

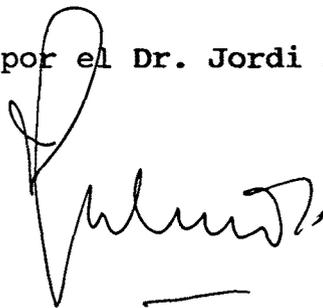
LATERALIDAD MANUAL EN
CHIMPANCES (Género Pan) Y
ORANGUTANES (Pongo pygmaeus)

VOLUMEN I

Montserrat Colell Mimó

Tesis presentada para la obtención del grado de doctor

Dirigida por el Dr. Jordi Sabater Pi

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

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

- Abril, 1992 -

1.3.3.1. Estudios en prosimios.

Los trabajos sobre lateralidad funcional motora, especialmente sobre preferencia manual, en prosimios, son muy recientes. La mayoría de los mismos han sido realizados por un grupo de estudiosos de la Universidad de Memphis, trabajando con diversas especies pertenecientes a los géneros Galago, Lemur, Varecia y Hapalemur.

Estas investigaciones se han revelado muy fructíferas, ya que además de ser las únicas que muestran la existencia de una lateralidad funcional motora, a nivel de población, en algunos de los géneros estudiados, han puesto de manifiesto el interés de considerar ciertos aspectos -como, por ejemplo, la postura adoptada por los sujetos- que habían sido descuidados en la mayoría de los trabajos anteriores sobre lateralidad manual en primates no humanos.

El primero de estos trabajos (Sanford, Guin & Ward, 1984) se llevó a cabo con una muestra de 25 gálagos (Galago senegalensis). Los sujetos tenían que coger alimento del interior de una caja a través de un agujero por el que podían pasar una o ambas manos. Esta tarea se proponía a los gálagos en dos situaciones diferenciadas, según la disposición espacial de las cajas que contenían la comida. En la primera situación, éstas se colocaban de tal modo que los sujetos se veían obligados adoptar una postura vertical, apoyándose sobre sus pies para alcanzar el agujero. En cambio, en la segunda situación, podían obtener el alimento manteniendo una postura cuadrúpeda. 25 individuos hicieron la tarea según las condiciones de la primera situación y 16 de ellos un retest al cabo de 9 meses, mientras que sólo 12 fueron observados también de acuerdo con la segunda situación, con un retest, para algunos de ellos, al cabo de 4 meses. Los resultados mostraron

una fuerte desviación hacia el uso de la mano izquierda, a nivel de población, en la prueba que requería una postura bípeda (14 individuos preferían usar la mano izquierda, 5 la mano derecha y los 6 restantes no mostraban una preferencia manual significativa), mientras que no se dió una preferencia definida por el uso de una mano, a nivel de la muestra, en la segunda prueba. Aunque las preferencias manuales se mantuvieron en el tiempo dentro de cada tipo de prueba o situación, esta consistencia no se dió al considerar los dos tipos de test. Los autores concluyen que la expresión de una preferencia manual definida se hace evidente cuando se requiere la adopción de la postura bípeda, por otra parte muy frecuente en los gálagos. A partir de los resultados obtenidos infieren que el bipedismo podría haber jugado un papel fundamental en el desarrollo de la dominancia manual en el ser humano.

Los resultados del estudio anterior se vieron confirmados en una investigación posterior. Sanford y Ward (1986), querían conocer la capacidad de los gálagos (Galago senegalensis) para la discriminación de imágenes en espejo y su posible relación con la existencia de una lateralidad manual definida. Utilizaron una muestra de 8 sujetos. La mayoría de ellos manifestó una fuerte lateralización manual: 7 de los 8 sujetos utilizaron consistentemente la mano izquierda en la acción de alcanzar un gusano de harina situado en el extremo de una caña. Para acceder al mismo debían pasar la mano a través de un agujero del mallazo y adoptar una postura bípeda. No se obtuvo correlación significativa entre lateralidad y capacidad discriminativa: de hecho, todos los sujetos del estudio mostraron una gran dificultad para discriminar figuras en espejo.

La importancia de la postura adoptada, la visibilidad de la presa y el ángulo de orientación en que se presentaba la

comida, fueron las variables consideradas en un estudio posterior (Larson, Dodson & Ward, 1989), realizado con 10 gálagos (Galago senegalensis) en 8 condiciones distintas a partir de la combinación de los mismos parámetros mencionados en el trabajo anterior. Los resultados revelaron que todos los sujetos del estudio estaban lateralizados, algunos de ellos usando la mano dominante en el 80% o más de las ocasiones. Se confirmó el hecho de que el bipedismo favorecía y potenciaba el uso de la mano dominante. 7 de los 10 sujetos se caracterizaron como zurdos para la captura de las presas y 3 como diestros.

Resultados similares se han encontrado en otros grupos de prosimios, como los Lemuridae.

En un estudio realizado por Forsythe y Ward (1988), con 33 lemures negros (Lemur macaco), se registró la mano empleada para recoger comida del suelo. 20 de estos animales fueron de nuevo observados, en la misma acción, 6 meses después. De los 33 lemures, 20 se mostraron zurdos, 12 preferían usar su mano derecha y 1 no mostraba una preferencia significativa. El análisis entre la primera y la segunda serie de datos indicó una fuerte consistencia en la preferencia manual a lo largo del tiempo: ninguno de los 20 sujetos evaluados mostró un cambio de preferencias. Aunque los autores no descartan la posibilidad de que pudiera tratarse de un artefacto, se obtuvo una correlación inversa entre la edad y el uso de la mano izquierda. Los lemures más viejos de la muestra tendían a usar preferentemente la mano derecha, mientras que la mano izquierda era usada mayormente por los lemures más jóvenes. Por tanto la composición de edad de la población podría ser un factor importante a considerar en el momento de estimar la lateralización de la especie.

La importancia de los ajustes posturales, previos a la acción de recoger comida, se consideró en un estudio (Forsythe,

Milliken, Stafford & Ward, 1988) realizado con 5 lemures de collar (Varecia variegata variegata). Para ello se hicieron 3 presentaciones diferentes de la comida: 1) alimentación espontánea, recogiendo la comida que encontraban dispersa en la instalación, 2) presentaciones discretas de comida en el suelo del recinto y 3) presentaciones discretas de comida en el foso que rodeaba la instalación. La primera implicaba apenas una reorientación del cuerpo, mientras que la segunda y especialmente la tercera suponían una fuerte reorientación del mismo. Los resultados mostraron que mientras en la primera condición sólo 1 lemur parecía estar lateralizado, en las otras dos los 5 animales exhibían una marcada preferencia por el uso de la mano izquierda, especialmente en la acción de tomar comida del foso, donde 4 de los animales utilizaban exclusivamente la mano izquierda para alcanzar el alimento. A la luz de estas observaciones, los autores sugieren que si los sujetos se ven obligados a reorganizar totalmente su postura corporal para poder recoger la comida, adoptarán aquella postura que les permita utilizar la mano dominante de forma óptima.

