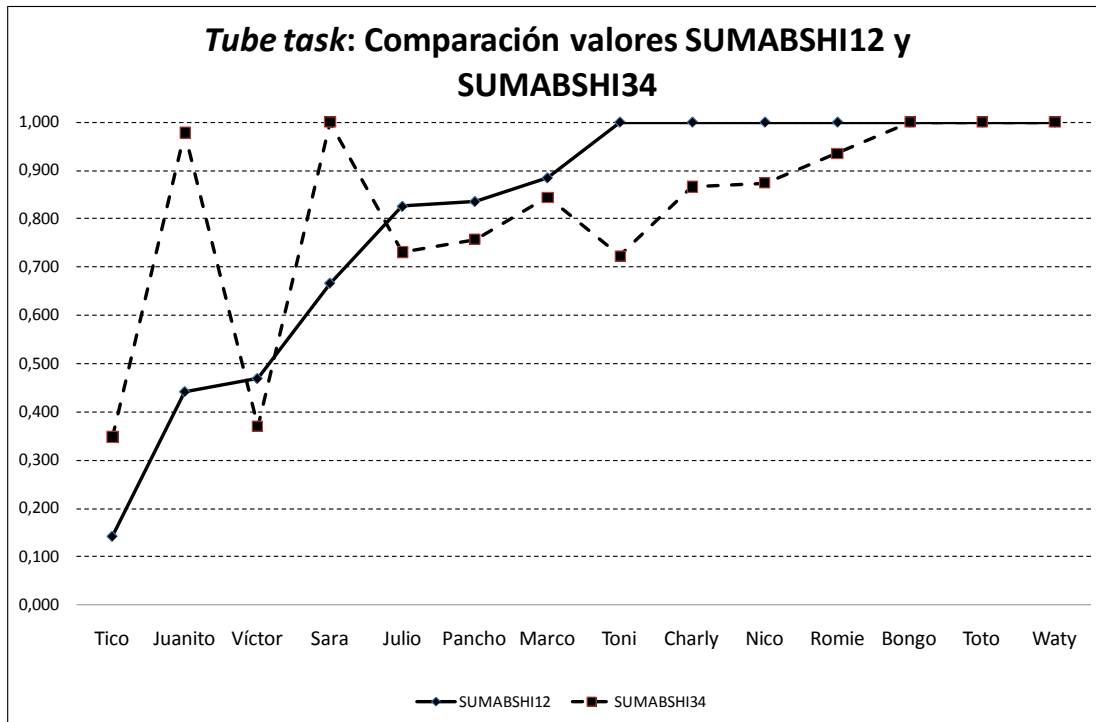


Tabla 171: Correlaciones existentes entre los 4 tests de *tube task*, a través de la *Rho* de Spearman.

Test	Test 1	Test 2	Test 3	Test 4
1	-	-	-	-
2	0,836**	-	-	-
3	0,696**	0,594*	-	-
4	0,922**	0,757**	0,773**	-

Nota: **La correlación es significativa a nivel $p < 0,01$; *La correlación es significativa a nivel $p < 0,05$.

6.2.5. Comparación de los resultados fase test y re-test

Con el objetivo de analizar la consistencia de la lateralidad manual para este tipo de tarea, se llevó a cabo una reevaluación (re-test) de la *tube task* con 12 de los individuos³²⁸. En total se obtuvieron 3.045 acciones manuales tras la aplicación de los 4 tests a los 12 individuos de la muestra. A nivel global, 1.580 acciones han sido realizadas con la mano derecha y 1.465 con la mano izquierda. Por tanto, el 51,89% de las respuestas han sido realizadas con la mano derecha para esta actividad durante el re-test. En base a los resultados de la prueba Binomial, los 12 individuos han mostrado preferencias individuales de manera significativa: 7 han sido clasificados como diestros (58,33%), 5 como zurdos (41,67%) y ninguno como ambipreferente.

El valor medio del índice de lateralidad sumatorio para el re-test ha sido de 0,085. En la comparación del valor medio del SUMHI para el re-test con el valor medio del SUMHI de la fase test en los 12 individuos que han podido ser reevaluados (SUMHI=0,270) se han detectado diferencias significativas ($Z=-1,955$; $P=0,051$ ³²⁹). Los valores del SUMHI de las fases test y re-test han presentado una correlación significativa ($R_s=0,958$; $P=0,000$).

El valor medio del índice de lateralidad sumatorio absoluto para el re-test ha sido de 0,819. En la comparación del valor medio del SUMABSHI para el re-test con el valor medio del SUMABSHI de la fase test en los 12 individuos que han podido ser reevaluados (SUMABSHI=0,805), no se han detectado diferencias significativas ($Z= -0,652$; $P=0,515$). Los valores del SUMABSHI de las fases test y re-test han presentado una correlación significativa ($R_s=0,865$; $P=0,000$).

En relación al análisis de la variabilidad intraindividual en las puntuaciones del SUMHI entre ambas fases, el valor promedio de la diferencia del índice de lateralidad entre el test y el re-test se ha situado en 0,196 puntos ($SD=0,441$), encontrándose un alto contraste entre unos individuos y otros (Figura 139). De esta manera, hemos encontrado individuos que presentan un índice de lateralidad constante al reevaluarlos un año después (Bongo, Toto y

³²⁸ A dos de los individuos no se les pudo reevaluar una año después. En el caso de Nico por asuntos médicos, y en el caso de Pancho por fallecimiento.

³²⁹ Consideramos que el valor de P al pondearse redondear a 0,05 es significativo estadísticamente.

Waty), mientras en en algún caso la fluctuación entre unos valores y otros ha sido enorme (Juanito).

En el análisis de la variabilidad intraindividual en las puntuaciones del SUMABSHI entre ambas fases, el valor promedio de la diferencia en el índice de lateralidad absoluto se ha situado en 0,088 (SD=0,127), encontrándose un menor contraste entre unos individuos y otros. Las diferencias observadas en la media de variabilidad intraindividual entre la dirección y la intensidad son similares ($Z = -1,000$; $p = 0,317$); es decir, a pesar de que existe una mayor fluctuación en la direccionalidad (SUMHI) de los individuos, ésta no es mayor desde un punto de vista estadístico a la observada en la intensidad (SUMABSHI) de las preferencias manuales.

Tabla 172: Valores individuales del índice de lateralidad, P Binomial y % de uso de la mano derecha obtenidos en *tube task* re-test.

Sujeto	L	R	Total	p Binomial	%R	SUMHI	SUMABSHI	Preferencia
Bongo	0	112	112	0,0000	100,00%	1,000	1,000	R
Charly	25	398	423	0,0000	94,09%	0,882	0,882	R
Julio	26	205	231	0,0000	88,74%	0,775	0,775	R
Juanito	225	12	237	0,0000	5,06%	-0,899	0,899	L
Marco	57	208	265	0,0000	78,49%	0,570	0,570	R
Romie	122	3	125	0,0000	2,40%	-0,952	0,952	L
Sara	159	8	167	0,0000	4,79%	-0,904	0,904	L
Tico	418	89	507	0,0000	17,55%	-0,649	0,649	L
Toni	31	321	352	0,0000	91,19%	0,824	0,824	R
Toto	0	98	98	0,0000	100,00%	1,000	1,000	R
Víctor	57	126	183	0,0000	68,85%	0,377	0,377	R
Waty	345	0	345	0,0000	0,00%	-1,000	1,000	L
Total	1.465	1.580	3.045		51,89%	0,085	0,819	

Tabla 173: Comparación general de los resultados obtenidos en la fase test y re-test en *tube task*.

	Test	Re-Test
% Sujetos lateralizados	100%	100%
% Diestros	66,67%	58,33%
% Zurdos	33,33%	41,67%
% Ambipreferentes	0%	0%
SUMHI	0,270	0,085
SUMABSHI	0,805	0,819

Figura 139: Diferencias absolutas de los valores del SUMHI entre la fase test y re-test en *tube task*.

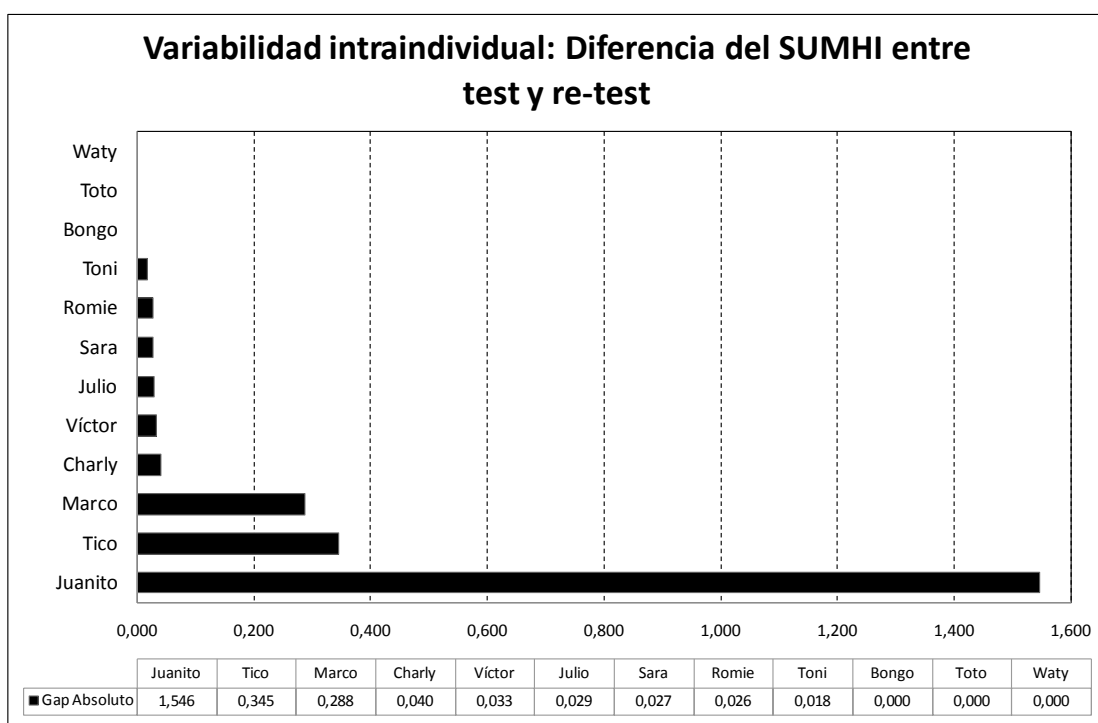
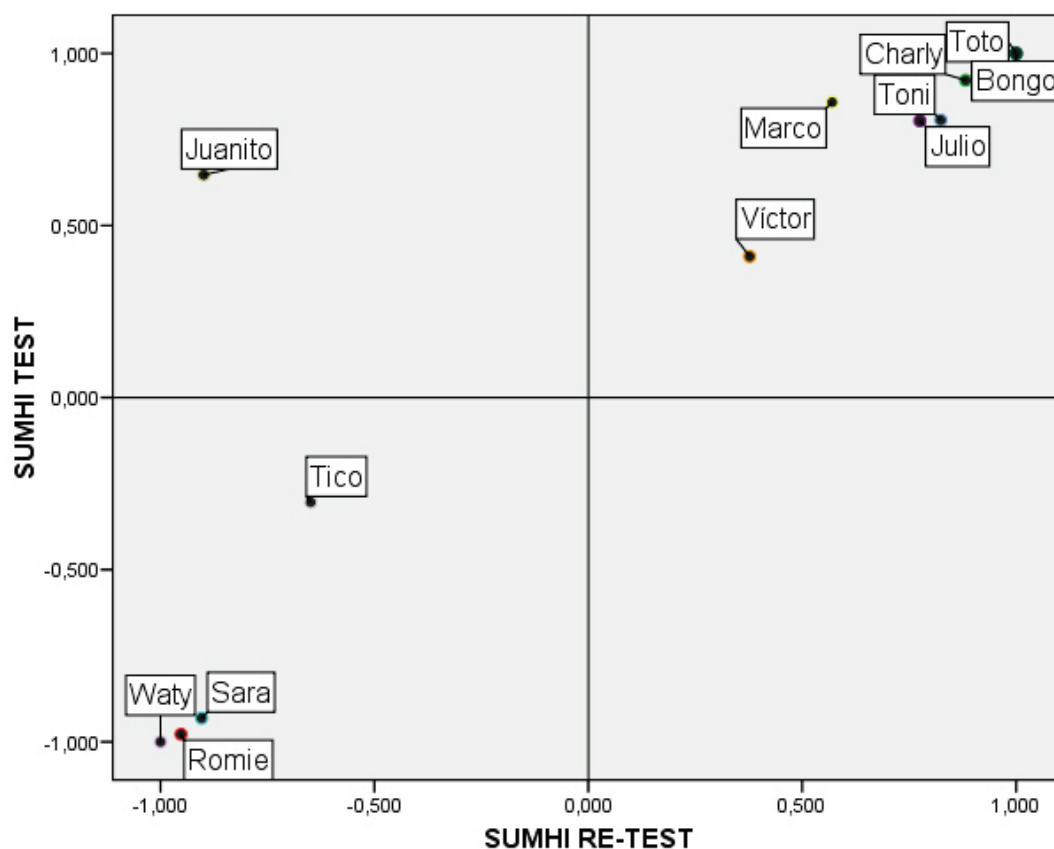


Figura 140: Variabilidad intraindividual en *tube task*: Dispersión entre los valores de SUMHI en fases test y re-test.



En el análisis de las preferencias individuales a nivel poblacional durante la fase re-test, no se han podido detectar diferencias significativas para el índice de lateralidad sumatorio ($t(11)= 0,338$; $P=0,741$). En el reanálisis del SUMHI para la fase test con los 12 individuos que han podido ser reevaluados en el re-test tampoco se han detectado asimetrías poblacionales significativas ($t(11)= 1,130$; $P=0,283$). De igual modo, no se ha podido detectar ninguna significación en el análisis de las preferencias poblacionales para cada uno de los 4 test del re-test, ni para los índices de lateralidad de la primera (SUMHI12) y segunda mitad (SUMHI34) del estudio (Tabla 174).

Tabla 174: Resultados del test t de una muestra para el re-test de *tube task*.

Variable	N sujetos	Valor HI	Desv. Típica	Valor de t	GL ³³⁰	Sig P ³³¹	Pob ³³²
SUMHI12	12	0,075	0,863	0,300	11	0,769	No
SUMHI34	12	0,108	0,893	0,420	11	0,683	No
Test 1	12	0,030	0,869	0,121	11	0,906	No
Test 2	12	0,132	0,853	0,537	11	0,602	No
Test 3	12	0,094	0,844	0,386	11	0,707	No
Test 4	12	0,172	0,978	0,610	11	0,554	No

En relación a la técnica de extracción utilizada durante el re-test, el 82,33% de las acciones se han realizado con los dedos y el 17,67% restante con instrumentos. De las acciones realizadas con los dedos la mayoría de ellas se han realizado con el dedo 2 (60,69%), seguidas del dedo 5 (15,11%), dedo 1 (5,52%) y dedo 3 (1,02%). En la comparación de las 5 técnicas específicas de extracción utilizadas entre el test y el re-test se han detectado diferencias significativas ($\chi^2=142,898$; $P=0,000$): mientras que en la fase test se tienden a utilizar más que en el re-test el dedo 1 (RA=2,4), dedo 2 (RA=7,5) y dedo 3 (RA=4,6), en el re-test la tendencia es a utilizar más que en el test el dedo 5 (RA=9,2) y los instrumentos (AR=5,2).

En cuanto al número de técnicas de extracción utilizadas, cada individuo se ha continuado centrando en pocas técnicas de las 6 posibles: de media cada sujeto ha utilizado 2,55 técnicas (SD=0,97). No se han detectado diferencias entre la media de técnicas utilizadas entre la fase test y re-test ($Z= -0,333$; $p=0,739$).

Durante esta fase, también se ha identificado una asociación entre la técnica de extracción utilizada (dedos o instrumentos) y la preferencia manual ($\chi^2=529,175$; $P=0,000$). A través del análisis de los residuos ajustados observamos un patrón de activación entre mano derecha y dedo 1 (RA=4,9), dedo 2 (RA=3,9) e instrumentos (RA=12,4), y otro patrón de activación entre mano izquierda y dedo 3 (RA=5,5) y dedo 5 (RA=20,1).

³³⁰ Grados de libertad.

³³¹ Significación de P.

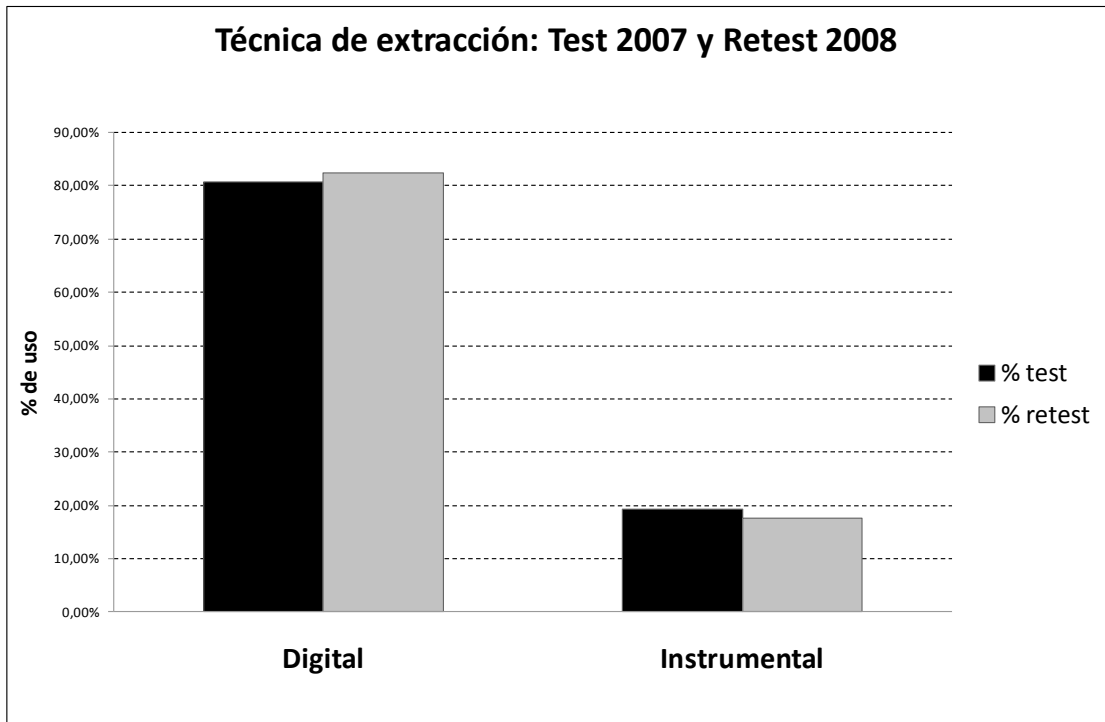
³³² Lateralidad a nivel poblacional: sí, no o borderline.

Finalmente, no se han detectado diferencias significativas entre las técnicas de extracción digital o instrumental (Tabla 175) en lo que respecta a la dirección ($Z = -0,943$; $P = 0,345$) o a la intensidad ($Z = -0,314$; $P = 0,753$). En la comparación de los índices de lateralidad digital entre la fase test y re-test, se han detectado diferencias en la dirección ($Z = -2,240$; $P = 0,025$), pero no en la intensidad ($Z = -0,560$; $P = 0,575$). En la comparación de los índices de lateralidad instrumental entre la fase test y re-test, no se han detectado diferencias ni en la dirección ($Z = -1,342$; $P = 0,180$), ni en la intensidad ($Z = -0,447$; $P = 0,655$).

Tabla 175: Índices de lateralidad según técnica de extracción digital o instrumental: datos para las fases test y re-test en *tube task*.

<i>Subject</i>	FASE TEST				FASE RETEST			
	<i>HI Finger use</i>	<i>HI Tool use</i>	<i>ABS_{HI} Finger use</i>	<i>ABS_{HI} Tool use</i>	<i>HI Finger use</i>	<i>HI Tool use</i>	<i>ABS_{HI} Finger use</i>	<i>ABS_{HI} Tool use</i>
Bongo	1,000		1,000		1,000	1,000	1,000	1,000
Charly	0,908	0,975	0,908	0,975	0,821	0,922	0,821	0,922
Julio	0,804		0,804		0,775		0,775	
Juanito	0,665		0,665		-0,936	-0,412	0,936	0,412
Marco	0,792	1,000	0,792	1,000	0,394	1,000	0,394	1,000
Romie	-0,977		0,977		-0,952		0,952	
Sara	-0,931		0,931		-0,937	-0,250	0,937	0,250
Tico	-0,304		0,304		-0,649		0,649	
Toni	1,000	-0,156	1,000	0,156	1,000	-0,771	1,000	0,771
Toto	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Víctor	0,400		0,400		0,364	0,714	0,364	0,714
Waty	-1,000	-1,000	1,000	1,000	-1,000	-1,000	1,000	1,000
Medio	0,280	0,364	0,815	0,826	0,073	0,245	0,819	0,785

Figura 141: Comparación de las técnicas de extracción entre test y re-test en *tube task*.



6.3. EXPERIMENTO 2: *SIMPLE REACHING*

6.3.1. Preferencias individuales en el uso de las manos

Se han obtenido un total de 1.675 acciones manuales de la aplicación de la prueba a los 14 sujetos de la muestra. A nivel global, 1.033 acciones han sido realizadas con la mano derecha y 642 con la mano izquierda. El número de respuestas de los sujetos varía de 100 a 156 acciones unimanuales ($M=119,64$; $SD=19,26$). En base a las puntuaciones obtenidas en la prueba Binomial, 12 individuos han mostrado preferencias manuales de manera significativa: 9 sujetos han sido clasificados como diestros, 3 como zurdos y 2 como ambipreferentes. Así, el 64,29% de los individuos son diestros, el 21,43% zurdos, y el 14,29% restante, ambipreferentes.

Los valores del HI obtenidos en la muestra van de -0,653 a 0,890. Diez de ellos muestran valores de HI positivos y 4 muestran valores de HI negativos. La media del HI (MHI) para el total de la muestra ha sido de 0,221 ($SE=0,133$). En relación a los valores absolutos del índice de lateralidad, 6 de los individuos tienen índices superiores a 0,50 (2 sujetos con valores superiores a 0,80, 3 con valores superiores a 0,60 y 1 con un valor de 0,50), 3 tienen valores superiores a 0,40, 2 valores superiores a 0,20 y 3 tienen índices inferiores a 0,20. La media del ABSHI para todos los individuos ha sido: 0,463; $SE=0,071$. Con el objetivo de testar la posible influencia del número de respuestas de los individuos sobre la preferencia manual (dirección e intensidad), hemos procedido a realizar una correlación de *Spearman* entre el total de acciones llevadas a cabo por un sujeto en *simple reaching* y sus respectivos índices de lateralidad (HI y ABSHI). Tanto para la dirección ($R_s=0,298$; $p=0,301$), como para la intensidad ($R_s=0,302$; $p=0,294$) no se han detectado correlaciones significativas.

En las tablas 177 y 178 puede observarse un resumen de las medias de los índices de lateralidad para los diferentes grupos y variables analizados, y los estadísticos de contraste aplicados para evaluar las posibles diferencias. Tal como se observa, no se han detectado diferencias para las diversas variables analizadas, ni para el índice de lateralidad, ni para el índice de lateralidad absoluto.

Tabla 176: Valores individuales del índice de lateralidad, P Binomial y % de uso de la mano derecha obtenidos en *simple reaching*.

Sujeto	L ³³³	R ³³⁴	Total	%R ³³⁵	HI ³³⁶	ABSHI ³³⁷	P Binomial	Pref ³³⁸
Bongo	27	129	156	82,69%	0,654	0,654	0,0000	R
Charly	77	27	104	25,96%	-0,481	0,481	0,0000	L
Julio	40	110	150	73,33%	0,467	0,467	0,0000	R
Juanito	54	57	111	51,35%	0,027	0,027	0,8496	A
Marco	38	82	120	68,33%	0,367	0,367	0,0001	R
Nico	7	120	127	94,49%	0,890	0,890	0,0000	R
Pancho	22	95	117	81,20%	0,624	0,624	0,0000	R
Romie	124	26	150	17,33%	-0,653	0,653	0,0000	L
Sara	47	70	117	59,83%	0,197	0,175	0,0415	R
Tico	8	102	110	92,73%	0,855	0,855	0,0000	R
Toni	74	26	100	26,00%	-0,480	0,480	0,0000	L
Toto	25	75	100	75,00%	0,500	0,500	0,0000	R
Víctor	44	68	112	60,71%	0,214	0,214	0,0293	R
Waty	55	46	101	45,54%	-0,089	0,089	0,4262	A
Total	642	1.033	1.675	61,04%	0,221	0,463		

³³³ Total de acciones realizadas con la mano izquierda.

³³⁴ Total de acciones realizadas con la mano derecha.

³³⁵ Porcentaje de uso de la mano derecha.

³³⁶ Índice de lateralidad. Se utiliza la fórmula $R-L/R+L$. Refleja la dirección de la preferencia manual.

³³⁷ Índice de lateralidad absoluto. Se calcula a partir de los valores absolutos del HI. Refleja la intensidad de la preferencia manual.

³³⁸ Preferencia manual: R= diestro; L= zurdo; A= ambipreferente.

Figura 142: Distribución de valores individuales del índice de lateralidad obtenidos en *simple reaching*.

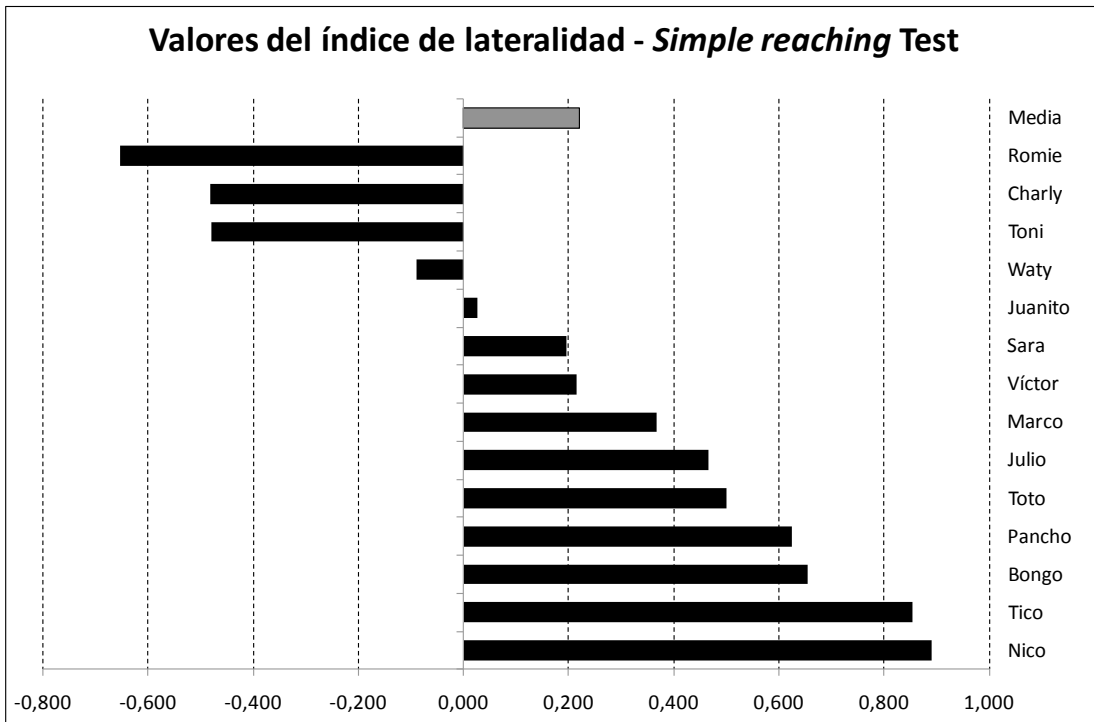


Figura 143: Porcentaje de uso de la mano derecha en *simple reaching*.

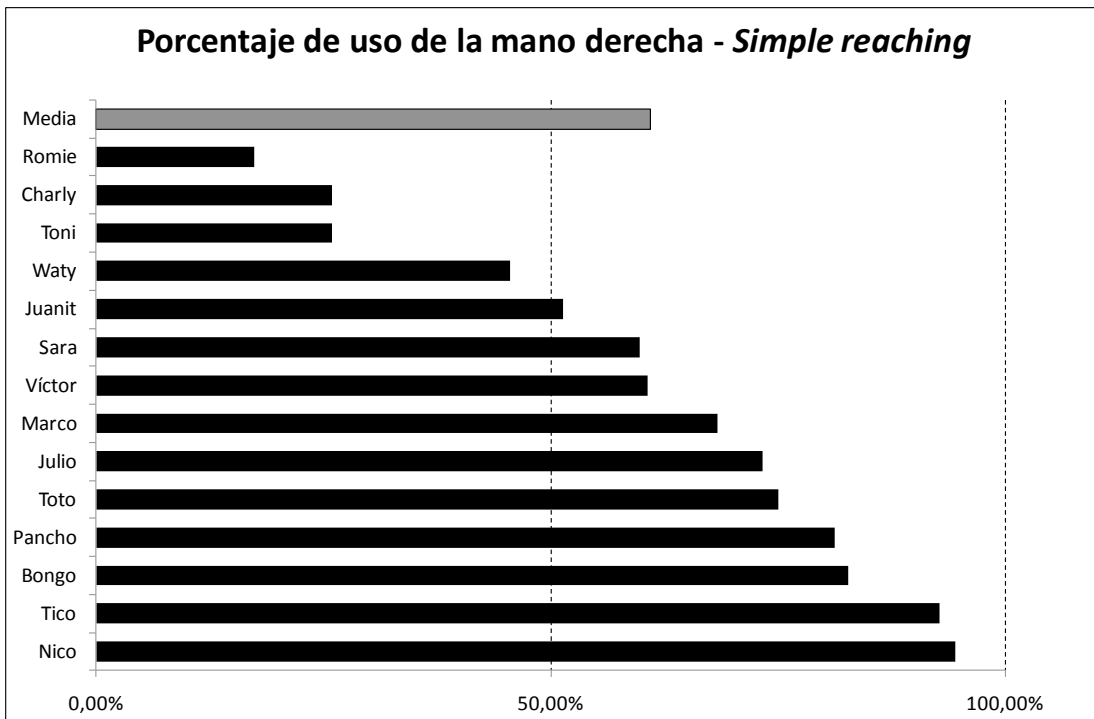


Tabla 177: Medias de los valores del índice de lateralidad para las diferentes variables analizadas en *simple reaching*.

Variable	Código	Media	Error típico	Estadístico de contraste	Valor del estadístico	Significación de p
Media HI global	SUMHI	0,221	0,133	-	-	-
Sexo	Machos	0,331	0,143	U Mann de Whitney	5,00	0,073
	Hembras	-0,182	0,250			
Lugar de nacimiento	Libertad	0,010	0,242	U Mann de Whitney	15,00	0,317
	Cautividad	0,338	0,158			
Grupo	A	0,008	0,287	Kruskal-Wallis	1,321	0,517
	B	0,218	0,196			
	C	0,512	0,186			
Clase de edad	Juveniles	0,524	0,258	Kruskal-Wallis	2,168	0,338
	Adolescentes	0,054	0,143			
	Maduros	0,157	0,184			

Tabla 178: Medias de los valores absolutos del HI para las diferentes variables analizadas en *simple reaching*.

Variable	Código	Media	Error típico	Estadístico de contraste	Valor del estadístico	Significación de p
Media HI absoluto	SUMABSHI			-	-	-
Preferencia manual	Diestros	0,488	0,078	Kruskal-Wallis	0,733	0,693
	Zurdos	0,349	0,181			
	Ambipreferentes	0,515	0,340			
Sexo	Machos	0,505	0,076	U Mann de Whitney	10,00	0,312
	Hembras	0,306	0,175			
Lugar de nacimiento	Libertad	0,463	0,071	U Mann de Whitney	22,00	0,947
	Cautividad	0,462	0,107			
Grupo	A	0,488	0,053	Kruskal-Wallis	0,007	0,997
	B	0,427	0,125			
	C	0,512	0,186			
Clase de edad	Juveniles	0,524	0,258	Kruskal-Wallis	3,435	0,180
	Adolescentes	0,132	0,043			
	Maduros	0,517	0,061			

6.3.2. Preferencias manuales a nivel poblacional

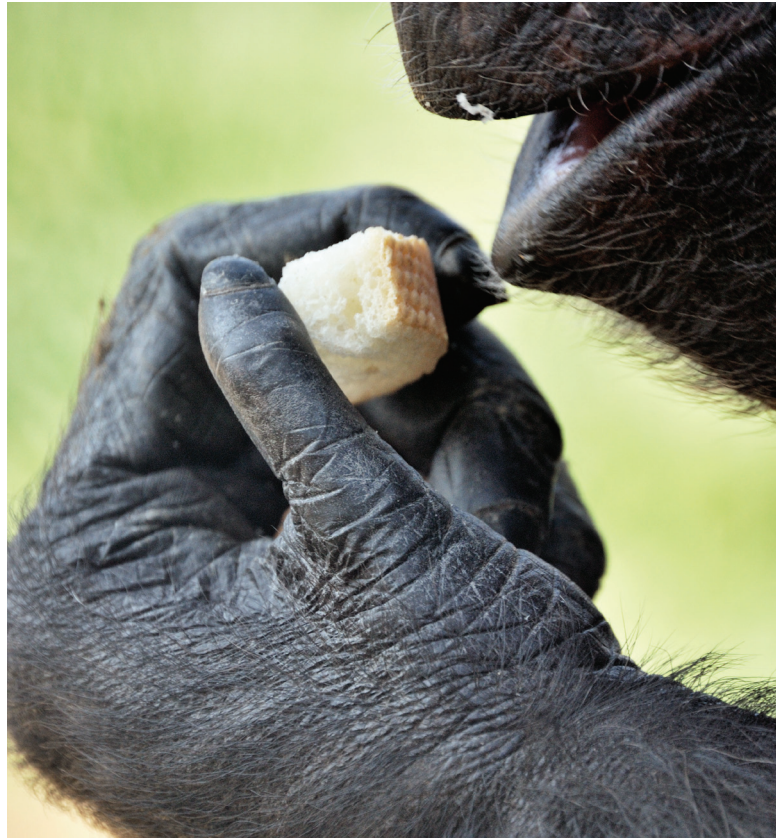
Basándonos en el test de bondad de ajuste de la chi cuadrado, la diferencia entre el número de sujetos diestros, zurdos y ambipreferentes no es significativa, $\chi^2(2, n=14)=0,286$, $P=0,593$, indicando que no existe una lateralización a nivel poblacional en esta muestra de chimpancés. El test t de una muestra (*one sample t-test*) también revela que no existen diferencias a nivel poblacional en las preferencias manuales, $t(13) = 1,655$; $P=0,122$.

6.3.3. Tipo de prensión en la obtención del alimento

Los tipos de prensión más utilizados han sido, con diferencia respecto al resto, la 12 (dedo pulgar + dedo índice; 45,15%) y la 23 (dedo índice + dedo medio; 38,74%). El resto de morfologías de prensión utilizadas tan sólo suponen un 14,31% (2 – 13 – 34 – 45 – 123 – 134 – 234 y P), y en 1,80% de los casos la morfología no fue visible para los observadores. Encontramos diferencias significativas entre el tipo de prensión utilizada (pulggar+índice, índice+medio, otros tipos de prensión) y la preferencia manual (diestra o zurda) ($\chi^2=17,463$; $P=0,000$). De esta manera, y a partir de los residuos corregidos, observamos que dedo pulgar+índice activa el uso de la mano derecha ($RA=2,7$), mientras que dedo medio+índice activa el de la mano izquierda ($RA= 4,2$). No se han encontrado diferencias entre las morfologías pulgar+índice y medio+índice en la dirección ($HI\ pulgar+índice=0,222 \cdot HI\ medio+índice=0,210$; $Z= -0,700$, $P=0,484$), ni en la intensidad ($ABSHI\ pulgar+índice= 0,378 \cdot ABSHI\ medio+índice=0,517$; $Z= -0,840$, $P=0,401$).

Tampoco se han detectado asimetrías a nivel poblacional para ninguna de las dos principales morfologías de prensión: pulgar+índice ($t(11)=1,587$; $P=0,141$) y medio+índice ($t(9)=1,187$; $P=0,266$).

Figura 144: Ejemplo de morfología de prensión pulgar+índice durante *simple reaching*.



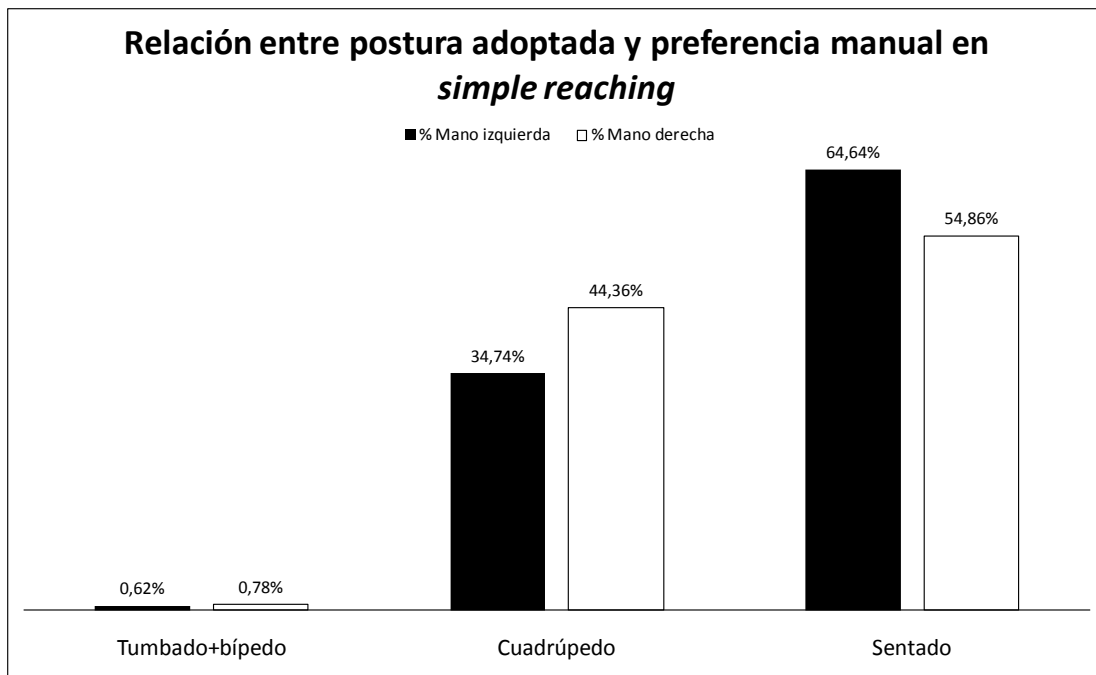
6.3.4. Postura adoptaba para llevar a cabo la acción

Los tipos de postura más utilizados han sido – nuevamente con diferencia respecto al resto- sentado (58,62%) y cuadrúpedo (40,66%). El resto de posturas adoptadas tan sólo suponen un 0,72% (estirado y bípedo). Se ha encontrado una relación entre el tipo de postura adoptada (cuadrúpedo, sentado y otros) y la preferencia manual (diestra o zurda) ($\chi^2=15,578$; $P=0,000$). De esta manera, se ha observado un patrón de activación entre postura cuadrúpeda y uso de la mano derecha (RA=3,9) y entre postura sentada y uso de la mano izquierda (RC=3,9).

No se han detectado diferencias entre las posturas cuadrúpeda y sentado en la dirección (HI cuadrúpedo= 0,305 · HI sentado= 0,215; Z= -0,596; P=0,551). Sin embargo, se han observado diferencias en la intensidad entre ambas posturas (ABSHI cuadrúpedo= 0,341 · ABSHI sentado= 0,611; Z= -2,524; P=0,011), siendo mayor para la postura sentado.

Finalmente, también se ha evidenciado una asimetría diestra a nivel poblacional para la conducta de cuadrúpedo ($t(13)=3,429$; $P=0,004$), pero no para la postura de sentado ($t(13)=1,248$; $P=0,234$).

Figura 145: Relación entre postura adoptada y preferencia manual en *simple reaching*.



6.3.5. Comparación de los resultados fase test y re-test

Con el mismo objetivo que en el experimento de *tube task*, para *simple reaching* también se llevó a cabo una reevaluación de 12 de los individuos para analizar la consistencia de las preferencias manuales en este tipo de tarea. En total se obtuvieron 1.345 acciones manuales: 701 fueron realizadas con la mano derecha y 644 con la mano izquierda ($M=112,08$; $SD=15,39$). En base a los resultados de la prueba Binomial, 11 sujetos han mostrado preferencias manuales significativas: 6 han sido clasificados como diestros (50%), 5 como zurdos (41,67%) y 1 como ambipreferente (8,33%).

El valor medio del índice de lateralidad para el re-test ha sido de 0,025. En la comparación de valor medio del HI para el re-test con el valor medio del HI de la fase test en los 12 individuos que han podido ser reevaluados ($HI=0,131$) no se han detectado diferencias significativas ($Z= -1,255$; $P=0,209$). Los valores del HI de las fases test y re-test han presentado una correlación significativa ($R_s=0,902$; $P=0,000$).

El valor del índice de lateralidad absoluto para el re-test ha sido de 0,511. En la comparación del valor medio del ABSHI para el re-test con valor medio del ABSHI de la fase test en los 12 individuos que han podido ser reevaluados ($ABSHI=0,414$), no se han detectado diferencias significativas ($Z= -1,098$; $P=0,272$). Los valores del ABSHI de las fases test y re-test no han presentado una correlación significativa ($R_s=0,448$; $P=0,145$).

En relación al análisis de la variabilidad intraindividual en las puntuaciones del HI entre ambas fases, el valor promedio de la diferencia entre el índice de lateralidad entre el test y el re-test se ha situado en 0,224 puntos ($SD=0,157$) [Figura 146]. En el análisis de la variabilidad intraindividual en las puntuaciones del índice de lateralidad absoluto entre ambas fases, el valor promedio de la diferencia se ha situado en 0,218 puntos ($SD=0,147$). Las diferencias observadas en la media de variabilidad intraindividual entre la dirección y la intensidad son similares ($Z= -1,289$; $P=0,197$); es decir, tanto intensidad como dirección fluctúan de manera similar.

Tabla 179: Valores individuales del índice de lateralidad, P Binomial y % de uso de la mano derecha obtenidos en *simple reaching* re-test.

Sujeto	L	R	Total	p Binomial	%R	SUMHI	SUMABSHI	Preferencia
Bongo	14	126	14	0,0000	90,00%	0,800	0,800	R
Charly	80	23	80	0,0000	22,33%	-0,553	0,553	L
Julio	41	81	41	0,0004	66,39%	0,328	0,328	R
Juanito	88	26	88	0,0000	22,81%	-0,544	0,544	L
Marco	27	77	27	0,0000	74,04%	0,481	0,481	R
Romie	110	2	110	0,0000	1,79%	-0,964	0,964	L
Sara	56	60	56	0,7807	51,72%	0,0345	0,0345	A
Tico	11	108	11	0,0000	90,76%	0,815	0,815	R
Toni	69	35	69	0,0011	33,65%	-0,327	0,327	L
Toto	28	47	28	0,0370	62,67%	0,253	0,253	R
Víctor	29	88	29	0,0000	75,21%	0,504	0,504	R
Waty	91	28	91	0,0000	23,53%	-0,529	0,529	L
Total	644	701	1.345		51,24%	0,025	0,511	

Tabla 180: Comparación general de los resultados obtenidos en la fase test y re-test en *simple reaching*.

	Test	Re-Test
% Sujetos lateralizados	85,71	91,67
% Diestros	64,29	50
% Zurdos	21,43	41,67
% Ambipreferentes	14,29	8,33
SUMHI	0,221	0,025
SUMABSHI	0,463	0,511

Figura 146: Diferencias absolutas de los valores del HI entre la fase test y re-test en *simple reaching*.

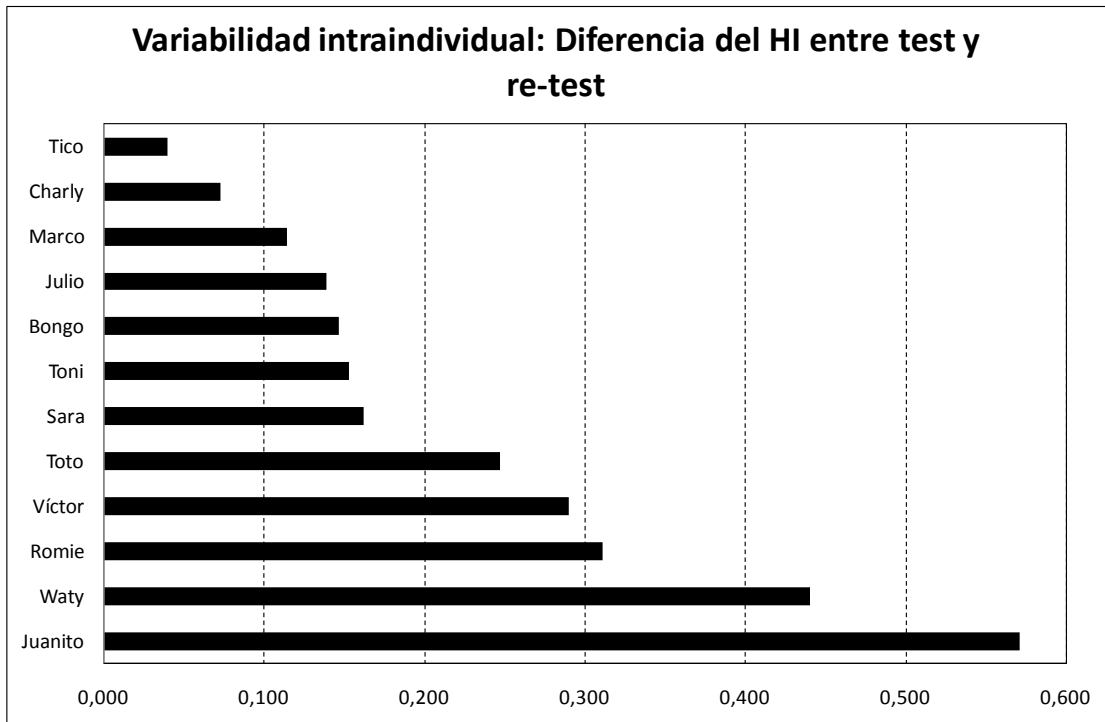
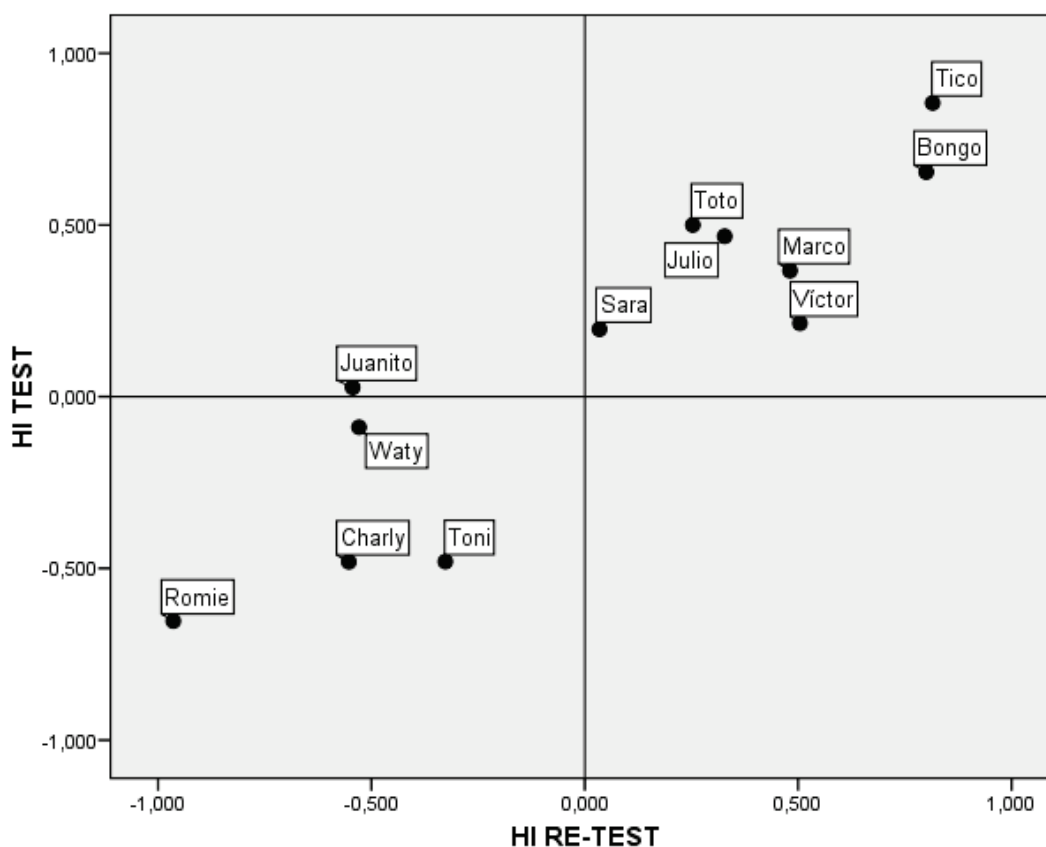


Figura 147: Variabilidad intraindividual en *simple reaching*.
Dispersión entre los valores de HI en fases test y re-test.



En el análisis de las preferencias individuales a nivel poblacional durante la fase re-test, no se han podido detectar diferencias significativas para el índice de lateralidad ($t(11) = 0,145$; $P = 0,887$). En el reanálisis del HI para la fase test con los 12 individuos que han podido ser reevaluados en el re-test, tampoco se han detectado asimetrías poblacionales significativas ($t(11) = 0,949$; $P = 0,363$).

En relación al tipo de prensión en la obtención del alimento, los tipos de prensión más utilizados durante el re-test han sido el 12 (dedo pulgar + dedo índice; 53,01%), y el 23 (dedo índice + dedo medio; 28,77%). El resto de las morfologías de prensión utilizadas tan sólo han supuesto un 15,91% ($P = 34 - 123$), y en un 2,30% de los casos la morfología no fue visible para los observadores. Encontramos diferencias significativas entre el tipo de prensión utilizada (pulgares + índice, índice+medio, otros tipos de prensión) y la preferencia manual (diestra o zurda) [$\chi^2 = 13,680$; $P = 0,001$]. De esta manera, y a partir de los residuos

ajustados, observamos que ha existido un patrón de activación entre dedo índice+medio y mano izquierda (RA=3,5) y entre otras morfologías y mano derecha (RA=2,1). No se han detectado diferencias entre las morfologías pulgar+índice y medio+índice en la dirección (HI pulgar +índice= -0,110 · HI medio+índice= 0,122; Z= -0,560; P=0,575) ni en la intensidad de la lateralización durante el re-test.