Se hicieron diversas medidas de lateralidad motora en otra especie de lemur, el lemur de cola anillada (Lemur catta). Los resultados de este estudio (Milliken, Forsythe & Ward, 1989) muestran que 7 lemures utilizaron preferentemente la mano izquierda en la acción de recoger comida del suelo y del fondo de una caja transparente, mientras 3 sujetos se mostraron diestros y los 3 restantes usaron las dos manos indistintamente. Se observó una relación inversa entre usar la mano izquierda para recoger comida y sostenerla con las dos manos o con la derecha. De hecho, los lemures que se habían mostrado zurdos al recoger la comida, utilizaban también la mano izquierda para sostenerla, mientras que los restantes utilizaban preferentemente las dos manos en esta acción. Todos los sujetos de la muestra eran bastante jóvenes (entre 4 meses y 9 años) y no se encontró correlación alguna con la variable

edad. Se obtuvo en cambio una relación entre la preferencia manual mostrada al recoger comida y el sexo del animal: 6 de los 7 sujetos que preferían la mano izquierda eran machos, mientras que 5 de los 6 sujetos diestros, o bien que no habían mostrado una preferencia determinada, eran hembras. Los autores relacionan estos datos con el hecho de que también en la población humana hay más zurdos entre los hombres que entre las mujeres. También sugieren que la lateralización en los lemures de cola anillada podría estar influenciada por experiencias tempranas; en la muestra estudiada había tres pares de gemelos y en las dos parejas cuyos miembros mostraban preferencias manuales, éstas eran de signo opuesto para cada miembro del par, muy probablemente debido a la especial disposición que adoptan las crías cuando se agarran a la madre, ya que se sitúan paralelas a la línea media del cuerpo de la misma, una a cada lado, lo que constituye una experiencia asimétrica muy marcada en un momento de rápido desarrollo neuromuscular.

En un estudio inusual por el número de sujetos observados, Ward, Milliken, Dodson, Stafford y Wallace (1990) presentan los resultados obtenidos en una muestra de 194 lemures pertenecientes a 6 especies distintas: 81 Lemur fulvus (5 subespecies), 42 Lemur catta, 29 Lemur macaco, 26 Lemur mongoz, 11 Lemur coronatus y 5 Lemur rubriventer. El procedimiento utilizado para evaluar la lateralidad manual de los sujetos consistió en obtener un mínimo de 100 registros por individuo de la conducta de recoger comida del suelo. De la amplia muestra, 91 sujetos se mostraron preferentemente zurdos, 65 diestros y 38 no manifestaron una preferencia manual significativa. Los autores llevaron a cabo un análisis detallado según las características de sexo, edad, especie y subespecie y relaciones de parentesco entre los sujetos. Considerando la muestra en su totalidad (género Lemur) concluyeron que la mayoría de los adultos presentaban una fuerte lateralización y que el uso de la mano izquierda era más

característico en los lemures machos y en los jóvenes, mientras que se daba una creciente incidencia de preferencia por el uso mano derecha en los lemures de más edad. Un aspecto interesante y que no se había observado en trabajos anteriores era la utilización de la boca en lugar de las manos para realizar la acción de recoger comida: durante los tres primeros años de vida los lemures parecen utilizar la boca con frecuencia, mientras que los adultos lo hacen raramente. En cuanto a las características propias de la lateralidad de cada una de las especies estudiadas, los autores no inciden en ellas, debido al origen común (en una o dos matrilineas de parentesco) de la mayoría de los sujetos de la muestra.

En una reciente comunicación presentada por Stafford, Milliken y Ward (1990a), se expone que los Hapalemures (género Hapalemur) exhiben una fuerte lateralización en los movimientos estereotipados que realizan para comer hojas de bambú. La mano utilizada preferentemente para recoger frutos era asimismo la mayormente empleada para retorcer el brote de bambú y llevárselo a la boca. Los autores proponen una diferenciación funcional de los roles de cada mano: recoger comida, retorcer el bambú y llevarlo a la boca, son acciones más manipulativas, mientras que empujar y arrancar los brotes requiere, ante todo, fuerza.

Algunos de los resultados obtenidos por los estudiosos de la Universidad de Memphis son similares a los presentados por Masataka (1989), referentes a la lateralización manual de un grupo de 22 lemures de cola anillada (Lemur catta). Obtuvo 100 registros por sujeto de cuatro conductas espontáneas que suponían el uso de una mano: recoger alimento del suelo, llevarse alimento a la boca, tocar a otro sujeto y acicalarse mutuamente. 20 de los lemures manifestaron una preferencia manual consistente en el uso de la mano izquierda y los dos restantes usaron predominantemente la mano derecha. El autor

concluye que en los lemures de cola anillada se da una asimetría funcional, a nivel de población, caracterizada por una especialización de la mano izquierda para la manipulación y una especialización de la mano derecha para el soporte postural (los lemures adoptaban en la mayor parte de los registros una típica postura cuadrúpeda, con tres puntos de apoyo y una mano libre para la manipulación).

Del análisis de los estudios precedentes, destacamos una serie de factores que nos parecen del máximo interés al considerar el tema de la lateralidad manual en los primates:

1. La importancia de los ajustes posturales previos a la acción de recoger comida. Ello implica considerar tanto el posible desplazamiento hacia el objeto a recoger, como la postura adoptada por el sujeto.

2. La relación entre edad y grado y direccionalidad de la preferencia manual mostrada.

3. La relación entre sexo y grado y direccionalidad de lateralización manual.

4. La posible influencia de las experiencias tempranas en el desarrollo de asimetrías. Parece especialmente relevante la posición de la cría: sobre qué lado del cuerpo de la madre es sostenida y transportada.

5. Las relaciones de parentesco entre los individuos observados.

6. Las condiciones de la instalación o lugar donde se recogen los registros ("setting"), que pueden influenciar la expresión de la posible lateralidad manual de los sujetos.

7. El concepto de especialización funcional de cada mano relacionado con el de preferencia manual. Cabe distinguir entre los requerimientos de fuerza y/o el grado de precisión manual que exige la tarea a realizar.

8. La consistencia de la preferencia manual intraindividual, que debe ser valorada en el tiempo y entre tareas o acciones diversas.

9. La conveniencia de trabajar con muestras representativas de sujetos pertenecientes a una misma especie, o en su defecto, al mismo género. La observación de un número mínimo de sujetos únicamente permite conocer las preferencias manuales individuales, pero no puede hablarse de la direccionalidad de la lateralidad manual a nivel de población.

1.3.3.2. Estudios en antropoideos (Ceboidea y Cercopithecoidea).

Aunque es entre los primates pertenecientes al suborden Anthropeidea, donde encontramos un mayor número de estudios sobre dominancia manual, la variedad de géneros y especies contempladas es mínima. Si excluimos, de ellos, a los Hominoidea (que consideraremos en detalle en el próximo apartado) podemos observar que la mayoría de los trabajos se han llevado a cabo con diversas especies del género Macaca, la mayor parte de las veces en condiciones de laboratorio y, en no pocos estudios, con una intervención física directa en los sujetos, ya sea previa (seccionando el cuerpo calloso, por ejemplo) o posterior (disecciones) a las observaciones realizadas.

Dada la cuantía y heterogeneidad de los estudios sobre

lateralidad manual en estos primates, hemos considerado útil seguir un criterio taxonómico y agrupar los trabajos según la pertenencia de los géneros a la superfamilia Ceboidea (monos del Nuevo Mundo) o a la superfamilia Cercopithecoidea (monos del Viejo Mundo). La excelente revisión bibliográfica sobre la lateralidad funcional de los primates no humanos realizada por MacNeilage y colaboradores (1987) nos ha facilitado la identificación y localización de las principales investigaciones sobre el tema. Hemos ampliado esta revisión con las investigaciones realizadas en estos últimos años (véase anexo 1, Vol. II, tablas A y B).