En relación a la postura adoptada para llevar a cabo la recolección de los ítems de alimento, la más utilizada ha sido la de sentado (56,95%) y la de cuadrúpedo (42,83%). El resto de posturas adoptadas utilizadas tan sólo suponen un 0,22% (estirado y bípedo). Se ha encontrado una relación entre el tipo de postura adoptada (cuadrúpedo y sentado) y la preferencia manual (diestra o zurda) ($\chi^2=6,200$; P=0,013). De esta manera, se ha observado un patrón de activación entre postura cuadrúpeda y uso de la mano derecha (RA=2,5) y entre postura sentado y uso de la mano izquierda (RA=2,5).

No se han detectado diferencias entre las posturas cuadrúpedo y sentado ni para la dirección (HI cuadrúpedo= 0,133 · HI sentado= 0,013; Z= -1,020; P=0,308), ni para la intensidad (ABSHI cuadrúpedo= 0,541 · ABSHI sentado= 0,629; Z= -0,941; P=0,347). Finalmente, no se ha detectado una asimetría a nivel poblacional para ninguna de las dos posturas principales [cuadrúpedo (t(11)=0,732; P=0,479) · sentado (t(11)=0,064; P=0,950).

6.4. COMPARACIÓN DE LOS EXPERIMENTOS

6.4.1. Comparación general

No se han encontrado diferencias significativas en la dirección de la preferencia manual entre las dos tareas experimentales estudiadas ($Z=-0,973$; $P=0,331$). No obstante, donde sí se han detectado diferencias ha sido en la intensidad de las preferencias. De esta forma, el índice medio de ABSHI es mayor en la tarea de *tube task* que en la de *simple reaching* ($Z=-2,605$; $P=0,009$) [Figura 148]. No encontramos una correlación significativa entre los HI obtenidos por los individuos en *simple reaching* (SR) con los resultados obtenidos en *tube task* (TB) ($R_s=0,372$; $P=0,190$). Tampoco encontramos una correlación entre los HI absolutos de ambos experimentos ($R_s=0,077$; $P=0,793$).

En el análisis de la variabilidad intraindividual en las puntuaciones del índice de lateralidad entre ambos experimentos, el valor promedio de la diferencia entre SR y TB se ha situado en 0,635 puntos ($SD=0,457$), encontrándose un alto contraste entre unos individuos y otros (Figura 149). El individuo que ha presentado una mayor variabilidad ha sido Charly y el de menor ha sido Nico. En el análisis de la variabilidad intraindividual en las puntuaciones del índice de lateralidad absoluto entre ambos experimentos, el valor promedio se ha situado en 0,427 puntos ($SD= 0,237$). No se han detectado diferencias en la variabilidad intraindividual entre la dirección y la intensidad de la lateralización ($Z= -1,826$, $P=0,068$).

En la comparación de los *gaps* obtenidos entre test y re-test en cada uno de los experimentos no se han detectado diferencias significativas respecto al índice de lateralidad ni al índice de lateralidad absoluto ($Gap\ simple\ reaching=0,224$; $Gap\ tube\ task=0,196$; $Z= -0,836$, $P=0,338$). En relación al *gap* obtenido en la comparación de los valores del índice de lateralidad absoluto entre test y re-test en ambos experimentos, las diferencias tampoco han sido significativas ($Gap\ simple\ reaching=0,218$; $Gap\ tube\ task=0,088$; $Z= -1,726$, $P=0,084$).

Tabla 181: Comparación de los valores del HI individuales para cada experimento, y los valores de HI multitarea.

	SR HI ³³⁹	TB SUMHI ³⁴⁰	TB MHI ³⁴¹	EXP1 HI ³⁴²	EXP2 HI ³⁴³
Bongo	0,654	1,000	1,000	0,827	0,827
Charly	-0,481	0,922	0,943	0,221	0,231
Julio	0,467	0,804	0,768	0,636	0,617
Juanito	0,027	0,647	0,711	0,337	0,369
Marco	0,367	0,858	0,764	0,613	0,565
Nico	0,890	0,903	0,965	0,897	0,928
Pancho	0,624	0,793	0,840	0,709	0,732
Romie	-0,653	-0,978	-0,917	-0,816	-0,785
Sara	0,197	-0,931	-0,583	-0,367	-0,193
Tico	0,855	-0,304	-0,139	0,276	0,358
Toni	-0,480	0,806	0,908	0,163	0,214
Toto	0,500	1,000	1,000	0,750	0,750
Víctor	0,214	0,410	0,560	0,312	0,387
Waty	-0,089	-1,000	-1,000	-0,545	-0,545
Media	0,221	0,352	0,416	0,287	0,318

De forma global, podemos decir que, excepto seis individuos, el resto muestra una consistencia en el uso de las manos para ambas tareas. De esta manera, el 57,14% de los sujetos se muestra consistente mientras que un 42,86% no lo hace. De estos sujetos no consistentes 4 (28,57%) cambian la dirección de preferencia, mientras que 2 (14,29%) no lo hacen (aunque no muestran una significación en su preferencia manual).

³³⁹ Índice de lateralidad para *simple reaching*.

³⁴⁰ Índice de lateralidad sumatorio para *tube task*.

³⁴¹ Índice de lateralidad medio para *tube task*.

³⁴² Índice de lateralidad experimental 1: promedio de los valores de HI *simple reaching* y SUMHI *tube task*.

³⁴³ Índice de lateralidad experimental 2: promedio de los valores de HI *simple reaching* y MHI *tube task*.

Figura 148: Comparación de la intensidad de la preferencia manual entre las dos tareas experimentales.

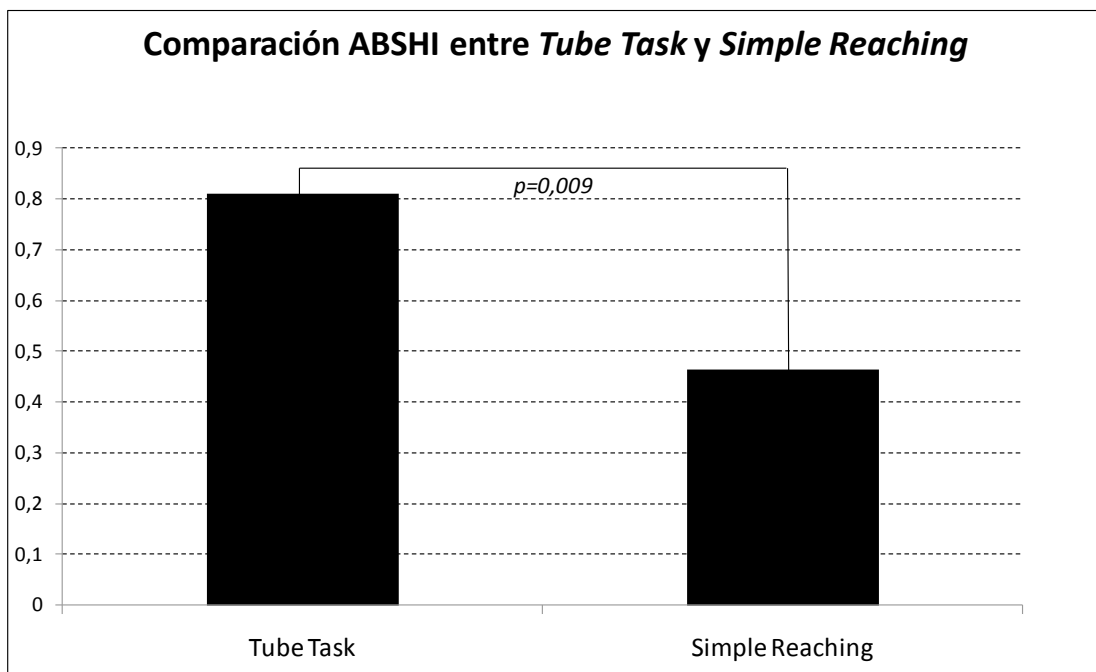


Figura 149: *Gap* individual del HI entre ambos experimentos.

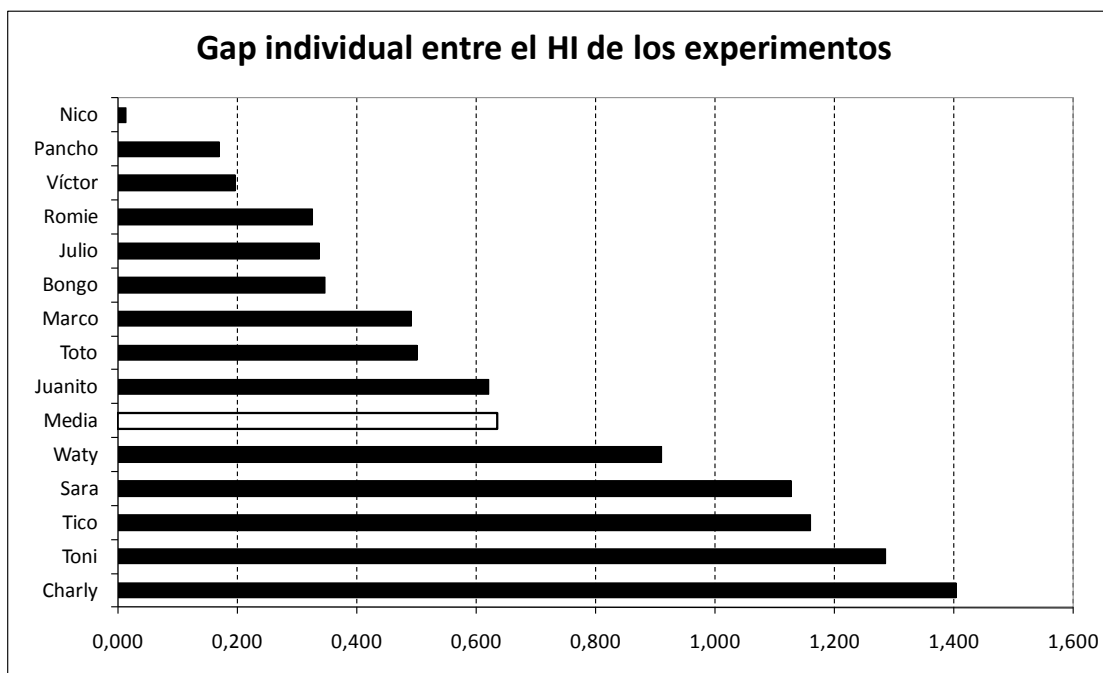


Figura 150: Gráfico de dispersión de los individuos a partir de los datos de SUMHI-TB y HI-SR.

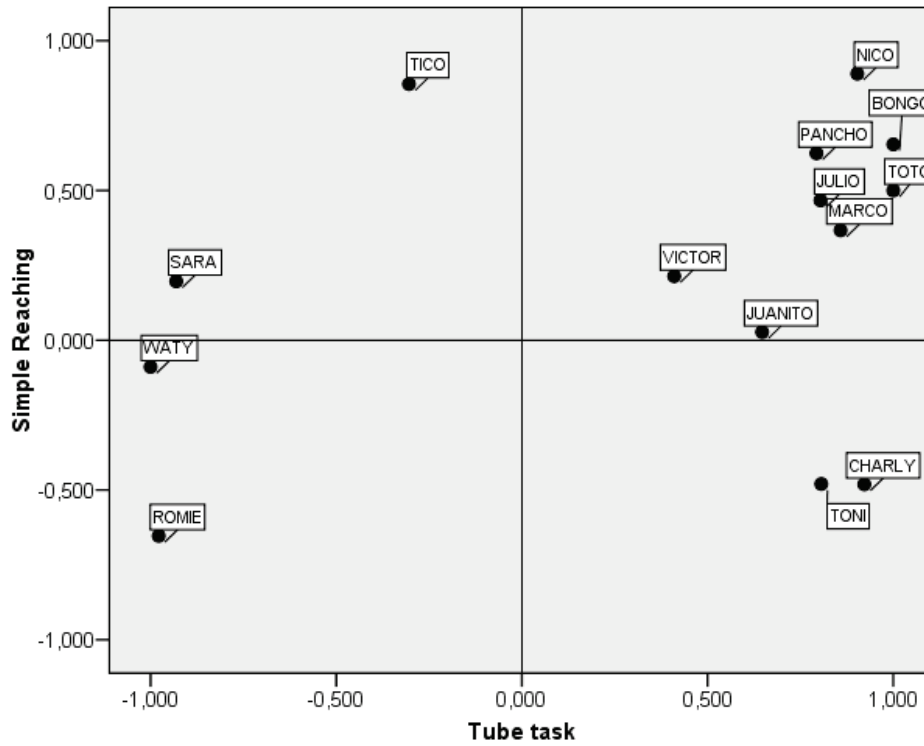


Tabla 182: Preferencias manuales para TUBE y REACH y consistencia a través de tareas.

Sujeto	Preferencia TUBE	Preferencia REACH	Consistencia
Bongo	R	R	SI
Charly	R	L	NO
Julio	R	R	SI
Juanito	R	A	NO
Marco	R	R	SI
Nico	R	R	SI
Pancho	R	R	SI
Romie	L	L	SI
Sara	L	R	NO
Tico	L	R	NO
Toni	R	L	NO
Toto	R	R	SI
Víctor	R	R	SI
Waty	L	A	NO

Tabla 183: Comparación de resultados obtenidos para cada uno de los experimentos.

	<i>Tube task</i>	<i>Simple reaching</i>	Experimental
Porcentaje de individuos lateralizados	100%	86%	86%
Índice de lateralidad	0,352	0,221	0,287
Índice de lateralidad absoluto	0,811	0,463	0,533
% individuos diestros	71,43%	61,29%	
% individuos zurdos	28,57%	21,43%	
% individuos ambipreferentes	0%	14,29%	

6.4.2. Preferencias manuales a nivel poblacional

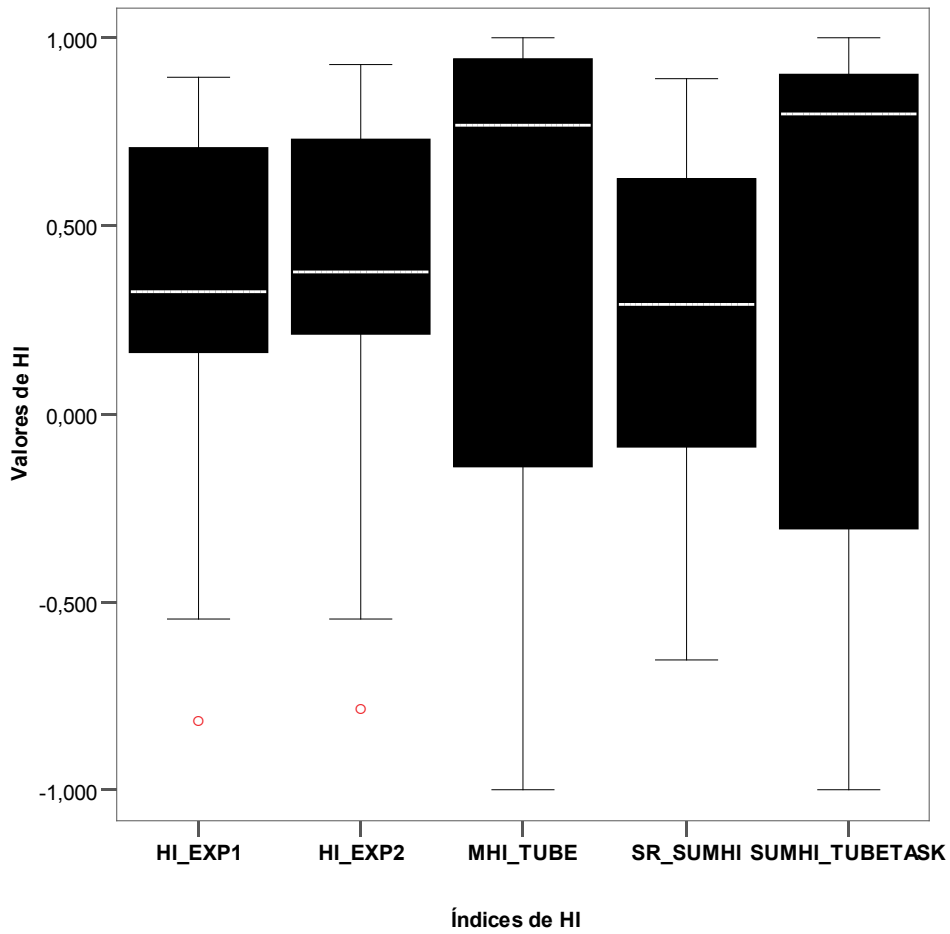
Para evaluar la posible presencia de una preferencia manual a nivel poblacional a través de las diferentes medidas de uso manual utilizadas en el presente trabajo, hemos llevado a cabo diferentes medias y análisis. En primer lugar, hemos calculado una media individual del HI experimental (HI-EXP1) a partir del SUMHI del primer experimento (SUMHI-TB) y del HI del segundo experimento (HI-SR). En segundo lugar, hemos calculado una media individual del HI multitarea (HI-EXP2) a partir del MHI del primer experimento (MHI-TB) y del HI del segundo experimento (HI-SR). En la tabla 184 pueden verse los resultados del test t de una muestra, que indican que los chimpancés de la muestra presentan una lateralización diestra a nivel poblacional para ambas tareas según el HI-EXP2 y presentan una significación fronteriza para el HI-EXP1.

Tabla 184: Resumen de t-test realizados para evaluar las preferencias manuales a nivel poblacional.

	t	gl	Sig. (bilateral)
HI-EXP1	2,026	13	0,064
HI-EXP2	2,332	13	0,036

Nota: * significación <0,05

Figura 151: Diagrama de cajas (*Boxplot*) de los diferentes índices de HI unitarea y multitarea calculados.



Por último, queremos comentar que para testar la posible influencia del número de respuestas en la expresión de la lateralidad manual se ha efectuado una correlación entre el número de respuestas de cada individuo para cada una de las pruebas con los diferentes índices obtenidos. En la tabla 185 pueden verse los resultados negativos de la correlación, demostrando que en nuestro caso el tamaño de la muestra (número de respuestas) no influye en la expresión de la lateralidad manual.

Tabla 185: Correlaciones *Spearman* entre la frecuencia de respuestas y los índices de lateralidad manual para ambos experimentos.

	SUMHI-TUBE	MHI-TUBE	HI-REACH
N <i>tube task</i>	R=0,048 P= 0,869	R=0,088 P= 0,765	
N <i>simple reaching</i>			R=0,298 P= 0,301

6.5. COMPARACIÓN TAREAS EXPERIMENTALES Y ESPONTÁNEAS

6.5.1. Introducción a la comparación de los resultados

En el presente apartado presentamos una comparación de los resultados obtenidos a través de la evaluación de las tareas espontáneas y experimentales en relación a los siguientes aspectos: preferencias laterales según el test Binomial, valores de los índices de lateralidad, valores de los índices de lateralidad absolutos y análisis de las preferencias laterales a nivel poblacional.

6.5.2. Preferencias laterales según el test Binomial

En relación al primer apartado – las preferencias según el test Binomial – como podemos observar en la tabla 186, hemos detectado el mayor número de individuos lateralizados en la fase experimental – *tube task* (n=14), y el menor en la fase observacional – podal (n=2). La media de individuos lateralizados a través de las 10 variables de análisis utilizadas (8 tipos de evaluación observacional y 2 experimentales) ha sido de 9,40 individuos (67,14% de sujetos lateralizados). En relación a la lateralización diestra, la fase experimental – *tube task* ha sido la que ha proporcionado un mayor número de sujetos diestros (n=10), mientras que en fase observacional – podal y otros comportamientos indicadores de lateralidad han sido las que menos (n=2). La media de individuos diestros a través de las 10 variables de análisis ha sido de 6,60 (47,14%). Respecto al porcentaje de sujetos zurdos y ambipreferentes a través de las 10 variables, la media se ha situado en el 22,22% y 23,57% respectivamente.

Como vemos, son las tareas de tipo experimental – bimanuales o unimanuales - las que de manera consistente han provocado un mayor número de sujetos lateralizados, así como un mayor número de sujetos diestros, en comparación con las diferentes evaluaciones utilizadas durante la fase observacional.

Figura 152: Número de individuos lateralizados según variables de estudio.

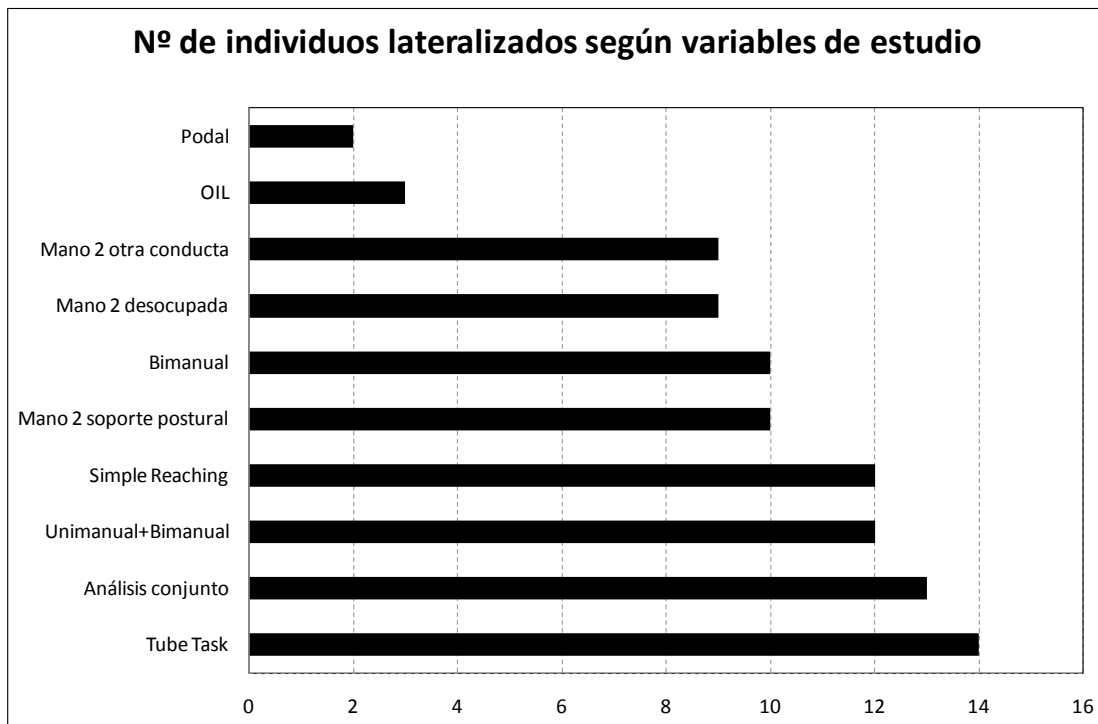


Figura 153: Porcentaje de individuos lateralizados y ambipreferentes según nivel de análisis.

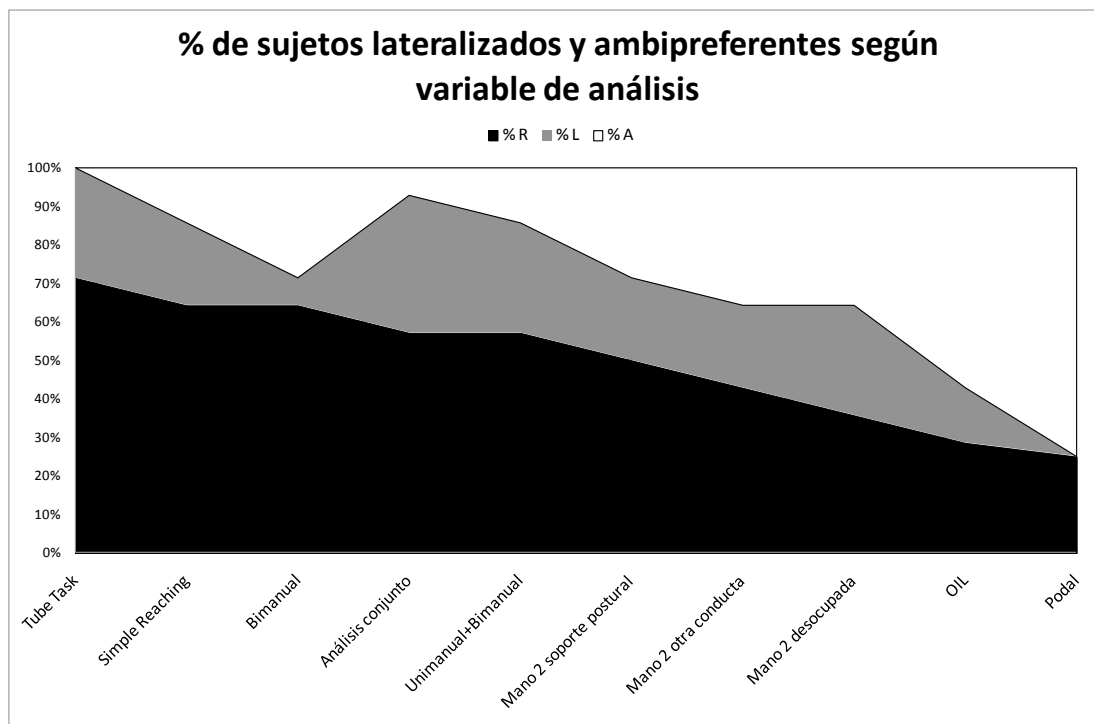


Tabla 186: Resumen de resultados: individuos lateralizados e índices de lateralidad según fase de estudio.

	Variable	n LAT	n R	n L	n A	HI	ABSHI
Espontáneo	Análisis conjunto	13	8	5	1	0,055	0,191
	Mano 2 desocupada	9	5	4	5	0,021	0,242
	Mano 2 soporte postural	10	7	3	4	0,109	0,221
	Mano 2 otra conducta	9	6	3	5	0,054	0,148
	Bimanual	10	9	1	4	0,320	0,404
	Unimanual+Bimanual	12	8	4	2	0,066	0,189
	Podal	2	2		6	0,396	0,456
	OIL	3	2	1	4	0,210	0,457
Exp	Tube Task	14	10	4	0	0,352	0,811
	Simple Reaching	12	9	3	2	0,022	0,463

6.5.3. Valores de los índices de lateralidad

Respecto a los valores del índice de lateralidad, el valor más elevado se ha encontrado en la variable podal³⁴⁴ seguida de *tube task* y bimanual (Tabla 186). En la comparación de los 10 índices de lateralidad entre sí, no se han detectado diferencias significativas ($Friedman=14,782$; $P=0,097$). No obstante, en la comparación de los 8 índices de lateralidad manuales (excluyendo el podal y el de otros comportamientos indicadores de lateralidad) las diferencias sí que han resultado significativas ($Friedman=7,020$; $P=0,017$). Las diferencias se han encontrado entre: Análisis conjunto-Bimanual ($Z= -2,542$; $P=0,011$), Análisis conjunto-Unimanual+Bimanual ($Z= -2,100$; $P=0,036$), Mano 2 desocupada-Bimanual ($Z= -2,417$; $P=0,016$), Mano 2 soporte postural-Bimanual ($Z= -2,166$; $P=0,030$), Mano 2 otra conducta-Bimanual ($Z= -2,229$; $P=0,026$), y finalmente entre Unimanual+Bimanual-Bimanual ($Z= -2,542$; $P=0,011$). En la comparación entre los índices de lateralidad espontáneo y experimental tampoco se han detectado diferencias significativas tanto para el ILESP³⁴⁵-ILEXP³⁴⁶ ($Z= -1,287$; $P=0,198$) como para el

³⁴⁴ Tan sólo se han podido evaluar a 8 de los 14 individuos de la muestra.

³⁴⁵ ILESP: Índice de lateralidad espontáneo. Se calcula a partir del promedio de los índices de lateralidad obtenidos en la evaluación observacional espontánea y que incluyen a 8 variables: análisis conjunto, mano 2 desocupada, mano 2 soporte postural, mano 2 conducta, bimanual, unimanual+bimanual, podal y otros comportamientos indicadores de lateralidad.

ILESP·MAN³⁴⁷-ILEXP (Z= -1,036; P=0,300). Adicionalmente, se han calculado las correlaciones entre los índices de lateralidad para las 10 variables de estudio (Tabla 187), así como para los valores espontáneos y experimentales (Tabla 188).

Tabla 187: Correlaciones de *Spearman* para los valores de HI en las 10 variables de estudio.

Variable	Conj	H2Des	H2Sup	H2Cond	Bim	Un+Bim	Pod	OIL	TB	SR
Conj		.956**	.837**	.108	.266	.982**	-.263	-.714	.068	.552*
H2Des	.956**		.811**	-.108	.122	.938**	-.491	-.714	.073	.411
H2Sup	.837**	.811**		-.240	.240	.829**	.024	-.821*	.207	.644*
H2Cond	.108	-.108	-.240		.160	.099	.263	-.429	-.378	.125
Bim	.266	.122	.240	.160		.366	.611	-.214	.425	.701**
Un+Bim	.982**	.938**	.829**	.099	.366		-.263	-.714	.130	.596*
Pod	-.263	-.491	.024	.263	.611	-.263		.400	.012	.431
OIL	-.714	-.714	-.821*	-.429	-.214	-.714	.400		-.250	-.929**
TB	.068	.073	.207	-.378	.425	.130	.012	-.250		.372
SR	.552*	.411	.644*	.125	.701**	.596*	.431	-.929**	.372	

Tabla 188: Correlaciones de *Spearman* para los valores de HI espontáneo y experimental.

Variable	ILESP	ILESP·MAN	ILEXP
ILESP		.969**	.613*
ILESP·MAN	.969**		.732**
ILEXP	.613*	.732*	

³⁴⁶ ILEXP: Índice de lateralidad experimental. Se calcula a partir del promedio de los índices de lateralidad obtenidos en *tube task* y *simple reaching*.

³⁴⁷ ILESP·MAN: Índice de lateralidad espontáneo manual. Se calcula a partir del promedio de los índices de lateralidad obtenidos en la evaluación observacional espontánea y que incluyen a todas las variables del ILESP excepto la podal y otros comportamientos indicadores de lateralidad.

Tabla 189: Resumen global de resultados de los índices de lateralidad según variables de estudio.

Sujeto	Fase Observacional										Fase Experimental				ILGlobal
	Conjunto	H2 Des	H2 Sop	H2 Cond	BimCom	UniBim	Pod	OIL	ILESP	Tube	Simple	ILEXP			
Bongo	0,136	0,071	0,389	-0,130	0,232	0,140	0,217	-0,222	0,104	1,000	0,654	0,827	0,249		
Charly	-0,296	-0,331	-0,289	-0,244	0,200	-0,284		0,579	-0,095	0,922	-0,481	0,221	-0,025		
Julio	0,034	-0,041	0,133	0,076	0,434	0,090	1,000		0,246	0,804	0,467	0,636	0,333		
Juanito	-0,061	-0,010	-0,138	0,009	0,265	-0,042	-0,111	0,360	0,034	0,647	0,027	0,337	0,094		
Marco	0,216	0,246	0,259	0,111	0,538	0,225	0,333		0,276	0,858	0,367	0,613	0,350		
Nico	0,539	0,599	0,648	-0,027	0,680	0,543	-0,091	-0,705	0,273	0,903	0,890	0,897	0,398		
Pancho	0,177	0,160	0,271	0,107	0,343	0,181		0,222	0,209	0,793	0,624	0,709	0,320		
Romie	-0,277	-0,440	-0,329	0,231	-0,333	-0,277			-0,238	-0,978	-0,653	-0,816	-0,382		
Sara	0,191	0,319	0,109	0,130	0,133	0,186	-0,143		0,132	-0,931	0,197	-0,367	0,021		
Tico	-0,153	-0,406	-0,009	0,177	0,789	-0,102	1,000		0,185	-0,304	0,855	0,276	0,205		
Toni	-0,167	-0,255	0,045	-0,257	0,364	-0,156		0,875	0,064	0,806	-0,480	0,163	0,086		
Toto	0,056	-0,061	-0,018	0,378	0,700	0,061			0,186	1,000	0,500	0,750	0,327		
Victor	0,296	0,434	0,266	0,101	0,389	0,303	0,750	0,364	0,363	0,410	0,214	0,312	0,353		
Waty	0,079	0,010	0,189	0,094	-0,260	0,055			0,028	-1,000	-0,089	-0,545	-0,115		
Total general	0,055	0,021	0,109	0,054	0,320	0,066	0,369	0,210	0,126	0,352	0,221	0,287	0,178		
<i>P poblacional</i>	<i>0,391</i>	<i>0,805</i>	<i>0,144</i>	<i>0,268</i>	<i>0,003</i>	<i>0,298</i>	<i>0,070</i>	<i>0,329</i>	<i>0,011</i>	<i>0,119</i>	<i>0,122</i>	<i>0,064</i>	<i>0,021</i>		

6.5.4. Valores de los índices de lateralidad absolutos

Respecto a los valores del índice de lateralidad absoluto, el valor más elevado se ha encontrado en *tube task*, seguido de *simple reaching*, y el menor en mano 2 realizando otra conducta (Tabla 186). En la comparación de los 10 índices de lateralidad absolutos entre sí, se han detectado diferencias significativas en la intensidad de la lateralización entre las diferentes variables de estudio ($Friedman=20,400$; $P=0,016$). También, en la comparación de los 8 índices de lateralidad absolutos manuales (excluyendo el podal y el de otros comportamientos indicadores de lateralidad) las diferencias han continuado siendo significativas ($Friedman=52,166$; $P=0,000$). En la variable “análisis conjunto” se han encontrado diferencias en la intensidad en su comparación con: Bimanual ($Z= -2,888$; $P=0,004$), OIL ($Z= -2,366$; $P=0,018$), *tube task* ($Z= -3,296$; $P=0,001$) y *simple reaching* ($Z= -2,856$; $P=0,004$). En la variable “mano 2 desocupada” se han encontrado diferencias en su comparación con: Bimanual ($Z= -2,229$; $P=0,026$), OIL ($Z= -2,028$; $P=0,043$), *tube task* ($Z= -3,108$; $P=0,002$) y *simple reaching* ($Z= -2,605$; $P=0,009$). En la variable “mano 2 soporte” se han encontrado diferencias en su comparación con: Bimanual ($Z= -2,354$; $P=0,019$), *tube task* ($Z= -3,296$; $p=0,001$) y *simple reaching* ($Z= -2,731$; $P=0,006$). En la variable “mano 2 conducta” se han encontrado diferencias en su comparación con: Bimanual ($Z= -3,171$; $P=0,002$), podal ($Z= -2,521$; $P=0,012$), OIL ($Z= -2,366$; $P=0,018$) *tube task* ($Z= -3,297$; $P=0,001$) y *simple reaching* ($Z= -3,233$; $P=0,001$). En la variable “Bimanual” se han encontrado diferencias en su comparación con: Unimanual+Bimanual ($Z= -3,045$; $P=0,002$) y *tube task* ($Z= -2,731$; $P=0,006$). En la variable “Unimanual+Bimanual” se han encontrado diferencias en su comparación con: OIL ($Z= -2,366$; $P=0,018$), *tube task* ($Z= -3,296$; $P=0,001$) y *simple reaching* ($Z= -2,919$; $P=0,004$). Finalmente, en la variable “tube task” se han encontrado diferencias en su comparación con: OIL ($Z= -2,028$; $P=0,043$) y *simple reaching* ($Z= -2,605$; $P=0,009$).

En la comparación entre los índices de lateralidad absolutos espontáneo y experimental también se han detectado diferencias significativas tanto para el ILESP-ILEXP ($Z= -3,233$; $P=0,001$) como para el ILESP·MAN-ILEXP ($Z= -3,233$; $P=0,001$). Finalmente, en la comparación entre los dos índices de la fase observacional (ILESP –ILESP·MAN) las diferencias en la intensidad de la lateralización también han resultado significativas ($Z= -3,233$; $P=0,001$).

Figura 154: Comparación entre los índices de lateralidad absolutos en las 10 variables de estudio.

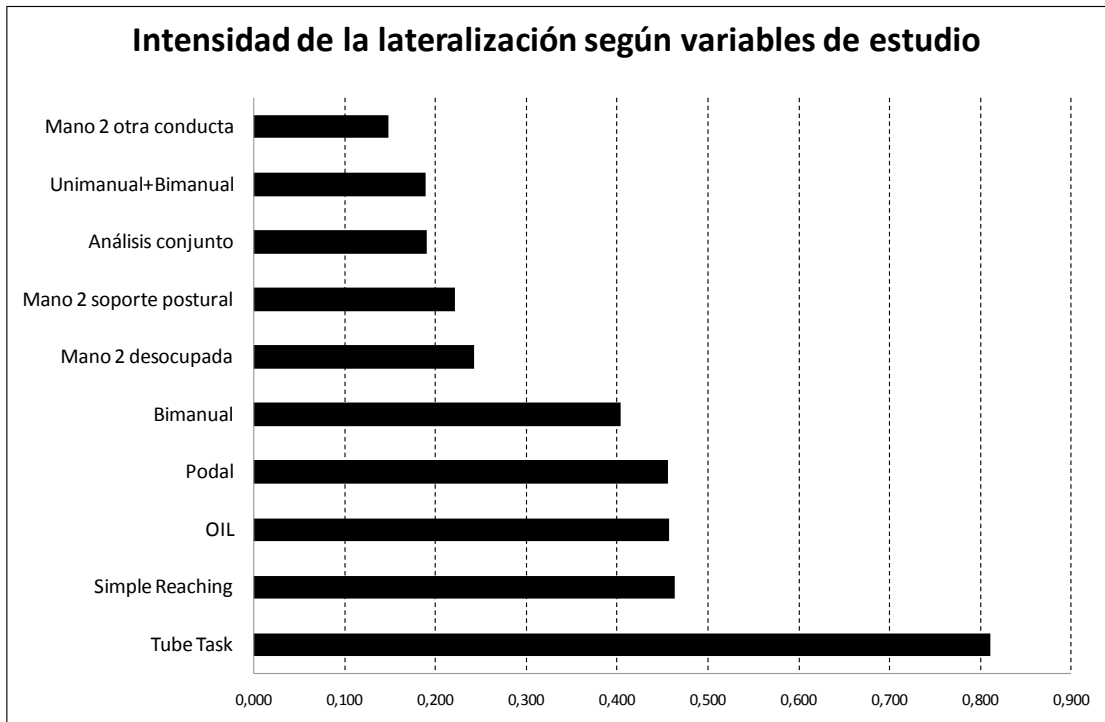


Figura 155: Comparación entre los índices de lateralidad absolutos espontáneo y experimental.

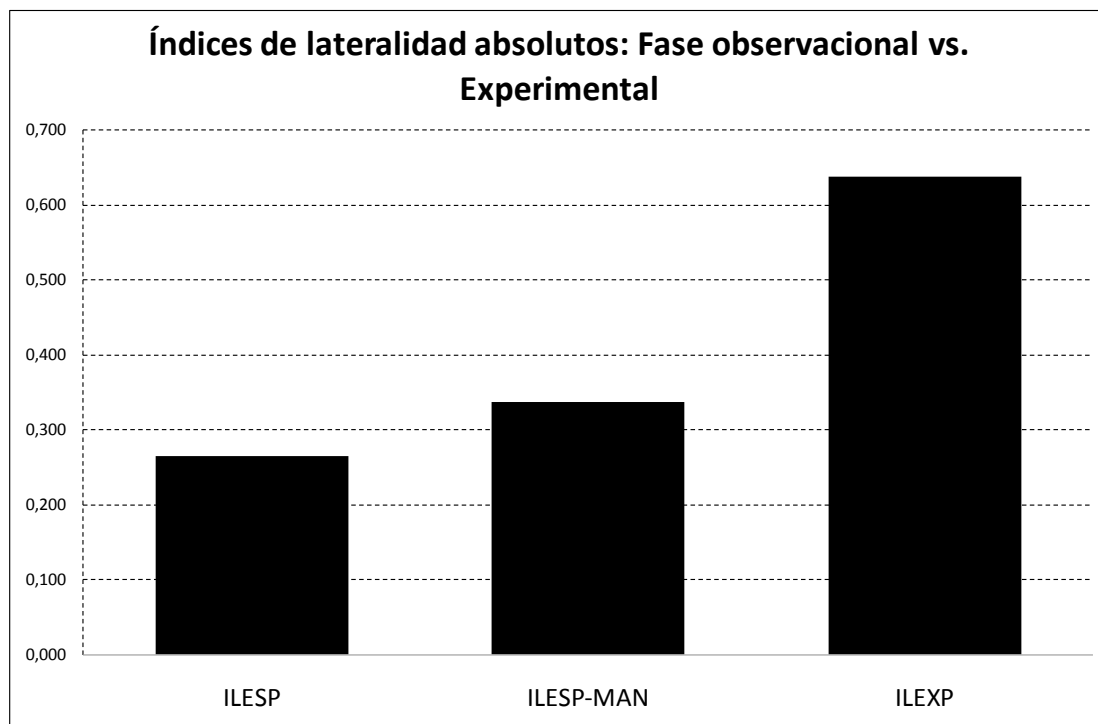


Tabla 190: Correlaciones de *Spearman* para los valores de ABSHI en las 10 variables de estudio.

Variable	Conj	H2Des	H2Sup	H2Cond	Bim	Un+Bim	Pod	OIL	TB	SR
Conj		.855**	.587*	.053	-.084	.955**	-.323	.455	-.088	.257
H2Des	.855**		.339	.238	.189	.862**	-.072	.631	-.179	.524
H2Sup	.587*	.339		-.282	-.314	.596*	-.503	-.180	.254	.327
H2Cond	.053	.238	-.282		.007	.088	.458	.270	.336	.326
Bim	-.084	.189	-.314	.007		-.007	.323	.432	-.386	.398
Un+Bim	.955**	.862**	.596*	.088	-.007		-.275	.432	-.068	.336
Pod	-.323	-.072	-.503	.458	.323	-.275		-.400	-.539	.144
OIL	.455	.631	-.180	.270	.432	.432	-.400		.036	-.054
TB	-.088	-.179	.254	.336	-.386	-.068	-.539	.036		.077
SR	.257	.524	.327	.326	.398	.336	.144	-.054	.077	

Tabla 191: Correlaciones de *Spearman* para los valores de ABSHI espontáneo y experimental.

Variable	ILESP	ILESP·MAN	ILEXP
ILESP		.952	.266
ILESP·MAN			.424
ILEXP	.266	.424	

6.5.5. Preferencias laterales a nivel poblacional

A la hora de proceder a evaluar las preferencias laterales a nivel poblacional se han llevado a cabo dos tipos de análisis. En primer lugar, un análisis de los índices de lateralidad de las 10 principales variables de estudio, y en segundo lugar, un análisis de algunos índices multivariantes que resultan del promedio entre algunos índices de lateralidad.

En relación al primer análisis, y tal como ya se ha indicado a lo largo de los capítulos 5 y 6, el único índice en el que se ha podido detectar una asimetría poblacional diestra ha sido en el “Bimanual espontáneo” (Tabla 189). En el resto de variables no se ha podido detectar ninguna asimetría poblacional, aunque en algún caso se han encontrado probabilidades al límite de la significación ($p_{\text{od}}; P=0,070$).

En relación al segundo análisis, se han calculado 6 índices multivariantes: ILESP³⁴⁸, ILESP·MAN³⁴⁹, ILEXP³⁵⁰, ILUNIM³⁵¹, ILBIM³⁵² y ILGLOBAL³⁵³. Los resultados del test t de una muestra para los índices ILESP, ILGLOBAL, ILESPMAN e ILBIM han detectado una asimetría poblacional diestra. En el índice ILEXP se ha encontrado una significación límite, y en el caso del índice ILUNIM la asimetría poblacional es no significativa.

³⁴⁸ ILESP: Promedio de las 8 índices de lateralidad de la fase espontánea.

³⁴⁹ ILESP·MAN: Promedio de los 6 índices de lateralidad de la fase espontánea que hacen referencia a comportamiento manuales.

³⁵⁰ ILEXP: Promedio de los 2 índices de lateralidad de la fase experimental.

³⁵¹ ILUNIM: Promedio de los 5 índices de lateralidad unimanuales.

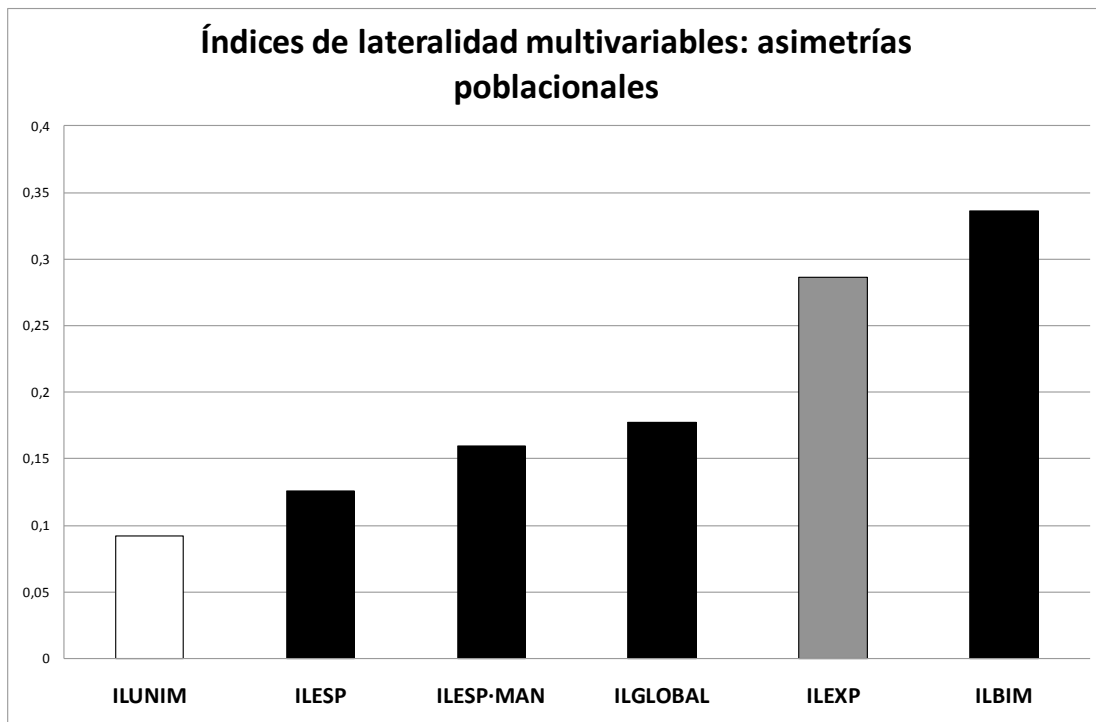
³⁵² ILBIM: Promedio de los 2 índices de lateralidad bimanuales.

³⁵³ ILGLOBAL: Promedio de las 10 variables de estudio (8 de la fase espontánea y 2 de la fase experimental).

Tabla 192: Resultados del test t de una muestra para los índices de lateralidad multivariable.

	T	G1	p
ILESP	2,953	13	,011
ILEXP	2,026	13	,064
ILGLOBAL	2,634	13	,021
ILESPMAN	2,742	13	,017
ILUNIM	1,433	13	,176
ILBIM	2,453	13	,029

Figura 156: Índices de lateralidad multivariable y preferencias poblacionales.



6.5.6. Conducta instrumental, bimanualidad y prensión de precisión: experimental *versus* observacional

En la comparación del **uso de instrumentos** durante la fase observacional y experimental hemos encontrado que:

- El porcentaje de conducta instrumental es significativamente mayor durante la fase experimental que durante la observacional ($Z=-2,045$; $P=0,041$).
- No se han detectado diferencias en la dirección de las preferencias entre una y otra fase para la conducta instrumental ($Z=-1,521$; $P=0,128$), aunque *tube task* fomente un mayor uso de la mano derecha.
- No se han detectado diferencias en la intensidad de las preferencias entre una y otra fase para la conducta instrumental ($Z=-0,338$; $P=0,735$), aunque *tube task* fomente una lateralización más intensa.
- No se han detectado diferencias en la dirección de las preferencias entre el índice de lateralidad global unimanual y el índice de lateralidad medio instrumental (observacional+experimental) ($Z=-0,943$; $P=0,345$), aunque los instrumentos fomenten una mayor uso de la mano derecha. Sin embargo, sí que se han detectado diferencias en la intensidad de estas dos variables ($Z=-2,760$; $P=0,006$), siendo mayor para “instrumental”.
- Se han detectado diferencias en la dirección de las preferencias entre el índice de lateralidad de *tube task* y el índice de lateralidad medio instrumental (observacional+experimental) ($Z=-2,040$; $P=0,041$), encontrándose que la *tube task* fomenta un mayor uso de la mano derecha. También se han detectado diferencias en la intensidad de estas dos variables ($Z=-2,589$; $P=0,010$), siendo mayor para *tube task*.

En la comparación de las **acciones bimanuales** durante la fase observacional y experimental hemos encontrado que:

- No se han detectado diferencias en la dirección de las preferencias entre una y otra fase para las acciones bimanuales ($Z = -0,345$; $P = 0,730$), aunque en bimanual espontáneo los individuos sean diestros a nivel poblacional.
- No se han detectado diferencias en la dirección de las preferencias entre bimanual espontáneo y *tube task* con extracciones digitales ($Z = -0,175$; $P = 0,861$).
- No se han detectado diferencias en la dirección de las preferencias entre bimanual espontáneo y *tube task* con extracciones instrumentales ($Z = -0,507$; $P = 0,612$).
- Se han detectado diferencias en la intensidad de las preferencias entre una y otra fase para las acciones bimanuales ($Z = -2,731$; $P = 0,006$), encontrándose que la *tube task* genera una lateralización más intensa. Estas diferencias de intensidad también se detectan en la comparación de bimanual espontáneo con las extracciones digitales ($Z = -2,760$; $P = 0,006$) e instrumentales ($Z = -2,028$; $P = 0,043$), de *tube task*.

En la comparación de las acciones realizadas con una morfología de prensión de precisión (pulgares+índice) durante la fase observacional y experimental hemos encontrado que:

- No se han detectado diferencias en la dirección de las preferencias entre una y otra fase para la prensión de precisión ($Z = -1,138$; $P = 0,255$), aunque durante *simple reaching* haya una mayor incidencia del uso de la mano derecha.
- No se han detectado diferencias en la intensidad de las preferencias entre ambas fases para la prensión de precisión ($Z = -0,314$; $P = 0,754$).
- No se ha detectado ninguna asimetría grupal en la dirección de las preferencias para el índice de lateralidad medio de las prensiones de precisión³⁵⁴ ($t(13) = 0,204$; $P = 0,841$).

³⁵⁴ Resulta del promedio de los índices de lateralidad para la prensión de precisión de las fases observacional y experimental.

Tabla 193: Comparación de la conducta instrumental en la fase observacional y experimental.

Sujeto	Índice lateralidad		Índice lateralidad absoluto		Porcentaje uso de instrumentos		Índice medio de lateralidad	
	Observ	Experim	Observ	Experim	Observ	Experim	Dirección	Intensidad
Bongo	0,115		0,115		11,58	0,61	0,115	0,115
Charly	0,755	0,975	0,755	0,975	10,67	20,98	0,865	0,865
Julio	0,273		0,273		1,07	0,00	0,273	0,273
Juanito	0,030		0,030		2,91	2,10	0,030	0,030
Marco	0,731	1,000	0,731	1,000	10,73	31,61	0,866	0,866
Nico	0,642	0,934	0,642	0,934	2,69	97,58	0,788	0,788
Pancho	0,889	0,524	0,889	0,524	0,66	39,50	0,707	0,707
Romie					0,22	4,35		
Sara	0,902		0,902		7,01	0,00	0,902	0,902
Tico	-0,400		0,400		0,75	0,00	-0,400	0,400
Toni	-0,619	-0,156	0,619	0,156	1,88	16,79	-0,388	0,388
Toto	-0,600	1,000	0,600	1,000	0,44	17,89	0,200	0,800
Víctor	-0,263		0,263		3,75	1,64	-0,263	0,263
Waty		-1,000		1,000	0,31	25,80	-1,000	1,000
Promedio	0,205	0,468	0,518	0,798	3,91	18,49	0,207	0,569

Tabla 194: Comparación de las conductas bimanuales en la fase observacional y experimental.

Sujeto	Índice lateralidad		Índice lateralidad absoluto		Índice medio de lateralidad	
	Observ	Experim	Observ	Experim	Dirección	Intensidad
Bongo	0,232	1,000	0,232	1,000	0,616	0,616
Charly	0,200	0,922	0,200	0,922	0,561	0,561
Julio	0,434	0,804	0,434	0,804	0,619	0,619
Juanito	0,265	0,647	0,265	0,647	0,456	0,456
Marco	0,539	0,858	0,539	0,858	0,699	0,699
Nico	0,680	0,903	0,680	0,903	0,792	0,792
Pancho	0,343	0,793	0,343	0,793	0,568	0,568
Romie	-0,333	-0,978	0,333	0,978	-0,656	0,656
Sara	0,133	-0,931	0,133	0,931	-0,399	0,532
Tico	0,790	-0,304	0,790	0,304	0,243	0,547
Toni	0,364	0,806	0,364	0,806	0,585	0,585
Toto	0,700	1,000	0,700	1,000	0,850	0,850
Víctor	0,389	0,410	0,389	0,410	0,400	0,400
Waty	-0,260	-1,000	0,260	1,000	-0,630	0,630
Promedio	0,320	0,352	0,404	0,811	0,336	0,608

Tabla 195: Comparación de la presión de precisión entre la fase observacional y experimental.

Sujeto	Índice lateralidad		Índice lateralidad absoluto		Índice medio de lateralidad	
	Observ	Experim	Observ	Experim	Dirección	Intensidad
Bongo	0,216	0,662	0,216	0,662	0,439	0,439
Charly	-0,696	-0,100	0,696	0,100	-0,398	0,398
Julio	0,035	0,200	0,035	0,200	0,117	0,117
Juanito	-0,011	0,038	0,011	0,038	0,014	0,025
Marco	0,425	0,511	0,425	0,511	0,468	0,468
Nico	0,895	1,000	0,895	1,000	0,947	0,947
Pancho	0,138	1,000	0,138	1,000	0,569	0,569
Romie	-0,692		0,692		-0,692	0,692
Sara	0,504	-0,118	0,504	0,091	0,193	0,298
Tico	-0,827		0,827		-0,827	0,827
Toni	-0,748	-0,615	0,748	0,615	-0,681	0,681
Toto	0,169	0,120	0,169	0,120	0,144	0,144
Víctor	0,172	0,068	0,172	0,068	0,120	0,120
Waty	0,070	-0,103	0,070	0,103	-0,017	0,087
Promedio	-0,025	0,222	0,400	0,376	0,028	0,415

Capítulo 7: Discusión y conclusiones



7.1. INTRODUCCIÓN A LA DISCUSIÓN

Tal como comentábamos al principio del presente trabajo, el uso preferente de una de las manos respecto a la otra se considera una de las expresiones comportamentales primarias de la asimetría estructural y funcional de nuestro cerebro, siendo una de los factores decisivos en el proceso de evolución humana. Por ello, resulta especialmente interesante poder buscar un posible precursor de la lateralidad manual humana en el mundo animal, y más específicamente en los primates no humanos debido a su proximidad filogenética con *Homo sapiens*. Sin embargo, la evolución de la lateralización ha sido y es un tema contemporáneo de debate. A pesar de la cantidad de estudios publicados en los últimos 25 años no existe ningún consenso dentro de la comunidad científica sobre este tema. Las principales controversias giran en torno a factores teóricos, metodológicos y ambientales. Con el diseño del presente estudio hemos intentado aportar más claridad al tema, abordando el estudio integral de la lateralidad manual en un grupo de chimpancés alojados en un ambiente intermedio, y utilizando una evaluación tanto de sus comportamientos espontáneos como inducidos. Por ello, a lo largo del presente capítulo haremos especial énfasis en la comparación de las dos fases de investigación (observacional y experimental), así como en el papel que las principales variables de estudio desempeñan sobre el patrón de lateralización de la muestra: rol de las extremidades, instrumentos, tipo de prensión, postura y variables organísmicas, principalmente.

Según nuestro conocimiento no existe ningún estudio exhaustivo que haya documentado sistemáticamente las preferencias manuales de la manera que nosotros lo hemos hecho. Desde nuestra opinión, y la de otros (Leca, Gunst, y Huffman, 2010), es necesario obtener la mayor cantidad de datos posibles desde diferentes aproximaciones metodológicas: (1) a través de amplios catálogos conductuales que recojan el comportamiento espontáneo de los individuos; (2) a través de estudios sistemáticos que evalúen la consistencia de las preferencias en comportamientos unimanuales y bimanuales; (3) en conductas que requieran diversos niveles de dificultad en su ejecución; y (4) utilizando estudios empíricos que mantengan una alta validez interna (experimentales) y externa (observacionales). Los cuatro puntos anteriormente mencionados son claramente recogidos en nuestro trabajo.

Finalmente, a la luz de los principios de lateralidad de McGrew y Marchant (1997a), durante la discusión fundamentalmente haremos incapié en la presencia o no de lateralización individual y grupal, así como en la evaluación de su intensidad y

direccionalidad, según las diferentes variables de estudio. Así, en cada uno de los apartados desarrollados indicaremos en cuál de las categorías propuestas de los autores nos encontramos: preferencia manual, especialización manual, especialización para la tarea o dominancia manual.

7.2. FASE OBSERVACIONAL

7.2.1. Resultados globales

De la gran cantidad de información registrada del comportamiento espontáneo durante la fase observacional, la mayor parte ha hecho referencia a comportamientos de tipo manual. Si bien *a priori* pensábamos que la frecuencia de comportamientos “podales” y “otros” también sería elevada, tras 33 meses de trabajo de campo su presencia ha sido inferior al 1% del total de ocurrencias. En el caso de los comportamientos manuales, la mayoría de las acciones han sido realizadas con una extremidad (acciones unimanuales), siendo consistente con otro tipo de trabajos de homóloga metodología³⁵⁵, tanto en individuos salvajes (Marchant y McGrew, 1996; McGrew y Marchant, 2001) como alojados en ambientes naturalizados (Llorente, Riba, Mosquera, Fabr e, y Feliu, 2009d; Mosquera, et al., 2007). En todos estos estudios – e incluyendo al nuestro – la media de acciones bimanuales se ha situado en torno al 12%³⁵⁶.

Aproximadamente un tercio del total de acciones realizadas por los sujetos han estado relacionadas con la alimentaci n, siendo unas pocas las conductas que acumulan la mayor a de ocurrencias. Esta misma pauta tambi n se ha observado en trabajos hom logos en libertad (Marchant y McGrew, 1996; McGrew y Marchant, 2001) y cautividad (Fletcher y Weghorst, 2005). No obstante, una de las diferencias de nuestro estudio con los citados es que en el an lisis hemos tenido en cuenta todas las conductas como ocurrencias. Por el contrario, en el resto de trabajos tan solo se han tenido en cuenta aquellas conductas m s frecuentes (p.e. las 15 m s frecuentes), desestimando el resto. Esta alta variabilidad de frecuencia de aparici n de las conductas del etograma puede hacer que nos planteemos cuestiones como:  hasta qu  punto es significativo discutir sobre la lateralidad en general si tan s lo unas pocas conductas son las que acaparan la totalidad de las ocurrencias?;  puede explicar esto el porqu  de las diferencias entre estudios?, o finalmente,  es realmente necesario utilizar etogramas tan amplios? A lo largo de la discusi n iremos profundizando en cada una de estas cuestiones.

³⁵⁵ Trabajos en los que se han evaluado las preferencias manuales a trav s de amplios etogramas de comportamientos espont neos.

³⁵⁶ Marchant y McGrew (1996): 13,82%; McGrew y Marchant (2001): 12,55%; Llorente et al. (2009c; datos de este estudio): 11,88%; Mosquera et al. (2007): 11%.

Ciertamente, y teniendo en cuenta este tipo de metodología observacional, las variables no pueden ser manipuladas y el comportamiento de los sujetos es impredecible e incontrolable. Sin embargo, una de las grandes ventajas – tanto en los ambientes salvajes como intermedios – es la validez ecológica del estudio. Los datos registrados son exhaustivos y reflejan el repertorio conductual completo de los individuos³⁵⁷. Esto, unido a un extenso registro temporal de estas conductas durante cuatro años, nos proporciona una representación fiable y válida del comportamiento de los sujetos. Por tanto, en el contexto de la lateralidad manual sería necesaria la utilización de estos amplios etogramas para poder ver no sólo para qué conductas están lateralizados, sino también para ver cuáles de ellas son las más importantes en el repertorio de los individuos y entender su relevancia en cuanto a la lateralización de éstos. En nuestro caso, las conductas más representativas han sido fundamentalmente aquellas relacionadas con la alimentación, conductas autodirigidas y aspectos posturales, siendo altamente coincidente con el presupuesto temporal de actividad de nuestra muestra de estudio (Armelles, et al., 2008).

Otra de las diferencias de nuestro estudio respecto a otros similares hace referencia a la tasa de actividad manual³⁵⁸. En nuestro caso ha sido de 1,52 ciclos/minuto, muy superior a la exhibida por los chimpancés salvajes (Marchant y McGrew, 1996 =0,68 ciclos/minuto; McGrew y Marchant, 2001= 0,69 ciclos/minuto) y por parte de nuestra propia muestra en un estudio anterior (Mosquera, et al., 2007=0,52 ciclos/minutos). Estas diferencias, sutiles pero relevantes, pueden haberse debido al refinamiento de la propia técnica de obtención y de análisis de datos. La grabación en vídeo de la totalidad de las sesiones y el posterior análisis detallado y minucioso – en muchas ocasiones clip a clip – podrían haber aumentado la tasa de actividad manual, ya que prácticamente no ha habido pérdida de información conductual. Las propias dificultades en el trabajo de campo en libertad, como las técnicas de lápiz y papel, podrían haber influido en la omisión de algunas conductas que al no registrarse disminuirían la tasa global de actividad manual. No obstante, y tal como analizaremos posteriormente, esta tasa no ha estado correlacionada ni con la dirección ni con la intensidad de las preferencias manuales, ni tampoco ha habido diferencias dependiendo de la preferencia manual de los individuos (diestros, zurdos o ambipreferentes). Por tanto, y a diferencia de lo que algunos autores han defendido

³⁵⁷ En nuestro caso, el repertorio de conductas indicadoras de lateralidad.

³⁵⁸ Tasa de actividad manual: total de ocurrencias/total minutos de observación.

(Palmer, 2002), ni el número de acciones manuales ni la tasa de actividad de un individuo influyen sobre la preferencia manual.

7.2.2. Comportamientos unimanuales espontáneos

7.2.2.1. Preferencias individuales

En el análisis conjunto (unimanual espontáneo) todos los individuos excepto uno están lateralizados, y la mayoría de ellos hacia la derecha. Para el resto de condiciones donde analizábamos el rol de la mano 2 la mayor parte de los individuos continuaban teniendo preferencias manuales significativas: “desocupada” y “conducta”: 9 lateralizados; y “soporte”: 10 lateralizados. Claramente, estos datos contrastan con los obtenidos en el resto de trabajos observacionales en libertad (Marchant y McGrew, 1996; McGrew y Marchant, 2001) y ambientes intermedios (Fletcher y Weghorst, 2005; Mosquera, et al., 2007). En ellos, la pauta global es la ambipreferencia, donde la mayor parte de los individuos no han presentado preferencias individuales significativas para el global de conductas. Este hecho puede hacernos plantear un par de cuestiones: ¿son los comportamientos unimanuales espontáneos realmente buenos indicadores de lateralidad? Y ¿por qué esta gran diferencia con el resto de estudios e incluso con estudios anteriores con la misma muestra?

Respecto a la primera de las cuestiones, consideramos que los comportamientos unimanuales no sólo son indicadores de lateralidad sino que son necesarios de evaluar para entender sus similitudes y diferencias con los de tipo bimanual. La lateralización manual es un proceso suficientemente complejo como para ser evaluado por un único tipo de ejecución (bimanual) y de tarea (tareas complejas). Las acciones unimanuales pueden servirnos de línea base o control a la hora de establecer comparaciones con las bimanuales y con las acciones complejas, y ver la relevancia real que tienen en el surgimiento y origen de la lateralidad manual. De hecho, si las acciones unimanuales no fueran buenas indicadoras de lateralidad manual, ¿qué explicaría el hecho empírico que nuestros individuos presente mayoritariamente preferencias significativas para este tipo de acciones? En relación a la segunda cuestión planteada, creemos que igual que en el caso de la tasa, las diferencias con el resto de estudios tiene su base en el refinamiento metodológico. La posibilidad de tener registrado en video aquello que el animal realmente ha hecho, y de poderlo analizar con total detenimiento las veces que sea necesario han incidido seguramente sobre la sensibilidad que este tipo de acciones unimanuales han tenido sobre los resultados. Por nuestra parte, consideramos que esta mejora metodológica explica en

gran parte los resultados. De otra manera, no tendría sentido que con la misma muestra de estudio (Riba, 2008) los resultados hubieran sido tan diferentes.

Sin embargo, y a pesar de la última argumentación que hemos propuesto cuando reanalizamos y comparamos los datos entre sí, para aquellos individuos que están presentes en ambos estudios vemos que realmente las diferencias no son tales, al menos en lo que respecta a los índices de lateralidad. Teniendo en cuenta a los 8 individuos que han podido ser evaluados en los dos estudios (Riba, 2008; y el actual), en ambos casos los índices de lateralidad han tenido un valor negativo³⁵⁹ y además no han presentado diferencias significativas entre ellos ($Z = -0,700$; $P = 0,484$). En lo que respecta a la intensidad de la lateralización las diferencias tampoco han sido estadísticamente significativas ($Z = -1,680$; $p = 0,093$), si bien se ha dado un ligero incremento en actual estudio en comparación al primero³⁶⁰. De esta comparación podemos sacar tres conclusiones adicionales a la argumentada sobre el refinamiento metodológico expuesta en el anterior apartado. La primera de ellas es que, dos años después de la primera evaluación, todo indica que los individuos se muestran consistentes en la dirección y en la intensidad de sus preferencias manuales, de la misma manera que algunos autores han argumentado para las acciones bimanuales (Hopkins, et al., 2001). La segunda, indicaría que el refinamiento metodológico tendría sus efectos en una mayor sensibilidad en la detección de la lateralización de un individuo, y no tanto en una mayor precisión en la medida de la direccionalidad e intensidad de las preferencias manuales. La tercera y última, sería que si bien el refinamiento metodológico puede ser una variable a tener en cuenta, también lo es - si cabe aún más - el tamaño de la muestra de uno y otro estudio. De hecho, aunque escasos, existen algunos trabajos en los que se intenta resaltar la extrema importancia que las propias diferencias interindividuales de una muestra tienen sobre la asimetría poblacional, así como sobre la dirección e intensidad de las preferencias muestrales (Llorente, 2008).

Otro aspecto a tener en cuenta y que comentamos al principio, es que el nivel de sensibilidad a la hora de detectar sujetos lateralizados es mayor en el análisis conjunto que en el realizado en las otras tres variables de control: mano 2 desocupada, mano 2 soporte y mano 2 conducta. De hecho, y de manera similar, Riba (2008) también observó que el análisis global era ligeramente más sensible a la hora de detectar individuos lateralizados que el resto de análisis donde se tenía en cuenta si la mano 2 estaba ocupada o desocupada.

³⁵⁹ HI Riba 2008= -0,054; HI Actual= -0,009.

³⁶⁰ ABSHI Riba 2008= 0,094; ABSHI Actual= 0,175.

Por desgracia, no existen otros trabajos de referencia donde de manera similar se haya evaluado este aspecto.

Pero si bien hasta ahora podríamos tener la impresión de que la lateralización de los individuos destaca por encima de la ambipreferencia, obtenemos una sensación contraria a través del análisis Binomial de las preferencias de cada individuo para cada una de las conductas del etograma. De hecho, mediante este análisis el 68,30% de los casos han sido tests no significativos (individuos que se mostraban ambipreferentes para una conducta determinada). El patrón de ambipreferencia también se detecta en la media de conductas lateralizadas por individuos (6,43; teniendo en cuenta que se han evaluado 46). No obstante, de los casos lateralizados la mayoría ha sido diestros, aunque tan solo representan un 20% de los casos. Estos datos pueden sugerirnos dos ideas: la primera, es que los individuos realmente no presentan una preferencia clara por el uso de una de las manos (ambipreferencia real); la segunda, que dado el extenso etograma utilizado no todas las conductas son realmente sensibles a la hora de detectar asimetrías, y por la propia complejidad inherente a cada una de las tareas, un individuo no tiene porqué requerir una especialización en el uso de la mano (ambipreferencia ficticia). Estas dos ideas no son nuevas y ya se han ido recogiendo en la literatura en diversos trabajos (Fagot y Vauclair, 1991; Marchant y McGrew, 1996). Pero si bien en el segundo aspecto –**la ambipreferencia ficticia**– la primera sensación es que no todas las conductas son buenas indicadoras de lateralidad, o incluso que no es útil utilizar cualquier medida para evaluar las preferencias manuales, también podemos plantearnos otros aspectos. Principalmente, el hecho de que las categorías conductuales más lateralizadas son además aquellas con una mayor ocurrencia. A modo de ejemplo, la conducta de “comer” ha sido la más frecuente (30,27% de las ocurrencias) y a su vez ha sido la que ha presentado más sujetos lateralizados (n=10). Esta misma pauta se observa con la mayoría de conductas más frecuentes: fregarse, cambio de postura-reajuste postural, rascarse, escarbar o hurgar, entre otras. En definitiva, lo que queremos resaltar es que esta ambipreferencia podría ser más ficticia que real; es decir, que si hipotéticamente hubiéramos podido tener el mismo número de ocurrencias para los 52 comportamientos evaluados, seguramente la pauta de ambipreferencia no hubiera resultado igual. Este factor también podría explicar porqué a pesar que de la mayoría de conductas (67%) han presentado sujetos lateralizados, la media de sujetos lateralizados por conducta ha sido muy baja (2,9).

Sin embargo, de nuevo podemos plantearnos una nueva cuestión a raíz de los dos comentarios anteriores: ¿resulta más importante la preferencia de un individuo en una determinada conducta (preferencia manual) o lo es más el cómo globalmente un individuo utiliza preferentemente sus manos en un conjunto de conductas (especialización manual)? En palabras de McGrew y Marchant (2001), el segundo caso (especialización manual) sería mucho más relevante en relación al estudio de la génesis de la lateralización manual en el ser humano y supondría un nivel superior de lateralización que el de la mera preferencia manual en una tarea específica.

Volviendo a nuestro estudio en particular: ¿es más significativa la ambipreferencia global observada en el análisis binomial de individuos por conductas o es más significativa la pauta global de lateralización de los sujetos a través de todas las conductas? Desde nuestro punto de vista sería más importante el segundo caso, si bien teniendo en cuenta que ciertos comportamientos más frecuentes son los que finalmente tienen más peso a la hora de explicar la lateralización de un individuo. En otras palabras: si bien la mayor parte de la muestra está lateralizada, lo está sobre todo gracias a que existen unas pocas conductas (unas 10-15) más frecuentes en los repertorios comportamentales de los individuos que pesan más sobre el resultado final.

Aunque *a posteriori* podría preocuparnos la validez de estos datos a raíz del peso de la frecuencia de una conducta sobre el resultado final, desde nuestro punto de vista la validez sería total. Sobre todo porque nos referiríamos a una validez ecológica. Un individuo hace más algo porque en un ambiente determinado necesita hacerlo más. Por tanto, si ese algo más frecuente acaba teniendo más peso sobre la lateralización global del individuo no es banal, sino que adquiere si cabe una mayor relevancia en el sentido que aquellas conductas más frecuentes en los presupuestos de actividad de un determinado individuo o grupo podrían ser las más importantes de lateralizar. O en otras palabras: sería más adaptativo especializarse para una tarea frecuente en mi repertorio, que especializarse en una tarea poco frecuente en mi repertorio conductual. Si bien la complejidad de la tarea, la postura, la instrumentalidad, etc., pueden ser factores que incidan sobre la especialización manual, también lo sería la propia relevancia etoecológica de una conducta en el repertorio conductual de un individuo, grupo o especie. Por ello, tanto el estudio comparado de una misma especie en diferentes hábitats (libertad *vs* cautividad) como desde diversas aproximaciones metodológicas (observacional *vs* experimental) deberían ayudar a entender el contexto evolutivo en el que se produjo la emergencia de la lateralización.

En el análisis del test Binomial de individuos por conductas teniendo en cuenta los diferentes roles que puede llevar a cabo la mano 2 (desocupada, soporte o conducta), los resultados son coincidentes con los expuestos anteriormente. Con la “mano 2 desocupada”, el 56,44% de los casos Binomiales han sido no significativos. No se han encontrado diferencias entre el número de casos lateralizados y no lateralizados, aunque de los lateralizados la mayoría han sido diestros (25%). “Comer” sigue siendo la conducta que presenta un mayor número de sujetos lateralizados. Con la “mano 2 soporte”, el 68,98% han sido tests no significativos, encontrándose una diferencia entre casos lateralizados y no lateralizados y entre casos diestros y zurdos. Con la “mano 2 conducta”, el 72% de los casos han resultado no significativos. En definitiva, lo que observamos es que el rol que lleva a cabo la mano 2 no parece tener ningún efecto destacado sobre el número de conductas lateralizadas o sobre la pauta de ambipreferencia, siendo consistente con lo que ya habían comentado otros autores (Riba, 2008).

De nuevo, la pauta de ambipreferencia y los porcentajes de casos diestros y zurdos también son similares en el análisis a través de la evaluación utilizando el etograma molar de “clase de conducta”. Si bien con este etograma se ha podido aplicar la prueba Binomial en casi el doble de los casos que con el etograma normal (más molecular) (87% *vs* 44%), la pauta de ambipreferencia se sitúa igualmente en un nivel superior al 60%. Este hecho, nos sugeriría que si bien anteriormente hemos hablado de una “ambipreferencia ficticia”, según la “clase de conducta” esta ambipreferencia sería real.

Otro aspecto a tratar es el que hace referencia a la **direccionalidad** e **intensidad** de la lateralización según el etograma utilizado o las variables analizadas. En relación al **etograma** (etograma general *vs* clase de conducta) no se encuentran diferencias en la direccionalidad, aunque sí en la intensidad donde en clase de conducta es más elevada. En cuanto a las **variables** analizadas (análisis conjunto *vs* rol de la mano 2) los resultados varían dependiendo del etograma evaluado.

En primer lugar, mediante el etograma general, no se han detectado diferencias entre las 4 condiciones de “unimanual espontáneo” (conjunto, desocupado, soporte y conducta), ni en la dirección ni en la intensidad. Es decir, las variaciones que se pueden encontrar entre el análisis conjunto y el resto de casos de la mano 2 no difieren lo suficiente como para ser estadísticamente significativas. Quizá la única variable que difiere más con el resto sea la de “mano 2 conducta”. De hecho, ésta es la única que correlaciona negativamente en su HI

con conjunto, desocupada y soporte, y la única que no correlaciona en su intensidad con ninguna de las otras tres.

En segundo lugar, mediante el etograma “clase de conducta”, tampoco se han detectado diferencias en la dirección pero sí en la intensidad: las diferencias se han encontrado entre desocupado y conducta (mayor en desocupado) y entre soporte y conducta (mayor en soporte). Es decir, la intensidad de las preferencias es mayor cuando la mano 2 está desocupada que cuando lleva a cabo otra acción, y también es mayor cuando está realizando soporte postural que cuando lleva a cabo otra acción.

¿Qué reflexiones nos sugieren los resultados anteriores? Primero, el etograma molar parecería ser más sensible a la hora de detectar la intensidad de la lateralización, ya que agrupa en unas pocas categorías las respuestas de un individuo en diversas conductas. Segundo, vemos que la variable “rol que desempeña la mano 2”, si bien no influye sobre la dirección lateral de la preferencia, sí que lo hace sobre la intensidad de ésta (aunque tan sólo en el etograma “clase de conducta”). Es decir, aquellas acciones que lleva a cabo un individuo cuando la mano 2 está libre o realizando soporte postural tienden a estar más lateralizadas que cuando a la vez el individuo realiza otra acción con la segunda mano. Si bien estos datos son en parte esperables, no deja de ser interesante recalcar que la influencia es sobre todo en la intensidad independientemente de la direccionalidad de la preferencia. Y además, que a pesar de esta influencia puntual, globalmente el peso que tiene el rol de la mano 2 sobre la dirección e intensidad de las preferencias de un individuo es muy escaso, tal como otros autores ya habían apuntado (Riba, 2008).

Una vez llegados a este punto, y viendo las similitudes entre el uso del etograma general y del etograma “clase de conducta”, así como entre la evaluación global y las evaluaciones según el rol de la mano 2, nos planteamos las siguientes cuestiones: ¿Hace falta un etograma tan exhaustivo? ¿Es necesaria una metodología tan compleja donde se tenga en cuenta los diferentes roles que puede llevar a cabo la mano 2? Y en caso negativo o afirmativo, ¿cuáles son las ventajas e inconvenientes de cada opción?

En relación a la primera pregunta, nuestra opinión es que una vez analizados e interpretados los datos, no sería necesaria tanta exhaustividad a la hora de evaluar las preferencias individuales. Teniendo en cuenta que son unas pocas las conductas que más ocurren quizá sería más conveniente o bien trabajar al nivel de molaridad que hemos adoptado en “clase de conducta” o bien reducir el nº de conductas presentes en un

etograma menos molar que el que hemos utilizado. La gran ventaja de un catálogo conductual molar es la simplicidad de uso y por tanto el aumento de manejabilidad y fiabilidad de los datos. No obstante, quizá la pérdida de especificidad de algunas conductas no sería recomendable. Una de las grandes ventajas de etogramas más exhaustivos es la posibilidad de recoger cualquier aspecto del comportamiento de un individuo susceptible de estar lateralizado. Por el contrario, la construcción de instrumentos de observación de este tipo, y la manejabilidad del instrumento requieren de un entrenamiento previo muy intenso. Además, en la fase de análisis de datos se multiplica exponencialmente el número de tests y pruebas estadísticas a realizar, sin aportar quizá información realmente significativa y relevante. Entonces, ¿por qué hemos adoptado una aproximación metodológica más compleja? Básicamente por dos razones. La primera por buscar la comparación con otros trabajos en libertad y cautividad que han trabajado igualmente con amplios repertorios de comportamiento espontáneo. La segunda, porque creemos que este tipo de herramientas son mucho más precisas a la hora de detectar la significación o falta de significación de las preferencias manuales. Realmente podemos no sólo saber si un determinado individuo o grupo muestra una preferencia manual, sino su relevancia etoecológica dentro del presupuesto de actividad, y en último término plantearnos la pregunta acerca de cuáles pudieron ser los comportamientos que dentro de la historia evolutiva de la especie tuvieron más relevancia a la hora de ser lateralizados.

Por último, queremos comentar que el no haber podido detectar diferencias en la expresión de la lateralidad manual en ninguna de las variables asociadas a la muestra ha sido seguramente debido a que el tamaño de la muestra es pequeño y por tanto la potencia estadística escasa. Es decir, no afirmamos que no exista una posible influencia de la edad, el sexo o la humanización de los individuos sobre la lateralidad, aunque en nuestra muestra de estudio sea así. Tal como detallaremos al final de este capítulo, sí que parece ser que tanto la edad, como sobre todo el sexo podrían ser variables a tener en cuenta en la lateralización de los primates no humanos y humanos.

7.2.2.2. Preferencias poblacionales

Una de los principales resultados negativos de nuestro estudio ha sido la imposibilidad de detectar asimetrías poblacionales generalizadas para las conductas unimanuales espontáneas. Por una parte, este hecho contrasta con el elevado número de sujetos

lateralizados. Es decir, si bien la mayoría de la muestra está significativamente lateralizada, no se ha encontrado una preferencia grupal hacia una dirección en “unimanual espontáneo”. Por otra parte, está en consonancia con la mayoría de estudios centrados en comportamientos unimanuales en los que se detectan asimetrías individuales pero no grupales (Papademetriou, et al., 2005). Esta ausencia de preferencias poblacionales podría atribuirse a dos factores, que de nuevo nos enlazan con los términos de ambipreferencia real o ficticia (en este caso a nivel poblacional). En primer lugar, al disponer de una muestra pequeña, la potencia estadística para detectar asimetrías grupales significativas es mucho más débil. En segundo lugar, e independientemente del tamaño de la muestra, es posible que las acciones unimanuales fomenten la lateralización a nivel individual, pero no a nivel grupal. Es decir, generarían un nivel básico de lateralización (preferencia manual o especialización manual) más que un nivel elevado de lateralización (dominancia manual), según la nomenclatura de McGrew y Marchant (2001). Aunque también, derivada de esta idea, podría ser que aun siendo buenas indicadores de lateralidad, fueran menos sensibles a hacerlo. Es decir, necesitarían una mayor muestra para poder detectar asimetrías grupales, mientras que otro tipo de medidas (como las bimanuales) serían más sensibles, detectando asimetrías grupales incluso con muestras pequeñas.

No obstante, han existido unos pocos casos en los que se han detectado asimetrías poblacionales. Comportamientos como “conducta dirigida al entorno”, “manipulación de objetos” o “coger”, entre otros, están entre los que presentan más casos de lateralización grupal. De hecho, estos resultados serían consistentes con los encontrados por Aruguete y colaboradores (1992) con chimpancés cautivos. En aquellos individuos, como en los nuestros, se detectó una preferencia diestra para la conducta de “inspeccionar objetos inanimados del entorno”. En nuestro caso, esta asimetría grupal de “conducta dirigida al entorno” es consistente a través de diversas de las variables de estudio y también va asociada a las variables “manipulación de no precisión”, “sentado” y “terrestre”. Si bien es difícil encontrar una explicación de porqué esta conducta está lateralizada hacia la derecha, es una acción que correlaciona positivamente con la conducta de “contacto social” en cuanto a direccionalidad y con “cambio de postura” en cuanto a intensidad. También, la lateralización grupal de comportamientos simples como estos, tanto en nuestro caso como en el de Aruguete, contradicen la asunción de Fagot y Vauclair (1991) de que tan solo para comportamientos novedosos y complejos pueden detectarse asimetrías poblacionales. Sin embargo, y a nuestro modo de ver, a pesar de esta dominancia lateral puntual, en la

muestra no existe un claro patrón de preferencias grupales para las acciones unimanuales espontáneas.

7.2.2.3. Tipo de prensión y manipulación

La mitad de las respuestas se han llevado a cabo sin necesitar ningún tipo de prensión. De hecho, tan solo en el 11% de los casos la acción iba asociada a una prensión de precisión. Parece que este hecho no está influyendo sobre el número de sujetos lateralizados, si bien es cierto que la prensión (sea del tipo que sea) hace aumentar el nº de sujetos con preferencias individuales. De hecho no se han detectado diferencias en la dirección de la preferencia aunque sí en la intensidad. La prensión de precisión es la que genera una mayor intensidad en la lateralización, aunque las diferencias tan sólo son significativas cuando la comparamos con las acciones sin prensión. Esta intensidad siempre es mayor en los diestros y zurdos que en los ambipreferentes, independientemente de cuál sea el tipo de manipulación; pero no se da entre diestros y zurdos. Esto nos diría que lo que causa una mayor intensidad en la lateralización es el propio hecho de estar lateralizado independientemente de hacia qué dirección. Lo interesante es que si bien la prensión de precisión genera una mayor intensidad de la lateralización, lo más relevante es el hecho de que realizar cualquier tipo de prensión (implique o no precisión) genera una lateralización más intensa que el hecho de llevar a cabo una conducta manual que no la implique.

En este caso de nuevo la “conducta dirigida al entorno” presenta una asimetría grupal diestra asociada a la prensión de no precisión. Sin embargo, para el resto de tipos de manipulación no se ha detectado ninguna asimetría poblacional. De hecho, se estarían reafirmando dos ideas. La primera que a nivel global no se detectan asimetrías grupales en los comportamientos unimanuales espontáneos, ni aun yendo asociados a tipos de manipulación compleja como la prensión de precisión. Y la segunda, que la manipulación de precisión no tiene influencia sobre la direccionalidad de las preferencias, sino tan sólo sobre su intensidad, tal como anteriormente ya se ha comentado. Estos resultados no son consistentes con los de otros autores que han encontrado una relación entre prensión de precisión y uso de la mano derecha, además de asimetrías poblacionales diestras para este tipo de manipulación (Hopkins, et al., 2005c). No obstante, se ha tratado de acciones experimentales y no espontáneas como en nuestro caso.

En la única conducta en la que se ha podido evaluar el efecto real del tipo de manipulación ha sido en “comer”. De nuevo, los resultados han sido consistentes mostrando que el efecto se produce sobre la intensidad, aunque no sobre la dirección. Curiosamente, tanto la “prensión de precisión” como la “manipulación sin prensión” tienen intensidades mayores que la de no precisión, no encontrándose además diferencias entre ellas. Nos surge la cuestión de por qué esto puede ser así en unas variables *a priori* tan diferentes. Seguramente, la propia amplitud de la acción de alimentarse – tal como la entendemos aquí, de manera espontánea – de diferentes alimentos con diferentes características ha podido ocasionar este tipo de resultados. No obstante, desde nuestro punto de vista lo interesante sería el hecho de detectar que entre otras, la prensión de precisión aumenta la intensidad de la lateralización independientemente de la direccionalidad. Posteriormente, veremos las similitudes de este tipo de alimentación con la evaluación experimental a través de *simple reaching*.

7.2.2.4. Tipo de postura

Del total de acciones unimanuales, en tres cuartas partes se han realizado con una postura sentado, es decir, de manera estática. Seguidamente, la postura cuadrúpeda ha supuesto dos de cada diez. Indirectamente, lo que observamos es que en la mayoría de ocasiones los individuos realizaban sus acciones sin ir asociadas a una locomoción. Ambas posturas han sido las que han generado un mayor número de sujetos lateralizados. Desafortunadamente, no encontramos estudios con chimpancés donde se haya estudiado la asociación existente entre postura y acciones manuales espontáneas (Fletcher y Weghorst, 2005; Marchant y McGrew, 1996; McGrew y Marchant, 2001; Mosquera, et al., 2007). En la mayoría de casos en los que se ha querido estudiar la variable postural, se ha recurrido a formar determinadas posturas no naturales como el bipedismo. Por tanto, hasta el día de hoy se ha obviado la relevancia etoecológica de la postura sobre la preferencia manual.

Independientemente del número de individuos lateralizados, no hemos detectado diferencias en la direccionalidad ni la intensidad para las tres principales posturas estudiadas. No obstante, se han detectado unos patrones de asociación positiva entre las posturas de sentado y mano izquierda, y entre cuadrúpedo y ambipreferencia, así como una asociación negativa entre sentado y ambipreferencia, y cuadrúpedo y mano izquierda. Es decir, aunque vemos que la postura adoptada por los individuos tiene una relación con

la mano que se utiliza, estas asociaciones son significativas aunque no realmente intensas, y además en ningún caso están asociadas al uso de la mano derecha. Ciertamente, quizá tan sólo posturas como el bipedismo sean las que tengan una influencia clara sobre el uso preferente diestro (Hopkins, 1993), aunque en nuestro caso este tipo de postura apenas haya alcanzado ni el 2% de los casos.

En la única conducta que se han podido evaluar las diferentes posturas (rascarse) no se han detectado diferencias ni en la dirección ni en la intensidad, siendo consistente con los resultados posturales globales que también recalcan esta falta de influencia. No obstante, este hecho puede plantearnos dos cuestiones: ¿no hay diferencias reales entre las posturas o es que se trata de posturas que van asociadas a una conducta (rascarse) que *a priori* tiene pocos requerimientos cognitivos? Respecto a la primera pregunta, ciertamente creemos que ninguna de las tres posturas estudiadas tiene un efecto real sobre la lateralización, ya que en ninguno de los contrastes estadísticos aplicados se ha podido detectar tal efecto. No afirmamos que la funcionalidad entre las dos principales posturas sea exacta. De hecho, los valores del índice de lateralidad de “sentado” correlacionan positiva y significativamente con los de “unimanual conjunta”, “manipulación de no precisión”, “manipulación de precisión”, “arbóreo”, “terrestre” y “no-instrumental”. Sin embargo, los valores de “cuadrúpedo” no tienen ninguna correlación con ningún otro valor. Por otra parte, si bien en principio “rascarse” no requiere grandes requerimientos cognitivos, es junto con otras conductas autodirigidas, un claro indicador de estrés. Algunos autores además han encontrado un procesamiento asimétrico del sistema nervioso central para este tipo de comportamientos – independientemente de la postura –, asociado no sólo a la conducta de “rascarse” sino también a la de “fregarse” (Hopkins, et al., 2006). Sin embargo, aunque en nuestro caso se han detectado claras preferencias individuales para este tipo de comportamientos no hemos detectado un patrón tan claro como el que comentan estos autores.

Recapitulando, creemos que tal como ya han comentado otros autores, la clara influencia de la postura sobre la preferencia manual va asociada mayormente a reajustes posturales que exigen un mayor equilibrio por parte del individuo (p.e. bipedismo) y no tanto a otras posturas simples que acompañan de manera habitual al repertorio conductual de los individuos, bien sea en libertad o en cautiverio.

7.2.2.5. Zona donde se lleva a cabo la acción

De las acciones unimanuales, 8 de cada 10 se ha llevado a cabo en una zona terrestre. En el ambiente terrestre encontramos un mayor porcentaje de sujetos lateralizados que en el ambiente arbóreo, situándose en ambos casos en un porcentaje superior al 64%. No obstante, no se han encontrado diferencias significativas en la dirección y en la intensidad entre ambos tipos de ambiente. Tampoco se han detectado diferencias de estos valores con los globales; es decir, es una variable que tiene poco peso o influencia porque se diferencia poco de lo que generalmente hacen. En las 7 conductas que han podido ser evaluadas en ambas zonas tampoco se han detectado diferencias en la direccionalidad. Esta poca influencia quizá sea debida a que realmente, aunque las llamemos arbóreo/estructuras, la mayoría de ocasiones en que ocupan estas estructuras se trata de estructuras horizontales (Armelle, et al., 2008; Feijoo, Mosquera, Llorente, Riba, y Rodríguez-Rodríguez, 2010; Feliu y Veà, 2006) [torres con base] y no tanto una estructura vertical similar a lo que podría ser un árbol, donde la inestabilidad postural sería mayor. Es decir, de alguna manera el propio diseño de las instalaciones ha hecho que los animales no hayan tenido oportunidades reales de desarrollar actividades en un ambiente homólogo al arbóreo. La arborealidad se ha propuesto como una de las posibles variables a la hora de explicar las diferencias encontradas entre libertad y cautividad. Algunos han hipotetizado que el grado de lateralización tendría que ser mayor al encontrarse en un ambiente tridimensional y con unos mayores requerimientos posturales (Marchant y McGrew, 1996). Pero, independientemente del efecto real del diseño “arbóreo” de nuestras instalaciones, los datos son consistentes con el resto de estudios que han tenido en cuenta esta variable de terrestre/arbóreo. En ningún caso, ni en libertad (McGrew y Marchant, 2001) ni en ambientes intermedios naturalizados (Fletcher y Weghorst, 2005) se ha podido detectar un efecto significativo. Es decir, teniendo en cuenta nuestros resultados y los obtenidos anteriormente por otros autores, la zona en la que los individuos lleven a cabo sus acciones parece tener un efecto nulo sobre su patrón de lateralización.

7.2.2.6. Conductas instrumentales

La mayor parte de las acciones unimanuales no han ido asociadas al uso de instrumentos. Las instrumentales tan solo han supuesto el 4% del total. A pesar del pequeño porcentaje que representan, uno de los aspectos más significativos de nuestro estudio es que ha sido la

primera vez que se ha podido evaluar de qué manera la instrumentalidad de las acciones incide sobre el patrón de lateralidad espontáneo de los chimpancés.

Las acciones no instrumentales tienen un mayor número de sujetos lateralizados (64% *vs* 50%). Es posible que esta diferencia entre ambas pueda deberse a que el número de acciones es más elevado en las no instrumentales y que por tanto haya aumentado la sensibilidad a la hora de detectar las preferencias individuales. El efecto corregido del tamaño de la muestra, visto a través del índice de lateralidad, indica que las acciones instrumentales tienen una mayor asimetría diestra que las no instrumentales, aunque las diferencias no hayan sido tan grandes como para detectar una significación estadística. No obstante, donde sí hemos detectado unas claras diferencias entre ambas acciones ha sido en la intensidad de la lateralización. Conforme a lo esperado, las acciones instrumentales provocan una lateralización más intensa que las no instrumentales (Ott, Elepfandt, y Niemitz, 2005), siendo la intensidad más del doble en las primeras que en las segundas. También, la intensidad de la lateralización instrumental es significativamente mayor que la global, es decir, con el patrón de lateralidad teniendo en cuenta todas las variables conjuntamente. Esto significaría que la instrumentalidad podría ser una de las variables que tiene cierto peso a la hora de influir sobre la preferencia manual global de la muestra de estudio.

De nuevo, desgraciadamente no podemos comparar nuestros datos con otros estudios observacionales, ya que como anteriormente hemos comentado, esta es la primera ocasión en la que de manera específica se evalúa la influencia del uso de instrumentos sobre las asimetrías manuales espontáneas en chimpancés. En las pocas ocasiones en las que directamente se ha evaluado esta influencia ha sido a través de estudios de corte experimental que posteriormente comentaremos cuando discutamos nuestros resultados experimentales.

Por otra parte, hemos podido observar una asociación entre la instrumentalidad de la acción y la mano utilizada. Así, hemos detectado una activación entre “instrumental + mano derecha”, y entre “no instrumental + ambipreferente”. Igualmente, hemos detectado un patrón de inhibición entre “no instrumental + mano derecha” e “instrumental + ambipreferente”. Es decir, la instrumentalidad no solo incide fortaleciendo la intensidad de la lateralización, sino que también fomenta el uso de la mano derecha, aunque en nuestro caso no hayamos podido detectar aparte diferencias significativas en los valores del índice

de lateralidad de ambas variables, ni tampoco hayamos detectado ninguna asimetría poblacional. Estos resultados serían consistentes con aquellos trabajos que afirman que existe un predominio del uso de la mano derecha en ciertas acciones instrumentales llevadas a cabo por chimpancés salvajes (Boesch, 1991; Humle y Matsuzawa, 2009). Al mismo tiempo, e independientemente de la direccionalidad, reforzaría la idea de que a mayor complejidad de la tarea (entendiendo la conducta instrumental como una acción más compleja desde un punto de vista cognitivo y manipulativo), mayor intensidad en la lateralización (Lilak y Phillips, 2008; Ott, et al., 2005). Teniendo en cuenta además el escaso tamaño de nuestra muestra, los resultados adquieren más importancia si cabe.

Desgraciadamente, en este caso no se ha podido evaluar la influencia de la instrumentalidad en una misma conducta por no disponer de datos suficientes. Posteriormente, comentaremos las similitudes y semejanzas de las conductas instrumentales observacionales *versus* las experimentales en *tube task*.

7.2.2.7. Consistencia de las preferencias manuales

En los comportamientos unimanuales espontáneos el porcentaje medio de consistencia de las preferencias ha sido elevado, cercano al 70%. Esto es interesante ya que son muchas las variables estudiadas (n=11). De manera general podemos afirmar que son pocos los casos en los que los individuos cambian de dirección en la preferencia. Por tanto, independientemente de la manipulación, la postura, la zona o la instrumentalidad, los individuos adquieren una direccionalidad constante en sus preferencias. Sin embargo, esto no quiere decir que la direccionalidad de la preferencia de un individuo para el total de conductas evaluadas sea siempre el mismo, sino que globalmente (teniendo en cuenta aquello que hace a través de todas las conductas analizadas) e independientemente de las variables estudiadas (manipulación, postura, zona e instrumentos) sus preferencias son consistentes. Específicamente, dentro del etograma, las preferencias de un individuo para una determinada tarea y para otra pueden oscilar. Es decir, puedo ser diestro para comer, ambipreferente para manipular objetos y zurdo para reajustar mi postura, aunque globalmente teniendo en cuenta la totalidad de mis acciones a través de todo mi repertorio conductual sea significativamente diestro manual.

De hecho, y enlazando con el punto anterior, han sido muy pocas las correlaciones significativas encontradas entre las diferentes conductas del etograma (17 para dirección y 9 para intensidad), por lo que sería esperable que dadas las diferencias entre conductas (en complejidad, características visuoespaciales, biomecánica, precisión, etc.) la dirección de las preferencias podrían fluctuar de una tarea a otra. Este concepto no es nuevo, y explicaría la variabilidad de resultados en relación a la dirección de las preferencias documentados en la literatura, tanto para humanos (Oldfield, 1971; Provins y Magliaro, 1993; Williams, 1991) como para primates no humanos (Marchant y McGrew, 1991; McGrew y Marchant, 1997a; Papademetriou, et al., 2005). En definitiva, más que indicarnos una falta de consenso, según nuestra visión reforzaría la idea de que la lateralidad manual es un rasgo multidimensional y no unidimensional (Wesley, et al., 2002). Por ello, a través de la observación natural de diversas actividades espontáneas podemos obtener una caracterización más detallada y precisa de la lateralidad manual de los individuos, así como de su fluctuación natural entre tareas (Bryden, Roy, y Spence, 2007). Por ello, si en humanos está bien documentado que tanto diestros como zurdos utilizan sus manos no preferentes para llevar a cabo un gran abanico de tareas (Hartlage y Gage, 1997; Hildreth, 1948; Steenhuis y Bryden, 1999), ¿por qué nos sorprende que los chimpancés lo hagan de la misma manera? O, ¿por qué cuando observamos esta variabilidad en las preferencias manuales a través de tareas lo atribuimos a una falta de lateralización o si cabe a un nivel de lateralización inferior al del ser humano (McGrew y Marchant, 1997a)? En primer lugar, desde nuestro punto de vista, no sería más que otra similitud entre ambas especies obtenida a partir de evaluaciones observacionales, y en absoluto una evidencia de ausencia de lateralidad manual en chimpancés. En segundo lugar, reforzaría la idea – ya defendida para humanos – de que lo importante es la intensidad/grado de lateralización más que la mera direccionalidad (Christman, 1995; Niebauer, Christman, Reid, y Garvey, 2004).

Finalmente, cuando analizamos las preferencias individuales según la funcionalidad de la mano 2 (desocupada, soporte y conducta), en la mayor parte de los casos las preferencias se muestran consistentes con el análisis conjunto y entre los diferentes roles de la mano 2. Los cambios de dirección en las preferencias entre alguna de estas 4 condiciones de estudio son escasas, y en la mayoría de los casos cuando se producen implican un cambio de estar lateralizado a ambipreferencia, más que un cambio real de dirección.

7.2.3. Comportamientos bimanuales espontáneos

La mayor parte de conductas bimanuales espontáneas han sido de realizadas con las extremidades superiores, siendo menos del 1% las que han sido realizadas con las inferiores. La mayoría han sido acciones de tipo coordinado (2/3), es decir que ninguna de las extremidades adquiriría un rol dominante sobre la otra, mientras que tan solo 1/3 han sido de tipo complementario (indicadoras de preferencia manual).

A nivel de individuos lateralizados, la mayor parte (n=10) ha mostrado preferencias significativas. Son algunos sujetos menos que en las acciones unimanuales espontáneas. Posiblemente se deba a que el número de acciones registradas ha sido menor. No obstante, resulta interesante que de los 10 lateralizados, 9 son diestros y tan solo 1 es zurdo. También, en este caso y a pesar que el número de lateralizados es menor que en unimanual, se ha podido detectar de manera claramente significativa una preferencia diestra a nivel poblacional. Desde nuestro punto de vista, este es uno de los resultados más significativos de todo nuestro proyecto. Por una parte, a pesar de la escasez de la muestra (tanto en lo que respecta al número de individuos como en lo que respecta al total de ocurrencias analizadas), se ha detectado una clara preferencia diestra a nivel grupal. Por otra parte, este resultado no viene más que a confirmar lo que otros estudios en cautividad y libertad habían encontrado para diversos comportamientos bimanuales espontáneos (Byrne y Byrne, 1991) y experimentales (Hopkins y Rabinowitz, 1997; Hopkins, et al., 2007b; Spinozzi y Truppa, 2002) en diversas especies de primates no humanos. Quizá, al tratarse de un comportamiento espontáneo y en un ambiente naturalizado, adquiere más relevancia para entender los condicionantes ambientales naturales que pudieron influir sobre la evolución de la dominancia manual.

Tan sólo 7 comportamientos han acumulado más del 80% del total de ocurrencias bimanuales espontáneas: comer, manipular objetos, coger, ascender, espulgamiento, auto-espulgamiento y recolectar alimento; y en tan solo 28 de las 53 conductas incluidas en el etograma se ha registrado alguna ocurrencia. Las conductas bimanuales más relevantes han sido aquellas relacionadas con la alimentación, remarcando de nuevo la relevancia etoecológica de este tipo de comportamientos en los presupuestos temporales de los individuos, y siendo consistente con los datos encontrados en las acciones unimanuales.