Entre los Ceboidea, los géneros considerados han sido Callithrix, Saimiri y Cebus, tal como se contempla en la tabla A del anexo 1 (Vol.II). De los tres trabajos realizados con titís comunes (Callithrix jacchus), cabe destacar el de Rothe (1973), que cuenta con una muestra bastante grande de sujetos. Aunque la mayoría de éstos no exhibieron una preferencia manual significativa en las actividades espontáneas contempladas (aloacicalamiento, exploración del entorno, comer, etc.), se observa que, en cambio, el número total de individuos con una preferencia manual significativa aumenta considerablemente al observar a los sujetos resolviendo tareas relativamente complejas.

En cuanto a los estudios con monos ardilla (Saimiri sciureus), el presentado por McGonigle et al. (1978), nos muestra que las preferencias manuales pueden ser resultado de un proceso de aprendizaje, mientras que la comunicación presentada por Roney y King (1989), no obstante su brevedad, nos parece muy relevante, ya que sugiere, una vez más, la posible existencia de una relación entre la postura adoptada por el sujeto y la expresión de su preferencia manual. Desafortunadamente, los autores no indican cuál fue la proporción de sujetos zurdos y diestros, ni el criterio que

seguían para definirlos como tal; sin embargo, su observación de que los sujetos que empleaban preferentemente la mano izquierda, realizaban un giro en sentido contrario a las agujas del reloj, antes de intentar alcanzar la recompensa (los sujetos estaban encerrados en pequeñas jaulas, y obtenían la comida a través de los barrotes de las mismas), mientras que los sujetos diestros no lo hacían, nos parece sumamente significativa.

De todos modos, los resultados más interesantes se han obtenido en el género Cebus. Estudios recientes realizados con capuchinos muestran una especialización manual relacionada con el tipo de prensión que requiere la tarea (Costello y Fragaszy, 1988 y Fragaszy y Mitchell, 1990), y una asimetría manual significativa a nivel de población (Masataka, 1990), caracterizada por un empleo preferente de la mano derecha -en el 80% de la muestra de 31 sujetos- para llevar a cabo acciones que requerían habilidad manipulativa. Cabe destacar que los capuchinos son capaces de realizar una variada gama de prensiones de precisión (Costello y Fragaszi, 1988), mientras que los monos ardilla sólo exhiben un control motor global de la mano, sin utilizar nunca un agarre de precisión (Fragaszy, 1983; Costello y Fragaszy, 1988).

Entre los Cercopithecoidea, y exceptuando los trabajos de Hall y Mayer (1966), Dimond y Harries (1984), Riba (1988) y Yuanye et al. (1986) - por otra parte con muestras muy reducidas de sujetos- sólo encontramos estudios realizados con dos géneros: Macaca (siete especies diferentes) y Papio.

En la tabla B del anexo 1 (Vol.II) se detallan las características de los trabajos más importantes llevados a cabo en estas especies.

Tal como puede observarse, los datos procedentes de estas

investigaciones son tan numerosos como heterogéneos y, en no pocas ocasiones, incompletos, confusos y/o contradictorios. Varios autores, hasta la fecha, han intentado extraer conclusiones generales sobre la lateralidad manual de los Cercopithecoidea (y del resto de primates no humanos), en base a estas investigaciones, a veces proponiendo hipótesis explicativas del por qué de la diversidad de los resultados obtenidos. Tres de estas posiciones teóricas, que han sido sostenidas, respectivamente, por Warren (1980), MacNeilage y colaboradores (1987) y Fagot y Vauclair (1991) son, a nuestro juicio, las más rigurosas y coherentes. La exposición de las mismas sigue un orden cronológico que no es fortuito, ya que entre la formulación estas hipótesis, se han realizado otros trabajos que han aportado nuevos datos a la problemática planteada.

En 1980, tras una revisión de los trabajos publicados hasta esa fecha, sobre lateralidad funcional motora en monos (básicamente macacos), Warren hace las siguientes afirmaciones acerca de las preferencias manuales de los primates no humanos:

- están simétricamente distribuidas en la población (a nivel de especie), y no hay una diferencia significativa entre el número de zurdos y el de diestros.

- son dependientes de la tarea que realizan los sujetos, así como de otros factores situacionales.

- son producto de la práctica, el entrenamiento reiterativo y el aprendizaje.

- son independientes de otras funciones lateralizadas.

De este modo, Warren refrendaba la hipótesis, ya sostenida en un trabajo anterior (Warren, 1977), de que la preferencia manual de los monos es el resultado de la experiencia y no la expresión de una asimetría de carácter organísmico.

La posición de Warren fue duramente criticada por MacNeilage y colaboradores (1987), ante la evidencia que supone la existencia de primates no humanos -prosimios y antropoideos- que exhiben preferencias manuales significativas (en algunas ocasiones, incluso a nivel de población) y que no están o no han estado nunca sometidos a los condicionantes ambientales a los que aludía Warren.

MacNeilage y colaboradores explican los resultados negativos, obtenidos hasta ese momento, acerca de la lateralidad manual en los primates no humanos, como resultado de:

- la utilización de tareas inadecuadas, que no facilitan la expresión de la posible preferencia manual de los sujetos.

- el uso de un criterio de lateralidad manual que exige que la misma mano sea la utilizada preferentemente en todas las acciones consideradas. Se ignoran, así, las diferencias sistemáticas de uso de cada mano, que podrían reflejar una especialización de roles (como, por ejemplo, la que se da en los seres humanos al efectuar tareas que requieren coordinación bimanual).

- muestras formadas generalmente por animales jóvenes, que podrían no haber desarrollado completamente la direccionalidad y/o el grado de sus preferencias manuales.

- la tendencia a considerar la inconsistencia inter-tareas como una evidencia en contra de la lateralidad manual. En realidad, esta inconsistencia podría ser debida a la combinación de una serie de factores (edad de los sujetos, dificultad relativa de la tarea, aprendizaje...).

Bajo estas premisas, MacNeilage y colaboradores (1987; 1988), revisan los trabajos existentes sobre el tema y, basándose principalmente en los estudios realizados con prosimios (veáse apartado 1.3.3.1), y en los resultados

obtenidos, estudiando macacos, en las investigaciones de Ettlenger y colaboradores (Ettlenger,1961;Ettlenger y Moffet,1964;Gautrin y Ettlenger,1970;Milner,1969), el trabajo de Beck y Barton (1972) y las aportaciones de los estudiosos japoneses (Itani,1957, citado en Tokuda, 1969;Itani et al.,1963;Kawai,1967;Tokuda,1969), proponen la que se ha llegado a conocer como "Teoría de los Orígenes Posturales de la Preferencia Manual" (MacNeilage 1987a; MacNeilage 1987b; MacNeilage et al.1987;1988;1991).

De los estudios mencionados, los autores extraen dos conclusiones:

- en la mayoría de sujetos observados (prosimios y antropoideos) se da un uso preferente de la mano izquierda en la acción de "coger" (generalmente, recoger comida del suelo).