Menos de la mitad de los individuos se han mantenido consistentes en sus preferencias en acciones espontáneas (entre unimanual y bimanual). De hecho, hemos detectado diferencias entre unimanual y bimanual tanto para dirección como para intensidad, evidenciando una ausencia de correlación entre ambos tipos de acciones. Las únicas correlaciones existentes para bimanual espontáneo han sido con *simple reaching* (unimanual experimental) a nivel de dirección pero no de intensidad. Y en su comparación con las acciones bimanuales experimentales (*tube task*), la correlación es nula tanto para dirección como para intensidad. Es decir, si bien en ambas acciones se utilizan las dos extremidades, el grado y direccionalidad de las preferencias que generan es diferente.

Conforme a lo esperado, hemos encontrado que la dirección y la intensidad de las tareas manuales espontáneas varían significativamente dependiendo del número de extremidades que intervienen en la tarea. Las conductas bimanuales no sólo han favorecido unas preferencias manuales más intensas, sino que también más diestras. Recientemente, en un interesante trabajo con gorilas cautivos se compararon las acciones unimanuales y bimanuales relacionadas con la alimentación, encontrándose el mismo patrón de resultados que en nuestro caso (Meguerditchian, Calcutt, Lonsdorf, Ross, y Hopkins, 2010): en las tareas unimanuales no se pudieron detectar asimetrías poblacionales, mientras que en las bimanuales indicaron que los gorilas eran diestros a nivel poblacional; en cuanto a la intensidad, también fue mayor en las bimanuales que las unimanuales.

Estos resultados también son consistentes con recientes estudios realizados con monos dorados [*Rhinopithecus roxellana*] de China (Zhao, Gao, y Li, 2010) para la conducta de acicalamiento bimanual. En este trabajo, tanto la dirección como el grado de las preferencias fueron mayores en las acciones bimanuales que en las unimanuales. La única diferencia fue detectar una especialización hemisférica derecha para las acciones bimanuales, igual que en otras especies de primates como monos de Brazza (Schweitzer, et al., 2007) u orangutanes (Hopkins, et al., 2003b). Mientras, en muchas otras especies esta asimetría hemisférica ha sido izquierda: *Cebus apella* (Spinozzi, et al., 1998); *Papio anubis* (Vauclair, et al., 2005); y *Pan troglodytes* (Hopkins, 1995; Hopkins, et al., 2003a; Hopkins, et al., 2007c).

7.2.4. Comportamientos no manuales

Tan solo unos pocos estudios han investigado otras asimetrías funcionales no manuales en primates no humanos. Éstos, han evidenciado la presencia de asimetrías en el uso de las extremidades inferiores (Hopkins y de Waal, 1995; Marchant y McGrew, 1996), ojos (Hook-Costigan y Rogers, 1995; Rogers, Ward, y Stafford, 1994), utilización de la boca (Bennett, Ward, Milliken, y Stafford, 1995; Hook-Costigan y Rogers, 1998), rotación (Dodson, et al., 1992; Westergaard y Suomi, 1996c), de la misma manera que sucede en humanos.

En algunas especies de primates también se han detectado fuertes preferencias zurdas en el uso de la cola prensil en comportamientos tróficos [*Ateles geoffroyi* (Laska, 1998)], si bien en otro tipo de acciones relacionadas con el descanso (*tail posture*) las preferencias encontradas han sido de tipo individual (Laska y Tutsch, 2000). De manera similar, la trompa de los elefantes también presenta una asimetría en las acciones manipulativas similar a la de los monos araña (Haakonsson y Semple, 2009; Martin y Niemitz, 2003), reforzando de nuevo el interés de no centrarse exclusivamente en el estudio de las acciones que implican el uso de las manos.

En el caso de los humanos, se ha evidenciado una preferencia a girar la cabeza hacia la derecha durante las últimas semanas de gestación y durante los primeros seis meses tras el nacimiento (Ververs, de Vries, van Geijn, y Hopkins, 1994). Éste se considera uno de los primeros ejemplos de asimetría funcional que podría tener una influencia en el posterior desarrollo de las preferencias motoras y perceptuales incrementando la orientación visual hacia el lado derecho y generando una asimetría en la actividad neuromotora de las manos (Konishi, Mikawa, y Suzuki, 1986; Michel, 1981). De hecho, asimetrías no manuales como el giro de la cabeza durante el beso están claramente relacionadas con la preferencia manual y podal (Ocklenburg y Güntürkün, 2009).

Sin embargo, en nuestro caso han sido muy pocos los comportamientos no manuales indicadores de lateralidad que hemos podido registrar. Menos del 1% del total de ocurrencias registradas en el estudio han correspondido a este tipo de conductas, limitando las conclusiones a las que podemos llegar. Además de las 6 conductas incluidas, tan solo se han podido registrar 4, y 2 de ellas han sido realizadas tan solo por 1 sujeto. De los 7 individuos que han podido ser incluidos en el análisis tan solo 3 han estado lateralizados, y

no se han detectado asimetrías poblacionales. Es posible que este hecho se deba a que el catálogo conductual referente a este ámbito del comportamiento no fuera lo suficientemente exhaustivo o preciso, por lo que recomendamos una importante revisión del mismo para posteriores estudios.

El segundo ámbito de conductas no manuales estudiadas ha sido el referente a las extremidades inferiores. En los humanos, aproximadamente el 80% de la población es diestra a nivel podal (Porac y Coren, 1981). Según algunos autores, las preferencias podales son unas buenas indicadores de la lateralización cerebral, e incluso mejores que las preferencias manuales (Bryden, Roy, McManus, y Bulman-Fleming, 1997; Elias y Bryden, 1999), al estar menos sujetas a presiones culturales contra la zurdera (Calvert y Bishop, 1998). En los primates no humanos, son pocos los trabajos específicos sobre el tema. Sin embargo, recientes trabajos han evidenciado la existencia de una lateralización en el uso de los pies en monos del viejo mundo [*Rhinopithecus roxellana*] (Zhao, et al., 2008b).

Pero de nuevo, en nuestro caso, menos del 1% de las acciones registradas han sido realizadas con las extremidades inferiores. En seis de los individuos no se ha podido registrar un mínimo de ocurrencias necesarias para ser incorporados al análisis, limitando de nuevo el establecimiento de unas conclusiones sólidas para este tipo de comportamientos. De los 8 individuos incluidos en el análisis tan solo 2 han presentado preferencias en el uso de sus pies. Quizá lo interesante es que a pesar del escaso número de ocurrencias y de los pocos individuos analizados se ha detectado una asimetría poblacional diestra al borde de la significación. Así, sería consistente con la idea de que estas asimetrías son buenas indicadores de lateralidad, siendo un reflejo una asimetría central de la organización motora de la misma manera que sucede en humanos (Ocklenburg y Güntürkün, 2009).

En definitiva, hubiera sido muy interesante poder realizar más observaciones de este tipo o plantear estudios experimentales para poder evaluar este tipo de lateralidad tan poco estudiada. No obstante, debido a la escasez de nuestro tamaño muestral todos estos datos tendrían que ser tomados con cautela.

7.2.5. Patrón de lateralidad en contextos sociales e individuales

Históricamente, se ha asumido que los factores ambientales (y sociales) pueden ser cruciales a la hora de comprender la falta de consenso en los estudios sobre lateralidad manual en primates. En nuestro caso, uno de nuestros objetivos ha sido evaluar la influencia que el contexto social tiene sobre la expresión de la lateralidad manual. Es decir, ¿cambia un individuo el grado o la dirección de sus preferencias cuando realiza acciones manuales de manera individual o social? En caso de que fuera diferente indicaría que la variable contexto social tiene un peso sobre la lateralización, de la misma manera que algunos han teorizado – más que argumentado empíricamente - que los individuos humanizados [sometidos a un contexto social humano] tienen una patrón de lateralidad manual diferente al de los chimpancés no humanizados [salvajes] (McGrew y Marchant, 1997a).

En nuestro caso, la mayor parte de respuestas (93%) se ha producido en contextos individuales. En este tipo de individuos que están en proceso de resocialización y que no han tenido una historia vital previa “normal” de individuos socializados es habitual esta gran cantidad de comportamientos en ausencia de otros miembros del grupo (Armelles, et al., 2008). En cuanto a la influencia del contexto social, no se han detectado diferencias en la dirección ni la intensidad de la lateralidad entre contextos sociales y no sociales. Por tanto, el ambiente social no tendría un efecto inmediato sobre la dirección ni el grado de las preferencias de los individuos.

7.3. FASE EXPERIMENTAL

7.3.1. Experimento 1: *tube task*

Los resultados obtenidos en el primer experimento nos permiten afirmar que la muestra de estudio presenta unas claras y fuertes preferencias manuales a nivel individual para la tarea. Hay una mayoría de individuos diestros respecto a los zurdos, aunque no se han revelado asimetrías significativas a nivel poblacional, excepto para dos de los tests (test 2 y test 3). No obstante, aunque no se haya encontrado una significación estadística - y, por tanto, no podamos hablar de asimetría poblacional para la tarea- consideramos más importante que el 100% está lateralizado y que una gran mayoría (con un ratio de 5:2) sea diestra. De esta forma, se refuerza la idea de Hopkins y colaboradores en la que afirman que los chimpancés son preferentemente diestros para la tarea bimanual coordinada de *tube task* (Hopkins, 1995; Hopkins, et al., 2004). Los individuos de la muestra fueron testados en cuatro ocasiones, al igual que en estudios similares (Hopkins, et al., 2001; Llorente, et al., 2010), y de la misma manera la consistencia en el uso de la mano se ha mantenido constante a lo largo de las diferentes sesiones, mostrando además una alta correlación entre los cuatro test entre sí, y entre la primera y la segunda mitad del estudio. Esta consistencia en el tiempo de la lateralización manual sugiere que la medida obtenida a través de *tube* es estable, habiéndose detectado correlaciones en períodos de 6 años (Wesley, et al., 2002). Sin embargo, nosotros sí que hemos detectado una falta de consistencia en la dirección de las preferencias entre la fase test y re-test. Un año después de la primera evaluación se detectaron cambios en la dirección de las preferencias en algunos individuos. De hecho, si bien hay individuos que se mantienen constantes en sus preferencias, otros cambian. En nuestro caso, atribuimos estos cambios a procesos de maduración ontogenética (Ward, et al., 1990), ya que el individuo con una mayor variabilidad entre test y re-test ha sido el individuo más joven. Pero si bien la dirección ha sido más sensible al paso del tiempo, no ha sucedido lo mismo con la intensidad de las preferencias, donde las diferencias entre los dos periodos no son significativas y donde la variabilidad interindividual es mucho menor. Este hecho puede sugerirnos de nuevo la mayor importancia de la intensidad – y no de la dirección – en la lateralización de las acciones motoras (Christman, 2001).

En la figura 157 puede verse el índice de lateralidad obtenido en nuestro estudio en comparación con otros llevados a cabo con chimpancés evaluando la misma tarea. En la figura 158 puede verse la comparación del índice de lateralidad de nuestro estudio con otros llevados a cabo con diferentes especies de primates. Como vemos, aunque no hayamos encontrado una significación clara a nivel poblacional - seguramente porque hemos trabajado con una muestra pequeña- el resultado de nuestro índice es el mayor de todos los estudios llevados a cabo hasta ahora. Estas evidencias colectivas sobre *tube task* en chimpancés de distintas colonias a la de Yerkes – y por primera vez de un grupo de investigación distinto del de Hopkins y en un ambiente de tipo intermedio y naturalizado- indican una buena validez externa de este tipo de resultados. Así, los datos obtenidos para *tube task* probablemente sugieran un rasgo específico para la especie. De nuevo, esta idea se ve claramente reforzada por recientes trabajos con chimpancés alojados en ambientes naturalizados, en los que teniendo en cuenta una muestra total de 114 individuos (los 14 de nuestro estudio y otros 100 alojados en el Centro de Recuperación de *Chimfunshi*) se detecta una preferencia diestra a nivel poblacional para esta tarea (Llorente, et al., 2009c; Llorente, et al., 2010). No obstante, sería necesaria una investigación adicional con chimpancés en libertad, evaluando tareas que tengan requerimientos motores similares a los de *tube task* (Hopkins, et al., 2003a).

En relación a los valores del índice de lateralidad, no se han encontrado diferencias según sea el lugar de nacimiento de los individuos, el grupo al que pertenecen o la clase de edad. Tan sólo el sexo parece indicar una diferencia entre machos y hembras en la expresión de la lateralidad manual, siendo las hembras zurdas y los machos diestros. De todas formas, teniendo en cuenta la diferencia de individuos de uno y otro grupo, esta información debería ser tomada con cautela en nuestro caso, aunque de nuevo aumentando el tamaño de la muestra para la misma tarea y en el mismo tipo de ambientes, las diferencias entre sexos son evidentes y significativas (Llorente, et al., 2009c; Llorente, et al., 2010).

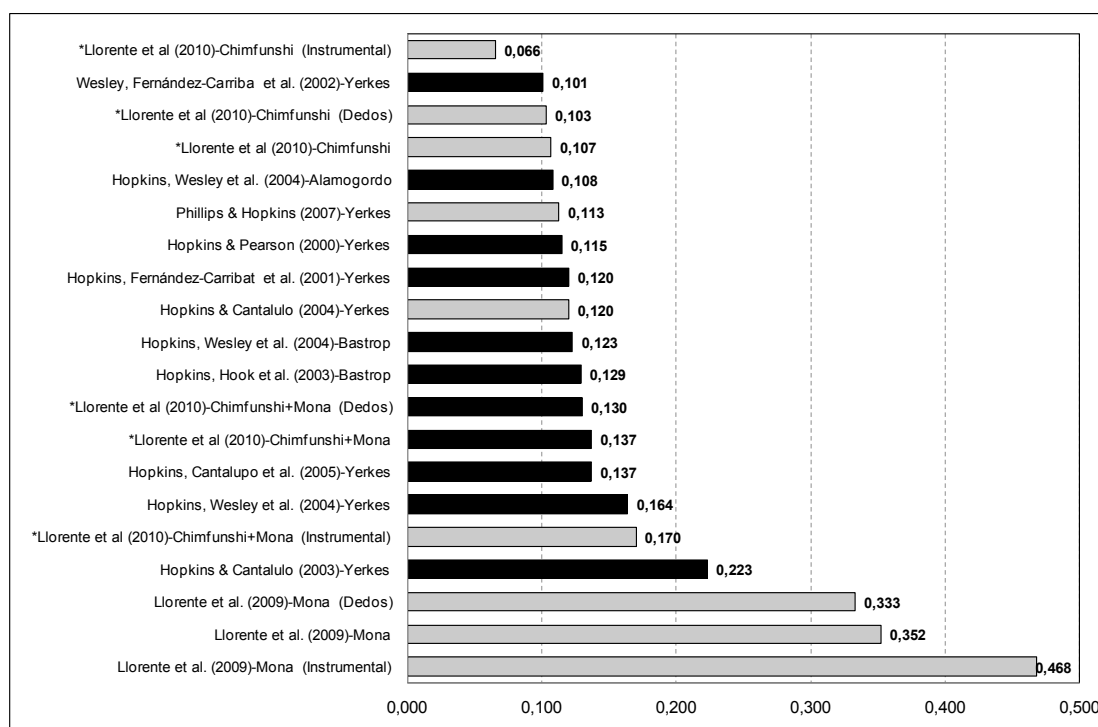
La intensidad de la lateralización para esta tarea es bastante elevada, tal como vimos en el apartado de resultados. Esto nos podría estar indicando que *tube task* es una tarea que provoca una fuerte lateralización en los individuos, sea hacia la dirección que sea, como ya han argumentado otros autores (Blois-Heulin, et al., 2006; Hopkins, et al., 2003a). La necesidad de coordinar ambas manos para llevar a cabo una tarea produce un incremento en el número de individuos y en la fuerza de la lateralización de los chimpancés de nuestra muestra. Este efecto también se ha documentado en otras especies de primates como

Cercocebus torquatus torquatus (Blois-Heulin, et al., 2006), *Cebus apella* (Lilak y Phillips, 2008; Spinozzi, et al., 1998; Spinozzi y Truppa, 1999a), *Cercopithecus neglectus* (Schweitzer, et al., 2007; Trouillard y Blois-Heulin, 2005), *Cercopithecus aethiops* (Harrison y Byrne, 2000) así como en *Pan troglodytes* (Colell, et al., 1995b).

El sexo, el lugar de nacimiento y la edad de los individuos no han influido en la intensidad de la lateralización. La preferencia manual de los sujetos (diestra o zurda) tampoco parece estar influyendo, y por ello zurdos y diestros presentan una fuerza en su lateralización similar. De esta manera, y tal como se ha informado en otros trabajos, el historial de crianza y procedencia de los individuos (libertad *versus* cautividad) parece no tener influencia en la expresión de la lateralidad manual (Hopkins, et al., 2004; Llorente, et al., 2010), hecho que se diferencia de las tesis de otros autores que defienden que la lateralización tan sólo se da en individuos humanizados (McGrew y Marchant, 1997a; Palmer, 2002). Parece confirmarse, pues, que la lateralización manual es un rasgo inherente y endógeno para los chimpancés (Hopkins, 1994, 1995; McGrew y Marchant, 1992), al menos para este tipo de comportamientos bimanuales.

Las únicas diferencias notables en el grado de lateralización las encontramos en el grupo al que pertenecen los individuos. Así, mientras que el grupo B (grupo familiar) es el más lateralizado, el grupo C (grupo de llegadas) es el menos lateralizado. Por ello, consideramos importante hacer un seguimiento especial a estos nuevos individuos llegados al centro para poder evaluar si su estancia en el centro a lo largo del tiempo pudiera influir en la expresión de su lateralidad manual, o dicho de otra manera, si el propio proceso de rehabilitación, resocialización y adquisición de pautas de comportamiento propias de la especie pudiera implicar también una nueva forma de expresión lateral.

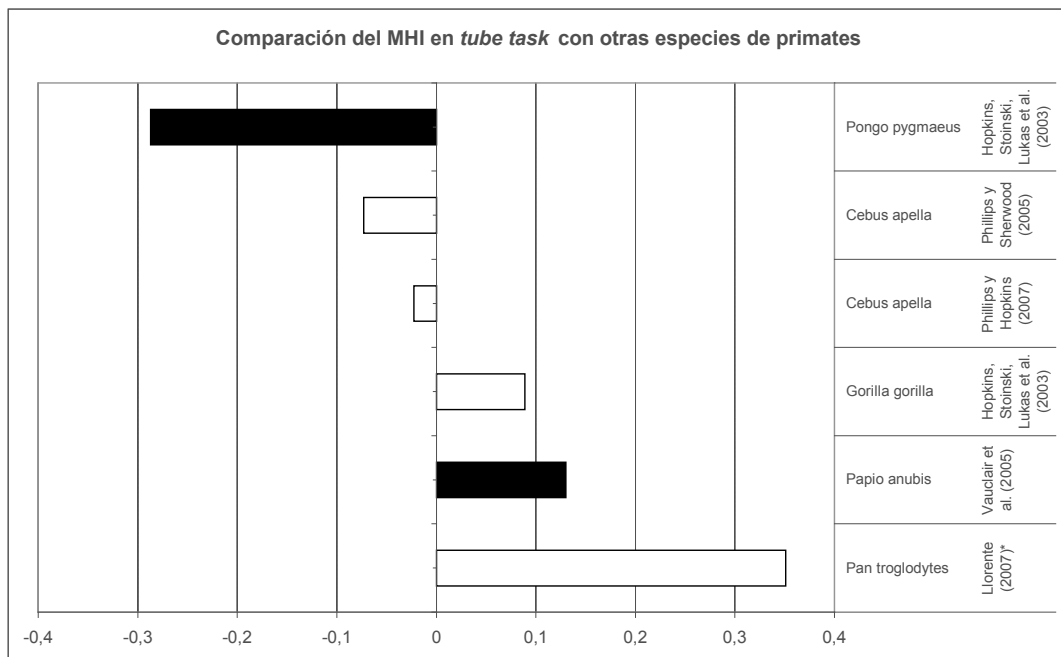
Figura 157: Comparación de los valores de MHI del presente estudio con otros llevados a cabo en chimpancés en la *tube task*.
Nota: El asterisco (*) indica el presente estudio.



En relación a las técnicas de extracción no se han encontrado diferencias entre el índice de lateralidad para técnicas digitales e instrumentales. Sí que hemos detectado que de manera específica el dedo 2 fomenta el uso de la mano derecha, el resto de dedos fomentan la mano izquierda y el uso de instrumentos parece no tener influencia sobre la preferencia manual, seguramente porque tanto diestros como zurdos hacen uso de esta técnica. Mientras que esta preferencia por el dedo índice coincide con otros estudios en chimpancés (Hopkins, 1995) y otras especies de primates (Schweitzer, et al., 2007; Spinozzi, et al., 2007), ésta es la primera vez que se evalúa la técnica de extracción instrumental en *tube task*. Esta preferencia en las acciones bimanuales por los movimientos distales de dedos y manos podría estar teniendo un efecto sobre la expresión de la lateralidad manual. Tal como argumentan algunos autores (Brinkman y Kuypers, 1973; Hopkins, 1995), los movimientos distales requieren un mayor uso del hemisferio contralateral, hecho que podría explicar nuestros resultados positivos. A diferencia del resto de trabajos con esta misma tarea, los chimpancés de nuestra muestra sí han optado por utilizar también el pulgar para extraer el alimento del tubo, aunque otros dedos como el anular prácticamente no se utilizan.

Una de las principales diferencias de nuestro estudio respecto al resto de trabajos con *tube task* en chimpancés es la posibilidad que han tenido los sujetos de utilizar instrumentos para la extracción. Quizá, y teniendo en cuenta que el uso de instrumentos requiere de una complejidad adicional al simple uso de uno de los dedos, nuestros resultados se hayan visto favorecidos y por ello hayamos obtenido unos valores elevados en los índices de lateralidad (dirección e intensidad). Consideramos que resulta positivo ofrecer la posibilidad a los animales de desarrollar de manera voluntaria comportamientos propios de su especie, sobre todo en ambientes intermedios como el de nuestra muestra, reforzando así la idea de que la lateralización manual es inherente a los chimpancés. Este hecho tendría una enorme importancia a efectos de evolución humana, pudiendo sugerir que la especialización hemisférica para las habilidades motoras podría remontarse a hace 6 o 7 millones de años, con la divergencia entre *Pan* y *Homo* (Hopkins, 2006a).

Figura 158: Valores del MHI en *tube task* para diversos estudios con otras especies de primates. **Nota:** Las columnas en negro indican asimetría a nivel poblacional. El asterisco (*) indica el presente estudio.



Comparación uso de instrumentos: experimental *versus* observacional

Tal como hemos comentado anteriormente, resulta especialmente interesante poder comparar la pauta de comportamiento instrumental llevada a cabo durante la fase observacional y durante la experimental. A pesar de la gran diferencia en el porcentaje de uso de instrumentos entre una fase y otra (donde de manera significativa se realizan más acciones instrumentales durante *tube task*), no se han detectado diferencias significativas ni en la dirección ni en la intensidad de las preferencias. Es decir, si bien la tarea bimanual instrumental incita una mayor direccionalidad diestra y una mayor intensidad de la lateralización que en las acciones espontáneas instrumentales unimanuales, estas diferencias no son significativas. De esta manera vemos que la influencia del uso de los instrumentos sobre la lateralidad es consistente a través de ambas metodologías, si bien tal como esperábamos el experimento favorece un mayor porcentaje de acciones instrumentales.

Comparación de las acciones bimanuales: experimental *versus* observacional

Resulta especialmente interesante la comparación de las acciones bimanuales a través de diferentes condiciones de estudio (experimental y observacional). Esto tiene importancia a la hora de saber si cuando hablamos de “bimanual” es generalizable a todas las acciones bimanuales, o si por el contrario existen características singulares para cada tarea bimanual. En nuestro caso, se ha detectado el mismo patrón entre ambos comportamientos bimanuales. Es decir, no hemos encontrado diferencias en la dirección pero sí en la intensidad. La *tube task* genera una intensidad de la lateralización mayor que las acciones bimanuales espontáneas. Sin embargo, ambas tareas fomentan un uso similar de la mano derecha, aunque en el caso de las acciones espontáneas sea claramente diestra a nivel poblacional. Este hecho nos sugeriría que si bien ambas acciones bimanuales son buenas indicadoras de lateralización, existen diferencias entre ambas. Es decir, los requerimientos motores y de procesamiento neuronal serían diferentes teniendo como consecuencia que una genere un mayor grado de lateralización (experimental), mientras que otra una lateralización más diestra (espontánea). De manera similar, recientemente, Meguerditchian y colaboradores (2010) compararon la lateralización para *tube task* y para una tarea bimanual espontánea (*bimanual feeding*), obteniendo unos resultados similares a los nuestros.

Para la tarea bimanual espontánea detectaron una asimetría poblacional diestra, y ésta asimetría era mayor que para *tube task* espontáneo. Es decir, si bien similares, las especificidades propias a cada acción bimanual deben ser tomadas en consideración. Según el punto de vista de algunos autores (Meguerditchian, et al., 2010) – al que nosotros nos sumamos – existe cierta confusión y un uso inconsistente de las palabras y de las definiciones operativas de “acciones bimanuales coordinadas” y “acciones bimanuales complejas”. En primer lugar, cuando se habla de “acciones bimanuales coordinadas” nos referimos a una actividad manual que implica un uso asimétrico y coordinado de las manos, donde una desempeña un rol activo (dominante) y otra un rol subordinado. Este tipo de acciones no sería comparable a las “acciones bimanuales complejas” como el *nut-cracking*, donde a pesar de que ambas manos puede ser utilizadas de manera secuencial, éstas no tienen porqué interactuar directamente.

7.3.2. Experimento 2: *simple reaching*

La mayoría de sujetos han mostrado preferencias manuales de manera significativa (85,71%) en la tarea de *simple reaching*. Este porcentaje es muy similar al objetivo en otros estudios similares para la misma conducta (Colell, et al., 1995a). Sin embargo, la distribución entre individuos diestros, zurdos y ambidiestros varía según estudios.

Tabla 196: Comparación de los valores de MHI del presente estudio con otros llevados a cabo en chimpancés en *simple reaching*. **Nota:** El asterisco (*) indica el presente estudio.

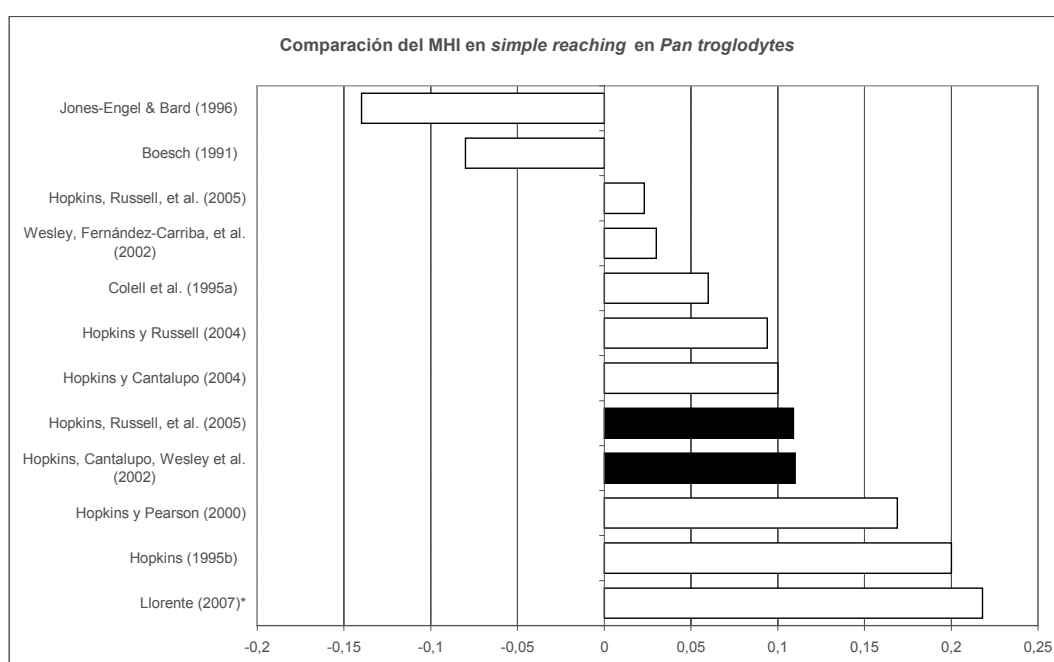
Estudio	Colonia	MHI	N	Poblacional
Llorente et al. (2009a)*	Fundación Mona	0,218	14	r
Hopkins (1995b)	Yerkes	0,200	51	r
Hopkins y Pearson (2000)	Yerkes	0,169	187	r
Hopkins, Cantalupo, Wesley et al. (2002)	Yerkes	0,110	140	R
Hopkins, Russell, et al. (2005)	Yerkes	0,109	147	R
Hopkins y Cantalupo (2004)	Yerkes	0,100	66	r
Hopkins y Russell (2004)	Yerkes	0,094	113	r
Colell et al. (1995a)	Zoo Bcn	0,060	31	r
Wesley, Fernández-Carriba, et al. (2002)	Yerkes	0,030	105	r
Hopkins, Russell, et al. (2005)	Bastrop	0,023	135	r
Boesch (1991)	Tai	-0,080	20	l
Jones-Engel & Bard (1996)	Tuxedo	-0,140	13	l

Nota: N: número de sujetos en la muestra de estudio; r: preferencia diestra no significativa a nivel poblacional; l: preferencia zurda no significativa a nivel poblacional; R: preferencia diestra a nivel poblacional. El asterisco indica los datos para el presente estudio.

Este tipo de conductas se ha caracterizado por algunos autores como una tarea de bajo nivel (Fagot y Vauclair, 1991). Por ello, se esperaría que las preferencias manuales obtenidas bajo este tipo de tareas fueran débiles y presentasen una distribución simétrica entre individuos diestros y zurdos, no reflejando realmente la lateralidad manual de los sujetos. Sin embargo, en nuestra muestra los sujetos que no presentan preferencias manuales son escasos, siguiendo la misma pauta que ya observamos en los comportamientos unimanuales espontáneos. Aquí, tan sólo 2 sujetos (14,29%) no han presentado preferencias manuales, mientras que el resto (85,71%) han estado lateralizados: 9 hacia la derecha (64,29%) y 3 hacia la izquierda (21,43%). De esta manera, si bien la sensibilidad de este tipo de tareas para detectar la preferencia manual de los sujetos no es tan elevada como en otras, y puede estar más influenciada por variables de tipo postural o ambiental, creemos que no debe descartarse como sistema de evaluación de la lateralidad

manual de los sujetos, de la misma manera que tampoco descartamos las conductas unimanuales espontáneas. No obstante, sí pensamos que debería tomarse como tarea de evaluación complementaria y no única a otras más complejas, tal como defienden algunos autores (McGrew y Marchant, 1997a; Palmer, 2002).

Figura 159: Comparación de los valores de MHI del presente estudio con otros llevados a cabo en chimpancés en *simple reaching*. **Nota:** Las columnas en negro indican asimetría a nivel poblacional. El asterisco (*) indica el presente estudio.



Resulta interesante considerar que mientras que en el presente trabajo la mayor parte de la muestra está lateralizada, en recientes estudios con parte de la misma muestra los sujetos no están lateralizados para conductas similares como *take* o *eat* (Mosquera, et al., 2007; Riba, Llorente, Mosquera, y Feliu, 2009c). En el primer caso, tan sólo 1 individuo mostró preferencias significativas (10% de la muestra) por la mano derecha, mientras que en el segundo caso 2 individuos mostraron preferencias significativas (20% de la muestra), uno hacia la derecha y otro hacia la izquierda. Tal y como vemos, entre el 80-90% de la muestra se mostró ambipreferente. Una posible explicación sería que mientras que en el presente estudio los ítems a recoger eran de pequeño tamaño y forzaban una mayor precisión en la prensión, en el segundo estudio no se tuvo en cuenta la morfología manual adoptada ni el

tamaño del ítem recogido, que en la mayoría de casos no requería precisión en la prensión. Es por ello que pudiendo comparar los resultados en una misma muestra podemos decir que la prensión de precisión (dedo índice + dedo pulgar) puede tener mucha más influencia de la que *a priori* se pudiera pensar sobre la expresión de la lateralidad manual. Aunque algunos autores han sugerido que la lateralidad manual está restringida para los individuos en cautividad como consecuencia de la humanización de las muestras, en nuestro caso hemos podido ver que el factor metodológico y de control de variables parece explicar mucho mejor las diferencias, en comparación con la propia humanización, estando de esta manera en concordancia con lo expresado por otros investigadores (Hopkins y Cantalupo, 2005).

Tabla 197: Comparación de resultados en los sujetos de Fundación Mona para diferentes conductas que implican recogida simple de ítems. **Nota:** El asterisco (*) indica el presente estudio.

Estudio	Llorente et al (2009a)* <i>Simple reaching</i>	Mosquera et al. (2007) <i>Eat</i>	Mosquera et al. (2007) <i>Take</i>
Porcentaje de individuos lateralizados	86%	20%	10%
Media del <i>handedness index</i>	0,218	-0,058	0,021
Media del <i>handedness index</i> absoluto	0,462	0,1587	0,1095
Tipo de morfología mayoritaria	Precisión	No precisión	No precisión
Tamaño de los ítems	Pequeño	Medio-grande	Medio-grande
Número de individuos evaluados	14	10	10

Autores como Napier (1961) han argumentado que los chimpancés no tienen la capacidad de realizar una auténtica prensión de precisión. Sin embargo, otros investigadores actuales han documentado no sólo la gran variedad de morfologías de prensión que pueden llevar a cabo los chimpancés y otros primates, sino que también pueden presentar prensión de precisión a la hora de recoger ítems de pequeño tamaño (Escobar, 1995; Jones-Engel y Bard, 1996; Spinozzi, et al., 2004). En nuestro caso, hemos podido documentar que los chimpancés son capaces de realizar una prensión de precisión entre el dedo índice y el pulgar, mayoritariamente, y que ésta parece tener una influencia determinante en la expresión de la lateralidad manual. Si bien no todos los individuos son capaces de realizar una prensión perfecta de yema contra yema (sí los individuos jóvenes), la eficacia de este tipo de prensión parece indiscutible. A modo de ejemplo, Hopkins y Russell (2004)

evaluaron la relación existente entre preferencia manual, precisión manual y morfología de la prensión en una tarea de recuperación de alimento con 113 chimpancés. Los resultados mostraron que los sujetos realizaban menos errores con la mano derecha que con la izquierda, siendo esta pauta mucho más pronunciada entre los sujetos diestros y ambipreferentes.

Nuestros resultados son consistentes con otros en relación al tipo mayoritario de prensión utilizada, la índice-pulgar (Hopkins, et al., 2002; Hopkins, et al., 2005c). Uno de los efectos que ha podido tener realizar la evaluación en un ambiente naturalizado (con hierba, tierra y otro tipo de vegetación) es la posibilidad de que las demandas motoras para la tarea se hayan visto incrementadas, forzando así la elección de una acción de mayor precisión para ganar en eficiencia durante la recolección. De modo similar, Hopkins, Russell y otros (2005c) han encontrado diferencias en la preferencia por la prensión utilizada entre individuos alojados en ambientes con substrato natural y aquellos otros alojados en suelos de cemento. Adicionalmente, aparte de provocar una mayor lateralización, el uso de una prensión de precisión induce un mayor uso de la mano derecha que de la izquierda, tal como muestra nuestro estudio y otros (Hopkins, et al., 2005c).

De nuevo, parece ser que los grupos musculares implicados en las acciones motoras finas están controlados predominantemente por el hemisferio contralateral (Kuypers, 1985). Algunos autores han sugerido que en los humanos el hemisferio izquierdo es más eficiente en el ajuste de la fuerza muscular implicada en los movimientos finos y de precisión (Elliott y Chua, 1996), aspecto que concuerda con nuestros resultados.

Por último, queremos comentar que, como ya han argumentado otros estudios, la variable postural influye sobre la expresión de la lateralización (Colell, et al., 1995a; Harrison y Byrne, 2000; Hopkins, 1993; Olson, et al., 1990). En nuestro caso, mientras que las posturas “cuadrúpeda” y “estirada+bípeda” incitan al uso de la mano derecha, la “sentada” favorece el uso de la mano izquierda, y en el caso de las acciones llevadas a cabo de manera “cuadrúpeda”, se ha detectado una asimetría diestra a nivel poblacional.

Comparación de prensión de precisión: experimental *versus* observacional

De nuevo, resulta interesante comparar si durante la prensión de precisión se encuentran diferencias entre la situación experimental y la observacional. En nuestro caso, la condición de experimentación no tiene un efecto sobre la dirección ni la intensidad. Es decir, tanto el *simple reaching* como la prensión de precisión adoptaba para realizar diversas acciones espontáneas generan una direccionalidad e intensidad similar, siendo una variable menos sensible a cambios metodológicos en comparación con la bimanualidad o la instrumentalidad, donde claramente se ve afectada la intensidad.

7.4. DISCUSIÓN GLOBAL DE LOS RESULTADOS

Una vez comparados los resultados referentes a la fase observacional y espontánea, vemos una serie de puntos en común y de notables diferencias entre las principales condiciones de evaluación de la lateralidad manual: unimanual espontáneo (UES), bimanual espontáneo (BES), unimanual experimental (UEX) y bimanual experimental (BEX). Igualmente, durante el presente apartado discutiremos el papel de algunas de las variables más relevantes sobre la lateralización: instrumentos, prensión, edad, sexo, postura y humanización de las muestras, entre otros.

Por una parte, respecto al número de **individuos lateralizados**, *tube task* (bimanual experimental) ha sido la tarea que ha generado un mayor número absoluto de sujetos lateralizados, y un mayor número de sujetos diestros. Globalmente, tanto durante la fase observacional como en la experimental la mayor parte de la muestra ha presentado preferencias laterales de manera significativa. Este hecho nos sugiere que todas las condiciones de estudio han sido sensibles a la hora de detectar preferencias individuales, tanto si nos referimos a acciones unimanuales o bimanuales como si nos referimos a contextos experimentales u observacionales. Este abordaje completo e integral nos ha ayudado a aumentar la validez ecológica (fase observacional) y la validez interna (fase experimental).

Respecto a la **dirección** de las preferencias no se han detectado diferencias entre las 4 condiciones de estudio. Tan solo las acciones bimanuales espontáneas han sido significativamente más diestras que las unimanuales espontáneas. Es decir, en el comportamiento espontáneo de los individuos la única variable que tiene un efecto real sobre la dirección de la preferencia es el número de extremidades implicadas en la acción. Sin embargo, sí que se han detectado diferencias en la **intensidad** entre las 4 condiciones de estudio, siendo la mayor para BEX, seguido de UEX, BES y UES. Estas diferencias entre dirección y sensibilidad para las 4 condiciones de estudio nos sugerirían que la intensidad es más sensible al cambio que la dirección. En relación a este tema, numerosos autores (Chapelain, et al., 2006; Lilak y Phillips, 2008) han manifestado que las tareas que requieren acciones complejas, o un cierto nivel de capacidad y concentración, tales como *tube task* o las tareas instrumentales, producen unas mayores asimetrías en las preferencias manuales a nivel poblacional que las tareas cotidianas o de tipo simple como *simple reaching*.

En nuestro caso, para ninguna de las dos tareas experimentales se han revelado preferencias poblacionales específicas. En cambio, si comparamos las preferencias manuales en *tube* y en *reach* podemos observar que tanto el grado de preferencia diestra como la fuerza de esta preferencia son superiores en la primera tarea.

Así pues, se estaría confirmando en parte el hecho de que las tareas de precisión incrementan la preferencia manual, o más bien, serían más sensibles a la hora de detectarla. Además, confirmaría la teoría de que el efecto real de una tarea es más evidente sobre la intensidad de la lateralización que sobre la dirección de la preferencia (Colell, et al., 1995b; Trouillard y Blois-Heulin, 2005), siendo consistente con los datos documentados en humanos (Healey, et al., 1986). Sea como fuere, la distinción entre el número de extremidades implicadas en una acción es uno de los puntos clave a la hora de evaluar la lateralidad manual. Como ejemplo, vale aludir al hecho de que a pesar de las diferencias encontradas entre chimpancés cautivos y salvajes, éstas desaparecen cuando lo que examinamos son tareas bimanuales, donde en ambos ambientes se han encontrado preferencias diestras a nivel poblacional.

Desde un punto de vista evolutivo se han propuesto diversos modelos que inciden en la relevancia de las **acciones bimanuales**. Un ejemplo es el Modelo de *Frame/Contents* aplicado a la manufactura y uso de instrumentos líticos (Guiard, 1987; Uomini, 2008). Desde este punto de vista, mientras que la definición tradicional de lateralidad manual se habría centrado en las acciones de tipo unimanual, las acciones que desde un punto de vista arqueológico tienen relevancia son en su gran mayoría de tipo bimanual (Uomini, 2009). Las evidencias encontradas acerca de la intensidad y la direccionalidad de este tipo de acciones en nuestro estudio, no vendrían más que a reforzar la continuidad evolutiva entre ambas especies, y serían consistentes con la extensa base de datos de diversos taxones primates: *Cebus* (Westergaard y Suomi, 1993), *Ceropithecus* (Trouillard y Blois-Heulin, 2005), *Lophocebus* (Blois-Heulin, et al., 2007), *Pan* (Hopkins y Rabinowitz, 1997), *Papio* (Vauclair, et al., 2005) y *Macaca* (Leca, et al., 2010).

En cuanto a los humanos, también se asume que el grado de asimetría manual varía de tarea a tarea (Bryden, 2000). Si bien no se comprenden cuáles son los mecanismos implicados en esta variación, se asume que la complejidad de la tarea (o la bimanualidad) es la principal variable que lo explica. De manera amplia, se acepta que a mayor complejidad en una tarea, mayor es la fuerza de la preferencia, y mayor la ventaja de la mano preferente (Borod, Caron, y Koff, 1984; Provins y Magliaro, 1993). A modo de ejemplo, los análisis

etológicos en humanos han evidenciado que la lateralización se incrementa con el nivel de habilidad que requiere una determinada tarea para manipular objetos, sugiriendo una clara distinción entre manipulación de objetos no instrumental e instrumental en la evolución de las preferencias manuales (Marchant, et al., 1995). También existen evidencias, a través de estudios de neuroimagen, que muestran que la dificultad de la tarea aumenta de manera considerable la implicación hemisférica en la preparación y programación motora de la acción (Pulvermüller, Lutzenberger, Preissl, y Birbaumer, 1995; Rao, et al., 1993; Solodkin, Hlustik, Noll, y Small, 2001), pero los resultados de estos estudios apuntan en una dirección contraria a los sugeridos por otros estudios comportamentales tanto en humanos como con primates. Es decir, la asimetría decrecería con la complejidad de la tarea. Por ejemplo, Rao y colaboradores (1993), observaron que los movimientos digitales simples activaban el córtex primario contralateral, mientras que los movimientos complejos estaban asociados a focos adicionales de actividad en el córtex suplementario motor, el córtex premotor bilateral y el córtex somatosensorial contralateral. Es decir, en las tareas de movimientos simples la activación tendía a ser unilateral, mientras que a mayor complejidad motora la activación se volvería más bilateral. Solodkin y colaboradores (2001) detectaron una diferencia significativa en la lateralidad cerebral entre movimientos simples y secuenciales. En el caso de los movimientos secuenciales (complejos) todas las áreas cerebrales estudiadas presentaron una activación bilateral que no se daba durante movimientos simples. Es decir, la intensa conectividad de las áreas motoras de asociación podría contribuir a la producción de movimientos más complejos donde la coordinación entre ambas manos es necesaria (y por tanto la lateralización cerebral esperada sería menor). También con humanos, en tareas de *finger-tapping* se ha observado un claro efecto de la complejidad de la tarea sobre la preferencia manual (Hausmann, et al., 2004), detectando una gran ventaja de la mano preferente en una tarea de *finger-tapping* simple repetitiva. Por el contrario, cuando la tarea de *finger-tapping* aumentaba en complejidad, la ventaja de la mano preferente (es decir, la asimetría manual) decrecía o desaparecía. Estos resultados apoyan la noción de que la contribución cortical es predominantemente unilateral durante las tareas motoras simples pero incrementalmente bihemisférica en tareas más complejas. Estas conclusiones, contradictorias con los que generalmente se han encontrado, son argumentadas por los autores aludiendo a que la mayoría de estos estudios se han centrado en investigar las asimetrías manuales en tareas simples y complejas, que no son directamente comparables. Por tanto, las diferencias entre esas tareas podrían ser

debidas a las propias diferencias en las capacidades requeridas para ejecutarlas más que en los diferentes grados de complejidad.

Por otra parte, resulta conveniente analizar con detenimiento el papel que los **dedos** y el tipo de **presión** ejercen sobre la lateralización de los individuos. Como es sabido, algunos autores (McManus, Kemp, y Grant, 1986) han observado una interacción entre uso de la **mano y dedos**. Según éstos, existiría un uso diferencial entre los dedos de la mano preferente y no preferente, marcado sobre todo en el índice. Además, cuando todos los dedos están implicados en una tarea, la asimetría observada se reduce. McManus y colaboradores (1986) encontraron que las diferencias en la musculatura extensora y en las conexiones de los tendones de los dedos podría explicar por qué en una tarea de *tapping* el dedo índice era el más eficiente y el anular el peor. Estos resultados acerca del uso de los dedos son coincidentes con este trabajo y con otros similares utilizando la *tube task* (Llorente, et al., 2010). De hecho, los humanos tienen extensores independientes en los dedos 2 (*extensor indicis propius*), 5 (*extensor digiti minimi*) y 1 (*extensor pollicis longus*), lo que podría explicar una mejor ejecución de ciertas acciones, siendo coincidente con los dedos más utilizados en la tarea de *tube task*. Estas diferencias en el uso de los dedos no dependen de la preferencia manual, tal como también se ha observado en humanos (McManus, et al., 1986). No obstante, existen ciertas diferencias anatómicas entre la mano de chimpancés y la de los humanos (Ogihara, Kunai, y Nakatsukasa, 2005). Una argumentación adicional para explicar por qué el dedo índice es el más utilizado tiene que ver con su mayor representatividad en el córtex motor (Sutherling, Levesque, y Baumgartner, 1992). Esto aumentaría su sensibilidad e indirectamente facilitaría su mayor uso.

Por su parte, se ha sugerido que algunos tipos de **presión** que requieren movimientos complejos o de precisión incrementan las preferencias manuales (Christel, et al., 1998; Hopkins, et al., 2005c). Es decir, agarrar objetos pequeños de manera precisa requiere de una ejecución motora compleja, tanto en primates humanos como no humanos. Esto es consistente con nuestros datos, donde hemos observado un efecto de la presión de precisión sobre la intensidad de la lateralización de los individuos, siendo consistente con otros autores (Jones-Engel y Bard, 1996; Tonooka y Matsuzawa, 1995). En el caso de los humanos también se ha encontrado interacciones similares entre presión y lateralidad. En concreto González y Goodale (2009) detectaron un incremento en el uso de la mano derecha para acciones que requerían presión de precisión y una relación entre la preferencia manual para las presiones de precisión y la dominancia hemisférica para el

lenguaje. Esta relación entre incremento del uso de la mano derecha y prensión de precisión también se ha encontrado en chimpancés (Hopkins, et al., 2005c).

En síntesis, a pesar que pueda parecer que las tareas simples no nos ofrecen mucha información sobre la lateralidad manual de los individuos (Hopkins, et al., 2005c), desde nuestro punto de vista consideramos que incluir variables como la morfología de la **prensión** nos puede ayudar a delimitar más y mejor aquellos aspectos cruciales en la determinación de las preferencias manuales. Es decir, el potencial manipulativo de la mano primate y su capacidad de prensión de precisión también deben ser tenidos en cuenta y con la importancia que les corresponde (Escobar, 1995). En realidad, ambos factores, coordinación bimanual y prensión fina, podrían haber condicionado posteriormente a través de la fabricación y uso de instrumentos cada vez más complejos una mayor lateralización en la familia homínida, tanto a nivel de grado como de dirección. De esta manera, nuestros resultados también parecerían estar de acuerdo con MacNeilage y otros (1987), considerando que la mano derecha estaría especializada para los actos finos o de precisión, al menos en *Pan troglodytes*.

Por su parte, la edad y el sexo de los individuos han sido consideradas dos variables orgánicas que podrían modular la lateralización manual de los individuos. Debido a la maduración gradual del control motor durante la ontogenia, se ha considerado la edad como uno de los factores más significativos a considerar en el ámbito de la lateralidad manual de los primates no humanos. La mayoría de estudios sobre la ontogenia de la lateralización - en primates humanos y no humanos - muestran este incremento con la edad (Bard, et al., 1990; McGrew y Marchant, 1992; McManus, et al., 1988; Westergaard y Suomi, 1993). A modo de ejemplo, Hopkins (1994) observó que los chimpancés juveniles exhibían preferencias individuales fuertes y consistentes en tareas unimanuales como *simple reaching*. Por contra, en tareas bimanuales coordinadas como *bimanual feeding* (Hopkins, 1995) o *tube task* (Hopkins, 1995), éstos están menos lateralizados. Es por ello que, de manera global, parecería que las acciones unimanuales se desarrollarían a una edad más temprana que las asimetrías para acciones bimanuales, mostrando así diferencias en el desarrollo del sistema nervioso central que influyen de manera decisiva en la lateralización (Colell, et al., 1995a; Hopkins, 1993). Sin embargo, otros trabajos no han podido revelar diferencias de edad en relación a las asimetrías manuales (Colell, et al., 1995a; Llorente, et al., 2010; Mosquera, et al., 2007), como sería en nuestro caso.

En relación a la variable **sexo** algunos trabajos han detectado que las hembras son ligeramente más diestras que los machos tanto en humanos (Annett, 1985; Medland, Perelle, Monte, y Ehrman, 2004) como en chimpancés (Corp y Byrne, 2004; Llorente, et al., 2010). En particular, Corp y Byrne (2004), en un estudio con chimpancés con una tarea de alimentación bimanual, observaron que las hembras presentaban una asimetría diestra poblacional, mientras que en los machos era zurda poblacional. Por contra, Hopkins y colaboradores (2007b) no encontraron ningún tipo de influencia del sexo sobre la preferencia manual, en ninguna de las 14 tareas que estudiaron (unimanuales y bimanuales), también con chimpancés. De hecho, a pesar del estudio de Corp y Byrne (2004), la mayor parte de los trabajos realizados con chimpancés (Colell, et al., 1995b; Hopkins, 1993; Wesley, et al., 2002), bonobos (Harrison y Nystrom, 2008) y otros primates no humanos (Kubota, 1990; Leca, et al., 2010) no han sido capaces de detectar ninguna influencia de esta variable. De todos modos, si bien la mayoría de resultados son negativos en cuanto al sexo, existe cierta concordancia entre algunos trabajos con humanos y chimpancés. Esta comparación podría sugerir que las diferencias sexuales en los patrones de lateralidad manual tendrían una naturaleza de tipo más biológico que cultural que podría tener un origen evolutivo común.

En otro término, históricamente las **experiencias tempranas** y el **lugar de nacimiento** han sido unos de los principales puntos de crítica acerca de los resultados positivos obtenidos por algunos estudios. Sobre todo, se han fundamentado en las grandes diferencias obtenidas entre los trabajos en libertad y cautividad. Sin embargo, recientemente, completos estudios tanto en cautividad (Hopkins, et al., 2007b) como en ambientes intermedios (Llorente, et al., 2010) no han sido capaces de detectar ningún tipo de influencia de esta variable (humanización o lugar de nacimiento). Por un lado, esto parecería negar la influencia del ambiente de crianza sobre la expresión de la lateralidad de los individuos. Por otro lado, sin negar que en parte pudiera haber algún tipo de efecto, la influencia de este estaría aleatorizada entre las diferentes medidas de lateralidad (Hopkins, et al., 2007b). De cualquier modo, y contrariamente a lo afirmado con anterioridad, algunos trabajos sí que han encontrado un efecto de las experiencias tempranas, sobre la lateralidad manual o sobre la asimetría cerebral, en algunas especies como roedores o aves (Deng y Rogers, 2002; Tang y Verstynen, 2002), así como en monos rhesus (Bennett, Suomi, y Hopkins, 2008) y monos ardilla (Lyons, Afarian, Schatzberg, Sawyer-Glover, y

Moseley, 2002). De cualquier modo, resulta de especial relevancia conocer cómo los cambios ontogenéticos pueden trazar de forma consistente las asimetrías funcionales cerebrales, para comprender las consecuencias que tiene el estrés temprano a largo término (Coe, Lubach, y Schneider, 2002; Sánchez, Hearn, Do, Rilling, y Herndon, 1998).

Por su parte, en relación a las **asimetrías poblacionales**, se han detectado resultados interesantes y significativos de dominancia diestra poblacional en ciertas condiciones y variables. Éstos se han dado en las acciones bimanuales espontáneas, comportamientos espontáneos (unimanuales + bimanuales conjuntamente), comportamientos bimanuales (espontáneos + experimentales conjuntamente), multivariable y *borderline* en la fase experimental. Resulta interesante, y a diferencia de lo que argumentan otros autores (McGrew y Marchant, 1997a), que teniendo en cuenta una evaluación de la lateralidad a partir de índices secundarios (multivariables), hemos detectado una asimetría poblacional diestra para el índice espontáneo, global, espontáneo-manual y el bimanual. Este hecho es remarcable ya que los índices secundarios recogen la tendencia global de uso de las manos a través de diversas tareas y variables, y desde un punto de vista evolutivo sería un nivel superior y más complejo de lateralización (McGrew y Marchant, 1997a). A raíz de estos resultados nos podemos plantear las siguientes preguntas: ¿a qué puede deberse que no hayamos detectado **asimetrías grupales** en “bimanual experimental”, pero sí en “bimanual espontáneo”? Y ¿a qué se debe el que hayamos detectado asimetrías grupales en algunos índices y no en otros?

En primer lugar, a nuestro modo de ver, la lateralidad manual es una característica lo suficientemente compleja como para no ser evaluada de manera simplista. Es decir, incluso las tareas *a priori* más sensibles para detectar asimetrías poblacionales como la *tube task* podrían ser simplistas a la hora de caracterizar si una población de individuos está lateralizada o no grupalmente. Quizá sea mucho más apropiado entender la lateralización manual desde un rasgo multidimensional y continuo, y no unidimensional y categórico. Es realmente, cuando miramos holísticamente la lateralización manual, y sin centrarnos tan solo en algunos aspectos concretos, cuando detectamos esta asimetría. Un ejemplo de ello es el índice de lateralidad global (multivariable), donde al tener en cuenta el comportamiento espontáneo y el inducido, tanto unimanual como bimanual y teniendo en cuenta otra gran diversidad de variables, cuando hemos podido detectar una tendencia significativa diestra en el uso de la mano. Teniendo en cuenta los resultados fallidos a la

hora de detectar algún rasgo de lateralidad en parte de la misma muestra de estudio, suponemos que los factores de tipo metodológico y de procedimiento pueden estar explicando estas diferencias, por encima de otro tipo de variables.

En segundo lugar, la correlación no significativa entre ambas tareas (bimanual espontánea *versus* experimental) podría reafirmarnos que la lateralidad manual es más un rasgo **multidimensional** que unidimensional, tal como defienden otros autores (Healey, et al., 1986; Hopkins y Pearson, 2000). De esta manera, la no correlación entre tareas se explicaría por el hecho de que diferentes medidas de lateralidad manual implicarían diferentes sistemas motores o neuronales. Según este criterio, las demandas y requerimientos motores y neurológicos de *tube task* y “bimanual espontáneo” serían diferentes (Brinkman y Kuypers, 1973). Este criterio también es aplicable para explicar la falta de correlación entre las dos tareas experimentales. Por ello, teniendo en cuenta que *tube* implica musculatura distal (fundamentalmente el dedo índice), puede tratarse de una tarea que facilite una mayor activación del hemisferio contralateral (izquierdo) en comparación con otras tareas experimentales y espontáneas. Otros autores, más que aludir directamente a cuestiones de tipo neurológico, proponen distinguir entre diferentes medidas de lateralidad manual, diferenciando entre dominancia manual (*handedness*) y especialización manual (*manual specialization*) (Blois-Heulin, et al., 2006). Según este criterio, tareas como *tube task* serían indicadoras de especialización manual, mientras que tareas como *simple reaching* lo serían de la dominancia manual. Es decir, estaríamos evaluando dos aspectos diferentes de una lateralidad manual multidimensional.

En tercer lugar, en palabras de Steenhuis y Bryden (1999) “medir la lateralidad manual no es algo simple”. La diversidad de procedimientos de medidas utilizados en humanos (autoinformes, cuestionarios, observación natural o medidas de *performance*), así como en animales (observación natural y experimentación) no ha dejado de dificultar la comparación entre las diferentes medidas obtenidas. Mientras unas medidas indican una distribución normal diestra de los datos, otras favorecen distribuciones tipo “J” e incluso distribuciones bimodales. Todo esto ha llevado a que algunos autores sugieran que existen diferentes dimensiones subyacentes a la lateralidad manual. Es decir, la lateralidad es un rasgo multidimensional (Healey, et al., 1986) o según nuestro punto de vista existirían diferentes lateralidades dentro de una misma lateralidad. Incluso en humanos y en relación a la complejidad de las tareas, se ha observado que, mientras que para tareas que requieren habilidad el 80% de los individuos (diestros y zurdos) presentaban una fuerte preferencia

por una mano, este porcentaje era de tan solo el 25% para las tareas menos habilidosas (Steenhuis y Bryden, 1989). Por ello, la consistencia entre tareas observada en algunos de los sujetos de nuestra muestra durante la fase observacional podría explicarse con la argumentación anterior.

Para finalizar este punto, y según nuestro conocimiento, esta es la primera ocasión en la que se realiza este tipo de evaluación conjunta, y la primera vez en la que utilizando una muestra tan pequeña se detecta una significación **poblacional**. Así, se justificaría el porqué se ha utilizado una doble metodología en el presente trabajo y por qué la referente a la parte espontánea ha sido tan compleja. La lateralidad manual es un concepto lo suficientemente complejo como para ser abordado de manera compleja. Nuestros resultados parecerían no apoyar tampoco las tesis de McGrew y Marchant (1997), para quienes los primates no humanos carecen de asimetrías a nivel poblacional, sobre todo cuando se consideran múltiples medidas para la función manual. Bien al contrario, en nuestro caso es teniendo en cuenta conjuntamente ambas medidas cuando detectamos una asimetría a nivel poblacional. Este hecho no sólo estaría sugiriendo – como ya hemos comentado – una multidimensionalidad en la lateralidad manual, sino también que al tener en cuenta más de una tarea aumentamos nuestra sensibilidad a la hora de detectar posibles sesgos poblacionales.

Nuestros resultados también indican que los sujetos de la muestra son menos diestros que los humanos, con un ratio aproximado de 5:1, a favor de los diestros, en comparación con ratios superiores en los humanos de 8:1, si bien éste puede variar en función de si el grupo humano estudiado pertenece a una sociedad preindustrial o postindustrial (Faurie, et al., 2005). De igual manera, los chimpancés de nuestra colonia son más diestros que los estudiados por el grupo de Hopkins en diferentes colonias de chimpancés (Yerkes, Alamogordo, Bastrop), con una ratio de 2:1. Las diferencias en la ratio entre humanos y chimpancés podría deberse a multitud de factores que a día de hoy no están claros. Mientras que unos abogan por diferencias de tipo genético, otros lo atribuyen a diferencias de tipo no genético, tales como el tipo de medida utilizado para evaluar la lateralidad, diferencias sociales o diferencias culturales, sugiriendo además que a día de hoy parece confirmada la herencia de la lateralidad manual en chimpancés, incluso a niveles comparables con los reportados en humanos. Las diferencias en la ratio entre nuestra colonia y las de Hopkins, podrían deberse a las ligeras variaciones metodológicas que

hemos realizado, sobre todo en *tube task*, al incluir la posibilidad de utilizar instrumentos de manera voluntaria y natural, y cambiando los tubos originales de PVC por mangueras que resultan más flexibles, manejables y agradables al tacto. Adicionalmente, y como hemos comentado anteriormente, los sujetos han sido evaluados en sus grupos sociales y en amplias instalaciones (excepto el grupo C que se ha mantenido en las jaulas de socialización), con lo que podemos hipotética que el ambiente social y físico ha podido influir también en los resultados.

En cualquier caso, conviene matizar un último aspecto relativo a las preferencias poblacionales. Cuestiones estadísticas como el valor de probabilidad de *alfa* asumido pueden explicar el hecho de que se detecte o no asimetrías poblacionales. Si en lugar de probabilidad de dos colas asumimos probabilidades de una cola, en la mayoría de estudios publicados hasta la fecha detectarían asimetrías **poblacionales** (Hopkins, comunicación personal). Si la lateralidad manual estuviera poco presente en los primates no humanos, entonces se necesitarían muestras mayores para detectarla con suficientes niveles de confianza. De hecho, algunos autores han propuesto un mínimo de 59 o de 176 individuos necesarios para poder tener la potencia estadística suficiente (Hopkins, 2006a). Por otra parte, también se asume por diversos autores que es más fácil detectar asimetrías poblacionales para una única tarea que para un conjunto de tareas globalmente. Sin embargo, en el presente trabajo se contradicen en parte ambas asunciones. En primer lugar, y a pesar del escaso tamaño de nuestra muestra, se han podido detectar diversas asimetrías poblacionales para alguna de las medidas utilizadas. En segundo lugar, ha sido teniendo en cuenta globalmente el comportamiento lateral de los individuos a través de un amplio conjunto de diferentes medidas cuando hemos podido detectar de manera clara una asimetría lateral diestra, y de nuevo a pesar del tamaño de la muestra.

Un último aspecto a discutir sería ubicar nuestros resultados en el **contexto evolutivo** del linaje humano. A día de hoy, la opinión prevalente dentro de las neurociencias es que la especialización funcional del hemisferio izquierdo es esencial para los movimientos precisos y el lenguaje. Así, se asume que la especialización funcional del hemisferio izquierdo para movimientos precisos y secuenciales, y para las funciones asociadas al lenguaje están íntimamente relacionadas. De hecho, una de las hipótesis dominantes enfatiza las conexiones entre el área motora cortical de la mano y los circuitos lingüísticos, asumiendo así que pudo ser un hecho esencial en la evolución del lenguaje humano a partir

de los gestos manuales y no de otras llamadas vocales (Corballis, 2003, 2010). Esta asociación entre lenguaje y función motora también se observa en el área de Broca. Esta región cortical está implicada en diversas funciones motoras no lingüísticas como la planificación, el reconocimiento e imitación de acciones, las operaciones sintácticas que requieren de una representación jerárquica y también de las conductas secuenciales.

Nuestra opinión se dirige hacia una continuidad en la evolución de la lateralización, al menos entre grandes simios (chimpancés) y el resto de la familia homínida. Por tanto, rechazaríamos la hipótesis de Crow (2004) al defender que la asimetría direccional es un rasgo único, exclusivo y singular de *Homo sapiens*, siendo un evento que en la evolución de los homínidos determinó la emergencia del lenguaje. Desde nuestro punto de vista – y desde el de otros autores (Rogers, 2009) – esto no quiere decir que la dominancia lateral diestra no esté relacionada con la especialización hemisférica izquierda para el lenguaje. Más bien, asumimos que el lenguaje no es la única razón para adoptar una preferencia manual o viceversa. Entender la evolución de la lateralidad manual y la asimetría hemisférica como un proceso saltacional que conlleva una discontinuidad genética que explicaría la disparidad entre humanos y otros primates (Crow, 2010), es desde nuestro punto de vista una creencia equivocada. Por otra parte, recientes estudios han determinado que *Homo heidelbergensis* era diestro (Lozano et al. 2009), así que la singularidad de *Homo sapiens* es, de entrada, falsa por la vía arqueológica.

De esta manera, y como **conclusión final**, los chimpancés de la muestra de estudio exhiben una preferencia diestra a nivel poblacional cuando utilizamos los valores multitarea derivados de las diferentes medidas de uso manual. Por ello, podemos decir que ésta es la primera evidencia de la existencia de una dominancia manual diestra en una muestra de chimpancés alojados en condiciones de semicautividad en un ambiente naturalizado a través de una evaluación multitarea. Factores como la coordinación bimanual, el uso de instrumentos y la prensión de precisión parecen haber sido decisivos a la hora de incitar una mayor lateralización, ya que en anteriores trabajos con la misma muestra los resultados han sido negativos. Por ello, consideramos extremadamente importante poder seguir investigando con muestras alojadas en ambientes intermedios, ejerciendo un mayor control sobre las variables y tareas utilizadas para evaluar la lateralidad manual, y fomentar los estudios comparativos donde se utilicen distintas metodologías con

una misma muestra, en ambientes que emulen en la mayor medida posible al de los chimpancés en libertad.

7.5. CONCLUSIONES

En base a los objetivos planteados en la presente investigación y a partir de los resultados obtenidos las principales conclusiones a las que podemos llegar con el presente trabajo son las siguientes:

- Globalmente, tanto durante la fase observacional como en la experimental la mayor parte de la muestra ha presentado preferencias individuales laterales de manera significativa.
- Las acciones bimanuales espontáneas han sido significativamente más diestras que las unimanuales.
- Las acciones bimanuales experimentales no difieren en direccionalidad respecto a las unimanuales experimentales.
- Se han detectado asimetrías poblacionales diestras en las acciones bimanuales espontáneas, pero no en las experimentales.
- No se han detectado asimetrías poblacionales para las acciones unimanuales espontáneas ni experimentales.
- Las acciones bimanuales generan una lateralización más intensa que las unimanuales.
- Las acciones experimentales generan una lateralización más intensa que las espontáneas.
- La distinción entre el número de extremidades implicadas en una acción es uno de los puntos clave a la hora de evaluar la lateralidad manual.
- El contexto social no tiene ningún impacto sobre la lateralización de los individuos.
- La postura no tiene una clara influencia sobre las preferencias manuales. Este hecho no niega que ciertas posturas (bipedismo) puedan fomentar una mayor lateralización de los individuos.

- El uso de instrumentos tiene una clara influencia sobre la intensidad de las preferencias manuales aunque no sobre la dirección estas preferencias.
- El tipo de prensión no tiene una clara influencia sobre la dirección de las preferencias aunque sí sobre su intensidad, sobre todo en la “prensión de precisión”.
- Desde una perspectiva temporal los sujetos se mantienen constantes en sus preferencias globales.
- La consistencia de las preferencias manuales de un sujeto entre tareas puede estar no correlacionada, lo que sugiere que la lateralidad manual es un rasgo multidimensional, al igual que sucede con humanos.
- La muestra de estudio está lateralizada hacia la derecha a nivel poblacional cuando se consideran todas las tareas conjuntamente. De esta manera, es la primera vez que se evidencia que los chimpancés alojados en ambientes intermedios son diestros a nivel poblacional.
- La coordinación bimanual, el uso de instrumentos y la prensión de precisión han podido ser determinantes a la hora de revelar resultados positivos.
- Los resultados aportados en el presente estudio son en gran parte consistentes con otros trabajos similares (Hopkins, 2006), pudiendo reforzar la idea de que tanto los chimpancés como el resto de los grandes simios exhiben en mayor o menor grado una dominancia manual diestra a nivel poblacional, al menos para ciertas condiciones.
- Los ambientes naturalizados de tipo intermedio pueden ser de gran ayuda a la hora de revelar un mejor conocimiento sobre las variables que influyen en la lateralización de los chimpancés, ya que los animales pueden generar comportamientos propios de la especie en un ambiente en el que existe un control sobre las variables de estudio. La investigación etológica en este tipo de ambientes puede ayudarnos a entender mejor las pautas de comportamiento y las variables que resultaron clave para la lateralización manual en la evolución humana.

Índice de figuras

Figura 1: Áreas de Brodmann en el cerebro humano.	31
Figura 2: Localización del <i>planum temporale</i> . Tomado de Leonard y Eckert (2008).....	32
Figura 3: Comparación del desarrollo ontogenético de las circunvoluciones corticales (girificación) en el ser humano. Tomado de Armstrong y colaboradores (1995).....	34
Figura 4: Petalia de los hemisferios cerebrales. Tomado de Chance y Crow (2007).....	38
Figura 5: Imágenes de la profundidad compleja del córtex en las áreas de Brodmann 44 y 45 del cerebro humano. Tomado de Schenker y colaboradores (2008).	40
Figura 6: Vista superior de endocráneo de <i>Homo erectus</i> (Hexian, provincia de Anhui, China). Tomado de Wu et al. (2006).	42
Figura 7: Marcas de corte dental de individuos diestros. Tomado de Lozano et al. (2009).	59
Figura 8: Dirección de las marcas de talla sobre las lascas. Tomado de Rugg y Mullane (2001).	60
Figura 9: Negativos de la mano en arte parietal. Tomado de Faurie y Raymond (2004).	62
Figura 10: Conducta de caza con asimetría izquierda en el pez <i>Neolamprologus fasciatus</i> . Tomado de Takeuchi y Hori (2008).	71
Figura 11: Conducta de <i>righting</i> (enderezarse) en la tortuga mediterránea (<i>Testudo hermanni</i>). Tomado de Stancher et al. (2006).	72
Figura 12: Conducta de uso de instrumentos lateralizada a nivel individual en <i>Corvus moneduloides</i> en libertad. Tomado de Rutledge y Hunt (2004).....	73
Figura 13: Conducta de <i>neck resting</i> (descanso del cuello) diestra en flamencos. Crédito: Flickr.	76
Figura 14: Conducta de <i>slippering</i> en ballena jorobada (<i>Megaptera novaengliae</i>). Tomado de Clapham et al. (1995). ...	78
Figura 15: Comparación áreas corticales en el cerebro del ser humano y del chimpancé.....	82
Figura 16: Encéfalos de <i>Papio papio</i> y <i>Saimiri sciureus</i> . Fuente: University of Wisconsin-Madison.....	86
Figura 17: Localización y asimetría del <i>planum temporale</i> y giro de Heschl en el cerebro de <i>Pan troglodytes</i> . Tomado de Gannon et al. (1998).....	88
Figura 18: Superficie cortical del área del <i>planum temporale</i> en los hemisferios derecho e izquierdo del cerebro de 15 chimpancés. Tomado de Gannon et al. (1998).....	90
Figura 19: <i>Clinging posture</i> en indri, con una mano por encima de la otra. Tomado de Rigamonti et al. (2005).....	104
Figura 20: Imagen de <i>Microcebus lehilalabytsara</i> , una de las últimas especies de prosimios en las que se ha estudiado la lateralidad. Fuente: Wikivisual.	107
Figura 21: <i>Cebus libidinosus</i> preparado para realizar <i>nut cracking</i> . Crédito: Thomas Pickering (University of Georgia).....	109
Figura 22: Caja de plexiglás con pasadores utilizada en el experimento de campo sobre lateralidad manual de Garber et al.(2008) con <i>Cebus</i>	113
Figura 23: Ausencia de dedo pulgar en colobo rojo de Zanzibar (<i>Procolobus badius kirki</i>). Crédito: Robert D. Siegel (Stanford University).....	119
Figura 24: Esquema de tareas experimentales complejas utilizadas en la evaluación de la lateralidad manual: <i>Box task</i> (izquierda) y <i>tray task</i> (derecha). Tomado de Blois-Heulin et al. (2006).	121

Figura 25: Babuino llevando a cabo una acción bimanual coordinada durante la <i>tube task</i> . Tomado de Vauclair et al. (2005).....	122
Figura 26: Conducta de acunamiento (<i>maternal cradling</i>) izquierdo en ejemplar salvaje de <i>Rhinopithecus roxellana</i> . Tomado de Zhao et al. (2008).....	124
Figura 27: Conducta gestual comunicativa de <i>hand-slapping</i> en babuínos. Tomado de Meguerditchian y Vauclair (2006).....	126
Figura 28: Manos de orangután (fig. izquierda; crédito: Jim Bruner) y de chimpancé.....	130
Figura 29: % medio de uso de la mano derecha en grandes simios y divergencia evolutiva en millones de años. Tomado de Hopkins (2006a).....	136
Figura 30: Acicalamiento (<i>grooming</i>) bimanual. Comportamiento estudiado tanto en libertad como en cautividad.....	153
Figura 31: Tipos de prensión de precisión en bonobos (<i>Pan paniscus</i>). Tomado de Christel et al (1998).....	157
Figura 32: Acicalamiento bimanual con soporte bucal.....	160
Figura 33: Distribución de las preferencias manuales para cinco comportamientos en estudios en cautividad y libertad. Adaptado de Hopkins y Cantalupo (2005).	166
Figura 34: Acción motora compleja de simulación de <i>termite fishing</i> en chimpancés.....	169
Figura 35: Restos de pilas de arena ocasionadas por la conducta de <i>well dipping</i> . Tomado de McGrew et al. (2007).....	180
Figura 36: Mangueras utilizadas en <i>Chimfunshi Wildlife Orphanage</i> (Llorente, et al., 2009b).....	183
Figura 37: Ejemplos gráficos de los diferentes tipos de asimetría a partir de una distribución hipotética de valores del índice de lateralidad.....	200
Figura 38: Chimpancé bípedo en Fundación Mona.....	205
Figura 39: Uso de instrumentos en acción de alimentación bimanual con dominancia manual diestra. Crédito: D. Craislheim.....	207
Figura 40: Imagen aérea de los terrenos del Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona. Fuente: <i>Institut Cartogràfic de Catalunya</i>	227
Figura 41: Aula de educación y oficinas del Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona.....	228
Figura 42: Instalaciones generales de Fundación Mona: Laboratorio de Etología (izquierda), módulo de cuidadores (centro) y aula de educación (derecha).....	228
Figura 43: Plano de la instalación exterior: levantamiento topográfico (Taup, S.C.P.), y puntos donde se han tomado las coordenadas UTM que delimitan el recinto.....	229
Figura 44: Principales instalaciones y recintos del Centro de Recuperación de Primates de Fundación Mona.....	230
Figura 45: Detalle del recinto exterior naturalizado.....	231
Figura 46: Recintos de socialización.....	231
Figura 47: Relaciones de parentesco entre los individuos de la muestra.....	234
Figura 48: Muestra de estudio: Grupo A.....	236
Figura 49: Muestra de estudio: Grupo B.....	236
Figura 50: Muestra de estudio: grupo C.....	236
Figura 51: Subespecie de chimpancé de Nigeria (<i>Pan troglodytes vellerosus</i>) y subespecie occidental (<i>Pan troglodytes verus</i>). Crédito: Stephen D. Nash.....	238
Figura 52: Perfil de vegetación del bosque ecuatorial. Crédito: Jordi Sabater-Pi.....	239

Figura 53: Rango de distribución de las especies de grandes simios africanos. Fuente: UNEP-GRASP.....	241
Figura 54: Áreas de distribución y poblaciones de <i>Pan troglodytes verus</i>	242
Figura 55: Áreas de distribución y poblaciones de <i>Pan troglodytes vellerosus</i>	243
Figura 56: Áreas de distribución y poblaciones de <i>Pan troglodytes troglodytes</i>	244
Figura 57: Áreas de distribución y poblaciones de <i>Pan troglodytes schweinfurthii</i>	245
Figura 58: Áreas de distribución y poblaciones de <i>Pan troglodytes marungensis</i>	246
Figura 59: Visión lateral del esqueleto de un chimpancé. Crédito: Montse Martínez-Masagué.....	248
Figura 60: Visión frontal del esqueleto de un chimpancé. Crédito: Montse Martínez-Masagué.....	249
Figura 61: Visión dorsal, caudal, lateral y ventral del cráneo de un chimpancé. Fuente: http://www.eskeletons.org/	250
Figura 62: Bastón tipo escobilla (ejemplo de instrumento modificado por otro instrumento). Fuente: <i>Col·lecció Jordi Sabater Pi</i>	253
Figura 63: Bastón de chimpancés en cautividad. Fuente: Fundación Mona.....	253
Figura 64: Distribución y conservación de <i>Pan troglodytes</i> y <i>Pan paniscus</i> . Tomado de Butynski (2003).....	257
Figura 65: Ejemplo de mangueras utilizadas para <i>tube task</i> en el proyecto PANLAT, como adaptación para la evaluación de acciones bimanuales coordinadas.....	259
Figura 66: Ejemplo de la utilización de <i>tube task</i> con manguera por un chimpancé de Fundación Mona, realizando una acción bimanual coordinada instrumental.....	260
Figura 67: Torre de observación.....	262
Figura 68: Ejemplo de una de las casetas de observación.....	262
Figura 69: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: arrastrar, comer, cruzar brazos, y contacto social.....	269
Figura 70: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: extender la mano, rascarse y comportamiento autodirigido.....	270
Figura 71: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: inspección genital, contacto social y fregarse.....	271
Figura 72: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: rascarse y hurgar.....	272
Figura 73: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: comer, reposar y hurgar.....	273
Figura 74: Ejemplo de comportamientos manuales evaluados: transportar.....	274
Figura 75: Ejemplo de comportamientos posturales registrados: colgado.....	275
Figura 76: Ejemplo de acción bimanual complementaria con dominancia diestra en <i>grooming</i>	278
Figura 77: Ejemplo de acción unimanual con dominancia diestra en <i>grooming</i>	278
Figura 78: Ejemplo de tipo de prensión-manipulación: NMA – No manipula.....	280
Figura 79: Ejemplo de tipos de prensión-manipulación: MPR – Prensión de precisión.....	280
Figura 80: Procedimiento de codificación a seguir en episodios de “otros comportamientos indicadores de lateralidad”.....	284
Figura 81: Procedimiento de codificación a seguir en episodios.....	284
Figura 82: Procedimiento de codificación a seguir en episodios bimanuales.....	285
Figura 83: Procedimiento de codificación a seguir en episodios unipodales.....	285
Figura 84: Procedimiento de codificación a seguir en episodios bipodales.....	286
Figura 85: Ejemplo de extracción diestra con el dedo 2 durante la <i>tube task</i>	287
Figura 86: Ejemplo de uso de la mano izquierda + PALM + postura cuadrúpeda durante simple reaching.....	288

Figura 87: Diagrama de muestreos intrasesionales focal y n-focal. Adaptado de Quera (1997).	290
Figura 88: Procedimiento a seguir en la codificación de los eventos de <i>simple reaching</i> .	294
Figura 89: Porcentaje de uso de la mano derecha según el total de respuestas obtenidas por los individuos.	312
Figura 90: Valores de SUMHI, calculados a partir del total de respuestas obtenidas por los individuos.	312
Figura 91: Valores de SUMABSHI calculados a partir del total de respuestas obtenidas por los individuos.	313
Figura 92: Porcentaje de individuos lateralizados en las 31 conductas en las que se ha evaluado el 50% de la muestra.	318
Figura 93: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes en conductas con el 100% de la muestra evaluada.	321
Figura 94: Porcentaje de casos lateralizados y ambipreferentes en el análisis Binomial de las conductas.	321
Figura 95: Valores de HI para las conductas en las que se ha evaluado al 50% de la muestra.	325
Figura 96: Valores de ABSHI para las conductas en las que se ha evaluado al 50% de la muestra.	325
Figura 97: Porcentaje de individuos lateralizados en las 10 categorías de comportamiento.	328
Figura 98: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes según categoría de comportamiento.	329
Figura 99: Valores de HI para las categorías de comportamiento.	332
Figura 100: Valores de ABSHI para las categorías de comportamiento.	332
Figura 101: Valores de ABSHI según el tipo de manipulación-prensión.	336
Figura 102: Valores de ABSHI según la instrumentalidad de la acción.	361
Figura 103: Porcentaje de uso de la mano derecha según el total de respuestas obtenidas por los individuos con la mano 2 desocupada.	375
Figura 104: Valores de SUMHI en unimanual con la mano 2 desocupada.	375
Figura 105: Valores de SUMABSHI en unimanual con la mano 2 desocupada.	376
Figura 106: Porcentaje de individuos lateralizados en las 11 conductas en las que se ha evaluado el 50% de la muestra.	379
Figura 107: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes en conductas con el 100% de la muestra evaluada con mano 2 desocupada.	383
Figura 108: Porcentaje de casos lateralizados y ambipreferentes en el análisis Binomial de conductas con mano desocupada.	383
Figura 109: Porcentaje de individuos lateralizados por categoría de comportamiento ($\geq 50\%$ de la muestra) con mano 2 desocupada.	388
Figura 110: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes según categoría de comportamiento ($\geq 50\%$ de la muestra) con mano 2 desocupada.	389
Figura 111: Porcentaje de uso de la mano derecha según el total de respuestas obtenidas por los individuos con la mano 2 realizando soporte postural.	397
Figura 112: Valores de SUMHI en unimanual con la mano 2 realizando soporte postural.	398
Figura 113: Valores de SUMABSHI en unimanual con la mano 2 realizando soporte postural.	398
Figura 114: Porcentaje de individuos lateralizados por categoría de comportamiento ($\geq 50\%$ de la muestra) con mano 2 realizando soporte postural.	408
Figura 115: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes según categoría de comportamiento ($\geq 50\%$ de la muestra) con mano 2 realizando soporte postural.	409

Figura 116: Porcentaje de uso de la mano derecha según el total de respuestas obtenidas por los individuos con la mano 2 realizando otra conducta.	419
Figura 117: Valores de SUMHI en unimanual con mano 2 realizando otra conducta.	419
Figura 118: Valores de SUMABSHI en unimanual con la mano 2 realizando otra conducta.	420
Figura 119: Porcentaje de individuos lateralizados en la 8 conductas en las que se ha evaluado al 50% de la muestra.	423
Figura 120: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes en conductas con el 100% de la muestra evaluada con mano 2-conducta.	427
Figura 121: Porcentaje de casos lateralizados y ambipreferentes en el análisis Binomial de conductas con mano 2-conducta.	427
Figura 122: Porcentaje de individuos lateralizados por categoría de comportamiento ($\geq 50\%$ de la muestra) con mano 2 realizando otra conducta.	432
Figura 123: Porcentaje de sujetos lateralizados y ambipreferentes según categoría de comportamiento con mano 2 realizando otra conducta.	433
Figura 124: Valores del índice de lateralidad para las diferentes medidas unimanuales.	444
Figura 125: Valores del índice de lateralidad absoluto para las diferentes medidas unimanuales.	444
Figura 126: Total de episodios UNIMANUALES + BIMANUALES (complementarias).	447
Figura 127: Porcentaje de orientación lateral derecha en otros comportamientos no manuales indicadores de lateralidad.	453
Figura 128: Resumen de valores de los índices de lateralidad y asimetrías poblacionales según variables de estudio.	463
Figura 129: Resumen de los índices de lateralidad absolutos según las variables de estudio.	463
Figura 130: Valores individuales del índice de lateralidad obtenidos en <i>tube task-test</i>	471
Figura 131: Porcentaje de uso de la mano derecha en <i>tube task</i>	471
Figura 132: Diagrama de codificación de los diferentes dedos que extraen el alimento del tubo.	475
Figura 133: Ejemplo de morfología de la mano durante el uso de bastones para extracción del alimento.	476
Figura 134: Relación entre uso del dedo y preferencia manual para <i>tube task</i>	477
Figura 135: Relación entre la técnica de extracción y el número de individuos que la presentan.	477
Figura 136: Número de técnicas de extracción que lleva a cabo cada individuo.	478
Figura 137: Comparación de las medias de HI del test 1 y 2 (MHI12) y del test 3 y 4 (MHI34).	479
Figura 138: Comparación de los valores de ABSHI del test 1 y 2 (ABSHI-12) y del test 3 y 4 (ABSHI-34).	480
Figura 139: Diferencias absolutas de los valores del SUMHI entre la fase test y re-test en <i>tube task</i>	483
Figura 140: Variabilidad intraindividual en <i>tube task</i> : Dispersión entre los valores de SUMHI en fases test y re-test.	484
Figura 141: Comparación de las técnicas de extracción entre test y re-test en <i>tube task</i>	487
Figura 142: Distribución de valores individuales del índice de lateralidad obtenidos en <i>simple reaching</i>	490
Figura 143: Porcentaje de uso de la mano derecha en <i>simple reaching</i>	490
Figura 144: Ejemplo de morfología de prensión pulgar+índice durante <i>simple reaching</i>	493
Figura 145: Relación entre postura adoptada y preferencia manual en <i>simple reaching</i>	494
Figura 146: Diferencias absolutas de los valores del HI entre la fase test y re-test en <i>simple reaching</i>	497

Figura 147: Variabilidad intraindividual en <i>simple reaching</i> . Dispersión entre los valores de HI en fases test y re-test.	498
Figura 148: Comparación de la intensidad de la preferencia manual entre las dos tareas experimentales.....	502
Figura 149: <i>Gap</i> individual del HI entre ambos experimentos.	502
Figura 150: Gráfico de dispersión de los individuos a partir de los datos de SUMHI-TB y HI-SR.....	503
Figura 151: Diagrama de cajas (<i>Boxplot</i>) de los diferentes índices de HI unitarea y multitarea calculados.....	505
Figura 152: Número de individuos lateralizados según variables de estudio.	508
Figura 153: Porcentaje de individuos lateralizados y ambipreferentes según nivel de análisis.....	508
Figura 154: Comparación entre los índices de lateralidad absolutos en las 10 variables de estudio.	513
Figura 155: Comparación entre los índices de lateralidad absolutos espontáneo y experimental.	514
Figura 156: Índices de lateralidad multivariable y preferencias poblacionales.	516
Figura 157: Comparación de los valores de MHI del presente estudio con otros llevados a cabo en chimpancés en la <i>tube task</i> . Nota: El asterisco (*) indica el presente estudio.	550
Figura 158: Valores del MHI en <i>tube task</i> para diversos estudios con otras especies de primates. Nota: Las columnas en negro indican asimetría a nivel poblacional. El asterisco (*) indica el presente estudio.	551
Figura 159: Comparación de los valores de MHI del presente estudio con otros llevados a cabo en chimpancés en <i>simple reaching</i> . Nota: Las columnas en negro indican asimetría a nivel poblacional. El asterisco (*) indica el presente estudio.....	555

Índice de tablas

Tabla 1: Maduración ontogenética de las áreas corticales perisilvianas. Adaptado de Cykowski y colaboradores (2008).....	33
Tabla 2: Principales asimetrías microestructurales del córtex cerebral humano. Elaborado a partir de Schenker y colaboradores (2007).	39
Tabla 3: Distribución de la dominancia para el lenguaje utilizando diferentes técnicas de evaluación en sujetos normales (N) y pre-quirúrgicos (PQ). Adaptado de Baynes y Long (2007).	45
Tabla 4: Variación de las preferencias manuales zurdas en cuatro sociedades humanas. Basado en Faurie et al. (2005).	54
Tabla 5: Índice de zurdera a través de países.....	55
Tabla 6: Evidencias de lateralización funcional en vertebrados inferiores (Peces). Actualizado y modificado de Bisazza, Rogers y Vallortigara (1998).....	71
Tabla 7: Evidencias de lateralización funcional en vertebrados inferiores (Anfibios y Reptiles). Actualizado y modificado de Bisazza, Rogers y Vallortigara (1998).	72
Tabla 8: Comparación de las evidencias de diferentes asimetrías neuroanatómicas macroestructurales y microestructurales entre chimpancés (<i>Pan troglodytes</i>) y humanos (<i>Homo sapiens</i>). Modificado de Llorente (2007) y Llorente, Fabr�e y Mosquera (2008a).....	91
Tabla 9: Precisi�n terminol�gica de conceptos clave en el estudio de la lateralidad manual. Extra�do de Llorente, Fabr�e y Mosquera (2008a).....	95
Tabla 10: Preferencias manuales de los diferentes grupos de primates, seg�n resultados meta-an�lisis de Papademetriou y colaboradores (2005).....	99
Tabla 11: Evidencias de lateralizaci�n manual en prosimios.	105
Tabla 12: Evidencias de lateralizaci�n manual en monos del Nuevo Mundo (Familia <i>Cebidae</i> , subfamilia <i>Saimiriinae</i>).....	115
Tabla 13: Evidencias de lateralizaci�n manual en monos del Nuevo Mundo (Familia <i>Cebidae</i> , subfamilia <i>Cebinae</i>).....	116
Tabla 14: Evidencias de lateralizaci�n manual en monos del Nuevo Mundo (Familia <i>Cebidae</i> , subfamilia <i>Callitrichinae</i> ; Familia <i>Atelidae</i> ; Familia <i>Pitheciidae</i>).	117
Tabla 15: Evidencias de lateralizaci�n manual en monos del Viejo Mundo, subfamilia <i>Cercopithecinae</i>	127
Tabla 16: Evidencias de lateralizaci�n manual en monos del Viejo Mundo, subfamilia <i>Colobinae</i>	128
Tabla 17: Taxonom�a actual y estado de conservaci�n de la superfamilia <i>Hominoidea</i> (Groves, 2005b; Oates, et al., 2009b)	132
Tabla 18: Evidencias de lateralizaci�n manual en grandes simios (incluidos <i>Hylobatidae</i> y excluidos <i>Pan</i>).....	143
Tabla 19: Evidencias de lateralizaci�n manual en chimpanc�s (<i>Pan troglodytes</i>), en acciones motoras simples.....	152
Tabla 20: Evidencias de lateralizaci�n manual en bonobos (<i>Pan paniscus</i>), en acciones motoras simples.	153
Tabla 21: Distribuci�n de las preferencias manuales para cinco comportamientos en estudios en cautividad y libertad. Adaptado de Hopkins y Cantalupo (2005).	165
Tabla 22: Comparaci�n de la distribuci�n (%) de las preferencias manuales entre estudios en ambientes naturalizados. Modificado de Riba (2008).....	168

Tabla 23: Evidencias de lateralización manual en chimpancés (género <i>Pan</i>), en acciones motoras complejas.	170
Tabla 24: Distribución de las preferencias manuales para diferentes tareas. Tomado de Hopkins et al (2007b).....	172
Tabla 25: Principales estudios en los que se ha utilizado la <i>tube task</i> como medida.....	175
Tabla 26: Resultados del test t de una muestra y preferencias a nivel poblacional en Llorente et al. (2009b).....	182
Tabla 27: Modelo de evaluación de la lateralización manual por niveles según McGrew y Marchant (1997a).....	192
Tabla 28: Evolución de las especializaciones asimétricas de las extremidades superiores en los primates (MacNeilage, et al., 1987).....	204
Tabla 29: Grado de innovación respecto a otros estudios observacionales en la fase de comportamientos espontáneos.....	226
Tabla 30: Coordenadas UTM de los puntos que delimitan la instalación exterior. Fuente: <i>Institut Cartogràfic de Catalunya</i>	230
Tabla 31: Criterios de edad utilizados por Goodall (1986) para establecer las diferentes clases de edad en <i>Pan troglodytes</i>	232
Tabla 32: Características de la muestra de estudio.....	234
Tabla 33: Experiencias previas e historia vital de los individuos antes de la llegada a FM.....	235
Tabla 34: Clasificación taxonómica del chimpancé común.....	238
Tabla 35: Número estimado de chimpancés (<i>Pan troglodytes</i>) en 2003 por subespecie y país. Tomado de Butynski (2003).....	240
Tabla 36: Tamaños grupales para diferentes poblaciones de chimpancés. Adaptado de Boesch y Boesch-Achermann (2000).....	251
Tabla 37: Diversidad comportamental en diversas comunidades de chimpancés. Modificado de Boesch y Boesch-Achermann (2000).....	252
Tabla 38: Principales evidencias de cultura material en chimpancés. Tomado de Riba, Llorente, Geribàs y Mosquera (2009a).....	254
Tabla 39: Categoría de amenaza para cada una de las subespecies de chimpancé (<i>Pan troglodytes</i>). Adaptado de Butynski (2003).....	256
Tabla 40: Listado de material fotográfico utilizado en el proyecto.....	258
Tabla 41: Listado de cámaras utilizadas para la grabación de vídeo digital.....	258
Tabla 42: Alimentos utilizados en el experimento de <i>tube task</i>	261
Tabla 43: Coordenadas UTM de las diferentes instalaciones de investigación: torre de observación y casetas. Fuente: <i>Institut Cartogràfic de Catalunya</i>	263
Tabla 44: Información general sobre el trabajo de campo llevado a cabo durante la fase observacional.....	264
Tabla 45: Información sobre la organización anual de las sesiones de observación.....	264
Tabla 46: Información sobre la organización anual y mensual de las sesiones de observación.....	265
Tabla 47: Sesiones y horas de observación por individuo durante la fase observacional.....	265
Tabla 48: Organización temporal de la fase experimental.....	266
Tabla 49: Catálogo conductual de lateralidad manual y no manual.....	267
Tabla 50: Catálogo conductual de comportamientos posturales.....	275
Tabla 51: Catálogo conductual de comportamientos sociales.....	276
Tabla 52: Tipo de lateralidad.....	277

Tabla 53: Tipo de funcionalidad de las extremidades I: número de extremidades implicadas en la acción.	277
Tabla 54: Tipo de funcionalidad de las extremidades II: tipo de acción que se lleva a cabo en primer lugar.	279
Tabla 55: Tipo de funcionalidad de las extremidades III: eje de preferencia lateral.....	279
Tabla 56: Tipo de funcionalidad de las extremidades IV: tipo de acción que se lleva a cabo en segundo lugar....	279
Tabla 57: Tipo de funcionalidad de las extremidades V: tipo de prensión y manipulación.....	279
Tabla 58: Tipo de funcionalidad de las extremidades VI: ambiente en el que se realiza la acción.	281
Tabla 59: Categorías conductuales utilizadas durante la <i>tube task</i>	287
Tabla 60: Categorías conductuales utilizadas durante <i>simple reaching</i>	288
Tabla 61: Distribución de los pesos de la dieta del <i>scatter</i> por grupos.	293
Tabla 62: Calendario de observaciones de <i>simple reaching</i>	293
Tabla 63: Acciones llevadas a cabo para resolver o minimizar los riesgos y dilemas éticos del proyecto de investigación.....	300
Tabla 64: Recuento del total de episodios registrados durante la fase observacional, según el tipo de conducta.	304
Tabla 65: Recuento de episodios registrados por categoría conductual y tipo de comportamiento.	305
Tabla 66: Agrupación de los comportamientos del etograma en categorías temáticas (clases de conducta).....	306
Tabla 67: Recuento de episodios registrados por clase de conducta y tipo de comportamiento.	307
Tabla 68: Recuento de los episodios llevados a cabo por los sujetos según tipo de comportamiento.....	307
Tabla 69: Total de episodios de actividad unimanual conjunta.....	309
Tabla 70: Recuento de episodios unimanuales conjuntos por conductas.....	310
Tabla 71: Preferencias manuales (Unimanual conjunta) por individuos y conductas según la prueba Binomial..	316
Tabla 72: Resumen de resultados del test Binomial en la evaluación de individuos por conductas.	320
Tabla 73: Índices de lateralidad de los individuos para las conductas.....	324
Tabla 74: Preferencias manuales por individuos y categorías de comportamiento según el test Binomial.	327
Tabla 75: Valores del índice de lateralidad de los individuos para las categorías de comportamiento.	331
Tabla 76: Total de respuestas por individuo para cada tipo de manipulación-prensión (Unimanual conjunta)....	333
Tabla 77: Valores de HI y ABSHI según los diferentes tipos de manipulación (unimanual-conjunta).....	337
Tabla 78: Número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según el tipo de manipulación (unimanual-conjunta).	339
Tabla 79: Valores de HI y ABSHI para las diferentes conductas según el tipo de manipulación (unimanual-conjunta).....	340
Tabla 80: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas con prensión de no precisión.....	341
Tabla 81: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas con prensión de precisión.....	342
Tabla 82: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas con manipulación sin prensión.....	342
Tabla 83: Total de respuestas por individuo para cada tipo de postura (unimanual-conjunta).....	343
Tabla 84: Valores de HI y ABSHI según los diferentes tipos de postura (unimanual-conjunta).	346
Tabla 85: Número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según el tipo de postura (unimanual conjunta).....	348
Tabla 86: Valores de HI y ABSHI para las diferentes conductas según el tipo de postura (unimanual-conjunta).....	349
Tabla 87: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas en postura sentado.....	350

Tabla 88: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas en postura cuadrúpeda.	351
Tabla 89: Total de respuestas por individuo según la zona donde se lleva a cabo la acción (unimanual conjunta).	352
Tabla 90: Valores de HI y ABSHI según las zonas donde se lleva a cabo la acción (unimanual conjunta).	354
Tabla 91: Número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según la zona donde se lleva a cabo la acción (unimanual-conjunta).	356
Tabla 92: Valores de HI y ABSHI para las diferentes conductas según la zona donde se lleva a cabo la acción (unimanual-conjunta).	357
Tabla 93: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas en zona arbórea/estructuras.	358
Tabla 94: Resultados del test t de una muestra para las conductas realizadas en zona terrestre.	358
Tabla 95: Total de respuestas por individuo para acciones instrumentales y no instrumentales (unimanual-conjunta).	359
Tabla 96: Valores de HI y ABSHI según la instrumentalidad de la acción (unimanual-conjunta).	362
Tabla 97: Valores de HI y ABSHI para las diferentes conductas según la instrumentalidad (unimanual-conjunta).	364
Tabla 98: Número de conductas en las que los sujetos están lateralizados según la instrumentalidad de la conducta (unimanual-conjunta).	365
Tabla 99: Resultados del test t de una muestra para las conductas no instrumentales.	366
Tabla 100: Porcentaje de consistencia en las preferencias a través de las diferentes variables de medida (Unimanual-conjunta).	367
Tabla 101: Correlaciones entre los diferentes valores de HI según las variables analizadas (unimanual-conjunta).	368
Tabla 102: Correlaciones del HI entre conductas.	369
Tabla 103: Correlaciones del ABSHI entre conductas.	369
Tabla 104: Análisis de preferencias a nivel poblacional en el “análisis conjunto”.	370
Tabla 105: Resumen de valores de HI y ABSHI para cada una de las variables estudiadas.	371
Tabla 106: Resumen de los valores de HI para cada una de las variables estudiadas por individuo.	371
Tabla 107: Total de respuestas de actividad unimanual con la mano 2 desocupada.	372
Tabla 108: Recuento de episodios unimanuales con la mano 2 desocupada por conductas.	373
Tabla 109: Preferencias manuales (unimanual mano 2 desocupada) por individuos y conductas según la prueba binomial.	380
Tabla 110: Resumen de resultados del test Binomial en la evaluación de individuos por conductas en unimanual con mano 2 desocupada.	382
Tabla 111: Valores de HI de los individuos para mano 2 desocupada.	386
Tabla 112: Estadísticos de contraste para MHI-Clase de conducta con mano 2 desocupada.	389
Tabla 113: Estadísticos de contraste para MABSHI-Clase de conducta con mano 2 desocupada.	390
Tabla 114: Preferencias manuales por individuos y categorías de comportamiento según el test Binomial para mano 2 desocupada.	391
Tabla 115: Valores de HI de los individuos para las categorías de comportamiento con mano 2 desocupada.	392
Tabla 116: Resultados del test t de una muestra en el análisis con la mano 2 desocupada.	393
Tabla 117: Total de respuestas de actividad unimanual con la mano 2 realizando soporte postural.	395

Tabla 118: Recuento de episodios unimanuales con la mano 2 realizando soporte postural por conductas.....	396
Tabla 119: Preferencias manuales (unimanual mano 2 realizando soporte postural) por individuos y conductas según la prueba binomial.....	401
Tabla 120: Resumen de los resultados del test Binomial en la evaluación de individuos por conductas en unimanual con mano 2 en soporte postural.....	403
Tabla 121: Valores de HI de los individuos para mano 2 realizando soporte postural.....	406
Tabla 122: Estadísticos de contraste para MHI-Clase de conducta con mano 2 realizando soporte postural.....	410
Tabla 123: Estadísticos de contraste para MABSHI-Clase de conducta con mano 2 realizando soporte postural.....	410
Tabla 124: Preferencias a nivel poblacional para categorías de conducta con mano 2 realizando soporte postural.....	411
Tabla 125: Preferencias manuales por individuos y categorías de comportamiento según el test Binomial para mano 2 realizando soporte postural.....	412
Tabla 126: Valores de HI de los individuos para las categorías de comportamiento con mano 2 realizando soporte postural.....	413
Tabla 127: Resultados del test t de una muestra en el análisis con la mano 2 realizando soporte postural.....	414
Tabla 128: Total de respuestas de actividad unimanual con la mano 2 realizando otra conducta.....	415
Tabla 129: Recuento de episodios unimanuales con la mano 2 realizando otra conducta.....	416
Tabla 130: Estadísticos de contraste para los valores del índice de lateralidad de la mano 2 realizando otra conducta del etograma con el resto de variables.....	418
Tabla 131: Preferencias manuales (unimanual mano 2 conducta) por individuos y conductas según la prueba binomial.....	424
Tabla 132: Resumen de resultados del test Binomial en la evaluación de individuos por conductas en unimanual con mano 2 realizando otra conducta del etograma.....	426
Tabla 133: Valores de HI de los individuos para la mano 2 realizando otra conducta.....	430
Tabla 134: Estadísticos de contraste para MHI-Clase de conducta con mano 2 realizando otra conducta.....	434
Tabla 135: Estadísticos de contraste para MABSHI-Clase de conducta con mano 2 realizando otra conducta.....	435
Tabla 136: Valores del test t de una muestra para “Clase de conducta” en mano 2 realizando otra conducta del etograma.....	435
Tabla 137: Preferencias manuales por individuo y categorías de comportamiento según el test Binomial para mano 2 realizando otra conducta.....	436
Tabla 138: Valores de HI de los individuos para las categorías de comportamiento con mano 2 realizando otra conducta del etograma.....	437
Tabla 139: Resultados del test t de una muestra en el análisis con la mano 2 realizando otra conducta.....	438
Tabla 140: Comparación según variables de estudio del número de sujetos lateralizados y de los índices de lateralidad.....	440
Tabla 141: Preferencias individuales de los sujetos según test Binomial en las cuatro variables de estudio.....	440
Tabla 142: Índices de lateralidad sumatorio de los sujetos para cada una de las cuatro variables de estudio.....	441
Tabla 143: Índices de lateralidad sumatorio absoluto de los sujetos para cada una de las cuatro variables de estudio.....	441
Tabla 144: Comparación de los diferentes índices de lateralidad según CLASE CONDUCTA.....	442