- en la mayoría de sujetos observados (antropoideos), se da un uso preferente de la mano derecha para "manipular".

Esta "especialización manual" tendría su origen en las adaptaciones estructurales y funcionales necesarias para las conductas de alimentación, y consistiría en:

- la especialización de la mano izquierda (hemisferio derecho) para los movimientos guiados visualmente -que permitirían localizar y coger el alimento- y que iría acompañada de una especialización de la extremidad superior derecha para el soporte postural. Esta preferencia por el uso de la mano izquierda en la acción de coger, se habría mantenido en los prosimios y en los Cercopithecoidea, aunque no exista ya en los seres humanos.

- la especialización de la mano derecha (hemisferio izquierdo) para la manipulación y la coordinación bimanual, probablemente desarrollada a partir de una inicial especialización postural y la progresiva disminución de la

necesidad de utilizar dicha extremidad para el soporte corporal (tanto en el equilibrio estático como en el desplazamiento). Esta especialización se daría en la mayoría de las especies de antropoides, Homo sapiens incluido.

La hipótesis de MacNeilage y colaboradores, ciertamente especulativa, ha provocado discusiones y críticas (veáse, por ejemplo, el comentario abierto de MacNeilage et al. 1987;1988;1991), pero ha supuesto también la aparición de un renovado interés hacia el tema de la lateralidad manual en los primates no humanos (los estudios se han multiplicado en el último lustro), aportando una perspectiva nueva que estimula la realización de trabajos comparativos y, asimismo, de investigaciones que consideren la posible relevancia de factores que hasta ese momento parecían carentes de interés.

Fagot y Vauclair (1991), revisan algunas de las investigaciones más recientes, realizadas con diversas especies de primates no humanos y concluyen que la heterogeneidad de resultados que caracteriza a estos estudios de lateralidad no se relaciona con una especialización "mano izquierda para coger"/"mano derecha para manipular", sino con la variedad de acciones y tareas contempladas, que requieren diversos grados de concentración o atención por parte de los sujetos que las realizan. Para estos autores, dichas actividades pueden ser clasificadas en "tareas de bajo nivel" y "tareas de alto nivel". Las primeras son relativamente simples, familiares a los sujetos; las segundas son más complejas, entrañan un mayor grado de dificultad y son nuevas para los sujetos. Un ejemplo de tarea de bajo nivel sería "recoger comida del suelo", una acción cotidiana y simple, mientras que "manipular un pestillo" se clasificaría entre las tareas de alto nivel.

Siguiendo a Young y colaboradores (1983), Fagot y Vauclair (1988a;1988b;1991) distinguen entre "preferencia manual"

("handedness") y "especialización manual". La primera haría referencia al uso preferente y generalizado de una mano en tareas de bajo nivel, mientras que la segunda estaría relacionada con el uso asimétrico de las manos al efectuar tareas de alto nivel. Esta última, la "especialización manual", sería un mejor indicador de la lateralidad manual del sujeto, ya que reflejaría la especialización funcional del hemisferio cerebral que mejor controla la tarea.

Aparte de estas propuestas teóricas, que retomaremos en su momento, hay toda una serie de aspectos que se reflejan en el resumen expuesto (tablas A y B del anexo 1, Vol.II), obviados en la mayoría de las críticas y que deseamos destacar, ya que pueden, también contribuir a explicar el por qué de unos resultados contradictorios o negativos:

1. Si bien es cierto que la mayoría de trabajos cuentan con una muestra importante de sujetos, hay que precisar dos aspectos:

- los monos observados, Macaca en su mayoría, habían nacido en cautividad y se habían criado en ambientes de laboratorio; ello implica jaulas individuales, de espacio reducido, con pobreza de estímulos ambientales y sociales;

- los sujetos eran examinados utilizando, generalmente, el "Wisconsin General Apparatus Test" (Harlow, 1949. Figura n.2), "sillas de primates" (figura n.3), o dispositivos similares (figura n.4), que inmovilizan al animal, posibilitando únicamente el uso de las extremidades superiores. Incluso aunque el sujeto no fuese inmovilizado, las jaulas donde se obtenían los registros limitaban los movimientos de los animales o forzaban la adopción de determinadas posturas.

Estas condiciones restrictivas, el nulo valor adaptativo que tiene en ese ambiente el desarrollo de una potencial

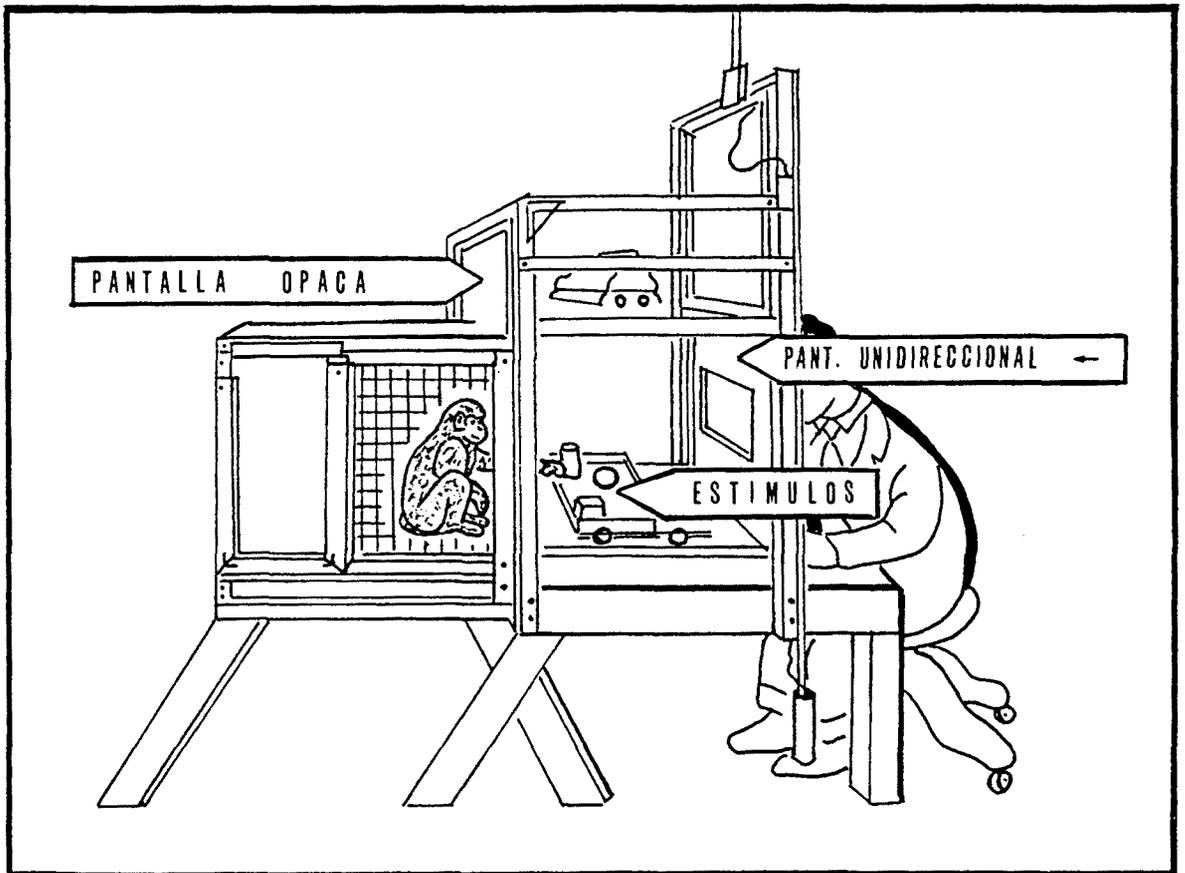


Fig.2. W.G.T.A. ("Wisconsin General Test Apparatus").
-Harlow, 1949-.