Tabla 145: Comparación de los diferentes índices de lateralidad absolutos según CLASE CONDUCTA.....	442
Tabla 146: Correlaciones <i>Spearman</i> entre los diferentes valores de HI para las cuatro variables de estudio.....	443
Tabla 147: Correlaciones <i>Spearman</i> entre los diferentes valores de ABSHI para las cuatro variables de estudio.	443
Tabla 148: Recuento de conductas bimanuales por tipo de lateralidad manual y podal.	445
Tabla 149: Total de episodios de actividad Bimanual.....	446
Tabla 150: Comparación de las preferencias manuales según test Binomial para las acciones unimanuales, bimanuales y unimanuales+bimanuales.	448
Tabla 151: Total de episodios de acciones podales por individuo.....	450
Tabla 152: Total de episodios de acciones no manuales indicadoras de lateralidad por individuo.	452
Tabla 153: Recuento general de episodios por conductas en otros comportamientos no manuales indicadores de lateralidad.....	454
Tabla 154: Recuento general de episodios de “tumbarse” por individuos.	454
Tabla 155: Total de respuestas unimanuales y bimanuales complementarias en contextos individuales y sociales.....	455
Tabla 156: Resultados del test t de una muestra para los índices de lateralidad en contextos sociales e individuales.	456
Tabla 157: Respuestas unimanuales e índices de lateralidad en contextos individuales.	456
Tabla 158: Respuestas unimanuales e índices de lateralidad en contextos sociales.	457
Tabla 159: Respuestas bimanuales complementarias e índices de lateralidad en contextos individuales.....	457
Tabla 160: Respuestas bimanuales complementarias e índices de lateralidad en contextos sociales.	458
Tabla 161: Resumen global de resultados de preferencias laterales según Binomial.....	460
Tabla 162: Resumen global de resultados de los índices de lateralidad según variables de estudio.	461
Tabla 163: Resumen global de resultados de los índices de lateralidad absolutos según variables de estudio.	462
Tabla 164: Resumen de las preferencias poblaciones en las diferentes variables de estudio.....	464
Tabla 165: Valores individuales del índice de lateralidad, p Binomial y % de uso de la mano derecha obtenidos en <i>tube task-test</i>	469
Tabla 166: Valores del índice de lateralidad en la primera y segunda parte del estudio y en cada uno de los 4 tests en <i>tube task</i>	470
Tabla 167: Medias de los valores del índice de lateralidad sumatorio para las diferentes variables analizadas en <i>tube task</i>	472
Tabla 168: Medias de los valores absolutos del HI para las diferentes variables analizadas.....	472
Tabla 169: Valores del Test t de una muestra para <i>Tube task</i>	473
Tabla 170: Índices de lateralidad según técnica de extracción digital o instrumental.	478
Tabla 171: Correlaciones existentes entre los 4 tests de <i>tube task</i> , a través de la <i>Rbo</i> de <i>Spearman</i>	480
Tabla 172: Valores individuales del índice de lateralidad, P Binomial y % de uso de la mano derecha obtenidos en <i>tube task</i> re-test.	482
Tabla 173: Comparación general de los resultados obtenidos en la fase test y re-test en <i>tube task</i>	483
Tabla 174: Resultados del test t de una muestra para el re-test de <i>tube task</i>	485
Tabla 175: Índices de lateralidad según técnica de extracción digital o instrumental: datos para las fases test y re-test en <i>tube task</i>	486

Tabla 176: Valores individuales del índice de lateralidad, P Binomial y % de uso de la mano derecha obtenidos en <i>simple reaching</i> .	489
Tabla 177: Medias de los valores del índice de lateralidad para las diferentes variables analizadas en <i>simple reaching</i> .	491
Tabla 178: Medias de los valores absolutos del HI para las diferentes variables analizadas en <i>simple reaching</i> .	491
Tabla 179: Valores individuales del índice de lateralidad, P Binomial y % de uso de la mano derecha obtenidos en <i>simple reaching</i> re-test.	496
Tabla 180: Comparación general de los resultados obtenidos en la fase test y re-test en <i>simple reaching</i> .	496
Tabla 181: Comparación de los valores del HI individuales para cada experimento, y los valores de HI multitarea.	501
Tabla 182: Preferencias manuales para TUBE y REACH y consistencia a través de tareas.	503
Tabla 183: Comparación de resultados obtenidos para cada uno de los experimentos.	504
Tabla 184: Resumen de t-test realizados para evaluar las preferencias manuales a nivel poblacional.	505
Tabla 185: Correlaciones <i>Spearman</i> entre la frecuencia de respuestas y los índices de lateralidad manual para ambos experimentos.	506
Tabla 186: Resumen de resultados: individuos lateralizados e índices de lateralidad según fase de estudio.	509
Tabla 187: Correlaciones de <i>Spearman</i> para los valores de HI en las 10 variables de estudio.	510
Tabla 188: Correlaciones de <i>Spearman</i> para los valores de HI espontáneo y experimental.	510
Tabla 189: Resumen global de resultados de los índices de lateralidad según variables de estudio.	511
Tabla 190: Correlaciones de <i>Spearman</i> para los valores de ABSHI en las 10 variables de estudio.	514
Tabla 191: Correlaciones de <i>Spearman</i> para los valores de ABSHI espontáneo y experimental.	515
Tabla 192: Resultados del test t de una muestra para los índices de lateralidad multivariable.	516
Tabla 193: Comparación de la conducta instrumental en la fase observacional y experimental.	519
Tabla 194: Comparación de las conductas bimanuales en la fase observacional y experimental.	520
Tabla 195: Comparación de la presión de precisión entre la fase observacional y experimental.	520
Tabla 196: Comparación de los valores de MHI del presente estudio con otros llevados a cabo en chimpancés en <i>simple reaching</i> . Nota: El asterisco (*) indica el presente estudio.	554
Tabla 197: Comparación de resultados en los sujetos de Fundación Mona para diferentes conductas que implican recogida simple de ítems. Nota: El asterisco (*) indica el presente estudio.	556

Referencias Bibliográficas

- Adams, C. L., Molfese, D. L., & Betz, J. C. (1987). Electrophysiological correlates of categorical speech perception for voicing in dogs. *Developmental Neuropsychology*, 3, 175-189.
- Ades, C., & Novaes Ramires, E. (2002). Asymmetry of leg use during prey handling in the spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *Journal of Insect Behavior*, 15(4), 563-570.
- Agnew, J. A., Zeffiro, T. A., & Eden, G. F. (2004). Left hemisphere specialization for the control of voluntary movement rate. *NeuroImage*, 22, 289-303.
- Alemseged, Z., Spoor, F., Kimbel, W. H., Bobe, R., Geraads, D., Reed, D., & Wynn, J. G. (2006). A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature*, 443, 296-301.
- Alp, R. (1993). Meat eating and ant-dipping by wild chimpanzees in Sierra Leone. *Primates*, 3, 463-468.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3,4), 227-265.
- American Psychological Association. (2002). Ethical principles of psychologists and code of conduct. *American Psychologist*, 57(12), 1060-1073.
- Amunts, K., Schlaug, G., Schleicher, A., Steinmetz, H., Dabringhaus, A., Roland, P. E., & Zilles, K. (1996). Asymmetry in the human motor cortex and handedness. *NeuroImage*, 4(3), 216-222.
- Anderson, J. R., Williamson, E. A., & Carter, J. (1983). Chimpanzees of Sapo Forest, Liberia: density, nests, tools and meat-eating. *Primates*, 24, 594-601.
- Anderson, M. J., Williams, S. A., & O'Brien, E. H. (2009). Individual differences in the preferred neck-resting position of Caribbean flamingos (*Phoenicopterus ruber*). *Laterality*, 14(1), 66-78.
- Annett, M. (1972). The distribution of manual asymmetry. *British Journal of Psychology*, 63, 343-358.
- Annett, M. (1985). *Left, right, hand and brain: The right shift theory*. Hove, UK: Lawrence Erlbaum Associates Ltd.
- Annett, M. (2000). Predicting combinations of left and right asymmetries. *Cortex*, 36(4), 485-505.
- Annett, M. (2002). *Handedness and brain asymmetry: The right shift theory*. Hove, UK: Psychology Press.
- Annett, M. (2006). The distribution of handedness in chimpanzees: Estimating right shift in Hopkins' sample. *Laterality*, 11(2), 101-109.
- Annett, M., & Annett, J. (1991). Handedness for eating in gorillas. *Cortex*, 27, 269-275.
- Arbib, M. A. (2005). From monkey-like action recognition to human language: An evolutionary framework for neurolinguistics. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 105-167.
- Arbib, M. A., & Rizzolatti, G. (1996). Neural expectations: A possible evolutionary path from manual skills to language. *Communication & Cognition*, 29(3-4), 393-424.
- Armelles, A., Llorente, M., & Feliu, O. (2008). Social interaction between three chimpanzee groups (*Pan troglodytes*) in Mona Foundation: assessment of the unification probabilities. *Folia Primatologica*, 79(5), 296.
- Armstrong, E., Schleicher, A., Omran, H., Curtis, M., & Zilles, K. (1995). The ontogeny of human gyrification. *Cerebral Cortex*, 5, 56-63.
- Aronson, L. R., & Clark, E. (1952). Evidences of ambidexterity and laterality in the sexual behavior of certain poeciliid fish. *American Naturalist*, 86(828), 161-171.
- Aruguete, M. S., Ely, E. A., & King, J. E. (1992). Laterality in spontaneous motor activity of chimpanzees and squirrel monkeys. *American Journal of Primatology*, 27, 177-188.

- Association for the Study of Animal Behaviour. (2002). Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. *Animal Behaviour*, *63*, 195–199.
- Baab, K. L., & McNulty, K. P. (2008). Size, shape, and asymmetry in fossil hominins: The status of the LB1 cranium based on 3D morphometric analyses. *Journal of Human Evolution*, in press(dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.08.011).
- Bard, K. A., Hopkins, W. D., & Fort, C. L. (1990). Lateral bias in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, *104*(4), 309-321.
- Barroso, J. (1994). Especialización hemisférica. En C. Junqué & J. Barroso (Eds.), *Neuropsicología* (pp. 133-201). Madrid: Síntesis.
- Barthélémy, S., & Boulinguez, P. (2001). Manual reaction time asymmetries in human subjects: the role of movement planning and attention. *Neuroscience Letters*, *315*, 41-44.
- Barthélémy, S., & Boulinguez, P. (2002). Manual asymmetries in the directional coding of reaching: further evidence for hemispatial effects and right hemisphere dominance for movement planning. *Experimental Brain Research*, *147*, 305-312.
- Bauer, R. H. (1993). Lateralization of neural control for vocalization by the frog (*Rana pipiens*). *Psychobiology*, *21*, 243-248.
- Bax, J. S., & Ungar, P. S. (1999). Incisor labial surface wear striations in modern humans and the implications for handedness in Middle and Late Pleistocene hominids. *International Journal of Osteoarchaeology*, *9*, 189-198.
- Baynes, K., & Long, D. L. (2007). Three conundrums of language lateralization. *Language and Linguistics Compass*, *1*(1-2), 48-70.
- Beaton, A. A. (1997). The relation of planum temporale asymmetry and morphology of the corpus callosum to handedness, gender and dyslexia: a review of the evidence. *Brain and Language*, *60*, 255-322.
- Begun, D., & Walker, A. (1993). The endocast. En A. Walker & R. Leakey (Eds.), *The Nariokotome Homo erectus skeleton* (pp. 326-358). Cambridge: Harvard University Press.
- Benke, T., Koçlu, B., Visani, P., Karner, E., Brenneis, C., Bartha, L., Trinka, E., Trieb, T., Felber, S., Bauer, G., Chemelli, A., & Willmes, K. (2006). Language lateralization in temporal lobe epilepsy: a comparison between fMRI and the Wada Test. *Epilepsia*, *47*, 1308-1319.
- Bennett, A. J., Suomi, S. J., & Hopkins, W. D. (2008). Effects of early adverse experiences on behavioural lateralisation in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Laterality*, *13*(3), 282-292.
- Bennett, A. J., Ward, J. P., Milliken, G. W., & Stafford, D. K. (1995). Analysis of lateralized components of feeding behavior in the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *Journal of Comparative Psychology*, *109*(1), 27-33.
- Bermejo, M., Illera, G., & Sabater-Pi, J. (1989). New observations on the tool-behavior of chimpanzees from Mt. Assirik (Senegal, West Africa). *Primates*, *30*(1), 65-73.
- Bermúdez de Castro, J. M., Bromage, T. G., & Fernández Jalvo, Y. (1988). Buccal striation on fossil anterior teeth: evidence of handedness in the middle and early Upper Palaeolithic. *Journal of Human Evolution*, *17*, 403-412.
- Bertolani, P., Scholes, C., McGrew, W. C., & Pruett, J. D. (2007). Laterality in termite-fishing by Fongoli chimpanzees: preliminary report. *Pan Africa News*, *14*(1), 1-3.
- Bertoncini, J., Morais, J., Bijeljac-Babic, R., McAdams, S., Peretz, I., & Mehler, J. (1989). Dichotic perception and laterality in neonates. *Brain and Language*, *37*, 591-605.

- Bicca-Marques, J. C., Nunes, C. A., & Schacht, K. (1998). Preliminary observation on handedness in wild tamarins (*Saguinus spp.*) and titi monkeys (*Callicebus cupreus*). *Neotropical Primates*, 6(3), 88-90.
- Bila-Isa, I. (2003). *Bonobos dig termite mounds: a field example of tool use by wild bonobos of the Etate, northern sector of the Salonga National Park*. Comunicación presentada en 2003 Bonobo workshop: Behaviour, ecology and conservation of wild bonobos, Inuyama, Japan.
- Billiard, S., Faurie, C., & Raymond, M. (2005). Maintenance of handedness polymorphism in humans: a frequency-dependent selection model. *Journal of Theoretical Biology*, 235, 85–93.
- Biro, D., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., Yamakoshi, G., Sousa, C., & Matsuzawa, T. (2003). Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments. *Animal Cognition*, 6, 213-223.
- Bisazza, A., Cantalupo, C., Robins, A., Rogers, L., & Vallortigara, G. (1997a). Pawedness and motor asymmetries in toads. *Laterality*, 1, 161–175.
- Bisazza, A., Cantalupo, C., Robins, F., Rogers, L. J., & Vallortigara, G. (1996). Right pawedness in toads. *Nature*, 379, 408.
- Bisazza, A., Pignatti, R., & Vallortigara, G. (1997b). Detour tests reveal task- and stimulus-specific neural lateralization in mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Behavioral and Brain Sciences*, 89, 237-242.
- Bisazza, A., Rogers, L. J., & Vallortigara, G. (1998). The origins of cerebral asymmetry: a review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22(3), 411–426.
- Bisazza, A., & Vallortigara, G. (1996). Rotational bias in mosquitofish (*Gambusia holbrooki*): The role of lateralization and sun-compass navigation. *Laterality*, 1, 161-175.
- Bisazza, A., & Vallortigara, G. (1997). Rotational swimming preferences in mosquitofish: Evidence for brain lateralization? *Physiology & Behavior*, 62(6), 1405-1407.
- Bishop, D. V. M. (1989). Does hand proficiency determine hand preference? *British Journal of Psychology*, 80, 191-199.
- Blake, J., Myszczyzyn, D., Jokel, A., & Bebiroglu, N. (2008). Gestures accompanying speech in specifically language-impaired children and their timing with speech. *First Language*, 28(2), 237-253.
- Blake, J., O'Rourke, P., & Borzellino, G. (1994). Form and function in the development of pointing and reaching gestures. *Infant Behavior and Development*, 17, 195-203.
- Blank, R., Miller, V., & von Voß, H. (2000). Human motor development and hand laterality: a kinematic analysis of drawing movements. *Neuroscience Letters*, 295, 89-92.
- Blanton, R. E., Levitt, J. G., Thompson, P. M., Narr, K. L., Capetillo-Cunliffe, L., Nobel, A., Singerman, J. D., McCracken, J. T., & Toga, A. W. (2001). Mapping cortical asymmetry and complexity patterns in normal children. *Psychiatry Research: Neuroimaging Section*, 107, 29-43.
- Blois-Heulin, C., Bernard, V., & Bec, P. (2007). Postural effect on manual laterality in different tasks in captive grey-cheeked mangabey (*Lophocebus albigena*). *Journal of Comparative Psychology*, 121(2), 205-213.
- Blois-Heulin, C., Guitton, J. S., Nedellec-Bienvenue, D., Roparts, L., & Vallet, E. (2006). Hand preference in unimanual and bimanual tasks and postural effect on manual laterality in captive red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus torquatus*). *American Journal of Primatology*, 68(5), 429-444.
- Boesch, C. (1991). Handedness in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 12, 541-558.
- Boesch, C. (1995). Innovation in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 16, 1-16.

- Boesch, C., & Boesch-Achermann, H. (2000). *The chimpanzees of the Tai Forest. Behavioural ecology and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Boesch, C., & Boesch, H. (1981). Sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees: a preliminary report. *Journal of Human Evolution, 10*, 585-593.
- Boesch, C., & Boesch, H. (1984). Possible causes of sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution, 13*, 415-440.
- Boesch, C., & Boesch, H. (1990). Tool use and tool making in wild chimpanzees. *Folia Primatologica, 54*, 86-99.
- Boleda, R. M., Chinchilla, M., Valls, R., & Pastor, J. (1975). El dextrismo en el chimpancé. *Revista del Parc Zoològic de Barcelona, 23*, 18-20.
- Bookheimer, S. Y., Zeffiro, T. A., Blaxton, T., Malow, B. A., Gaillard, W. D., Sato, S., Kufta, C., Fedio, P., & Theodore, W. H. (1997). A direct comparison of pet activation and electrocortical stimulation mapping for language localization. *Neurology, 4*, 1056-1065.
- Borod, J., Caron, H. S., & Koff, E. (1984). Left-handers and right-handers compared on performance and preference measures of lateral dominance. *British Journal of Psychology, 5*, 177-185.
- Borojerdi, B., Foltys, H., Krings, T., Spetzger, U., Thron, A., & Topper, R. (1999). Localization of the motor hand area using transcranial magnetic stimulation and functional magnetic resonance imaging. *Clinical Neurophysiology, 110*, 699-704.
- Bortoff, G. A., & Strick, P. L. (1993). Corticospinal terminations in two New World primates: further evidence that corticomotoneural connections provide part of the neural substrate for manual dexterity. *Journal of Neuroscience, 12*, 5105-5118.
- Boulinguez, P., Barthélémy, S., & Debù, B. (2000). Influence of the movement parameter to be controlled on manual RT asymmetries in right-handers. *Brain and Cognition, 44*, 653-661.
- Bourassa, D. C., McManus, I. C., & Bryden, M. P. (1996). Handedness and eye-dominance: A meta-analysis of their relationship. *Laterality, 1*(1), 5-34.
- Box, H. O. (1977). Observations on spontaneous hand use in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Primates, 18*(2), 395-400.
- Bradley, B. J., & Vigilant, L. (2002). The evolutionary genetics and molecular ecology of chimpanzees and bonobos. En C. Boesch, G. Hohmann & L. F. Marchant (Eds.), *Behavioural diversity in Chimpanzees and Bonobos* (pp. 259-276). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bradshaw, J. L. (1991). Animal asymmetry and human heredity: Dextrality, tool use and language in evolution - 10 years after Walker (1980). *British Journal of Psychology, 82*, 39-59.
- Bradshaw, J. L., Bradshaw, J. A., & Nettleton, N. C. (1990). Abduction, adduction and hand differences in simple and serial movements. *Neuropsychologia, 28*, 917-931.
- Bradshaw, J. L., & Rogers, L. J. (1993). *The evolution of lateral asymmetries, language, tool-use and intellect*. San Diego: Academic Press.
- Branch, C., Milner, B., & Rasmussen, T. (1964). Intracarotid sodium amobarbital test of language and memory before temporal lobectomy for seizure control. *Neurology, 23*, 399-405.
- Branson, N. J., & Rogers, L. J. (2006). Relationship between paw preference and noise phobia in *Canis familiaris*. *Journal of Comparative Physiology, 120*, 176-183.
- Breuer, T., Ndoundou-Hockemba, M., & Fishlock, V. (2005). First observation of tool use in wild gorillas. *Plos Biology, 3*(11), e380.

- Brinkman, J., & Kuypers, H. G. (1973). Cerebral control of contralateral and ipsilateral arm, hand and finger movements in the split-brain rhesus monkey. *Brain*, *96*(4), 653-674.
- Brito, G. N., Lins, M. F., Paumgarten, F. J., & Brito, L. S. (1992). Hand preference in 4- to 7-year-old children: An analysis with the Edinburgh Inventory in Brazil. *Developmental Neuropsychology*, *8*, 59-68.
- Broca, P. (1865). Du siege de la faculté du langage articulé. *Bulletins de la Société Anthropologique de Paris*, *6*, 337-395.
- Bromage, T. G., Bermúdez de Castro, J. M., & Jalvo, Y. F. (1991). The SEM in taphonomic research and its application to studies of cutmarks generally and the determination of handedness specifically. *Anthropologie*, *29*, 163-169.
- Bromage, T. G., & Boyde, A. (1984). Microscopic criteria for the determination of directionality of cutmarks on bone. *American Journal of Physical Anthropology*, *65*, 389-366.
- Bruner, J. S., & Klossowski, B. (1972). Visually preadapted constituents of manipulatory action. *Perception*, *1*, 3-14.
- Bryden, M. P., Roy, E. A., McManus, I. C., & Bulman-Fleming, M. B. (1997). On the genetics and measurement of human handedness. *Laterality*, *2*(3/4), 317-336.
- Bryden, P. J. (2000). Lateral preferences, skilled behavior and task complexity: hand and foot. En M. K. Mandal, M. B. Bulman-Fleming & G. Tiwari (Eds.), *Side Bias: a Neuropsychological perspective*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Bryden, P. J., Pryde, K. M., & Roy, E. A. (2000). A developmental analysis of the relationship between hand preference and performance: II. A performance-based method of measuring hand preference in children. *Brain and Cognition*, *43*, 60-64.
- Bryden, P. J., Roy, E. A., & Spence, J. (2007). An observational method of assessing handedness in children and adults. *Developmental Neuropsychology*, *32*(3), 825-846.
- Burke, M. R., Adkins-Regan, E., & Wade, J. (2007). Laterality in syrinx muscle morphology of the Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Physiology & Behavior*, *90*, 682-686.
- Butynski, T. M. (2003). The robust chimpanzee *Pan troglodytes*: taxonomy, distribution, abundance, and conservation status. En R. Kormos, C. Boesch, M. I. Bakarr & T. M. Butynski (Eds.), *West african chimpanzees. Status survey and conservation action plan* (pp. 21-23). IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Primate Specialist Group.
- Buxhoeveden, D. P., Switala, A. E., Litaker, M., Roy, E., & Casanova, M. F. (2001). Lateralization of minicolumns in human Planum temporale is absent in nonhuman primate cortex. *Brain, Behavior and Evolution*, *57*, 349-358.
- Byrne, R. W., & Byrne, J. M. E. (1991). Hand preferences in the skilled gathering tasks of mountain gorillas (*Gorilla g. beringei*). *Cortex*, *27*, 521-546.
- Byrne, R. W., Corp, N., & Byrne, J. M. E. (2001). Estimating the complexity of animal behaviour: How mountain gorillas eat thistles. *Behaviour*, *138*, 525-557.
- Cahen, D., & Keely, L. H. (1980). Not less than two, not more than three. *World Archaeology*, *12*, 166-180.
- Cahen, D., Keely, L. H., & Van Noten, F. L. (1979). Stone tools, toolkits, and human behavior in prehistory. *Current Anthropology*, *20*, 661-683.
- Calvert, G. A., & Bishop, D. V. M. (1998). Quantifying hand preference using a behavioural continuum. *Laterality*, *3*, 255-268.

- Calvin, W. (1983). The unitary hypothesis: a common neural circuitry for novel manipulations, language, pan-ahead, and throwing? En Gibson & Ingold (Eds.), *Tools, language and cognition in human evolution*. New York: McGraw Hill.
- Cameron, R., & Rogers, L. J. (1999). Hand preference of the common marmoset (*Callithrix jacchus*). Problem solving and responses in a novel setting. *Journal of Comparative Psychology*, *113*(2), 149-157.
- Campaigne, R., & Minckler, J. (1976). A note on the gross configurations of the human auditory cortex. *Brain and Language*, *3*, 318-323.
- Cantalupo, C., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (1995). Lateralization of predator-evasion response in a teleost fish (*Girardinus falcatus*). *Neuropsychologia*, *33*, 1637-1646.
- Cantalupo, C., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (1996). Lateralization of displays during aggressive and courtship behaviour in the siamese-fighting fish (*Betta splendens*). *Physiology & Behavior*, *60*(249-252).
- Cantalupo, C., Freeman, H., Rodes, W., & Hopkins, W. D. (2008). Handedness for tool use correlates with cerebellar asymmetries in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavioral Neuroscience*, *122*(1), 191-198.
- Cantalupo, C., & Hopkins, W. D. (2001). Asymmetric Broca's area in great apes. *Nature*, *414*, 505.
- Cantalupo, C., Pilcher, D. L., & Hopkins, W. D. (2003). Are planum temporale and sylvian fissure asymmetries directly related? A MRI study in great apes. *Neuropsychologia*, *41*, 1975-1981.
- Carreiras, M. (1997). *Descubriendo y procesando el lenguaje*. Madrid: Trotta.
- Carretero, J. M., Arsuaga, J. L., & Lorenzo, C. (1997). Clavicles, scapulae and humeri from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, *33*, 357-408.
- Carretero, J. M., Lorenzo, C., & Arsuaga, J. L. (1999). Axial and appendicular skeleton of *Homo antecessor*. *Journal of Human Evolution*, *37*, 459-499.
- Cashmore, L., Uomini, N., & Chapelain, A. (2008). The evolution of handedness in humans and great apes: a review and current issues. *Journal of Anthropological Sciences*, *86*, 7-35.
- Clapham, P. J., Leimkuhler, E., Gray, B. K., & Mattila, D. K. (1995). Do humpback whales exhibit lateralized behaviour? *Animal Behaviour*, *50*, 73-82.
- Clifton, R. K., Rochat, P., Litovsky, R. Y., & Perris, E. E. (1991). Object representation guides infants' reaching in the dark. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *17*(2), 323-329.
- Coe, C. L., Lubach, G. R., & Schneider, M. L. (2002). Prenatal disturbance alters the size of the corpus callosum in young monkeys. *Developmental Psychobiology*, *41*, 178-185.
- Colell, M., Segarra, M. D., & Sabater Pi, J. (1995a). Hand preferences in chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), and orangutans (*Pongo pygmaeus*) in food reaching and other daily activities. *International Journal of Primatology*, *16*, 413-434.
- Colell, M., Segarra, M. D., & Sabater Pi, J. (1995b). Manual laterality in chimpanzees (*Pan troglodytes*) in complex tasks. *Journal of Comparative Psychology*, *109*(3), 298-307.
- Collins, R. (1985). On the inheritance of direction and degree of asymmetry. En S. Glick (Ed.), *Cerebral lateralisation in nonhuman species* (pp. 41-71). Orlando: Academic Press.
- Concha, M. L. (2005). Genes as primary determinants of population level lateralisation. *Behavioral and Brain Sciences*, *28*, 593-594.
- Corballis, M. C. (1991). *The Lopsided Ape*. New York: Oxford University Press.
- Corballis, M. C. (1998a). Cerebral asymmetry: motoring on. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*(4), 152-158.

- Corballis, M. C. (1998b). Did language evolve from manual gestures? En R. Hurford, M. Studdert-Kennedy & C. Knight (Eds.), *Approaches to the evolution of language: social and cognitive bases* (pp. 161-178). Cambridge: Cambridge University Press.
- Corballis, M. C. (1999). The gestural origins of language. *American Scientist*, 87(2), 138-145.
- Corballis, M. C. (2002). *From hand to mouth: The origins of language*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Corballis, M. C. (2003). From mouth to hand: gesture, speech, and the evolution of right handedness. *Behavioral and Brain Sciences*, 26, 199-260.
- Corballis, M. C. (2005). The trade-off between symmetry and asymmetry. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 594-595.
- Corballis, M. C. (2010). Mirror neurons and the evolution of language. *Brain and Language*, 112(1), 25-35.
- Corbetta, D., & Thelen, E. (1996). The developmental origins of bimanual coordination: A dynamic perspective. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 22, 502-522.
- Corbetta, D., & Thelen, E. (1999). Lateral biases and fluctuations in infants' spontaneous arm movements and reaching. *Developmental Psychobiology*, 34, 237-255.
- Coren, S. (1992). *The Left-Hander Syndrome: the causes and consequences of left-handedness*. New York: Free Press.
- Coren, S. (1995). Family patterns in handedness: Evidence for indirect inheritance mediated by birth stress. *Behavior Genetics*, 25(6), 517-524.
- Coren, S., & Halpern, D. F. (1991). Left-handedness: a marker for decreased survival fitness. *Psychological Bulletin*, 109(1), 90-106.
- Corina, D. P., Vaid, J., & Bellugi, U. (1992). The linguistic basis of left hemisphere specialization. *Science*, 255, 1258-1260.
- Corp, N., & Byrne, R. W. (2004). Sex difference in chimpanzee handedness. *American Journal of Physical Anthropology*, 123, 62-68.
- Costello, M. B., & Fragaszy, D. M. (1988). Prehension in *Cebus* and *Saimiri*: 1. Grip type and hand preference. *American Journal of Primatology*, 15, 235-245.
- Crow, T. J. (2002a). Handedness, language lateralisation and anatomical asymmetry: relevance of protocadherin XY to hominid speciation and the aetiology of psychosis. *British Journal of Psychiatry*, 181, 295-297.
- Crow, T. J. (2004). Directional asymmetry is the key to the origin of modern *Homo sapiens* (the Broca-Annett axiom): A reply to Roger's review of *The Specialization of Modern Homo Sapiens*. *Laterality*, 9(2), 233-242.
- Crow, T. J. (2005). The cerebral torque and directional asymmetry for hand use are correlates of the capacity for language in *Homo sapiens*. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 595-596.
- Crow, T. J. (2010). A theory of the origin of cerebral asymmetry: Epigenetic variation superimposed on a fixed right-shift. *Laterality*, 15(3), 289-303.
- Crow, T. J. (Ed.). (2002b). *The speciation of modern Homo sapiens* (Vol. 106). London: British Academy.
- Crow, T. J., Close, J. P., Dagnall, A. M., & Priddle, T. H. (2009). Where and what is the right shift factor or cerebral dominance gene? A critique of Francks et al. (2007). *Laterality*, 2009(14), 1.
- Cunningham, D., Forsythe, C., & Ward, J. P. (1989). A Report of behavioral lateralization in an infant orangutan (*Pongo pygmaeus*). *Primates*, 30(2), 249-253.

- Cunningham, D. J. (1892). *Surface anatomy of the cerebral hemispheres*. Dublin: Academy House.
- Cykowski, M. D., Kochunov, P. V., Ingham, R. J., Ingham, J. C., Mangin, J.-F., Rivière, D., Lancaster, J. L., & Fox, P. T. (2008). Perisylvian sulcal morphology and cerebral asymmetry patterns in adults who stutter. *Cerebral Cortex*, *18*(3), 571-583.
- Chance, S. A., & Crow, T. J. (2007). Distinctively human: cerebral lateralisation and language in *Homo sapiens*. *Journal of Anthropological Sciences*, *85*, 83-100.
- Chance, S. A., Esiri, M. M., & Crow, T. J. (2005). Macroscopic brain asymmetry is changed along the antero-posterior axis in schizophrenia. *Schizophrenia Research*, *74*, 163-170.
- Chapelain, A., Bec, P., & Blois-Heulin, C. (2006). Manual laterality in Campbell's Monkeys (*Ceropithecus c. campbelli*) in spontaneous and experimental actions. *Behavioural Brain Research*, *173*(2), 237-245.
- Chapelain, A. S., & Hogervorst, E. (2009). Hand preferences for bimanual coordination in 29 bonobos (*Pan paniscus*). *Behavioural Brain Research*, *196*, 15-29.
- Cheverud, J. M., Falk, D., Hildebolt, C., Moore, A. J., & Helmkamp, R. C. (1990). Heritability and association of cortical petalia in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Brain, Behavior and Evolution*, *35*, 368-372.
- Chi, J. G., Dooling, E. C., & Gilles, F. H. (1977a). Gyral development of the human brain. *Annals of Neurology*, *1*, 86-93.
- Chi, J. G., Dooling, E. C., & Gilles, F. H. (1977b). Left-right asymmetries of the temporal speech areas of the human fetus. *Archives of Neurology*, *34*, 346-348.
- Chomsky, N. (1975). *The Logical Structure of Linguistic Theory*. New York: Plenum Press.
- Christel, M. I., Kitzel, S., & Niemitz, C. (1998). How precisely do bonobos (*Pan paniscus*) grasp small objects? *International Journal of Primatology*, *19*(1), 165-194.
- Christiansen, M. H., & Kirby, S. (2003). Language evolution: consensus and controversies. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(7), 300-307.
- Christman, S. D. (1995). Independence versus integration of right and left hemisphere processing: Effects of handedness. En F. L. Kitterle (Ed.), *Hemispheric communication: Mecanisms and models* (pp. 231-253). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Christman, S. D. (2001). Individual differences in Stroop and local-global processing: A possible role of interhemispheric interaction. *Bran and Cognition*, *45*, 97-118.
- d'Errico, F. (1988). A study of Upper Palaeolithic and Epipalaeolithic engraved pebbles. En S. L. Olsen (Ed.), *Scanning electron microscopy in archaeology* (Vol. 452, pp. 169-184). Oxford: B.A.R. International Series
- d'Errico, F. (1992). Technology, motion, and the meaning of Epipaleolithic art. *Current Anthropology*, *33*, 94-109.
- Dadda, M., Cantalupo, C., & Hopkins, W. D. (2006). Further evidence of an association between handedness and neuroanatomical asymmetries in the primary motor cortex of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Neuropsychologia*, *44*(12), 2582-2586.
- Dadda, M., Sovrano, V. A., & Bisazza, A. (2003). Temporal pattern of social aggregation in tadpoles and its influence on the measurement of lateralized response to social stimuli. *Physiology & Behavior*, *78*(2), 337-341.
- Damerose, E., & Hopkins, W. D. (2002). Scan and focal sampling: reliability in the laterality for maternal cradling and infant nipple preferences in olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, *63*, 511-518.

- Dargent-Pare, C., De Agostini, M., Mesbah, M., & Dellatolas, G. (1992). Foot and eye preference in adults: relationship with handedness, sex and age. *Cortex*, *28*(3), 343-351.
- Dawson, J. L. M. B. (1972). Temne-Arunta hand-eye dominance and cognitive style. *International Journal of Psychology*, *7*, 415-418.
- Dawson, J. L. M. B. (1977). Alaskan Eskimo hand, eye, auditory dominance and cognitive style. *Psychologia*, *20*, 125-135.
- Day, H. D., & Day, K. C. (1997). Directional preferences in the rotational play behaviors of young children. *Developmental Psychobiology*, *30*, 213-223.
- Day, L. B., & MacNeilage, P. F. (1996). Postural asymmetries and language lateralization in humans (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, *110*(1), 88-96.
- De Agostini, M., Khamis, A. H., Ahui, A. M., & Dellatolas, G. (1997). Environmental influences in hand preference: an African point of view. *Brain and Cognition*, *35*(2), 151-167.
- de Sousa, M. B. C., Xavier, N. S., da Silva, H. P. A., de Oliveira, M. S., & Yamamoto, M. E. (2001). Hand preference study in marmosets (*Callithrix jacchus*) using food reaching tests. *Primates*, *42*(1), 57-66.
- De Vleeschouwer, K., Van Elsacker, L., & Verheyen, R. F. (1995). Effect of posture on hand preferences during experimental food reaching in bonobos (*Pan paniscus*). *Journal of Comparative Psychology*, *109*(2), 203-207.
- de Waal, F. B. M., & Seres, M. (1997). Propagation of handclasp grooming among captive chimpanzees. *American Journal of Primatology*, *43*, 339-346.
- Deacon, T. (1997). *The Symbolic Species: The Co-evolution of Language and the Brain*. Londres: W.W. Norton.
- Deckel, A. W. (1995). Laterality of aggressive responses in *Anolis*. *Journal of Experimental Zoology*, *272*, 194-200.
- Deckel, A. W., & Jevitts, E. (1997). Left versus right hemisphere regulation of aggressive behaviours in *Anolis carolinensis*: effects of eye-patching and fluoxetine administration. *Journal of Experimental Zoology*, *278*, 9-21.
- Delfour, F., & Marten, K. (2006). Lateralized visual behavior in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) performing audio-visual tasks: The right visual field advantage. *Behavioural Processes*, *71*, 41-50.
- Denckla, M. B. (1974). Development of motor co-ordination in normal children. *Developmental Medicine and Child Neurology*, *16*, 720-742.
- Deng, C. (2005). Interactions between genetic and environmental factors determine direction of population lateralization. *Behavioral and Brain Sciences*, *28*, 598.
- Deng, C., & Rogers, L. J. (2002). Factors affecting the development of lateralisation in the chick. En L. J. Rogers & R. K. Andrews (Eds.), *Comparative vertebrate lateralisation* (pp. 206-246). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Diamond, A. C., & McGrew, W. C. (1994). True handedness in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*)? *Primates*, *35*(1), 69-77.
- Dill, L. M. (1977). 'Handedness' in the Pacific tree frog (*Hyla regilla*). *Canadian Journal of Zoology*, *55*, 1926-1929.
- Dodson, D. L., Stafford, D., Forsythe, C., Seltzer, C. P., & Ward, J. P. (1992). Laterality in quadrupedal and bipedal prosimians: reach and whole-body turn in the mouse lemur (*Microcebus murinus*) and the galago (*Galago moholi*). *American Journal of Primatology*, *26*, 191-202.
- Dolcos, F., Rice, H. J., & Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry and aging: right hemisphere decline or asymmetry reduction. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *26*, 819-825.

- Dubois, J., Bender, M., Cachia, A., Lazeyras, F., Ha-Vinh Leucher, R., Sizonenko, S. V., Borradori-Tolsa, C., J.F., M., & Hüppi, P. S. (2007). Mapping the early cortical folding process in the preterm newborn brain. *Cerebral Cortex*, *18*, 1444-1454.
- Dubois, J., Hertz-Pannier, L., Cachia, A., Mangin, J. F., Bihan, D. L., & Dehaene-Lambertz, G. (2009). Structural asymmetries in the infant language and sensori-motor networks. *Cerebral Cortex*, *19*(2), 414-423.
- Elias, L. J., & Bryden, M. P. (1999). Footedness is a better predictor of language lateralisation than handedness. *Laterality*, *3*, 41-51.
- Elliott, D., & Chua, R. (1996). Manual asymmetries in goal-directed movements. En D. Elliott & E. A. Roy (Eds.), *Manual asymmetries in the motor performance* (pp. 143-175). New York: CRC Press.
- Ellis, S. J., Ellis, P. J., Marshall, R., Windridge, C., & Jones, S. (1998). Is forced dextrality an explanation for the fall in the prevalence of sinistrality with age? A study in northern England. *Journal of Epidemiology and Community Health*, *52*, 41-44.
- Emmorey, K., Mehta, S., & Grabowski, T. J. (2007). The neural correlates of sign versus word production. *NeuroImage*, *36*, 202-208.
- Escobar, M. (1995). *Prensión manual en primates*. Tesis no publicada, Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Escola, L., Intskirveli, I., Umilta, M., Nasoyan, A., Rizzolatti, G., & Gallese, V. (2004). Tool use and goal-relatedness in areas F5 and F1 of the macaque monkey. *4th Forum of the European Neuroscience [FENS]* (pp. online). Lisboa, Julio 10-14, 2004.
- Ettlinger, G. (1988). Hand preference, ability, and hemispheric specialization: How far are these factors related in the monkey? *Cortex*, *24*, 389-398.
- Eviatar, Z., Menn, L., & Zaidel, E. (1990). Concreteness: nouns, verbs, and hemispheres. *Cortex*, *26*(4), 611-624.
- Fagard, J. (1987). Does manual asymmetry of right-handers change between six and nine years of age? *Human Movement Science*, *6*, 321-332.
- Fagard, J. (2000). Linked proximal and distal changes in the reaching behavior of 5- to 12-month-old human infants grasping object of different sizes. *Infant Behavior and Development*, *23*, 317-329.
- Fagard, J., & Corroyer, D. (2003). Using a continuous index of laterality to determine how laterality is related to interhemispheric transfer and bimanual coordination in children. *Developmental Psychobiology*, *43*, 44-56.
- Fagard, J., & Dahmen, R. (2004). Cultural influences on the development of lateral preferences: A comparison between French and Tunisian children. *Laterality*, *9*(1), 67-78.
- Fagard, J., & Marks, A. (2000). Unimanual and bimanual tasks and the assessment of handedness in toddlers. *Developmental Science*, *3*(2), 137-147.
- Fagot, J., & Bard, K. A. (1995). Asymmetric grasping response in neonate chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Infant Behavior and Development*, *28*, 253-255.
- Fagot, J., & Vauclair, J. (1988). Handedness and bimanual coordination in the lowland gorilla. *Brain, Behavior and Evolution*, *32*, 89-95.
- Fagot, J., & Vauclair, J. (1991). Manual laterality in nonhuman primates: a distinction between handedness and manual specialization. *Psychological Bulletin*, *109*(1), 76-89.
- Falk, D. (1983). Cerebral cortices of East African early hominids. *Science*, *221*, 1072-1074.

- Falk, D., Cheverud, J., Vannier, M. W., & Conroy, G. C. (1986). Advanced computer graphics technology reveals cortical asymmetry in endocasts of rhesus monkeys. *Folia Primatologica*, *46*, 98-103.
- Falk, D., Hildebolt, C., Cheverud, J., Vannier, M., Helmkamp, C., & Konigsberg, L. (1990). Cortical asymmetries in frontal lobes of Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Brain Research*, *512*, 40-45.
- Falzi, G., Perrone, P., & Vignolo, L. (1982). Right-left asymmetry in anterior speech region. *Archives of Neurology*, *39*(4), 239-240.
- Faurie, C., & Raymond, M. (2004). Handedness frequency over more than ten thousand years. *Proceedings of the Royal Society of London, (Suppl.)* *271*, s43-s45.
- Faurie, C., Schiefenhövel, W., Le Bomin, S., Billiard, S., & Raymond, M. (2005). Variation in the frequency of left-handedness in traditional societies. *Current Anthropology*, *46*(1), 142-147.
- Feijoo, L., Mosquera, M., Llorente, M., Riba, D., & Rodríguez-Rodríguez, A. (2010). *Evaluación del comportamiento espacial como indicador del bienestar social de un grupo de chimpancés (Pan troglodytes)*. Comunicación presentada en XIII Congreso Nacional y X Iberoamericano de Etología, Ciudad Real (Spain).
- Feistner, A. T. C., Price, E. C., & Milliken, G. W. (1994). Hand preference patterns for tapping, digit feeding, and food holding in captive aye-ayes. *Folia Primatologica*, *62*, 136-141.
- Feliu, O., & Veà, J. (2006). Use of space in structural preferences by a group of humanized chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*). *Folia Primatologica*, *77*(4), 311.
- Ferreira, R., Resende, B. D., Mannu, M., Ottoni, E. B., & Izar, P. (2002). Bird predation prey-transfer in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Neotropical Primates*, *10*(2), 84-88.
- Finch, G. (1941). Chimpanzee handedness. *Science*, *94*(2431), 117-118.
- Fletcher, A. W. (2006). Clapping in chimpanzees: evidence of exclusive hand preference in a spontaneous, bimanual gesture. *American Journal of Primatology*, *68*(11), 1081-1088.
- Fletcher, A. W., & Weghorst, J. A. (2005). Laterality of hand function in naturalistically housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Laterality*, *10*(3), 219-242.
- Forsythe, C., Milliken, G. W., Stafford, D. K., & Ward, J. P. (1988). Posturally related variations in the hand preferences of the ruffed lemur (*Varecia variegata variegata*). *Journal of Comparative Psychology*, *102*(3), 248-250.
- Forsythe, C., & Ward, J. P. (1987). The lateralized behavior of the ruffed lemur (*Varecia variegata*). *American Journal of Primatology*, *12*, 342.
- Forsythe, C., & Ward, J. P. (1988). Black lemur (*Lemur macaco*) hand preference in food reaching. *Primates*, *29*, 369-374.
- Foundas, A. L., Browning, C., & Weinberger, D. R. (1998a). MRI asymmetries of the frontal operculum: Gender differences. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *11*, 45.
- Foundas, A. L., Faulhaber, J. R., Kulynych, J. J., Browning, C. A., & Weinberger, D. R. (1999). Hemispheric and sex-linked differences in sylvian fissure morphology: a quantitative approach using volumetric magnetic resonance imaging. *Neuropsychiatry, Neuropsychology and Behavioral Neurology*, *12*(1), 1-10.
- Foundas, A. L., Hong, K., Leonard, C. M., & Heilman, K. M. (1998b). Hand preference and magnetic resonance imaging asymmetries of the central sulcus. *Neuropsychiatry, Neuropsychology, and Behavioral Neurology*, *11*(2), 65-71.

- Foundas, A. L., Leonard, C. M., Gilmore, R. L., Fennell, E. B., & Heilman, K. M. (1996). Pars triangularis asymmetry and language dominance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 93(2), 719-722.
- Fouts, R., & Mills, S. T. (1999). El autismo y los orígenes del lenguaje (R. da Costa, Trans.) *Primos hermanos* (pp. 221-257). Barcelona: Ediciones B.
- Fowler, A., & Sommer, V. (2007). Subsistence technology of Nigerian chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 28, 997-1023.
- Fox, C. L., & Frayer, D. W. (1997). Non-dietary marks in the anterior dentition of the Krapina Neandertals. *International Journal of Osteoarchaeology*, 7, 133-149.
- Foxe, J. J., & Schroeder, C. E. (2005). The case for feedforward multisensory convergence during early cortical processing. *NeuroReport*, 16, 419-423.
- 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), 272-282.
- Francks, C. (2009). Understanding the genetics of behavioural and psychiatric traits will only be achieved through a realistic assessment of their complexity. *Laterality*, 14(1), 11-16.
- Francks, C., Maegawa, S., Lauren, J., Abrahams, B. S., Velayos-Baeza, A., Medland, S. E., Colella, S., Groszer, M., McAuley, E. Z., Caffrey, T. M., Timmusk, T., Pruunsild, P., Koppel, I., Lind, P. A., Matsumoto-Itaba, N., Nicod, J., Xiong, L., Joobler, R., Enard, W., Krinsky, B., Nanba, E., Richardson, A. J., Riley, B. P., Martin, N. G., Strittmatter, S. M., Moller, H. J., Rujescu, D., St Clair, D., Muglia, P., Roos, J. L., Fisher, S. E., Wade-Martins, R., Rouleau, G. A., Stein, J. F., Karayiorgou, M., Geschwind, D. H., Ragoussis, J., Kendler, K. S., Airaksinen, M. S., Oshimura, M., DeLisi, L. E., & Monaco, A. P. (2007). LRR1M1 on chromosome 2p12 is a maternally suppressed gene that is associated paternally with handedness and schizophrenia. *Molecular Psychiatry*, 12(12), 1129-1139.
- Franklin, W. E., & Lima, S. L. (2001). Laterality in avian vigilance: do sparrows have a favourite eye? *Animal Behaviour*, 62, 879-885.
- Freund, N., Güntürkün, O., & Manns, M. (2008). A morphological study of the nucleus subpretectalis of the pigeon. *Brain Research Bulletin*, 75, 491-493.
- Friedmann, H., & Davis, M. (1938). Left-handedness in parrots. *Auk*, 55, 478-480.
- Frost, G. T. (1980). Tool behavior and the origins of laterality. *Journal of Human Evolution*, 9(6), 447-459.
- Gaillard, F. (1996). Ontogenèse des latéralités. Une revue et un essai d'interprétation. *Archives de Pédiatrie*, 3, 714-722.
- Gaillard, W. D., Balsamo, L., Grandin, C. B., Braniccki, S. H., Papero, P. H., Weinstein, S., Conry, J., Pearl, P. L., Sachs, B., Sato, S., Jabbari, B., Vezina, L. G., Frattali, C., & Theodore, W. H. (2002). Language dominance in partial epilepsy patients identified with a fMRI reading task. *Neurology*, 59, 256-265.
- Galaburda, A., & Sanides, F. (1980). Cytoarchitectonic organization of the human auditory cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 190(3), 597-610.
- Galaburda, A. M. (1995). Anatomic basis of cerebral dominance. En R. J. Davidson & K. Hugdhal (Eds.), *Brain asymmetry* (pp. 51-73). Cambridge: MIT Press.
- Galaburda, A. M., LeMay, M., Kemper, T. L., & Geschwind, N. (1978). Right-left asymmetries in the brain. *Science*, 199, 852-856.