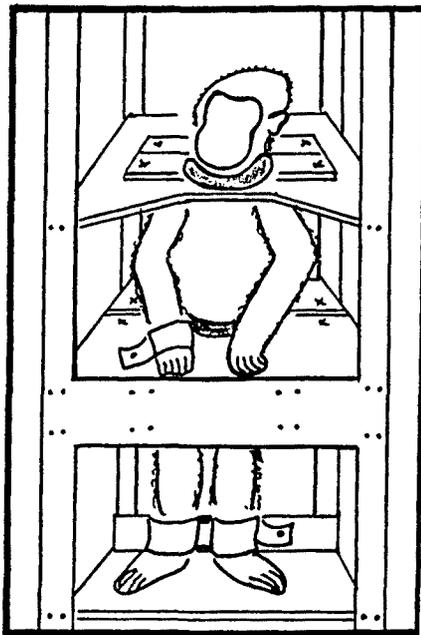


Fig.3. Silla para primates.

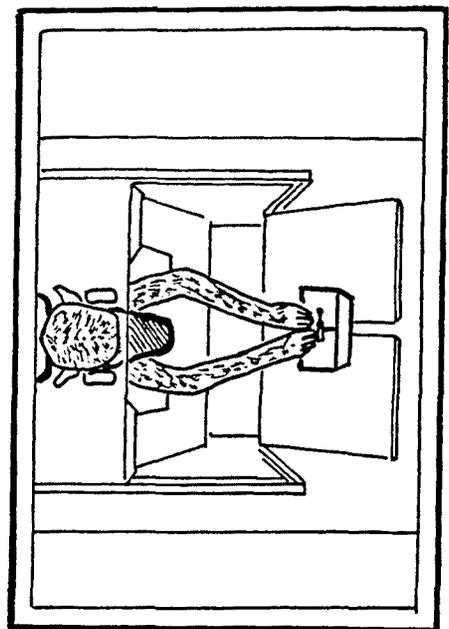


Fig.4. Dispositivo diseñado por Trevarthen (1978).

especialización manual y la falta de oportunidades para realizar conductas exploratorias durante la infancia, posiblemente han supuesto una limitación para el desarrollo y la expresión de una lateralidad manual.

2. A nivel metodológico, mencionaremos tres puntos que nos parecen fundamentales:

- algunos de los sujetos se repiten a lo largo de diferentes trabajos, realizados por el mismo equipo de investigadores, pero no hay indicaciones concretas de qué individuos son, ni de cómo ha variado (o no) la preferencia manual exhibida por los mismos. Tampoco se tiene en cuenta el factor aprendizaje o entrenamiento; la mayoría de monos de laboratorio tienen una larga historia de experimentos, que pueden haber condicionado la expresión de su lateralidad manual;

- en las tablas A y B (anexo 1, Vol.II) no se recogen el número de ensayos que se obtuvo de cada sujeto en cada una de las acciones, porque este puede variar desde uno (Dimond y Harries, 1984) a varios centenares (Lehman, 1991) y porque en varios trabajos ni siquiera se menciona este aspecto;

- los criterios de decisión, sobre la preferencia manual que exhibe un determinado sujeto, son absolutamente heterogéneos; pueden ser arbitrarios: desde la realización del 50% o el 60% de los ensayos con la misma mano, hasta exigir la realización del 80% o 90% de éstos con la misma mano, o bien, basados en cálculos de significación estadística: X^2 , z , test G , ± 2 o 3 S. Mientras algunos de estos criterios son muy restrictivos, otros (exigir un 50%, por ejemplo) no lo son en absoluto. Este es uno de los motivos por los que nos parece impropio la agrupación de los resultados obtenidos en los diversos estudios para llegar a unas conclusiones generales.

3. Finalmente, queremos hacer constar el reducido número de trabajos que valoran el efecto de una serie de factores o

variables (edad, sexo, relaciones parentales, tipo de prensión exigida, posición relativa del objeto manipulado respecto al sujeto, postura corporal, etc), que, como veíamos al finalizar el apartado 1.3.3.1., pueden estar relacionados con la lateralidad manual de los individuos observados.

1.3.3.3. Estudios en antropoideos (Hominoidea).

La superfamilia Hominoidea comprende tres familias: Hylobatidae, Pongidae y Hominidae (veáse tabla n.1). Los Hylobátidos son los gibones y los siamangs; los Póngidos son los gorilas, los orangutanes y los chimpancés y los Hominidae están representados por un único género: Homo, los primates humanos.

Aunque son numerosos los autores que reconocen el interés que tienen los datos procedentes del estudio de la lateralidad funcional de los representantes no humanos de la superfamilia Hominoidea -especialmente de los póngidos-, estas investigaciones, hasta hace pocos años, han sido limitadas en número y, en general, poco sistemáticas.

1.3.3.3.1. Hylobátidos

Son muy escasos los trabajos realizados con especies pertenecientes a la familia Hylobatidae, que comprende un único género: Hylobates, formado por 6 especies de gibones y 1 de siamangs (anteriormente considerados como un género aparte, Symphalangus, tal como todavía aparece en algunos de los artículos reseñados).

La primera referencia a la posible lateralidad manual de los Hylobatidae, es una anotación en el artículo publicado por Gijzen en 1972, sobre la preferencia manual observada en distintas especies de monos y póngidos del zoo de Amberes, donde se menciona que una hembra de gibón (Hylobates lar) utilizaba preferentemente la mano derecha para alcanzar comida, aunque, según el observador, el uso de la mano izquierda se veía dificultado por las especiales características de la jaula.

En un estudio de campo llevado a cabo en Malaya, Chivers (1974) observó que los 5 siamangs (Hylobates syndactylus) que pudo identificar individualmente, empleaban preferentemente una mano en sus actividades diarias; 3 de ellos parecían utilizar de modo predominante la mano izquierda, mientras los otros 2 se mostraban diestros.

Hasta el estudio realizado por Heestand (1986) no volvemos a encontrar trabajos sobre lateralidad funcional en gibones y siamangs; (este estudio incluye también observaciones de póngidos, que comentaremos en el apartado correspondiente). Heestand recogió datos sobre 13 de estos últimos (Hylobates syndactylus), en condiciones de cautividad, mientras realizaban diversas actividades cotidianas - manipular comida, desplazarse por el suelo, braquiar, etc -. La única categoría en la que parecía existir, de forma más generalizada, el uso preferente de una extremidad, fue el inicio de locomoción (andar/correr): 9 de los sujetos iniciaban el desplazamiento de modo preferente con la mano/pie derechos, mientras que sólo un sujeto lo hacía con la mano/pie izquierdos y los otros 3 no presentaban una preferencia significativa. En las restantes acciones contempladas se daban preferencias individuales, pero resultaban ser inconsistentes a nivel intra-individual e inter-tareas. Además, en acciones manipulativas todos los sujetos, excepto uno, se mostraron ambidextros. De todos modos, en

una submuestra formada por 6 de los siamangs estudiados, 5 mostraron una clara preferencia manual en la tarea de recoger pequeños ítems de comida presentados de uno en uno; 3 individuos empleaban preferentemente la mano izquierda y 2 la derecha, lo que podría indicar que las conductas que habían sido seleccionadas previamente no eran adecuadas para evaluar la posible especialización manual de los sujetos.