- Gannon, P. J., Holloway, R. L., Broadfield, D. C., & Braun, A. R. (1998). Asymmetry of chimpanzee Planum Temporale: humanlike pattern of Wernicke's brain language area homolog. *Science*, 279, 220-222.
- Gannon, P. J., Kheck, N., & Hof, P. R. (2008). Leftward interhemispheric asymmetry of macaque monkey temporal lobe language area homolog is evident at the cytoarchitectural, but not gross anatomic level. *Brain Research*, 1199, 62-73.
- Garber, P. A., Gomes, D. F., & Bicca-Marques, J. C. (2008). Experimental field study of hand preference in wild black-horned (*Cebus nigritus*) and white-faced (*Cebus capucinus*) capuchins: evidence for individual and species differences. *Animal Cognition*, 11(3), 401-411.
- Gardner, R. A., & Gardner, B. T. (1969). Teaching sign language to a chimpanzee. *Science*, 165(3894), 664-672.
- Gardner, R. A., & Gardner, B. T. (1975). Early signs of language in child and chimpanzee. *Science*, 187(4178), 752-753.
- George, I., Vernier, B., Richard, J.-P., Hausberger, M., & Cousillas, H. (2004). Hemispheric specialization in the primary auditory area of awake and anesthetized starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behavioral Neuroscience*, 118(3), 597-610.
- Geschwind, N., & Galaburda, A. M. (1987). *Cerebral lateralization: biological mechanisms, associations and pathology*. Cambridge: MIT Press.
- Geschwind, N., & Levitsky, W. (1968). Human brain: left-right asymmetries in temporal speech region. *Science*, 161(3837), 186 - 187.
- Gilbert, A. N., & Wysocki, G. J. (1992). Hand preference and age in the United States. *Neuropsychologia*, 30, 601-608.
- Gilissen, E. (2001). Structural symmetries and asymmetries in human and chimpanzee brains. En D. Falk & K. R. Gibson (Eds.), *Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex* (pp. 187-215). Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Gonçalves, E., & Hoshino, K. (1990). *Behavioral lateralization in the freshwater fish Oreochromis niloticus*. Comunicación presentada en 5th Annual Meeting of the Federation of Brazilian Societies for Experimental Biology (FESBE), Caxambu, M.G.
- Gonder, M. K., Oates, J. F., Disotell, T. R., Forstner, M. R. J., Morales, J. C., & Melnick, D. J. (1997). A new west African chimpanzee subspecies? *Nature*, 388, 337.
- Gonzalez, C. L. R., & Goodale, M. A. (2009). Hand preference for precision grasping predicts language lateralization. *Neuropsychologia*, 47(14), 3182-3189.
- Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe: Patterns fo behavior*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gorrie, C. A., Waite, P. M. E., & Rogers, L. J. (2008). Correlations between hand preference and cortical thickness in the secondary somatosensory (SII) cortex of the common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Behavioral Neuroscience*, 122(6), 1343-1351.
- Grassi, D., Rizzo, M., Spiezio, C., & Guidolin, L. (2005). Hand preference in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*): simple and complex tasks. *Primate Report*, 72, 39-40.
- Green, A. J. (1997). Asymmetrical turning during sex in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Animal Behaviour*, 54, 343-348.
- Greiner, J. R., & Fitzgerald, H. E. (1992). Bimanual handwriting reveals delayed interhemispheric integration in childhood stuttering. *Developmental Neuropsychology*, 8, 395-411.

- Grossi, G., Semenza, C., Corazza, S., & Volterra, V. (1996). Hemispheric specialization for sign language. *Neuropsychologia*, *34*(7), 737-740.
- Groves, C. (2005a). Geographic variation within Eastern Chimpanzees (*Pan troglodytes cf. schweinfurthii* Giglioli, 1872). *Australasian Primatology*, *17*(2), 19-46.
- Groves, C. (2005b). Order Primates. En D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world. A Taxonomic and Geographic Reference* (Vol. 1, pp. 111-184). Baltimore, USA: Johns Hopkins University Press.
- Groves, C. P. (2001). *Primate taxonomy*. Washington DC, USA: Smithsonian Institution Press.
- Guiard, Y. (1987). Asymmetric division of labor in human skilled bimanual action: the kinematic chain as model. *Journal of Motor Behavior*, *19*(4), 486-517.
- Güntürkün, O. (1997a). Morphological asymmetries of the tectum opticum in the pigeon. *Experimental Brain Research*, *116*, 561-566.
- Güntürkün, O. (1997b). Visual lateralization in birds: from neurotrophins to cognition? *European Journal of Morphology*, *35*, 290-302.
- Güntürkün, O., & Hahmann, U. (1999). Functional subdivisions of the ascending visual pathways in the pigeon. *Behavioral Brain Research*, *98*, 193-201.
- Haakonsson, J. E., & Semple, S. (2009). Lateralisation of trunk movements in captive Asian elephants (*Elephas maximus*). *Laterality, en prensa*.
- Habib, M., & Robichon, F. (2003). Structural correlates of brain asymmetry: Studies in left-handed and dyslexic individuals. En K. Hugdahl & R. J. Davidson (Eds.), *The asymmetrical brain*. Cambridge: MIT Press.
- Habib, M., Robichon, F., Levrier, O., Khalil, R., & Salamon, G. (1995). Diverging asymmetries of temporo-parietal cortical areas: a reappraisal of Geschwind/Galaburda theory. *Brain and Language*, *48*, 238-258.
- Habib, M., Robichon, F., Lévrier, O., Khalil, R., & Salamon, G. (1995). Diverging asymmetries of temporo-parietal cortical areas: a reappraisal of Geschwind/Galaburda Theory *Brain and Language*, *48*, 238-258.
- Hagelthorn, K. M., Brown, W. S., Amano, S., & Asarnow, R. (2000). Normal development of bilateral field advantage and evoked potential interhemispheric transmission time. *Developmental Neuropsychology*, *18*, 11-31.
- Hamada, Y., Chatani, K., Udono, T., Kikuchi, Y., & Gunji, H. (2003). A longitudinal study on hand and wrist skeletal maturation in chimpanzees (*Pan troglodytes*), with emphasis on growth in linear dimensions. *Primates*, *44*, 259-271.
- Hammond, G. (2002). Correlates of human handedness in primary motor cortex: a review and hypothesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *26*, 285-292.
- Hammond, G., Bolton, Y., Plant, Y., & Manning, J. (1988). Hand asymmetries in interresponse intervals during rapid repetitive finger tapping. *Journal of Motor Behavior*, *20*, 67-71.
- Hannah, A. C., & McGrew, W. C. (1987). Chimpanzees using stones to crack open oil palm nuts in Liberia. *Primates*, *28*, 31-46.
- Haraiwa, M. (1981). Maternal and alloparental care in a troop of free-ranging Japanese monkeys. *Primates*, *22*, 309-329.

- Hardyck, C., Goldman, R. D., & Petrinovich, L. F. (1975). Handedness and sex, race and age. *Human Biology*, 47, 369-375.
- Harrison, K. E., & Byrne, R. W. (2000). Hand preferences in unimanual and bimanual feeding by wild vervet monkeys (*Ceropithecus aethiops*). *Journal of Comparative Psychology*, 114(1), 13-21.
- Harrison, R. M., & Nystrom, P. (2008). Handedness in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Folia Primatologica*, 79, 253-268.
- Hartlage, L. C., & Gage, R. (1997). Unimanual performance as a measure of laterality. *Neuropsychology Review*, 7(3), 143-156.
- Hatta, T., & Nakatsuka, Z. (1976). Note on hand preference of Japanese people. *Perceptual and Motor Skills*, 42, 530.
- Hausmann, M., Kirk, I. J., & Corballis, M. C. (2004). Influence of task complexity on manual asymmetries. *Cortex*, 40, 103-110.
- Hayakawa, K., Konishi, Y., Matsuda, T., Kuriyama, M., Konishi, K., Yamashita, K., Okumura, R., & Hamanaka, D. (1989). Development and aging of brain midline structures: assessment with MR imaging. *Neuroradiology*, 172, 171-177.
- Healey, J. M., Liederman, J., & Geschwind, N. (1986). Handedness is not a unidimensional trait. *Cortex*, 22, 33-53.
- Heestand, J. E. (1986). *Behavioral lateralization in four species of apes?* Tesis no publicada, University of Washington, University Microfilms International, Ann Arbor, MI; AAT 8626651, Seattle.
- Heffner, H. E., & Heffner, R. S. (1984). Temporal lobe lesions and perception of species-specific vocalizations by macaques. *Science*, 226, 75-76.
- Heilbroner, P. L., & Holloway, R. L. (1988). Anatomical brain asymmetries in New World and Old World monkeys: stages of temporal lobe development in primate evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 76(1), 39-48.
- Hellige, J. B. (1993). *Hemispheric asymmetry: what's right and what's left*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Hepper, P. G., McCartney, G. R., & Shannon, E. A. (1998). Lateralised behaviour in first trimester human fetuses. *Neuropsychologia*, 36(6), 531-534.
- Hepper, P. G., Shahidullah, S., & White, R. (1991). Handedness in the human fetus. *Neuropsychologia*, 29, 1107-1111.
- Hepper, P. G., Wells, D. L., & Lynch, C. (2005). Prenatal thumb sucking is related to postnatal handedness. *Neuropsychologia* (Vol. 43, pp. 313-315).
- Hernández Molina, G. (2007). *Lateralidad manual en monos araña (Ateles belzebuth hybridus) y lateralidad podal en loros grises de cola roja (Psittacus erythacus erythacus) en la acción de coger alimento. Estudio piloto.* (no publicado). Barcelona: Universitat de Barcelona.
- Hervé, P.-Y., Mazoyer, B., Crivello, F., Perchey, G., & Tzourio-Mazoyer, N. (2005). Finger tapping, handedness and grey matter amount in the Rolando's genu area. *NeuroImage*, 25, 1133-1145.
- Hewes, G. W. (1973). Primate communication and the gestural origin of language. *Current Anthropology*, 14(1/2), 5-24.
- Hews, D. K., Castellano, M., & Hara, E. (2004). Aggression in females is also lateralized: left-eye bias during aggressive courtship rejection in lizards. *Animal Behaviour*, 68(5), 1201-1207.

- Hews, D. K., & Worthington, R. A. (2001). Fighting from the right side of the brain: left visual field preference during aggression in free-ranging male tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Brain, Behavior and Evolution*, *58*, 356–361.
- Hildreth, G. (1948). Manual dominance in nursery school children. *Journal of Genetic Psychology*, *72*, 29-45.
- Hirnstein, M., Hausmann, M., & Güntürkün, O. (2008). The evolutionary origins of functional cerebral asymmetries in humans: Does lateralization enhance parallel processing? *Behavioural Brain Research*, *187*, 297-303.
- Hobert, O., Johnston Jr., R. J., & Chang, S. (2002). Left-right asymmetry in the nervous system: the *Caenorhabditis elegans* models. *Nature Review Neuroscience*, *3*, 629-640.
- Holder, M. K., & Kateeba, D. (2004). Hand preference survey of 5136 school children in Western Uganda. *Laterality*, *9*(2), 201-207.
- Holloway, R. L. (1980). Indonesian "Solo" (Ngandong) endocranial reconstructions: some preliminary observations and comparisons with Neandertal and *Homo erectus* groups. *American Journal of Physical Anthropology*, *53*, 285-295.
- Holloway, R. L. (1988). *Evolutionary history of the robust "Australopithecines"*. New York: Aldine.
- Holloway, R. L. (1996). Evolution of the human brain. En A. Lock & C. H. Peters (Eds.), *Handbook of human symbolic evolution* (pp. 74-116). Oxford: Clarendon Press.
- Holloway, R. L., & De la Coste-Lareymondie, M. C. (1982). Brain endocast asymmetry in pongids and hominids: some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance. *American Journal of Physical Anthropology*, *58*, 101-110.
- Hook-Costigan, M. A., & Rogers, L. J. (1995). Eye preferences in common marmosets (*Callithrix jacchus*): influence of age, stimulus and hand preference. *Laterality*, *3*, 109-130.
- Hook-Costigan, M. A., & Rogers, L. J. (1998). Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia*, *36*(12), 1265-1273.
- Hook, M. A., & Rogers, L. J. (2000). Development of hand preferences in marmosets (*Callithrix jacchus*) and effects of aging. *Journal of Comparative Psychology*, *114*(3), 263-271.
- Hook, M. A., & Rogers, L. J. (2002). Leading-limb preferences in marmosets (*Callithrix jacchus*): Walking, leaping and landing. *Laterality*, *7*(2), 145-162.
- Hook, M. A., & Rogers, L. J. (2008). Visuospatial reaching preferences of common marmosets (*Callithrix jacchus*): an assessment of individual biases across a variety of tasks. *Journal of Comparative Psychology*, *122*(1), 41-51.
- Hopkins, W. D. (1993). Posture and reaching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and orangurans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, *107*, 162-168.
- Hopkins, W. D. (1994). Hand preferences for bimanual feeding in 140 captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): rearing and ontogenetic determinants. *Developmental Psychobiology*, *27*(6), 395-407.
- Hopkins, W. D. (1995). Hand preferences for a co-ordinated bimanual task in 110 chimpanzees (*Pan troglodytes*): Cross-sectional analysis. *Journal of Comparative Psychology*, *109*, 291-197.
- Hopkins, W. D. (1999). On the other hand: statistical issues in the assessment and interpretation of hand preference data in nonhuman primates. *International Journal of Primatology*, *20*(6), 851-866.

- Hopkins, W. D. (2004). Laterality in maternal cradling and infant positional biases: implications for the development and evolution of hand preferences in nonhuman primates. *International Journal of Primatology*, 25(6), 1243-1265.
- Hopkins, W. D. (2006a). Comparative and familial analysis of handedness in great apes. *Psychological Bulletin*, 132(4), 538-599.
- Hopkins, W. D. (2006b). Chimpanzee right-handedness: internal and external validity in the assessment of hand use. *Cortex*, 42, 90-93.
- Hopkins, W. D. (2008). Locomotor limb preferences in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): Implications for morphological asymmetries in limb bones. *American Journal of Physical Anthropology*, 137(1), 113-118.
- Hopkins, W. D., & Bard, K. A. (2000). A longitudinal study of hand preference in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Developmental Psychobiology*, 36, 292-300.
- Hopkins, W. D., Bard, K. A., Jones, A., & Bales, S. L. (1993a). Chimpanzee hand preference in throwing and infant cradling: implications for the origin of human handedness. *Current Anthropology*, 34(5), 786-790.
- Hopkins, W. D., Bennett, A. J., Bales, S. L., Lee, J., & Ward, J. P. (1993b). Behavioral laterality in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(4), 403-410.
- Hopkins, W. D., & Cantalupo, C. (2003). Does variation in sample size explain individual differences in hand preferences of chimpanzees (*Pan troglodytes*)? An empirical study and reply to Palmer (2002). *American Journal of Physical Anthropology*, 121, 878-881.
- Hopkins, W. D., & Cantalupo, C. (2004). Handedness in chimpanzees (*Pan troglodytes*) is associated with asymmetries of the primary motor cortex but not with homologous language areas. *Behavioral Neuroscience*, 118(6), 1176-1183.
- Hopkins, W. D., & Cantalupo, C. (2005). Individual and setting differences in the hand preferences of chimpanzees (*Pan troglodytes*): A critical analysis and some alternative explanations. *Laterality*, 10(1), 65-80.
- Hopkins, W. D., Cantalupo, C., Freeman, H., Russell, J., Kachin, M., & Nelson, E. (2005a). Chimpanzees are right-handed when recording bouts of hand use. *Laterality*, 10(2), 121-130.
- Hopkins, W. D., Cantalupo, C., Wesley, M. J., Hostetter, A. B., & Pilcher, D. L. (2002). Grip morphology and hand use in chimpanzees (*Pan troglodytes*): evidence of a left hemisphere specialization in motor skill. *Journal of Experimental Psychology: General*, 131(3), 412-423.
- Hopkins, W. D., & Cantero, M. (2003). From hand to mouth in the evolution of language: the influence of vocal behavior on lateralized hand use in manual gestures by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Developmental Science*, 6(1), 55-61.
- Hopkins, W. D., & de Waal, F. B. M. (1995). Behavioral laterality in captive bonobos (*Pan paniscus*): replication and extension. *International Journal of Primatology*, 16, 261-276.
- Hopkins, W. D., & Fernández-Carriba, S. (2000). The effect of situational factors on hand preferences for feeding in 177 captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Neuropsychologia*, 38, 403-409.
- Hopkins, W. D., & Fernández-Carriba, S. (2002). Laterality of communicative behaviours in non-human primates: A critical analysis. En L. J. Rogers & R. J. Andrew (Eds.), *Comparative vertebrate lateralization* (Vol. 445-479). Cambridge: Cambridge University Press.

- Hopkins, W. D., Fernández-Carriba, S., Wesley, M. J., Hostetter, A., Pilcher, D., & Poss, S. (2001). The use of bouts and frequencies in the evaluation of hand preferences for a coordinated binamual tasks in chimpanzees (*Pan troglodytes*): an empirical study comparing two different indices of laterality. *Journal of Comparative Psychology*, *115*(3), 294-299.
- Hopkins, W. D., Hook, M., Braccini, S., & Schapiro, S. J. (2003a). Population-level right handedness for a coordinated bimanual task in chimpanzees: replication and extension in a second colony of apes. *International Journal of Primatology*, *24*(3), 677-689.
- Hopkins, W. D., & Marino, L. (1998). Asymmetries in cerebral width in nonhuman primate brains as revealed by magnetic resonance imaging (MRI). *Neuropsychologia*, *38*(4), 493-499.
- Hopkins, W. D., & Marino, L. (2000a). Asymmetries in cerebral width in nonhuman primate brains as revealed by magnetic resonance imaging (MRI). *Neuropsychologia*, *38*(4), 493-499.
- Hopkins, W. D., & Marino, L. (2000b). Cerebral width asymmetries in nonhuman primates as revealed by magnetic resonance imaging (MRI). *Neuropsychologia*, *38*, 493-499.
- Hopkins, W. D., Marino, L., Rilling, J. K., & MacGregor, L. A. (1998). Planum temporale asymmetries in great apes as revealed by magnetic resonance imaging (MRI). *NeuroReport*, *9*, 2913-2918.
- Hopkins, W. D., & Morris, R. D. (1993). Handedness in great apes: a review of findings. *International Journal of Primatology*, *14*(1), 1-25.
- Hopkins, W. D., & Pearson, K. (2000). Chimpanzee (*Pan troglodytes*) handedness: variability across multiple measures of hand use. *Journal of Comparative Psychology*, *114*(2), 126.
- Hopkins, W. D., & Pilcher, D. L. (2001). Neuroanatomical localization of the motor hand area with magnetic resonance imaging: The left hemisphere is larger in great apes. *Behavioral Neuroscience*, *115*(5), 1159-1164.
- Hopkins, W. D., Pilcher, D. L., & MacGregor, L. (2000). Sylvian fissure asymmetries in nonhuman primates revisited: a comparative MRI study. *Brain, Behavior and Evolution*, *56*, 293-299.
- Hopkins, W. D., & Rabinowitz, D. M. (1997). Manual specialisation and tool use in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) : The effect of unimanual and bimanual strategies on hand preference. *Laterality*, *2*(3/4), 267-277.
- Hopkins, W. D., Russell, J., Freeman, H., Reynolds, E. A. E., Griffis, C., & Leavens, D. A. (2006). Lateralized scratching in chimpanzees (*Pan troglodytes*): evidence of a functional asymmetry during arousal. *Emotion*, *6*(4), 553-559.
- Hopkins, W. D., & Russell, J. L. (2004). Further evidence of a right hand advantage in motor skill by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Neuropsychologia*, *42*, 990-996.
- Hopkins, W. D., Russell, J. L., & Cantalupo, C. (2007a). Neuroanatomical correlates of handedness for tool use in chimpanzees (*Pan troglodytes*) implication for theories on the evolution of language. *Psychological Science*, *18*(11), 971-977.
- Hopkins, W. D., Russell, J. L., Cantalupo, C., Freeman, H., & Shapiro, S. J. (2005b). Factors influencing the prevalence and handedness for throwing in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, *119*(4), 363-370.
- Hopkins, W. D., Russell, J. L., Hook, M., Braccini, S., & Schapiro, S. J. (2005c). Simple reaching is not so simple: association between hand use and grip preferences in captive chimpanzees. *International Journal of Primatology*, *26*(2), 259-277.

- Hopkins, W. D., Russell, J. L., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. (2007b). Handedness and neuroanatomical asymmetries in captive chimpanzees: a summary of 15 years of research. En W. D. Hopkins (Ed.), *The evolution of hemispheric asymmetry in primates* (Vol. 5, pp. 147-181). London: Elsevier.
- Hopkins, W. D., Russell, J. L., Remkus, M., Freeman, H., & Schapiro, S. J. (2007c). Handedness and grooming in *Pan troglodytes*: comparative analysis between findings in captive and wild individuals. *International Journal of Primatology*, 28(6), 1315-1326.
- Hopkins, W. D., Stoinski, T. S., Lukas, K. E., Ross, S. R., & Wesley, M. J. (2003b). Comparative assessment of handedness for a coordinated bimanual task in chimpanzees (*Pan troglodytes*), gorillas (*Gorilla gorilla*), and orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 117(3), 302-308.
- Hopkins, W. D., Tagliavola, J. P., & Leavens, D. A. (2007d). Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of humans. *Animal Behaviour*, 73, 281-286.
- 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., & Wesley, M. J. (2002). Gestural communication in chimpanzees (*Pan troglodytes*): The influence of experimenter position on gesture type and hand preference. *Laterality*, 7(1), 19-30.
- Hopkins, W. D., Wesley, M. J., Izard, M. K., Hook, M., & Schapiro, S. J. (2004). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) are predominantly right-handed: replication in three populations of apes. *Behavioral Neuroscience*, 118(3), 659-663.
- Huffman, M. A., & Kalunde, M. S. (1993). Tool-assisted predation on a squirrel by a female chimpanzee in the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates*, 34, 93-98.
- Humle, T., & Matsuzawa, T. (2002). Ant-dipping among the chimpanzees of Bossou, Guinea, and some comparisons with other sites. *American Journal of Primatology*, 58, 133-148.
- Humle, T., & Matsuzawa, T. (2009). Laterality in hand use across four tool-use behaviors among the wild chimpanzees of Bossou, Guinea, West Africa. *American Journal of Primatology*, 71, 40-48.
- Hund-Georgiadis, M., Lex, U., Friederichi, A. D., & von Cramon, D. Y. (2002). Non-invasive regime for language lateralization in right- and left-handers by means of functional MIR and dichotic listening. *Brain Research*, 145, 166-176.
- Hunt, G. R., Corballis, M. C., & Gray, R. D. (2001). Laterality in tool manufacture by crows. *Nature*, 414, 707.
- Hutsler, J., & Galuske, R. A. W. (2003). Hemispheric asymmetries in cerebral cortical networks. *Trends in Neuroscience*, 26(8), 429-435.
- Hutsler, J. J., Gillespie, M. E., & Gazzaniga, M. S. (2002). The evolution of hemispheric specialization. En E. Bizzi, P. Calissano & V. Volterra (Eds.), *Frontiers of Life, Volume III: The Intelligent Systems* (pp. 37-49). New York: Academic Press.
- Ida, Y., & Bryden, M. P. (1996). A comparison of hand preference in Japan and Canada. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 50(2), 234-239.
- Ingmanson, E. J. (1996). Tool-using behavior in wild *Pan paniscus*. Social and ecological considerations *Reaching into thought: the minds of the great apes* (pp. 190-210). New York: Cambridge Univ Press.
- Ingold, T. (1993). En Gibson & Ingold (Eds.), *Tools, language and cognition in human evolution* (pp. 483): Cambridge University Press.
- Ingram, D. (1975). Motor asymmetries in young children. *Neuropsychologia*, 13, 95-102.

- Itani, J. (1957). Personality of Japanese monkeys. *Iden*, 11, 29-33.
- Izawa, E.-I., Kusayama, T., & Watanabe, S. (2005). Foot-use laterality in the Japanese jungle crow (*Corvus macrorhynchos*). *Behavioural Processes*, 69(3), 357-362.
- Jaffe, B. D., Evans, T. A., Howell, S., Westergaard, G. C., Snoy, P. J., & Higley, J. D. (2006). Left versus right nipple preference in free-ranging infant rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Developmental Psychobiology*, 48(3), 266-272.
- Jander, R. (1990). Arboreal search in ants: search on branches (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, 3, 515-528.
- Jansen, A., Lohmann, H., Scharfe, S., Sehlmeier, C., Deppe, M., & Stefan Knechta. (2007). The association between scalp hair-whorl direction, handedness and hemispheric language dominance: Is there a common genetic basis of lateralization? *NeuroImage*, 35, 853-861.
- Jones-Engel, L. E., & Bard, K. A. (1996). Precision grips in young chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 39, 1-15.
- Jones, C., & Sabater Pi, J. (1969). Sticks used by chimpanzees in Rio Muni, West Africa. *Nature*, 223, 100-101.
- Juergens, U. (2002). Neural pathways underlying vocal control. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26, 235-258.
- Kappeler, P. M., Rasoloarison, R. M., Razafimanantsoa, L., Walter, L., & Roos, C. (2005). Morphology, behaviour and molecular evolution of giant mouse lemurs (*Mirza* spp.) Gray, 1870, with description of a new species. *Primate Report*, 71, 26.
- Keely, L. H. (1977). The functions of Paleolithic flint tools. *Scientific American*, 237, 108-126.
- Keely, L. H., & Toth, N. (1981). Microwear polishes on early stone tools from Koobi Fora, Kenya. *Nature*, 293, 464-465.
- Kellogg, W. N. (1968). Communication and language in the home-raised chimpanzee. *Science*, 162(3852), 423-427.
- Kells, A. R., & Goulson, D. (2001). Evidence for handedness in honeybees. *Journal of Insect Behavior*, 14, 47-55.
- Kertesz, A., Black, S. E., Polk, M., & Howell, J. (1986). Cerebral asymmetries on magnetical resonance imaging. *Cortex*, 22, 117-127.
- Kight, S. L., Steelman, L., Coffey, G., Lucente, J., & Castillo, M. (2008). Evidence of population-level lateralized behaviour in giant water bugs, *Belostoma flumineum* Say (Heteroptera: Belostomatidae): T-maze turning is left biased. *Behavioural Processes*, 79, 66-69.
- Kimura, D. (1973). Manual activity during speaking. I. Right-handers. *Neuropsychologia*, 11, 45-50.
- Kimura, D. (1976). The neural basis of language qua gesture. En H. A. Whitaker (Ed.), *Studies in Neurolinguistics, Vol. 2*. (Vol. Studies in Linguistics, vol.2, pp. 145-156). New York: Academic Press.
- Kimura, D., & Vanderwolf, C. H. (1970). The relation between hand preference and the performance of individual finger movements by left and right hands. *Brain*, 93, 769-774.
- King, J. E. (1995). Laterality in hand preferences and reaching accuracy of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(1), 34-41.
- King, J. E., & Landau, V. I. (1993). Manual preferences in varieties of reaching in squirrel monkeys En J. P. Ward & W. D. Hopkins (Eds.), *Primate laterality. Current behavioral evidence of primate asymmetries*. New York: Springer-Verlag.

- Klar, A. J. S. (2003). Human handedness and scalp hair-whorl direction develop from a common genetic mechanism. *Genetics*, *165*, 269-276.
- Knaus, T. A., Bollich, A. M., Corey, D. M., Lemen, L. C., & Foundas, A. L. (2006). Variability in perisylvian brain anatomy in healthy adults. *Brain and Language*, *97*, 219–232.
- Knecht, S., Dräger, B., Dapfe, M., Bobe, L., Lohmann, H., Flöel, A., Ringelstein, E., & Henningsen, H. (2000). Handedness and hemispheric language dominance in healthy humans. *Brain*, *123*, 2512-2518.
- Koboroff, A., Kaplan, G., & Rogers, L. J. (2008). Hemispheric specialization in Australian magpies (*Gymnorhina tibicen*) shown as eye preferences during response to a predator. *Brain Research Bulletin*, *76*, 304-306.
- Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: Action representation in mirror neurons. *Science*, *297*, 846-848.
- Konishi, Y., Mikawa, H., & Suzuki, J. (1986). Asymmetrical head-turning of preterm infants: Some effects on later postural and functional lateralities. *Developmental Medicine and Child Neurology*, *28*, 450-457.
- Kortland, A., & Holzhaus, E. (1987). New data on the use of stone tools by chimpanzees in Guinea and Liberia. *Primates*, *28*, 473-496.
- Koshiha, M., Nakamura, S., Deng, C., & Rogers, L. J. (2003). Light-dependent development of asymmetry in the ipsilateral and contralateral thalamofugal visual projections of the chick. *Neuroscience Letters*, *336*, 81–84.
- Kubota, K. (1990). Preferred hand use in the Japanese macaque troop, Arashiyama-R, during visually guided reaching for food pellets. *Primates*, *31*(3), 392-406.
- Kuypers, H. G. (1985). The anatomical and functional organization of the motor system. In M. Swash & C. Kennard (Eds.), *Scientific basis of clinical neurology* (pp. 3-18). London: Churchill Livingstone.
- Lacreuse, A., & Frigaszy, D. M. (1996). Hand preferences for a haptic searching task by tufted capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, *17*, 613-632.
- Laland, K. N., Kumm, J., Van Horn, J. D., & Feldman, M. W. (1995). A gene-culture model of human handedness. *Behavior Genetics*, *25*(5), 433-445.
- Lalueza-Fox, C. (1992). Information obtained from the microscopic examination of cultural striations in human dentition. *International Journal of Osteoarchaeology*, *2*, 155-169.
- Lalueza-Fox, C., & Frayer, D. W. (1997). Non-dietary marks in the anterior dentition of the Krapina Neanderthals. *International Journal of Osteoarchaeology*, *7*, 133-149.
- 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.
- Laska, M. (1996). Manual laterality in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) solving visually and tactually guided food-reaching tasks. *Cortex*, *32*(4), 717-726.
- Laska, M. (1998). Laterality in the use of the prehensile tail in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Cortex*, *34*, 123-130.
- Laska, M., & Tutsch, M. (2000). Laterality of tail resting posture in three species of New World primates. *Neuropsychologia*, *38*(7), 1040-1046.
- Lawick-Goodall, J. (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs*, *1*, 161-311.

- Lawick-Goodall, J. (1970). Tool-using in primates and other vertebrates. En D. Lehrman, R. Hinde & E. Shaw (Eds.), *Advances in study of behavior*. New York: Academic Press.
- Lazenby, R. A. (2002). Skeletal biology, functional asymmetry and the origins of “handedness”. *Journal of Theoretical Biology*, 218, 129–138.
- Leca, J.-B., Gunst, N., & Huffman, M. A. (2010). Principles and levels of laterality in unimanual and bimanual stone handling patterns by Japanese macaques. *Journal of Human Evolution*, 58, 155-165.
- Leca, J.-B., Nahallage, C. A. D., Gunst, N., & Huffman, M. A. (2008). Stone-throwing by Japanese macaques: form and functional aspects of a group-specific behavioral tradition. *Journal of Human Evolution*, 55(6), 989–998.
- Leliveld, L. M. C., Scheumann, M., & Zimmermann, E. (2008). Manual lateralization in early primates: a comparison of two mouse lemur species. *American Journal of Physical Anthropology*, 137, 156-163.
- LeMay, M. (1976). Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man, and nonhuman primate. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 280, 349-366.
- LeMay, M. (1982). Morphological aspects of human brain asymmetry: An evolutionary perspective. *Trends in Neuroscience*, 5, 273-275.
- LeMay, M. (1985). Asymmetries of the brains and skulls of nonhuman primates. En S. D. Glick (Ed.), *Cerebral lateralization in nonhuman species* (pp. 223-245). New York: Academic Press.
- Leonard, C. M., & Eckert, M. A. (2008). Asymmetry and dyslexia. *Developmental Neuropsychology*, 33(6), 663-681.
- Levy, J. (1977). The mammalian brain and the adaptative advantage of cerebral asymmetry. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 299, 264-272.
- Lewis, J. W. (2006). Cortical networks related to human use of tools. *The Neuroscientist*, 12(3), 211-231.
- Lieberman, P. (1984). *The biology and evolution of language*. Cambridge: Harvard University Press.
- Lieberman, P. (2003). Motor control, speech, and the evolution of human language. En M. H. Christiansen & S. Kirby (Eds.), *Language Evolution*. Oxford University Press.
- Lilak, A. L., & Phillips, K. A. (2008). Consistency of hand preference across low-level and high-level tasks in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 70, 254-260.
- Limongelli, L., Sonetti, M. G., & Visalberghi, E. (1994). Hand preference of tufted capuchins (*Cebus apella*) in tool-using tasks. En J. R. Anderson, J. J. Roeder, B. Thierry & N. Hammerschmidt (Eds.), *Current Primatology* (pp. 9-15). Strasbourg, France: University Louis Pasteur Press.
- Liu, Q., Simpson, K., Izar, P., Ottoni, E., Visalberghi, E., & Fragaszy, D. (2009). Kinematics and energetics of nut-cracking in wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in Piauí, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology*, 138(2), 210-220.
- Locke, J. L., Bekken, K. E., McMinn-Larson, L., & Wein, D. (1995). Emergent control of manual and vocal-motor activity in relation to the development of speech. *Brain and Language*, 51, 498-508.
- Lonsdorf, E. V., & Hopkins, W. D. (2005). Wild chimpanzees show population-level handedness for tool use. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 102(35), 12634–12638.
- Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., Ponce de León, M. S., Zollikofer, C. P. E., Rightmire, G. P., Pontzer, H., Ferring, R., Oms, O., Tappen, M., Bukhsianidze, M., Agustí, J., Kahlke, R., Kiladze, G., Martínez-Navarro, B., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., & Rook, L. (2007). Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Nature*, 449, 305-310.

- Lorenzo, C., Arsuaga, J. L., & Carretero, J. M. (1999). Hand and foot remains from the Gran Dolina Early Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37, 501–522.
- Lozano, M., Mosquera, M., Bermúdez de Castro, J. M., Arsuaga, J. L., & Carbonell, E. (2009). Right handedness of *Homo heidelbergensis* from Sima de los Huesos 3 (Atapuerca, Spain) 500,000 years ago. *Evolution and Human Behavior*, 30(5), 369-376.
- Lutz, K., Koeneke, S., Würsterberg, T., & Jänchke, L. (2005). Asymmetry of cortical activation during maximum and convenient tapping speed. *Neuroscience Letters*, 373, 61-66.
- Lyn, H., & Savage-Rumbaugh, E. S. (2000). Observational word learning in two bonobos (*Pan paniscus*): Ostensive and non-ostensive contexts. *Language & Communication*, 20(3), 255-273.
- Lyons, D. M., Afarian, H., Schatzberg, A. F., Sawyer-Glover, A., & Moseley, M. E. (2002). Experience-dependent asymmetric variation in primate prefrontal morphology. *Behavioural Brain Research*, 136, 51-59.
- Llorente, M. (2007). Especialización hemisférica y lateralización cerebral en chimpancés: implicaciones evolutivas y cognitivas en el cerebro humano. En R. I. Ojeda Martínez & R. E. Mercadillo Caballero (Eds.), *De las neuronas a la cultura. Ensayos multidisciplinares sobre cognición* (pp. 58-80). México: INAH - Escuela Nacional de Antropología e Historia.
- Llorente, M. (2008). *Individual differences in chimpanzee handedness*. Comunicación presentada en International Conference: Behavior and individuality: primates and other mammals. Recuperada e URL
- Llorente, M., Fabré, M., & Mosquera, M. (2008a). Lateralización cerebral en chimpancés: una aproximación filogenética al estudio del cerebro humano. *Estudios de Psicología*, 29(2), 147-161.
- Llorente, M., Mosquera, M., & Fabré, M. (2008b). Handedness for simple reaching and bimanual coordinated tasks in naturalistic housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Folia Primatologica*, 79(5), 284.
- Llorente, M., Mosquera, M., & Fabré, M. (2009a). Manual laterality for simple reaching and bimanual coordinated task in naturalistic housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 30(1), 183-197.
- Llorente, M., Palou, L., Carrasco, L., Riba, D., Mosquera, M., Colell, M., Fabré, M., & Feliu, O. (2009b). *Population-level right handedness for a coordinated bimanual task in naturalistic housed chimpanzees: replication and extension in 114 animals from Zambia and Spain*. Comunicación presentada en II Iberian Primatological Conference, Miraflores de la Sierra, Madrid (Spain).
- Llorente, M., Palou, L., Carrasco, L., Riba, D., Mosquera, M., Colell, M., Fabré, M., & Feliu, O. (2009c). Population-level right handedness for a coordinated bimanual task in naturalistic housed chimpanzees: replication and extension in 114 animals from Zambia and Spain. *Folia Primatologica*, 80(6), 405-406.
- Llorente, M., Riba, D., Mosquera, M., Fabré, M., & Feliu, O. (2009d). *Functional asymmetry in 58 spontaneous actions in naturalistic housed chimpanzees from the Mona Foundation (Spain)*. Comunicación presentada en II Iberian Primatological Conference, Miraflores de la Sierra, Madrid (Spain).
- Llorente, M., Riba, D., Palou, L., Carrasco, L., Mosquera, M., Colell, M., & Feliu, O. (2010). Population-level right handedness for a coordinated bimanual task in naturalistic housed chimpanzees: replication and extension in 114 animals from Zambia and Spain. *American Journal of Primatology*, in press.
- MacNeilage, P. F. (1998). The frame/content theory of evolution of speech production. *Behavioral and Brain Sciences*, 21, 499-511.

- MacNeilage, P. F., Rogers, L. J., & Vallortigara, G. (2009). Origins of the left and right brain. *Scientific American*, July, 32-39.
- MacNeilage, P. F., Studdert-Kennedy, M. G., & Lindblom, B. (1987). Primate handedness reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences*, 10, 247-303.
- Mandal, M. K., & Dutta, T. (2001). Left handedness: facts and figures across cultures. *Psychology & Developing Societies*, 13(2), 173-191.
- Mandal, M. K., Pandey, G., Singh, S. K., & Asthana, H. S. (1992). Hand preference in India. *International Journal of Psychology*, 27, 433-442.
- Mandel, J. T., Ratcliffe, J. M., Cerasale, D. J., & Winkler, D. (2008). Laterality and flight: concurrent tests of side-bias and optimality in flying tree swallows. *Plos One*, 3(3), e1748.
- Manning, J. T., & Chamberlain, A. T. (1990). The left-side cradling preference in great apes. *Animal Behaviour*, 39, 1224-1227.
- Manns, M., & Güntürkün, O. (1999). "Natural" and artificial monocular deprivation effects on thalamic soma sizes in pigeons. *NeuroReport*, 10, 3223-3228.
- Marchant, L. F. (1983). *Hand preference among captive island groups of chimpanzees (Pan troglodytes)*. Tesis no publicada, University Microfilms International, Ann Arbor, Michigan.
- Marchant, L. F., & McGrew, W. C. (1991). Laterality of function in apes: a meta-analysis of methods. *Journal of Human Evolution*, 21, 425-438.
- Marchant, L. F., & McGrew, W. C. (1996). Laterality of limb function in wild chimpanzees of Gombe National Park: comprehensive study of spontaneous activities. *Journal of Human Evolution*, 30, 427-443.
- Marchant, L. F., & McGrew, W. C. (1998). Human handedness: an ethological perspective. *Human Evolution*, 13(3-4), 221-228.
- Marchant, L. F., & McGrew, W. C. (2007). Ant fishing by wild chimpanzees is not lateralised. *Primates*, 48, 22-26.
- Marchant, L. F., McGrew, W. C., & Eibl-Eibesfeldt, I. (1995). Is human handedness universal? Ethological analyses from three traditional cultures. *Ethology*, 101, 239-258.
- Marchant, L. F., & Steklis, H. D. (1986). Hand preference in a captive island group of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*, 10, 301-313.
- Marino, L., & Stowe, J. (1997). Lateralized behavior in two captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Zoo Biology*, 16(2), 173-177.
- Marquès-Bonet, T., Kidd, J. M., Ventura, M., Graves, T. A., Cheng, Z., Hillier, L. W., Jiang, Z., Baker, C., Malfavon-Borja, R., Fulton, L. A., Alkan, C., Aksay, G., Girirajan, S., Siswara, P., Chen, L., Cardone, M. F., Navarro, A., R.Mardis, E., Wilson, R. K., & Eichler, E. E. (2009). A burst of segmental duplications in the genome of the African great ape ancestor. *Nature*, 457, 877-881
- Martin, F., & Niemitz, C. (2003). "Right-trunkers" and "left-trunkers": side preferences of trunk movements in wild asian elephants (*Elephas maximus*). *Journal of Comparative Psychology*, 117(4), 371-379.
- Martin, P., & Bateson, P. (1991). *La medición del comportamiento* (F. Colmenares, Trans.). Madrid: Alianza Editorial.
- Martin, P., & Bateson, P. (1993). *Measuring Behaviour: An Introductory Guide* (Second edition ed.). Cambridge: Cambridge University Press.

- Martínez, I., Rosa, M., Arsuaga, J. L., Jarabo, P., Quam, R., Lorenzo, C., Gracia, A., Carretero, J. M., Bermúdez de Castro, J. M., & Carbonell, E. (2004). Auditory capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(27), 9976-9981.
- Masataka, N. (1989). Population level asymmetry of hand preference in lemurs. *Behaviour*, *110*(1-4), 244-247.
- Mason, A. M., Wolfe, L. D., & Johnson, J. C. (1995). Hand preference in the sifaka (*Propithecus verreauxi coquereli*) during feeding in captivity. *Primates*, *36*(2), 275-280.
- Matsuzawa, T. (1996). Chimpanzee intelligence in nature and in captivity: Isomorphism of symbol use and tool use. En W. C. McGrew, L. F. Marchant & T. Nishida (Eds.), *Great ape societies* (pp. 196-209). Cambridge: Cambridge University Press.
- Matsuzawa, T., Biro, D., Humle, T., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., & Yamakoshi, G. (2001). Emergence of culture in wild chimpanzees: education by master-apprenticeship. En T. Matsuzawa (Ed.), *Primate origins of human cognition and behavior* (pp. 557-574). Tokyo: Springer.
- Mayberry, R., Jacques, J., & DeDe, G. (1998). What stuttering reveals about the development of gesture-speech relationship. *New Directions for Child Development*, *13*, 1-13.
- McBeath, N. M., & McGrew, W. C. (1982). Tool use in wild chimpanzees to obtain termites at Mt. Assirik, Senegal: the influence of habitat. *Journal of Human Evolution*, *11*, 65-72.
- McGrew, W. C. (1992). *Chimpanzee material culture. Implications for human evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- McGrew, W. C., & Marchant, L. F. (1992). Chimpanzees, tools, and termites: hand preference or handedness? *Current Anthropology*, *33*(1), 114-119.
- McGrew, W. C., & Marchant, L. F. (1996). On which side of the apes? Ethological study of laterality of hand use. En W. C. McGrew, L. F. Marchant & T. Nishida (Eds.), *Great apes societies* (pp. 255-272). Cambridge: Cambridge University Press.
- McGrew, W. C., & Marchant, L. F. (1997a). On the other hand: current issues in and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in nonhuman primates. *Yearbook of Physical Anthropology*, *40*, 201-232.
- McGrew, W. C., & Marchant, L. F. (1997b). Using the tools at hand: manual laterality and elementary technology in *Cebus* spp. and *Pan* spp. *International Journal of Primatology*, *18*(5), 787-810.
- McGrew, W. C., & Marchant, L. F. (2001). Ethological study of manual laterality in the chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. *Behaviour*, *138*, 329-358.
- McGrew, W. C., Marchant, L. F., & Hunt, K. D. (2007). Etho-Archaeology of manual laterality: well digging by wild chimpanzees. *Folia Primatologica*, *78*, 240-244.
- McGrew, W. C., Marchant, L. F., Wrangham, R. W., & Klein, H. (1999). Manual laterality in anvil use: wild chimpanzees cracking *Strychnos* fruits. *Laterality*, *4*(1), 79-87.
- McGrew, W. C., Pruetz, J. D., & Fulton, S. J. (2005). Chimpanzees use tools to harvest social insects at Fongoli, Senegal. *Folia Primatologica*, *76*(4), 222-226.
- McManus, I. C. (2002). *Right hand, left hand: The origins of asymmetry in brains, bodies, atoms, and cultures*. London: Weidenfeld & Nicolson.
- McManus, I. C., Kemp, R. I., & Grant, J. (1986). Differences between fingers and hands in tapping ability: Dissociation between speed and regularity. *Cortex*, *22*, 461-473.

- McManus, I. C., Porac, C., Bryden, M. P., & Boucher, R. (1999). Eye-dominance, writing hand, and throwing hand. *Laterality*, 4(2), 173-192.
- McManus, I. C., Sik, G., Cole, D. R., Mellon, A. F., Wong, J., & Kloss, J. (1988). The development of handedness in children. *British Journal of Developmental Psychology*, 6, 257-273.
- Medland, S. E., Perelle, I., Monte, V. D., & Ehrman, L. (2004). Effects of culture, sex, and age on the distribution of handedness: An evaluation of the sensitivity of three measures of handedness. *Laterality*, 9(3), 287-297.
- Méguerditchian, A., Calcutt, S. E., Lonsdorf, E. V., Ross, S. R., & Hopkins, W. D. (2010). Captive gorillas are right-handed for bimanual feeding. *American Journal of Physical Anthropology*, 141, 638-645.
- Méguerditchian, A., & Vauclair, J. (2006). Baboons communicate with their right hand. *Behavioural Brain Research*, 171, 170-174.
- Méguerditchian, A., & Vauclair, J. (2009). Contrast of hand preferences between communicative gestures and non-communicative actions in baboons: Implications for the origins of hemispheric specialization for language. *Brain and Language*, 108(3), 167-174.
- Mercader, J., Panger, M., & Boesch, C. (2002). Excavation of a chimpanzee stone tool site in the african rainforest. *Science*, 296, 1452-1455.
- Mertl-Millhollen, A. S. (2007). Lateral bias to the leading limb in an olfactory social signal by male ring-tailed lemurs. *American Journal of Primatology*, 69, 635-640.
- Meunier, H., & Vauclair, J. (2007). Hand preferences on unimanual and bimanual tasks in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*, 69, 1064-1069.
- Michel, G. F. (1981). Right-handedness: a consequence of infant supine head-orientation preference? *Science*, 212(4495), 685-687.
- Michel, G. F. (1998). A lateral bias in the neuropsychological functioning of human infants. *Developmental Neuropsychology*, 14, 445-469.
- Miklósi, A., Andrew, R. J., & Savage, H. (1997). Behavioural lateralisation of the tetrapod type in the zebrafish (*Brachydanio rerio*). *Physiology & Behavior*, 63(1), 127-135.
- Miller, C. T., & Paciulli, L. M. (2002). Patterns of lateralized hand use in an arboreal primate, *Simias concolor*. *American Journal of Primatology*, 56, 231-236.
- Milliken, G. W., Ferra, G., Kraiter, K. S., & Ross, C. L. (2005). Reach and posture hand preferences during arboreal feeding in sifakas (*Propithecus sp.*): a test of the Postural Origins Theory of behavioral lateralization. *Journal of Comparative Psychology*, 119(4), 430-439.
- Milliken, G. W., Stafford, D. K., Dodson, D. L., Pinger, C. D., & Ward, J. P. (1991). Analysis of feeding lateralization in the small-eared bushbaby (*Otolemur garnettii*): A comparison with the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *Journal of Comparative Psychology*, 105, 274-285.
- Mittra, E. S., Fuentes, A., & McGrew, W. C. (1997). Lack of hand preference in wild hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 103, 455-461.
- Moffat, S. D., Hampson, E., & Lee, D. H. (1998). Morphology of the planum temporale and corpus callosum in left handers with evidence of left and right hemisphere speech representation. *Brain*, 121, 2369-2379.

- Mohr, C., Landis, T., Bracha, H. S., & Brugger, P. (2003). Opposite turning behavior in right-handers and non-right-handers suggests a link between handedness and cerebral dopamine asymmetries. *Behavioral Neuroscience*, *117*(6), 1448–1452.
- Mohr, C., & Lievesley, A. (2007). Test-retest stability of an experimental measure of human turning behaviour in right-handers, mixed-handers, and left-handers. *Laterality*, *12*(2), 172-190.
- Monsalve-González, A., & Cuetos, F. (1996). Lectura y categorización semántica de símbolos y palabras por parte del hemisferio derecho. Un estudio taquistoscópico con sujetos neurológicamente normales. *Cognitiva*, *8*(1), 109-129.
- Morcillo, A., Fernández-Carriba, S., & Loeches, Á. (2006). Asymmetries in postural control and locomotion in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*, *68*, 802-811.
- Morin, P. A., Moore, J. J., Chakraborty, R., Jin, L., Goodall, J., & Woodruff, D. S. (1994). Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees. *Science*, *265*(5176), 1193-1201.
- Morris, R. D., Hopkins, W. D., & Bolser-Gilmore, L. (1993). Assessment of hand preference in two language-trained chimpanzees (*Pan troglodytes*): a multimethod analysis. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, *15*, 487–502.
- Mosquera, M., Llorente, M., Riba, D., Estebanz, F., Gonzalez, M., Lorenzo, C., Sanmart, N., Toll, M., Carbonell, E., & Feliu, O. (2006a). Ethological study of manual laterality in naturalistic housed chimpanzees (*Pan troglodytes*) from the Mona Foundation Sanctuary (Girona, Spain). *Laterality*, in press.
- Mosquera, M., Llorente, M., Riba, D., Estebanz, F., González, M., Lorenzo, C., Sanmartí, N., Toll, M., Carbonell, E., & Feliu, O. (2007). Ethological study of manual laterality in naturalistic housed chimpanzees (*Pan troglodytes*) from the Mona Foundation Sanctuary (Girona, Spain). *Laterality*, *12*(1), 19-30.
- Mosquera, M., Llorente, M., Riba, D., & Feliu, O. (2006b). Hand laterality in humanized chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Folia Primatologica*, *77*(4), 323.
- Musiek, F. E., & Reeves, A. G. (1990). Asymmetries of the auditory areas of the cerebrum. *Journal of the American Academy of Audiology*, *1*, 240–245.
- Nair, D. G., Purcott, K. L., Fuchs, A., Steinberg, F., & Kelso, J. A. S. (2003). Cortical and cerebellar activity of the human brain during imagined and executed unimanual and bimanual action sequences: A functional MRI study. *Cognitive Brain Research*, *15*, 250-260.
- Nakamura, M. (2003). "Gatherings" of social grooming among wild chimpanzees: implications for evolution of sociality. *Journal of Human Evolution*, *44*, 59-71.
- Napier, J. R. (1961). Prehensibility and opposability in the hand of primates. *Symposium of the Zoological Society of London*, *5*, 115-132.
- Napier, J. R., & Napier, P. H. (1967). *A handbook of living primates*. New York, USA: Academic Press.
- Nepomnyashchikh, V. A., & Gremyatchikh, V. A. (1993). The relation between structure of trajectory and handedness of direction of locomotion on the *Oreochromys mossambicus* Peters (Cichlidae). *Journal of General Biology*, *5*, 618–626.
- Newman, A. J., Bavelier, D., Corina, D., Jezzard, P., & Neville, H. J. (2002). A critical period for right hemisphere recruitment in American Sign Language processing. *Nature Neuroscience*, *5*(1), 76-80.