De hecho, ésta es la crítica que Olson, Ellis y Nadler (1990) hicieron al estudio descrito. Estos autores se propusieron realizar un estudio más sistemático de la lateralidad manual de los Hylobatidae (y de los gorilas y orangutanes, como se comentará en su momento).

Contaban con una muestra de 9 gibones (género Hylobates). Obtuvieron un total de 250 ensayos para 8 de estos animales, mientras recogían comida del suelo utilizando sólo una mano y llegaron a la conclusión de que los 8 sujetos utilizaban preferentemente una mano para realizar esta acción: 2 machos adultos usaban predominantemente la derecha, mientras que 5 hembras y un macho muy joven empleaban la izquierda. A continuación sometieron a 5 de estos gibones y a otro que no había sido observado previamente, a una nueva tarea, en la que los sujetos debían adoptar una postura bípeda para extraer los ítems de comida situados en una red a cierta altura. En esta prueba, los 6 sujetos utilizaron preferentemente la mano izquierda para obtener el alimento; los dos machos adultos fueron los que mostraron una inconsistencia en la preferencia manual mostrada en las dos tareas. Para los autores de este estudio, los resultados obtenidos sugerían una preferencia, a nivel de especie, por el uso de la mano izquierda en la acción de recoger comida. La expresión de dicha asimetría manual se veía facilitada por el mantenimiento de una postura bípeda durante la realización de la tarea.

Stafford, Milliken y Ward (1990b), realizaban, casi al mismo tiempo, un estudio similar al de Olson y colaboradores. Su muestra estaba formada por 8 siamangs (Symphalangus syndactylus) y 11 gibones (7 Hylobates concolor y 4 Hylobates lar). Recogieron datos sobre la extremidad empleada de forma preferente en dos actividades: coger alimento y braquiar. Respecto a la primera conducta realizaron un mínimo de 50 observaciones para cada uno de los 19 sujetos mientras recogían comida, mientras que, para conocer cuál era la extremidad directora -si existía- en la braquiación, obtuvieron registros en vídeo de 9 individuos.

Nueve de los sujetos utilizaron preferentemente y de modo significativo la mano derecha en la acción de recoger comida, mientras que 4 preferían usar la izquierda y 6 no mostraron preferencia alguna. No hubo consistencia en cuanto a la preferencia manual mostrada en esta tarea y la extremidad directora en la braquiación. Un aspecto que los autores destacan es la influencia de los factores edad y sexo en la expresión de la lateralidad manual mostrada en la acción más precisa de recoger comida. Todas las hembras adultas (5 sujetos) del estudio mostraban una fuerte preferencia por el uso de la mano derecha en dicha acción. Dentro del subgrupo de hembras, la correlación positiva entre edad y grado de lateralización manual era fuerte, mientras que en los machos no podía hablarse de una consistencia inter-individuos. Además, a nivel general, las hembras se mostraban más lateralizadas que los machos.

Los trabajos realizados con los Hylobatidae confirman la importancia de factores que ya aparecían como relevantes en los estudios de lateralidad manual en prosimios. Nos referimos a la preferencia mostrada por el uso de la mano derecha en las hembras adultas de lemur (seis especies) y de gálago de cola gruesa (Milliken et al., 1989; Milliken, Dodson y Ward, 1991;

Ward et al.,1990) y al cambio que se da de una preferencia manual zurda a una diestra con el aumento de edad, descrito para los lemures negros (Forsythe y Ward, 1988); así como a la importancia de los ajustes posturales (Sanford et al., 1984) y la adopción del bipedismo (Forsythe et al.,1988) durante la ejecución de la tarea.

De todos modos, si nos centramos en los tres estudios más sistemáticos - el de Chivers proporciona pocos detalles y el de Gijzen no aporta datos válidos-, podemos concluir que adolecen de algunos de los errores más frecuentes, presentes también en los estudios realizados con otros primates no humanos:

1. Muestras muy pequeñas. Solo los 19 sujetos de Stafford et al. para la acción de recoger comida pueden ser considerados como una muestra representativa. La muestra de Heestand es sólo de 6 sujetos en la conducta que, por requerir una precisión manual mayor, reviste un mayor interés.

2. Si la edad es importante -y parece ser que es un factor a tener en cuenta- las muestras de sujetos deberían contemplar un amplio rango de categorías de edad, desde crías a individuos adultos, incluso viejos. Los sujetos del estudio de Olson et al. (1990) son todos menores de 15 años. En cuanto a Heestand (1986), habla de adultos , jóvenes y crías, pero no especifica las edades en años, ni los criterios seguidos para clasificar a sus sujetos en una u otra de las categorías mencionadas.

De hecho, el estudio de Stafford y colaboradores (1990) llega a una serie de conclusiones acerca de las preferencias manuales exhibidas por los sujetos de edades y sexo diferentes; pero, en realidad, las submuestras de edad y sexo con las que trabajan comprenden un número muy reducido de individuos.

3. Sólo un estudio (Olson et al., 1990) considera el

interés que puede tener la postura adoptada por el sujeto o la precisión manual requerida por la tarea. En ninguno de los tres estudios se habla de la posición relativa del objeto recogido o manipulado respecto al sujeto.

1.3.3.3.2. Póngidos

Dado que el tema de nuestra investigación se centra en la lateralidad manual de orangutanes y chimpancés, pertenecientes a la familia Pongidae, consideramos pertinente exponer con mayor detalle los estudios realizados en los tres géneros existentes de esta familia: Gorilla, Pan y Pongo.

1.3.3.3.2.1. Gorilas (Gorilla gorilla)

Las primeras referencias a la preferencia manual mostrada por gorilas se encuentran en las observaciones de LeGros Clark (1927, citado en MacNeilage et al. 1987), Yerkes (1927) y los trabajos de Reiss et al. (1949) y Haas (1958, citado en MacNeilage et al., 1987). Las muestras de sujetos de estos estudios son muy pequeñas. Tanto LeGros Clark como Yerkes observaron un solo individuo. En ambos casos los dos gorilas utilizaban preferentemente la mano derecha.

Respecto a los otros dos estudios pioneros en el tema, la muestra fue de 2 gorilas (un macho y una hembra) en el caso de Reiss y colaboradores y de 3 machos jóvenes en el de Haas. En ambos estudios los resultados obtenidos fueron similares: los sujetos empleaban preferentemente la mano derecha para realizar diversas actividades, aunque uno de los gorilas de Haas

utilizaba algunas veces la mano izquierda en determinadas acciones.

De hecho, estas cuatro referencias primeras aportan pocos datos referentes al tipo de acciones contempladas, número de ensayos registrados, características de los sujetos o de los lugares donde se hicieron las observaciones.

En 1963, Schaller proporciona detalles sobre la lateralidad manual de los gorilas de montaña (Gorilla gorilla beringei), extraídos de sus observaciones de campo. El dato más relevante es que en 59 de las 72 ostentaciones agonísticas - consistentes en golpearse repetidamente el pecho con la palma de las manos-, realizadas por ocho gorilas machos adultos, los sujetos iniciaron el repiqueteo con la mano derecha, lo que indicaba, según Schaller, las preferencias manuales de los individuos. Por el contrario, en la acción de recoger comida, los animales usaban las dos manos indistintamente.

Aparte del trabajo de Schaller, no hay otras referencias sobre la lateralidad mostrada por los gorilas en estado natural. Únicamente Fossey (1979), menciona que las madres gorila sostienen generalmente a las crías con el brazo/mano izquierdo, transportándolas sobre el hemicuerpo ventral izquierdo. Las crías menores de 3 meses pocas veces son depositadas sobre el regazo de la madre cuando ésta se sienta y se dispone a alimentarse. Las madres prefieren comer sin dejar de sostener al pequeño con un brazo y utilizar una sola mano para alcanzar las hojas y frutos que constituyen su alimento.

Esta observación ha sido confirmada en dos estudios diferentes, realizados con gorilas cautivos. En el primero de ellos (Fischer et al., 1982), se observaron 76 secuencias de transporte de la propia cría en tres hembras de gorila. Los

registros indicaron una preferencia significativa por sostener a las crías con el brazo (y/o la mano) izquierdo durante la locomoción, realizada sobre tres puntos de apoyo.

Por su parte, Manning y Chamberlein (1990) han llevado a cabo un estudio sobre la preferencia mostrada por las madres de las tres especies de póngidos en el momento de sostener a sus pequeños con un brazo. De las 4 hembras de gorila observadas, 3 exhibieron una notable preferencia por sostener y transportar al hijo con el brazo izquierdo, sobre ese lado de su propio cuerpo. La madre gorila restante no mostró una preferencia significativa y acostumbraba a transportar al pequeño sobre el eje central vertical de su vientre. Los autores de esta investigación exponen una serie de hipótesis, que describimos más adelante (pag.70), explicativas del por qué de esta preferencia (que parece ser común al resto de póngidos -Manning y Chamberlein, 1990; Horr, 1977-, a los humanos -Salk, 1973- y a otras especies de primates-Hatta y Koike, 1991).

A pesar del número relativamente importante de referencias recogidas, lo cierto es que son pocos los trabajos sistemáticos y elaborados con rigor sobre la lateralidad manual en gorilas.

La conducta espontánea de estos animales en condiciones de cautividad, referida a las preferencias manuales mostradas por los individuos, ha sido descrita por diversos autores.

Grijzen (1972), tras observar a 5 gorilas de montaña (2 machos y 3 hembras) y a 3 gorilas de costa (1 macho y 2 hembras), mientras comían utilizando las manos, concluye que los primeros presentan una preferencia manual zurda mientras los segundos prefieren utilizar la mano derecha. De todos modos el número de registros recogido es muy bajo, las diferencias no son, en todos los casos, estadísticamente significativas, y el autor no menciona en ningún caso la existencia de un control de

la posición del alimento manipulado respecto de los sujetos.

Fischer et al. (1982) observaron a 4 hembras de gorila de costa mientras recogían alimento y concluyeron que los 4 sujetos eran diestros en esta acción.

Lockard (1984) y Lockard et al. (1987) observaron diversas actividades en un grupo de gorilas; los individuos mostraron unas preferencias determinadas de extremidad/mano, que eran consistentes entre conductas. Los sujetos relacionados genéticamente presentaban la misma preferencia manual. En el trabajo de 1984, realizado con una muestra de 8 gorilas, 5 sujetos resultaron ser diestros en la acción de comer, 1 zurdo y los 2 restantes no mostraron una preferencia significativa. En la segunda comunicación (Lockard et al. 1987) no se da información sobre la direccionalidad de las preferencias exhibidas por los 9 sujetos observados.

Un trabajo más extenso sobre el tema fue el presentado por Preilowski y Leder (1984). Estos autores observaron a 6 gorilas de costa mientras manipulaban ramas y recogían y se llevaban a la boca tres tipos diferentes de alimentos (fruta, hojas y semillas de girasol). Aunque los resultados de este estudio no aportan datos relevantes sobre el tema -comprobaron que no se daba una consistencia individual en la dirección de las preferencias mostradas y éstas no se describen a nivel de sujetos, ni de actividades- los autores, a partir de las observaciones realizadas, destacan la importancia de considerar el control motor que requiere una acción determinada y la especialización de roles que puede darse en una tarea que obligue al uso simultáneo de ambas manos. También sugieren que es más importante conocer el grado de lateralización de una especie, que la direccionalidad de la lateralización de la misma.

Dimond y Harries (1984), realizaron una investigación sobre cuál era la mano empleada preferentemente en la acción de tocarse la cara, en diversas especies de primates no humanos. Tras las rectificaciones en los cálculos estadísticos, efectuadas por Suárez y Gallup en 1986, se obtuvo que 4 de los 8 gorilas de la muestra preferían usar la mano izquierda en esta acción, mientras que los otros sujetos empleaban indistintamente las dos manos. Dado que las emociones parecen expresarse más intensamente en el lado izquierdo de la cara, la mano izquierda sería utilizada por el hemisferio derecho como un medio de expresión emocional. Cabe suponer, porque no se especifica en el trabajo, que la mano izquierda toca el hemirostro izquierdo. De hecho, los autores distinguen entre zonas diversas (boca, mejillas, etc) pero sin darles una localización lateral en el caso de que sean pares.

Finalmente, los tres trabajos que contemplan una muestra más representativa de sujetos son el de Heestand (1986), el de Shafer (1988) y el de Annett y Annett (1991).

Heestand estudió un total de 29 gorilas (15 machos y 14 hembras), mientras realizaban diversas conductas espontáneas. Esta autora (cuyas observaciones de hylobátidos hemos descrito anteriormente, pag.49), sólo observó una acción en la que se daba una preferencia generalizada por el uso de una extremidad: el inicio de locomoción. 19 gorilas iniciaban la marcha o la carrera con la mano/pie derechos, mientras que sólo 1 animal lo hacía con la mano/pie izquierdos y los restantes no exhibían una preferencia significativa. Cabe destacar que fueron los sujetos más jóvenes los que mostraron unas preferencias manuales/podales diestras más marcadas. Sin embargo, sólo 6 gorilas exhibieron una preferencia por el uso de una mano en la acción de manipular con los dedos (4 de ellos preferían usar la mano derecha), mientras que los otros 23 sujetos no presentaron

una preferencia manual significativa en esta acción.