- Niebauer, C. L., Christman, S. D., Reid, S. A., & Garvey, K. J. (2004). Interhemispheric interaction and beliefs on our origin: Degree of handedness predicts beliefs in creationism versus evolution. *Laterality*, 9(4), 433-447.
- Nieto, A., Santacruz, R., Hernández, S., Camacho-Rosales, J. Y., & Barroso, J. (1999). Hemispheric asymmetry in lexical decision: the effects of grammatical class and imageability. *Brain and Language*, 70, 421-436.
- Nishida, T. (1972). The ant-gathering behaviour by the use of tools among wild chimpanzees of the Mahale Mountains. *Journal of Human Evolution*, 2, 357-370.
- Nishida, T. (1980). The leaf-clipping display: a newly-discovered expressive gesture in wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 9, 117-128.
- 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.
- Nishida, T., Mitani, J. C., & Watts, D. P. (2004). Variable grooming behaviours in wild chimpanzees. *Folia Primatologica*, 75(1), 31-36.
- Nogués, R. M. (2003). Lateralización cerebral. En R. M. Nogués (Ed.), *Sexo, cerebro y género. Diferencias y horizonte de igualdad*. Barcelona: Paidós - Fundació Vidal i Barraquer.
- Nudo, R. J., Jenkins, W. M., Merzenich, M. M., Prejean, T., & Grenda, R. (1992). Neurophysiological correlates of hand preference in primary motor cortex of adult squirrel monkeys. *The Journal of Neuroscience*, 12(8), 2918-2947.
- O'Rahilly, R., & Müller, F. (1987). *Developmental stages in human embryos*. Washington DC: Carnegie Institute of Washington.
- O'Malley, R. C., & McGrew, W. C. (2006). Hand preferences in captive orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Primates*, 47, 279-283.
- Oates, J. F., Groves, C. P., & Jenkins, P. D. (2009a). The type locality of *Pan troglodytes vellerosus* (Gray, 1862), and implications for the nomenclature of West African chimpanzees. *Primates*, 50(1), 78-80.
- Oates, J. F., Tutin, C. E. G., Humle, T., Wilson, M. L., Baillie, J. E. M., Balmforth, Z., Blom, A., Boesch, C., Cox, D., Davenport, T., Dunn, A., Dupain, J., Duvall, C., Ellis, C. M., Farmer, K. H., Gatti, S., Greengrass, E., Hart, J., Herbinger, I., Hicks, C., Hunt, K. D., Kamenya, S., Maisels, F., Mitani, J. C., Moore, J., Morgan, B. J., Morgan, D. B., Nakamura, M., Nixon, S., Plumpton, A. J., Reynolds, V., Stokes, E. J., & Walsh, P. D. (2008). 2008 IUCN Red List of Threatened Species. from www.iucnredlist.org
- Oates, J. F., Tutin, C. E. G., Humle, T., Wilson, M. L., Baillie, J. E. M., Balmforth, Z., Blom, A., Boesch, C., Cox, D., Davenport, T., Dunn, A., Dupain, J., Duvall, C., Ellis, C. M., Farmer, K. H., Gatti, S., Greengrass, E., Hart, J., Herbinger, I., Hicks, C., Hunt, K. D., Kamenya, S., Maisels, F., Mitani, J. C., Moore, J., Morgan, B. J., Morgan, D. B., Nakamura, M., Nixon, S., Plumpton, A. J., Reynolds, V., Stokes, E. J., & Walsh, P. D. (2009b). IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1. Recuperado 24 June 2009., from www.iucnredlist.org
- Ocklenburg, S., & Güntürkün, O. (2009). Head-turning asymmetries during kissing and their association with lateral preference. *Laterality*, 14(1), 79-85.
- Ogihara, N., Kunai, T., & Nakatsukasa, M. (2005). Muscle dimensions in the chimpanzee hand. *Primates*, 46(4), 275-280.

- Ohuchi, H., Kimura, S., Watamoto, M., & Itoh, N. (2000). Involvement of fibroblast growth factor (FGF) 18-FGF8 signaling in specification of left-right asymmetry and brain and limb development of the chick embryo. *Mechanisms of Development*, 95, 55-66.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9, 97-113.
- 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.
- Ollé, A. (2003). *Variabilitat i patrons funcionals en els sistemes tècnics de mode 2. Anàlisi de les deformacions d'ús en els conjunts lítics del Riparo Esterno de Grotta Paglicci (Rignano Garganico, Foggia), Áridos (Arganda, Madrid) i Galería-TN (Sierra de Atapuerca, Burgos)*. Tesis no publicada, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.
- Ott, B., Elefant, A., & Niemitz, C. (2005). Is termite-fishing too easy for captive chimpanzees? Hand preferences in *Pan troglodytes* and *Pan paniscus* during different tool-use activities. *Primate Report*, 72, 70.
- Ottaviano, S., Guidetti, V., Allemand, F., Spinetoli, B., & Seri, S. (1989). Laterality of arm movement in full-term newborn. *Early Human Development*, 19, 3-7.
- Ottoni, E. B., & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evolutionary Anthropology*, 17(4), 171-178.
- Pager, S. A., Swartz, B. K., & Willcox, A. R. (Eds.). (1991). *Rock art: the way ahead*. SARARA.
- Palmer, A. R. (2002). Chimpanzee right-handedness reconsidered: evaluating the evidence with funnel plots. *American Journal of Physical Anthropology*, 118, 191-199.
- Palmer, A. R. (2003). Reply to Hopkins and Cantalupo: chimpanzee right-handedness reconsidered. Sampling issues and data presentation. *American Journal of Physical Anthropology*, 121, 382-384.
- Panger, M. A. (1998). Hand preference in free-ranging white-throated capuchins (*Cebus capucinus*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 19(1), 133-163.
- Panger, M. A., Brooks, A. S., Richmond, B. G., & Wood, B. (2002). Older than the Oldowan? Rethinking the emergence of hominin tool use. *Evolutionary Anthropology*, 11, 235-245.
- Panger, M. A., & Wolfe, L. D. (2000). Carrying and hand-use patterns in panamanian white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Primates*, 41(4), 407-411.
- Papademetriou, E., Sheu, C.-F., & Michel, G. F. (2005). A meta-analysis of primate hand preferences, particularly for reaching. *Journal of Comparative Psychology*, 119(1), 33-48.
- Paranhos da Costa, M. J. R., & Broom, D. M. (2001). Consistency of side choice in the milking parlor by Holstein-Friesian cows and its relationship with their reactivity and milk yield. *Applied Animal Behaviour Science*, 70, 177-181.
- Parnell, R. J. (2001). Hand preference for food processing in wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Journal of Comparative Psychology*, 115(4), 365-375.
- Parr, L. A., Hopkins, W. D., & de Waal, F. B. M. (1997). Haptic discrimination in capuchin monkeys (*Cebus apella*): Evidence of manual specialization. *Neuropsychologia*, 35, 143-152.
- Pascual, A., Huang, K.-L., Neveu, J., & Pr eat, T. (2004). Brain asymmetry and long-term memory. *Nature*, 427(6975), 605-606.
- Payne, M. A. (1981). Incidence of left-handedness for writing: A study of Nigerian primary schoolchildren. *Journal of Cross-Cultural Psychology*, 12, 233-239.

- Payne, M. A. (1987). Impact of cultural pressures on self-reports of actual and approved hand use. *Neuropsychologia*, *25*, 247-258.
- Penhune, V. B., Zatorre, R. J., MacDonald, J. D., & Evans, A. C. (1996). Interhemispheric anatomical differences in human primary auditory cortex: Probabilistic mapping and volume measurement from magnetic resonance scans. *Cerebral Cortex*, *6*, 661-672.
- Perelle, I. B., & Ehrman, L. (1994). An international study of human handedness: The data. *Behavior Genetics*, *24*, 217-227.
- Peters, H., H., & Rogers, L. J. (2008). Limb use and preferences in wild orang-utans during feeding and locomotor behavior. *American Journal of Primatology*, *70*, 267-270.
- Peters, M. (1988). Footedness: asymmetries in foot preference and skill and neuropsychological assessment of foot movement. *Psychological Bulletin*, *103*, 179-192.
- Petersen, M. R., Beecher, M. D., Zoloth, S. R., Moody, D. B., & Stebbins, W. C. (1978). Neural lateralization of species-specific vocalizations in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Science*, *202*, 324-327.
- Peterson, A., Lombardo, M. P., & Power, H. W. (2001). Left-sided directional bias of cloacal contacts during tree swallow copulation. *Animal Behaviour*, *62*, 739-741.
- Phillips, C. J. C., Patterson, S. J., Ap Dewi, I., & Whittaker, C. J. (1996). Volume assessment of the bovine hoof. *Research in Veterinary Science*, *61*, 125-128.
- Phillips, K. A., & Sherwood, C. C. (2005). Primary motor cortex asymmetry is correlated with handedness in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Neuroscience*, *119*(6), 1701-1704.
- Pickering, T. R., & Hensley-Marschand, B. (2008). Cutmarks and hominid handedness. *Journal of Archaeological Science*, *35*, 310-315.
- Pilcher, D. L., Hammock, E. A. D., & Hopkins, W. D. (2001). Cerebral volumetric asymmetries in non-human primates: A magnetic resonance imaging study. *Laterality*, *6*(2), 165-179.
- Pobiner, B. L. (1999). The use of stone tools to determine the handedness in hominids. *Current Anthropology*, *40*(1), 90-92.
- Porac, C., & Coren, S. (1981). *Lateral preferences and human behavior*. New York: Springer-Verlag.
- Porac, C., Rees, L., & Buller, T. (1990). Switching hands: A place for left hand use in a right hand world. In S. Coren (Ed.), *Left handedness: Behavioural implications and anomalies* (pp. 259-290). Amsterdam: Elsevier Science.
- Poremba, A., Malloy, M., Saunders, R. C., Carson, R. E., Herscovitch, P., & Mishkin, M. (2004). Species-specific calls evoke asymmetric activity in the monkey's temporal poles. *Nature*, *427*, 448-451.
- Poremba, A., & Mishkin, M. (2007). Exploring the extent and function of higher-order auditory cortex in rhesus monkeys. *Hearing Research*, *229*, 14-23.
- Preis, S., Jancke, L., Schmitz-Hillebrecht, J., & Steinmetz, H. (1999). Child age and planum temporale asymmetry. *Brain and Cognition*, *40*, 441-452.
- Preuss, T. M., & Goldman-Rakic, P. S. (1991). Architectonics of the parietal and temporal association cortex in the strepsirhine primate *Galago* compared to the anthropoid primate *Macaca*. *The Journal of Comparative Neurology*, *310*, 475-506.
- Provins, K. A. (1997). Handedness and speech: a critical reappraisal of the role of genetic and environmental factors in the cerebral lateralization of function. *Psychological Review*, *104*(3), 554-571.

- Provins, K. A., & Magliaro, J. (1993). The measurement of handedness by preference and performance tests. *Brain and Cognition*, *22*, 171-181.
- Pruetz, J. D., & Bertolani, P. (2007). Savanna chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, hunt with tools. *Current Biology*, *17*.
- Pujol, J., Deus, J., Losilla, J. M., & Capdevila, A. (1999). Cerebral lateralization of language in normal left-handed people studied by functional MRI. *Neurology*, *5*, 1038-1043.
- Pulvermüller, F., Lutzenberger, W., Preissl, H., & Birbaumer, N. (1995). Motor programming in both hemispheres: An EEG study of the human brain. *Neuroscience Letters*, *190*, 5-8.
- Putnam, C. D. (1962). The non-random behaviour of *Aleochara bilineata* Gyll. (Coleoptera: Straphylinidae) in a Y-maze with neither reward or punishment in either arm. *Animal Behaviour*, *10*, 118-125.
- Quaranta, A., Siniscalchi, M., Frate, A., & Vallortigara, G. (2004). Paw preference in dogs: relations between lateralised behaviour and immunity. *Behavioural Brain Research*, *153*, 521-525.
- Quaranta, A., Siniscalchi, M., & Vallortigara, G. (2007). Asymmetric tail-wagging responses by dogs to different emotive stimuli. *Current Biology*, *17*, 199-201.
- Quera, V. (1993). Muestreo y registro observacional. En M. T. Anguera (Ed.), *Metodología observacional en la investigación psicológica* (pp. 241-329). Barcelona: PPU.
- Quera, V. (1997). Los métodos observacionales en Etología. En F. Peláez del Hierro & J. Veà Baró (Eds.), *Etología: bases biológicas de la conducta animal y humana* (pp. 43-83). Madrid: Pirámide.
- Rademacher, J., Caviness, V. S., Steinmetz, H., & Galaburda, A. M. (1993). Topographical variation of the human primary cortices: Implications for neuroimaging, brain mapping, and neurobiology. *Cerebral Cortex*, *3*, 313-329.
- Ramus, F., Hauser, M. D., Miller, C., Morris, D., & Mehler, J. (2000). Language discrimination by human newborns and by cotton-top tamarin monkeys. *Science*, *288*, 349-351.
- Randler, C. (2007). Foot preferences during resting in wildfowl and waders. *Laterality*, *12*(2), 191-197.
- Rao, S. M., Binder, J. R., Bandettini, P. A., Hemmeke, T. A., Yetkin, F. Z., Jesmanowicz, A., Lisk, L. M., Morris, G. L., Mueller, W. M., Estkowski, L. D., Wong, E. C., Haughton, V. M., & Hyde, J. S. (1993). Functional magnetic resonance imaging of complex human movements. *Neurology*, *43*, 2311-2318.
- Rasmussen, T., & Milner, B. (1977). The role of early left brain injury in determining lateralization of cerebral speech functions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *299*, 355-369.
- Reddon, A. R., & Hurd, P. L. (2009). Individual differences in cerebral lateralization are associated with shy-bold variation in the convict cichlid. *Animal Behaviour*, *77*, 189-193.
- Redmond, J. C., & Lamperez, A. (2004). Leading limb preference during brachiation in the gibbon family member, *Hylobates syndactylus* (siamangs): A study of the effects of singing on lateralisation. *Laterality*, *9*(4), 381-396.
- Reist, J. D., Bodaly, R. A., Fudge, K. J., Cash, K. J., & Stevens, T. V. (1987). External scarring of whitefish, *Coregonus nasus* and *C. clupeaformis* complex, from the western Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, *65*, 1230-1239.
- Riba, D. (2008). *Lateralidad manual en chimpancés humanizados*. Tesis no publicada, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

- Riba, D., Llorente, M., Geribàs, N., & Mosquera, M. (2009a). Aprenentatge social en primats no humans: una aproximació experimental a l'origen de la conducta cultural humana des de l'Etoprimatologia. *Cota Zero*, 24, 78-88.
- Riba, D., Llorente, M., Mosquera, M., & Feliu, O. (2009b). *Hand preference in simple and complex tasks in naturalistic housed chimpanzees from the Mona Foundation (Spain)*. Comunicación presentada en II Iberian Primatological Conference, Miraflores de la Sierra, Madrid (Spain).
- Riba, D., Llorente, M., Mosquera, M., & Feliu, O. (2009c). Hand preference in simple and complex tasks in naturalistically housed chimpanzees at the Mona Foundation (Spain). *Folia Primatologica*, 80(6), 406.
- Ridgway, S. H. (1972). *Mammals of the sea: Biology and medicine*. Springfield, IL: Thomas.
- Rigal, R. A. (1992). Which handedness: Preference or performance? *Perceptual and Motor Skills*, 75, 851-866.
- Rigamonti, M. M., Spiezio, C., Poli, M. D., & Fazio, F. (2005). Laterality of manual function in foraging and positional behavior in wild indri (*Indri indri*). *American Journal of Primatology*, 65, 27-38.
- Rilling, J. K., & Insel, T. R. (1999). The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging. *Journal of Human Evolution*, 37, 191-223.
- Risse, G. L., Gates, J. R., & Fangman, M. C. (1997). A reconsideration of bilateral language representation based on the intracarotid amobarbital procedure. *Brain and Cognition*, 33, 118-132.
- Rizzo, M., Spiezio, C., & Grassi, D. (2006). Use of the hand in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Folia Primatologica*, 77, 277.
- Rizzolatti, G. (2004). The mirror neuron system in monkeys and humans. *Folia Primatologica*, 75(S1), 31-32.
- Rizzolatti, G., & Arbib, M. (1998). Language within our grasp. *Trends in Neurosciences*, 21(5), 188-194.
- Rizzolatti, G., & Arbib, M. (1999). From grasping to speech: Imitation might provide a missing link: Reply. *Trends in Neurosciences*, 22(4), 152.
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2006). *Las neuronas espejo. Los mecanismos de la empatía emocional* (B. Moreno, Trans.). Barcelona: Paidós.
- Rodrigues Canale, G., Guidorizzi, C. E., Martins Kierulff, M. C., & Rodrigues Gatto, C. A. F. (2009). First record of tool use by wild populations of the yellow-breasted capuchin monkey (*Cebus xanthosternus*) and new records for the bearded capuchin (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, 71, 366-372.
- Rogers, L. J. (1980). Lateralisation in the avian brain. *Bird Behavior*, 2, 1-12.
- Rogers, L. J. (2000). Evolution of hemispheric specialization: advantages and disadvantages. *Brain and Language*, 73, 236-253.
- Rogers, L. J. (2002). Lateralization in vertebrates: its early evolution, general pattern, and development. *Advances in the Study of Behavior*, 31, 107-161.
- Rogers, L. J. (2007). Lateralization in its many forms, and its evolution and development. En W. D. Hopkins (Ed.), *The evolution of hemispheric specialization in primates* (Vol. 5, pp. 23-56). London: Elsevier.
- Rogers, L. J. (2008). Development and function of lateralization in the avian brain. *Brain Research Bulletin*, 76, 235-244.
- Rogers, L. J. (2009). Hand and paw preferences in relation to the lateralized brain. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 364(1519), 943-954.
- Rogers, L. J., & Andrew, J. R. (Eds.). (2002). *Comparative vertebrate lateralization*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

- Rogers, L. J., & Deng, C. (1999). Light experience and lateralization of the two visual pathways in the chick. *Behavioral Brain Research, 98*, 277-287.
- Rogers, L. J., & Kaplan, G. (1996). Hand preferences and other lateral biases in rehabilitated orang-utans, *Pongo pygmaeus pygmaeus*. *Animal Behaviour, 51*, 13-25.
- Rogers, L. J., Ward, J. P., & Stafford, D. (1994). Eye dominance in the small-eared bushbaby (*Otolemur garnettii*). *Neuropsychologia, 32*, 257-264.
- Roney, L. S., & King, J. E. (1993). Postural effects on manual reaching laterality in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) and cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology, 107*(4), 380-385.
- Rönnqvist, L., & Domellöf, E. (2006). Quantitative assessment of right and left reaching movements in infants: a longitudinal study from 6 to 36 months. *Developmental Psychobiology, 48*, 444-459.
- Rubia, F. J. (2000). La división funcional entre los hemisferios cerebrales. En F. J. Rubia (Ed.), *El cerebro nos engaña* (pp. 217-246). Madrid: Temas de hoy.
- Rugg, G., & Mullane, M. (2001). Inferring handedness from lithic evidence. *Laterality, 6*(3), 247-259.
- Rutherford, M., Jiang, S., Allsop, J., Perkins, L., Srinivasan, L., Hayat, T., Kuma, S., & Hajnal, J. (2008). MR imaging methods for assessing fetal brain development. *Developmental Neurobiology, 68*, 700-711.
- Rutledge, R., & Hunt, G. R. (2004). Lateralized tool use in wild New Caledonian crows. *Animal Behaviour, 67*, 327-332.
- Sabater-Pi, J. (1978). *El chimpancé y los orígenes de la cultura*. Barcelona: Promoción Cultural.
- Sabater Pi, J. (1974). An elementary industry of the chimpanzees in the Okorobikó Mountains, Rio Muni (Republic of Equatorial Guinea), West Africa. *Primates, 15*, 351-364.
- Sacher, G. A. (1982). The role of brain maturation in the evolution of primates. En E. Armstrong & D. Falk (Eds.), *Primate brain evolution: Methods and concepts* (pp. 97-112). New York: Plenum Press.
- Sainburg, R. L. (2002). Evidence for a dynamic-dominance hypothesis of handedness. *Experimental Brain Research, 142*, 241-258.
- Salamy, A. (1978). Commissural transmission: Maturation changes in humans. *Science, 200*, 1409-1411.
- Salazar, P. S., & Knapp, R. (1996). Preferred and nonpreferred hand skill in performing four industrial tasks. *Human Performance, 9*, 65-75.
- Sánchez, M. M., Hearn, E. F., Do, D., Rilling, J. K., & Herndon, J. G. (1998). Differential rearing affects corpus callosum size and cognitive function of rhesus monkeys. *Brain Research, 812*, 38-49.
- Sanford, C., Guin, K., & Ward, J. P. (1984). Posture and laterality in the bushbaby (*Galago senegalensis*). *Brain, Behavior and Evolution, 25*, 217-224.
- Sanz, C., Morgan, D., & Gulick, S. (2004). New insights into chimpanzees, tools, and termites from the Congo basin. *American Naturalist, 164*, 567-581.
- Sarringhaus, L. A., Stock, J. T., Marchant, L. F., & McGrew, W. C. (2005). Bilateral asymmetry in the limb bones of the chimpanzee (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology, 128*(4), 840.
- Scott, G. B. D. (1955). Cranial and cerebral asymmetry and handedness. *Man, 55*, 67-70.
- Schaller, G. B. (1963). *The mountain gorilla: Ecology and behavior*. Chicago: University Chicago Press.
- Schenker, N. M., Buxhoeveden, D. P., Blackmon, W. L., Amunts, K., Zilles, K., & Semendefer, K. (2008). A comparative quantitative analysis of cytoarchitecture and minicolumnar organization in Broca's area in humans and great Apes. *Journal of Comparative Neurology, 510*, 117-128.

- Schenker, N. M., Hopkins, W. D., Spocter, M. A., Garrison, A. R., Stimpson, C. R., Erwin, J. M., Hof, P. R., & Sherwood, C. C. (2009). Broca's area homologue in chimpanzees (*Pan troglodytes*): probabilistic mapping, asymmetry, and comparison to humans. *Cerebral Cortex, in press*.
- Schenker, N. M., Sherwood, C. C., Hof, P. R., & Semendeferi, K. (2007). Microstructural asymmetries of the cerebral cortex in humans and other mammals. En W. D. Hopkins (Ed.), *The evolution of hemispheric specialization in primates* (1 ed.). London, UK: Academic Press.
- Scheumann, M., & Zimmermann, E. (2008). Sex-specific asymmetries in communication sound perception are not related to hand preference in an early primate. *BMC Biology, 6*(1), 3(online 1-10).
- Schick, K. D., Toth, N., Garufi, G., Savage-Rumbaugh, E. S., Rumbaugh, D., & Sevcik, R. (1999). Continuing investigations into the stone tool-making and tool-using capabilities of a bonobo (*Pan paniscus*). *Journal of Archaeological Science, 26*(7), 821-832.
- Schino, G. (2001). Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour, 62*, 265-271.
- Schmidt, C. F., Zaehle, T., Meyer, M., Geiser, E., Boesiger, P., & Jancke, L. (2007). Silent and continuous fMRI scanning differentially modulate activation in an auditory language comprehension task. *Human Brain Mapping, in press*.
- Schmidt, S., Oliveira, R. M., Krahe, T. E., & Filgueiras, C. C. (2000). The effects of hand preference and gender on finger tapping performance asymmetry by the use of an infra-red light measurement. *Neuropsychologia, 38*, 529-534.
- Schmitt, V., Melchisedech, S., Hammerschmidt, K., & Fischer, J. (2008). Hand preferences in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Laterality, 13*(2), 143-157.
- Schweitzer, C., Bec, P., & Blois-Heulin, C. (2007). Does the complexity of the task influence manual laterality in De Brazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*)? *Ethology, 113*(10), 983-994.
- Seltzer, C., Forsythe, C., & Wada, J. P. (1990). Multiple measures of motor lateralization in human primates. *Journal of Comparative Psychology, 104*, 159-166.
- Sepúlveda, Z., Llorente, M., Riba, D., Feliu, O., Gómara, A., Sandoval, A., & Valsera, C. (2009). *Tool use and tool making in rehabilitated and resocialized chimpanzees: patterns of standardization in two artificial termite fishing activities* Comunicación presentada en II Iberian Primatological Conference, Miraflores de la Sierra, Madrid (Spain).
- Shafer, D. D. (1987). *Patterns of hand preference among captive gorillas*. Tesis no publicada, San Francisco State University, San Francisco.
- Shapleske, J., Rossell, S. L., Woodruff, P. W. R., & David, A. S. (1999). The planum temporale: a systematic, quantitative review of its structural, functional and clinical significance. *Brain Research Reviews, 2*, 26-49.
- Sherwood, C. C., Broadfield, D. C., Holloway, R. L., Gannon, P. J., & Hof, P. R. (2003). Variability of Broca's Area Homologue in African Great Apes: Implications for Language Evolution. *The Anatomical Record: Part A, 271A*(2), 276-285.
- Singer, S. S., & Schwibbe, M. H. (1999). Right or left, hand or mouth: Genera-specific preferences in marmosets and tamarins. *Behaviour, 136*(1), 119-145.
- Siniscalchi, M., Quaranta, A., & Rogers, L. J. (2008). Hemispheric specialization in dogs for processing different acoustic stimuli. *Plos One, 3*(10), e3349.

- Smith, C., & Scollay, P. A. (2001). Evidence for laterality of hand function in red-shanked douc langurs (*Pygathrix nemaeus*) at the Cologne Zoo. *American Journal of Primatology*, 54(Supplement 1), 47.
- Snyder, P. J., Bilder, R. M., Wu, H., Bogerts, B., & Lieberman, J. A. (1995). Cerebellar volume asymmetries are related to handedness: A quantitative MRI study. *Neuropsychologia*, 33, 407–419.
- Snyder, P. J., & Harris, L. J. (1997). Lexicon size and its relation to foot preference in the African Grey parrot (*Psittacus erithacus*). *Neuropsychologia*, 35(6), 919–926.
- Solodkin, A., Hlustik, P., Noll, D. C., & Small, S. L. (2001). Lateralization of motor circuits and handedness during finger movements. *European Journal of Neurology*, 8, 425–434.
- Sörös, P., Knecht, S., Imai, T., Gürtler, S., Lütkenhöner, B., Ringelstein, E. B., & Henningsen, H. (1999). Cortical asymmetries of the human somatosensory hand representation in right- and left-handers. *Neuroscience Letters*, 271(2), 89–92.
- Spenneman, D. H. R. (1984). Handedness data on the European Neolithic. *Neuropsychologia*, 22, 613–615.
- Spinozzi, G., & Cacchiarelli, B. (2000). Manual laterality in haptic and visual reaching tasks by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). An association between hand preference and hand accuracy for food discrimination. *Neuropsychologia*, 38(13), 1685–1692.
- Spinozzi, G., Castorina, M. G., & Truppa, V. (1998). Hand preferences in unimanual and coordinated-bimanual tasks by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 112(2), 183–191.
- Spinozzi, G., Laganà, T., & Truppa, V. (2007). Hand use by tufted capuchins (*Cebus apella*) to extract a small food item from a tube: digit movements, hand preference, and performance. *American Journal of Primatology*, 69, 1–17.
- Spinozzi, G., & Truppa, V. (1999a). *Hand preferences for complex tasks in Tufted Capuchins (Cebus apella)*. Comunicación presentada en III Congreso de la APE: Modelos primatológicos de evolución humana, Barcelona (Spain).
- Spinozzi, G., & Truppa, V. (1999b). Hand preferences in different tasks by tufted capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, 20(6), 827–849.
- Spinozzi, G., & Truppa, V. (2002). Problem-solving strategies and hand preferences for a multicomponent task by tufted capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, 23(3), 621–638.
- Spinozzi, G., Truppa, V., & Lagana, T. (2004). Grasping behavior in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): grip types and manual laterality for picking up a small food item. *American Journal of Physical Anthropology*, 125, 30–41.
- Springer, J. A., Binder, J., Hammecke, T. A., Swanson, S., Frost, J., & Bellgowan, P. (1999). Language dominance in neurologically normal and epilepsy patients. *Brain and Cognition*, 122, 2033–2045.
- Stafford, D., Milliken, G., & Ward, J. P. (1993). Patterns of hand and mouth lateral biases in bamboo leaf shoot feeding and simple food reaching in the gentle lemur (*Haplemur griseus*). *American Journal of Primatology*, 29, 195–207.
- Stancher, G., Clara, E., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2006). Lateralized righting behavior in the tortoise (*Testudo hermanni*). *Behavioural Brain Research*, 173, 315–319.
- Stanford, C. B. (2002). Arboreal bipedalism in Bwindi chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, 119, 87–91.

- Steele, J., & Uomini, N. (2005). Humans, tools and handedness. En V. Roux & B. Bril (Eds.), *Knapping Stone: a uniquely hominid behaviour* (pp. 217-239). Cambridge, UK: McDonald Institute for Archaeological Research.
- Steenhuis, R. E. (1996). Hand preference and performance in skilled and unskilled activities. En D. Elliot & E. A. Roy (Eds.), *Manual asymmetries in motor performance* (pp. 132-142). Boca Raton: CRC Press.
- Steenhuis, R. E., & Bryden, M. P. (1989). Different dimensions of hand preference that relate to skilled and unskilled activities. *Cortex*, 25, 289-304.
- Steenhuis, R. E., & Bryden, M. P. (1999). The relation between hand preference and hand performance: what you get depends on what you measure. *Laterality*, 4, 3-26.
- Steiner, S. M. (1990). Handedness in chimpanzees. *Friends of Washoe*, 9, 9-19.
- Steinmetz, H. (1996). Structure, functional and cerebral asymmetry: *in vivo* morphometry of the planum temporale. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 20(4), 587-591.
- Strauss, E., Gaddes, W. H., & Wada, J. (1987). Performance on a free-recall verbal dichotic listening task and cerebral dominance determined by the carotid amygdala test. *Neuropsychologia*, 5, 747-753.
- Sugiyama, Y. (1969). Social behavior of chimpanzees of Budongo Forest, Uganda. *Primates*, 10, 197-225.
- Sugiyama, Y. (1985). The brush-stick of chimpanzees found in south-west Cameroon and their cultural characteristics. *Primates*, 26, 361-374.
- Sugiyama, Y. (1987). A preliminary list of chimpanzees' alimentations at Bossou, Guinea. *Primates*, 28, 133-147.
- Sugiyama, Y. (1995a). Drinking tools of wild chimpanzees at Bossou. *American Journal of Primatology*, 37, 263-269.
- Sugiyama, Y. (1995b). Tool-use for catching ants by chimpanzees at Bossou and Monts Nimba, West Africa. *Primates*, 36, 193-205.
- Sugiyama, Y. (1997). Social tradition and the use of tool-composites by wild chimpanzees. *Evolutionary Anthropology*, 6(1), 23-27.
- Sugiyama, Y., Fushimi, T., Sakura, O., & Matsuzawa, T. (1993). Hand preference and tool use in wild chimpanzees. *Primates*, 34, 151-159.
- Sutherland, W. W., Levesque, M. F., & Baumgartner, C. (1992). Cortical sensory representation of the human hand: size of finger regions and nonoverlapping digit somatotopy. *Neurology*, 42(5), 1020-1028.
- Suzuki, S., Kuroda, S., & Nishihara, T. (1995). Tool-set for termite-fishing by chimpanzees in the Ndoki Forest, Congo. *Behaviour*, 132, 219-235.
- Swartz, R. D. (1929). Modification of behavior in earthworms. *Journal of Comparative Psychology*, 9, 17-33.
- Szaflarski, J. P., Binder, J. R., Possing, E. T., Mckiernan, K. A., Ward, B. D., & Hammeke, T. A. (2002). Language lateralization in left-handed and ambidextrous people: fMRI data. *Neurology*, 59, 238-244.
- Tagliavola, J. P., Russell, J. L., Schaeffer, J. A., & Hopkins, W. D. (2008). Communicative signaling activates "Broca's" homologue in chimpanzees. *Current Biology*, 18, 343-348.
- Tagliavola, J. P., Savage-Rumbaugh, S., & Baker, L. A. (2003). Vocal production by a language-competent *Pan paniscus*. *International Journal of Primatology*, 24(1), 1-17.
- Tagliavola, J. P., Savage-Rumbaugh, S., & Baker, L. A. (2003). Vocal production by a language-competent *Pan paniscus*. *INTERNATIONAL JOURNAL OF PRIMATOLOGY*, 24(1), 1-17.
- Takeuchi, Y., & Hori, M. (2008). Behavioural laterality in the shrimp-eating cichlid fish *Neolamprologus fasciatus* in Lake Tanganyika. *Animal Behaviour*, 75(4), 1359-1366.

- Tamraz, J. C., & Comair, Y. G. (2006). *Atlas of regional anatomy of the brain using MRI: with functional correlations*. New York: Springer-Verlag.
- Tanaka, I. (1989). Change of nipple preference between successive offspring in Japanese macaques. *American Journal of Primatology*, *18*, 321-325.
- Tang, A. C., & Verstynen, T. (2002). Early life environment modulates 'handedness' in rats. *Behavioural Brain Research*, *131*, 1-7.
- Tattersall, I. (2003). Lémures de Madagascar. *Investigación y Ciencia*, *32* - *La conducta de los primates*, 4-11.
- Taylor, K. L., Brugger, P., Weniger, D., & Regard, M. (1999). Qualitative hemispheric differences in semantic category matching. *Brain and Language*, *70*, 119-131.
- Teichroeb, J. A. (1999). A review of hand preferences in nonhuman primates: Some data from patas monkeys. *Laboratory Primate Newsletter*, *38*(1), 10-13.
- Teixeira, L. A. (1999). On what is transferred to one hand when grasping a moving ball is learnt with the other hand. *Ciência e Cultura*, *51*, 42-45.
- Teixeira, L. A. (2000). Timing and force components in bilateral transfer of learning. *Brain and Cognition*, *44*, 455-469.
- Teixeira, L. A. (2008). Categories of manual asymmetry and their variation with advancing age. *Cortex*, *44*(6), 707-716.
- Teixeira, L. A., & Gasparetto, E. R. (2002). Lateral asymmetries in the development of the overarm throw. *Journal of Motor Behavior*, *34*, 151-160.
- Teng, E. L., Lee, P., Yang, K., & Chang, R. C. (1976). Handedness in a chinese population: Biological, social and pathological factors. *Science*, *193*, 1148-1150.
- The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium. (2005). Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature*, *437*, 69-87.
- Toga, A., & Thompson, P. M. (2005). Genetics of brain structure and intelligence. *Annual Reviews of Neuroscience*, *28*, 1-23.
- Toga, A. W., & Thompson, P. M. (2003). Mapping brain asymmetry. *Nature Neuroscience*, *4*, 37-48.
- Tomaszycki, M., Cline, C., Griffin, B., Maestriperieri, D., & Hopkins, W. D. (1998). Maternal cradling and infant nipple preference in rhesus macaques. *Developmental Psychobiology*, *32*, 305-312.
- Tonooka, R., & Matsuzawa, T. (1995). Hand preferences of captive chimpanzees (*Pan paniscus*) in simple reaching for food. *International Journal of Primatology*, *16*, 17-35.
- Toth, N. (1985a). Archaeological evidence for preferential right-handedness in the Lower and Middle Pleistocene, and its possible implications. *Journal of Human Evolution*, *14*, 607-614.
- Toth, N. (1985b). The Oldowan reassessed: A close look at early stone artefacts. *Journal of Archaeological Science*, *12*, 101-120.
- Toth, N. (1987). Behavioral inferences from Early Stone artifact assemblages: An experimental model. *Journal of Human Evolution*, *16*, 763-787.
- Treves, T., Goldschmidt, I., & Korczyn, A. D. (1983). Development of manual laterality and language function. En G. Young, S. J. Segalowitz, C. M. Corter & S. E. Trehub (Eds.), *Manual specialization and the developing brain* (pp. 395-400). New York: Academic Press.
- Trinkhaus, E., Churchill, S. E., & Ruff, C. B. (1994). Postcranial robusticity in homo: Humeral bilateral asymmetry and bone plasticity. *American Journal of Physical Anthropology*, *93*(1), 1-34.

- Trouillard, E., & Blois-Heulin, C. (2005). Manual laterality and task complexity in De Brazza's monkey (*Cercopithecus neglectus*). *Laterality*, 10(1), 7-27.
- Tutin, C. E. G., Ham, R., & Wrogemann, D. (1995). Tool-use by chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in the Lopé Reserve, Gabon. *Primates*, 36, 181-192.
- Uomini, N. T. (2008). In the knapper's hands: identifying handedness from lithic production and use. En L. Longo & N. Skakun (Eds.), *"Prehistoric technology" 40 years later: Functional studies and the Russian legacy* (pp. 51-62). Oxford: B.A.R. International Series.
- Uomini, N. T. (2009). Prehistoric handedness and prehistoric language. En S. A. de Beaune, F. Coolidge, L. & T. Wynn (Eds.), *Cognitive archaeology and human evolution* (pp. 37-56). Cambridge: Cambridge University Press.
- Vallortigara, G. (2000). Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals' left and right perceptual worlds. *Brain and Language*, 73, 189-219.
- Vallortigara, G., & Rogers, L. J. (2005). Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 575-633.
- Vallortigara, G., Rogers, L. J., & Bisazza, A. (1999). Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. *Brain Research Reviews*, 30(2), 164-175.
- Van Essen, D. C. (2005). A population-average, landmark- and surface-based (PALS) atlas of human cerebral cortex. *Neuroimage*, 28, 635-662.
- van Schaik, C. P., Ancrenaz, M., Borgen, G., Galdikas, B., Knott, C. D., Singleton, I., Suzuki, A., Suci Utami, S., & Merrill, M. (2003). Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, 299, 102-105.
- Vandermeersch, B., & Trinkhaus, E. (1995). The postcranial remains of the Regourdou-1 Neandertal - the shoulder and the arm remains. *Journal of Human Evolution*, 28(5), 439-476.
- Vauclair, J. (2004). Lateralization of communicative signals in nonhuman primates and the hypothesis of the gestural origin of language. *Interaction Studies*, 5(3), 365-386.
- Vauclair, J., Meguerditchian, A., & Hopkins, W. D. (2005). Hand preferences for unimanual and coordinated bimanual tasks in baboons (*Papio anubis*). *Cognitive Brain Research*, 25, 210-216.
- Ventolini, N., Ferrero, E. A., Sponza, S., Della Chiesa, A., Zucca, P., & Vallortigara, G. (2005). Laterality in the wild: preferential hemifield use during predatory and sexual behaviour in the black-winged stilt. *Animal Behaviour*, 69, 1077-1084.
- Vernooij, M. W., Smits, M., Wielopolski, P. A., Houston, G. C., Krestin, G. P., & van der Lugt, A. (2007). Fiber density asymmetry of the arcuate fasciculus in relation to functional hemispheric language lateralization in both right- and left-handed healthy subjects: A combined fMRI and DTI study. *NeuroImage*, 35, 1064-1076.
- Versace, E., Morgante, M., Pulina, G., & Vallortigara, G. (2007). Behavioural lateralization in sheep (*Ovis aries*). *Behavioural Brain Research*, 184, 72-80.
- Verstynen, T., Diedrichsen, J., Albert, N., Aparicio, P., & Ivry, R. B. (2005). Ipsilateral motor cortex activity during unimanual hand movements relates to task complexity. *Journal of Neurophysiology*, 93, 1209-1222.
- Ververs, I. A. P., de Vries, J. I. P., van Geijn, H. P., & Hopkins, B. (1994). Prenatal head position from 12-38 weeks I. Developmental aspects. *Early Human Development*, 39(83-91).

- Videan, E. N., & McGrew, W. C. (2001). Are bonobos (*Pan paniscus*) really more bipedal than chimpanzees (*Pan troglodytes*)? *American Journal of Primatology*, *54*, 233–239.
- Videan, E. N., & McGrew, W. C. (2002). Bipedality in chimpanzee (*Pan troglodytes*) and bonobo (*Pan paniscus*): testing hypotheses on the evolution of bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, *118*, 184–190.
- Vigilant, L. (2003). Genetic perspectives on *Pan troglodytes verus*. En R. Kormos, C. Boesch, M. I. Bakarr & T. M. Butynski (Eds.), *West african chimpanzees. Status survey and conservation action plan* (pp. 21-23). IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Primate Specialist Group.
- Visalberghi, E., Addessi, E., Truppa, V., Spagnoletti, N., Ottoni, E., Izar, P., & Frigaszy, D. (2009). Selection of effective stone tools by wild bearded capuchin monkeys. *Current Biology*, *19*(3), 213–217.
- Volkman, J., Schnitzler, A., Witte, O. W., & Freund, H.-J. (1998). Handedness and asymmetry of hand representation in human motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *79*, 2149–2154.
- von Hofsten, C. (1984). Developmental changes in the organization of pre-reaching movements. *Developmental Psychology*, *20*(3), 378–388.
- Wada, J. (1949). A new method for the determination of the side of cerebral speech dominance. A preliminary report on the intracarotid injection of sodium amytal in man. *Medical Biology*, *14*, 221–222.
- Wada, J., & Rasmussen, T. (1960). Intracarotid injection of sodium amytal for the lateralization of cerebral speech dominance. *Journal of Neurosurgery*, *17*, 266–282.
- Walker, A., & Leakey, R. (1993). The postcranial bones. En A. Walker & R. Leakey (Eds.), *The Nariokotome Homo erectus skeleton* (pp. 95–160). Cambridge: Harvard University Press.
- Ward, J. P. (1991). Prosimians as animals models in the study of neural lateralization. En F. Kitterle (Ed.), *Cerebral Laterality: Theory and Research* (pp. 1–17). Hilldale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Ward, J. P. (1995). Laterality in African and Malagasy prosimians. En L. Alterman, G. Doyle & M. K. Izard (Eds.), *Creatures of the Dark: The Nocturnal Prosimians* (pp. 293–309). New York: Plenum Press.
- 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, D. M., Stern, M., Duggirala, R., Dyer, T. D., & Almasy, L. (2006). Heritability and linkage analysis of hand, foot, and eye preference in Mexican Americans. *Laterality*, *11*(6), 508–524.
- Warren, J. M. (1980). Handedness and laterality in humans and other animals. *Physiological Psychology*, *8*, 351–359.
- Waters, N. S., & Denenberg, V. H. (1994). Analysis of two measures of paw preference in a large population of inbred mice. *Behavioral and Brain Sciences*, *63*, 195–204.
- Watson, N. V., & Kimura, D. (1989). Right-hand superiority for throwing but not for intercepting. *Neuropsychologia*, *27*, 1399–1414.
- Watts, D. P. (2008). Tool use by chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, *29*, 83–94.
- Weir, A. A. S., Kenward, B., Chappell, J., & Kacelnik, A. (2004). Lateralization of tool use in New Caledonian crows (*Corvus moneduloides*). *Proceedings of the Royal Society of London, (Suppl.)* *271*, S344–S346.
- Wells, D. L. (2002). Hand preference for feeding in captive *Colobus guereza*. *Folia Primatologica*, *73*(1), 57–59.
- Wells, D. L. (2003). Lateralised behaviour in the domestic dog, *Canis familiaris*. *Behavioural Processes*, *61*, 27–35.

- Wernicke, C. (1886). Die neuen Arbeiten über Aphasie. *Fortschritte der Medizin*, 4, 463-482.
- Wes, P. D., & Bargmann, C. I. (2001). *C. elegans* odour discrimination requires asymmetric diversity in olfactory neurons. *Nature*, 410, 698-701.
- Wesley, M. J., Fernandez-Carriba, S., Hostetter, A., Pilcher, D., Poss, S., & Hopkins, W. D. (2002). Factor analysis of multiple measures of hand use in captive chimpanzees: an alternative approach to the assessment of handedness in nonhuman primates. *International Journal of Primatology*, 23(6), 1155-1168.
- Westergaard, G. C., Chavanne, T. J., Houser, L. A., Cleveland, A., Snoy, P. J., Suomi, S. J., & Higley, J. D. (2004). Biobehavioural correlates of hand preference in free-ranging female primates. *Laterality*, 9(3), 267-285.
- Westergaard, G. C., Haynie, M. K., Lundquist, A. L., & Suomi, S. J. (1999a). Carrying, sharing, and hand preference in Tufted Capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, 20(1).
- Westergaard, G. C., & Kuhn, H. E. (1998). Effects of upright posture on hand preference for reaching vs. the use of probing tools by tufted capuchins (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 44, 147-153.
- Westergaard, G. C., Kuhn, H. E., & Suomi, S. J. (1998a). Bipedal posture and hand preference in humans and other primates. *Journal of Comparative Psychology*, 112(1), 55-64.
- Westergaard, G. C., Kuhn, H. E., & Suomi, S. J. (1998b). Laterality of hand function in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): comparison between tool use actions and spontaneous non-tool actions. *Ethology*, 104, 119-125.
- Westergaard, G. C., Lussier, I. D., & Higley, J. D. (2001). Between-species variation in the development of hand preference among macaques. *Neuropsychologia*, 39, 1373-1378.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1993). Hand preference in capuchin monkeys (*Cebus apella*) varies with age. *Primates*, 34, 295-299.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1996a). Hand preference for a bimanual task in tufted capuchins (*Cebus apella*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, 110(4), 406-411.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1996b). Hand preference for stone artefact production and tool-use by monkeys: possible implications for the evolution of right-handedness in hominids. *Journal of Human Evolution*, 30, 291-298.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1996c). Lateral bias for rotational behavior in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 110, 199-202.
- Westergaard, G. C., Wagner, J. L., & Suomi, S. J. (1999b). Manipulative tendencies of captive *Cebus albifrons*. *International Journal of Primatology*, 20(5), 751-759.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C. E. G., Wrangham, R. W., & Boesch, C. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399, 682-685.
- Wigglesworth, V. B. (1941). The sensory physiology of the human louse *Pediculus humanus corporis* De Geer (Anoplura). *Parasitology*, 33, 67-109.
- Wiltschko, W., Traudt, J., Güntürkün, O., Prior, H., & Wiltschko, R. (2002). Lateralization of magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, 419(6906), 467-470.
- Williams, S. M. (1991). Handedness inventories: Edinburgh versus Annett. *Neuropsychology*, 5(1), 43-48.
- Witelson, S. F. (1985). The brain connection: The corpus callosum is larger in left-handers. *Science*, 229, 665-668.

- Witelson, S. F. (1991). Cognition et morphologie du cerveau humain: quelques correlations. *Revue de Neuropsychologie*, 1(1), 29-53.
- Witelson, S. F., & Kigar, D. L. (1992). Sylvian fissure morphology and asymmetry in men and women: bilateral differences in relation to handedness in men. *Journal of Comparative Neurology*, 323, 326-340.
- Woermann, F. G., Jokeit, H., Luerding, R., Freitag, H., Schulz, R., Guertler, S., Okujava, M., Wolf, P. A., Tuxhorn, I., & Ebner, A. (2003). Language lateralization by Wada Test and fMRI in 100 patients with epilepsy. *Neurology*, 61, 699-401.
- Wolff, P. H., Kotwica, K., & Obregon, M. (1998). The development of interlimb coordination during bimanual finger tapping. *International Journal of Neuroscience*, 93, 7-27.
- Woods Hole Research Center. (2009). The Great Apes Survival Project. Recuperado 2009-09-03, 2009
- Wrangham, R. W., McGrew, W. C., de Waal, F. B. M., & Heltne, P. G. (Eds.). (1994). *Chimpanzee cultures*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Wu, X., Schepartz, L. A., Falk, D., & Liu, W. (2006). Endocranial Cast of Hexian *Homo erectus* from South China. *American Journal of Physical Anthropology*, 130, 445-454.
- Yeager, C. P. (1991). Orangutan (*Pongo pygmaeus*) hand preference in the Tanjung Puting National Park, Kalimantan Tengah, Indonesia. *American Journal of Primatology*, 24, 142.
- Yeni-Komshian, G. H., & Benson, D. A. (1976). Anatomical study of cerebral asymmetry in human, chimpanzees and rhesus monkeys. *Science*, 192(387-389).
- Yeo, R. A., Thoma, R. J., & Gangestad, S. W. (2002). Human handedness: A biological perspective. En S. J. Segalowitz & I. Rapin (Eds.), *Handbook of neuropsychology* (pp. 329-364). London: Elsevier.
- Young, H., Fedigan, L. M., & Addicott, J. F. (2008). Look before leaping: foraging selectivity of capuchin monkeys on acacia trees in Costa Rica. *Oecologia*, 155(1), 85-92.
- Zaidel, E. (1998). Language in the right hemisphere following callosal disconnection. En H. Whitaker & B. Stemmer (Eds.), *Handbook of Neurolinguistics*. San Diego: Academic Press.
- Zhao, D., Gao, X., & Li, B. (2010). Hand preference for spontaneously unimanual and bimanual coordinated tasks in wild Sichuan snub-nosed monkeys: Implication for hemispheric specialization. *Behavioural Brain Research*, 208(1), 85-89.
- Zhao, D., Gao, X., Li, B., & Watanabe, K. (2008a). First wild evidence of neonate nipple preference and maternal cradling laterality in Old World monkeys: A preliminary study from *Rhinopithecus roxellana*. *Behavioural Processes*, 77, 364-368.
- Zhao, D., Ji, W., Watanabe, K., & Li, B. (2007). Hand preference during unimanual and bimanual reaching actions in Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *American Journal of Primatology*, 70, 1-5.
- Zhao, D. P., Li, B. G., & Watanabe, K. (2008b). First evidence on foot preference during locomotion in Old World monkeys: a study of quadrupedal and bipedal actions in Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Primates*, 49(4), 260-264.
- Zverev, Y. P., & Mipando, M. (2007). Cultural and environmental influences on footedness: Cross-sectional study in urban and semi-urban Malawi. *Brain and Cognition*, 65, 177-183.



Universitat Ramon Llull

Aquesta Tesi Doctoral ha estat defensada el dia ____ d _____ de 200

al Centre _____

de la Universitat Ramon Llull

davant el Tribunal format pels Doctors sotasignants, havent obtingut la qualificació:

President/a

Vocal

Secretari/ària

Doctorand/a