Podemos considerar los resultados del estudio anterior, en general, poco consistentes con los obtenidos por Shafer (1988), que observó una muestra de 47 gorilas mientras realizaban diversas actividades (comer, tocarse a sí mismos y a otros gorilas, manipular objetos grandes y pequeños, golpear, gesticular, cavar, lanzar objetos). 24 gorilas mostraron una preferencia significativa por el uso de la mano derecha, 10 por la izquierda y 13 no mostraron ninguna preferencia significativa. En la publicación del trabajo no se especifica si estas preferencias manuales eran globales o referidas a una actividad. La única categoría en la que todos los gorilas mostraron una preferencia determinada fue "manipular objetos pequeños": 31 usaron preferentemente la mano derecha y 16 la izquierda. Shafer hace un análisis sumario de los factores edad, sexo y relaciones parentales, pero no incluye una tabla de identificación de los sujetos; únicamente expone que, también en este caso, los animales más jóvenes de la muestra parecían tener un grado de lateralización más alto y más diestro que los sujetos adultos. El porcentaje de machos que utilizaba preferentemente la mano derecha era superior al de hembras y, finalmente, las preferencias manuales mostradas por las crías seguían más el modelo de preferencia manual paterno que el materno.

En cuanto al trabajo realizado por Annett y Annett (1991) con una muestra de 31 gorilas, los resultados son más similares a los obtenidos por Heestand (1986) que a los presentados por Shafer (1988). Annett y Annett, tras observar a los sujetos de su estudio mientras recogían alimento del suelo de sus instalaciones, concluyen el trabajo afirmando que la mayoría los animales exhibían unas preferencias manuales débiles y que la direccionalidad de estas preferencias manuales (zurda/diestra) se distribuía simétricamente en la muestra

considerada. De todos modos, hay que destacar el hecho de que estos autores no controlaron el tamaño del alimento suministrado a los gorilas, no hicieron presentaciones discretas de los ítems de comida, ni tampoco consideraron la posición del alimento recogido respecto del sujeto.

Los únicos trabajos en los que se utilizan pruebas para evaluar específicamente la preferencia manual de estos animales son los de Fagot et al. (1987; 1988a) y los de Olson et al. (1990).

En el primero, a 8 de los 10 sujetos de que constaba la muestra se les presentaron dos tareas diferentes; la primera consistía en levantar una caja invertida bajo la cual había una recompensa. El dispositivo contemplaba dos situaciones: en la primera, las acciones de levantar la caja y coger el alimento podían resolverse unimanualmente; mientras que en la segunda, se forzaba el empleo de las dos manos porque, a menos que fuera sostenida, la caja volvía de nuevo a su posición original. En la segunda tarea, los sujetos debían desplazar horizontalmente un panel de metacrilato provisto de dos aberturas, hasta hacer coincidir una de ellas con la abertura del soporte, a través de la cual se accedía al alimento. (Esta tarea también se incluye en el presente estudio. Para una descripción más detallada de la misma véase pag.128). Los resultados mostraron una preferencia por el uso de la mano izquierda en 7 de los 8 sujetos en la acción de desplazar el panel. Destaca la inconsistencia entre las preferencias manuales mostradas por los gorilas en las diversas actividades observadas, que también incluían recoger comida del suelo y recoger comida situada sobre una pequeña superficie. En esta última 6 de 10 sujetos se mostraron manualmente lateralizados, 3 prefiriendo usar la mano derecha y 3 la izquierda. Fagot y Vauclair (1988a) explican esta inconsistencia como el resultado de las grandes diferencias existentes entre las tareas presentadas. Mientras recoger

comida es una acción habitual y conocida para los gorilas, la manipulación de los aparatos suponía una mayor complejidad - tanto a nivel cognitivo como motor- y era nueva para los sujetos. Recordemos que estos autores, siguiendo a Young y colaboradores (1983), diferencian entre "preferencia manual" o "handedness", que sería el uso preferente y generalizado de una mano en tareas cotidianas y relativamente simples y "especialización manual", referida al uso asimétrico de las manos en tareas nuevas y complejas. Esta última, que podría corresponder a las acciones complejas que requiere la manipulación de aparatos, sería un mejor indicador de la lateralidad manual de los sujetos. Fagot y Vauclair (1988a y 1988b), consideran también que la preferencia manual mostrada en la acción de desplazar el panel confirmaría sólo parcialmente la hipótesis de MacNeilage et al (1987; 1988), en el punto referente a la especialización del hemisferio derecho (mano izquierda), en primates no humanos, para los movimientos guiados visualmente.

Olson y colaboradores (1990) observaron a un grupo de 12 gorilas (10 hembras y 2 machos) mientras llevaban a cabo las acciones de recoger comida del suelo y del interior de una red situada a cierta altura, descritas anteriormente al considerar los hylobátidos (pag.50). Además, 8 de estos 12 sujetos realizaron una tarea diferente, que consistía en obtener un ítem de comida situado en el interior de una campana, a la que sólo se accedía tras abrir un pestillo y deslizar la tapa que cubría la campana. (Esta prueba forma parte del WGTA: "Wisconsin General Test Apparatus" -Harlow, 1949- y no es la primera vez que se utiliza en estudios de lateralidad manual de primates no humanos -veáse tablas A y B del anexo 1, Vol.II). Los resultados muestran que la prueba más discriminativa fue la de recoger comida de la red; en ella los 12 gorilas exhibieron una clara preferencia por el uso de una mano, que en 10 de ellos resultó ser la derecha. Los autores concluyen que la adopción

de una postura bípeda, requerida para la resolución de esta tarea, es la clave que explica la elección preferente de la mano derecha. En la tarea más compleja de manipular un pestillo, deslizar una tapa y coger el alimento, los autores, sorprendentemente, sólo presentan los resultados correspondientes a la primera acción ("porque es la única resulta unimanualmente"), en la que 6 de los 8 sujetos mostraron un uso preferente de una mano, 3 la derecha y 3 la izquierda. Cinco de los 8 gorilas que hicieron todas las tareas se mostraron consistentes en la direccionalidad de la preferencias manual exhibida en cada una de ellas.

Un aspecto que ha sido muy olvidado por los estudiosos del tema es el desarrollo ontogenético de la lateralidad funcional. Hughes y Redshaw (1974) y Redshaw (1975) siguieron el desarrollo cognitivo, motor y social de 4 gorilas criados en nursería, durante el primer año y, para dos de estos sujetos, se continuó el seguimiento hasta que tuvieron dos años. Entre los aspectos contemplados, se incluía la aparición y desarrollo de las preferencias laterales manuales mostradas. Las actividades observadas consistían en la manipulación de objetos de varios tamaños, presentados espacialmente de diversas formas. Se observaba tanto la mano utilizada, como la habilidad exhibida y la coordinación bimanual; también se consideraba el papel de la boca y los pies (con el pulgar oponible), en el sostenimiento o manipulación de los objetos proporcionados. Redshaw (1975) expone el caso de las dos crías objeto de un seguimiento más prolongado, en las que la preferencia manual, tras empezar a manifestarse hacia finales del primer año, se mantuvo y reafirmó a lo largo del segundo: una de las crías exhibió una preferencia significativa y muy estable, por el uso de la mano derecha en acciones de manipulación fina; la otra cría, usaba la mano izquierda preferentemente, pero no de modo significativo; además, cambiaba de mano varias veces durante la realización de una tarea.

Una vez más, en los diversos trabajos revisados sobre la posible lateralidad manual de los gorilas, aparecen una serie de aspectos que ya han sido comentados en los apartados inmediatamente anteriores. Asimismo, gran parte de estos trabajos adolecen de deficiencias que parecen ser comunes a este tipo de investigaciones (muestras pequeñas, pocos registros por sujeto, etc).

A este respecto, cabe destacar que más de un autor (Fagot y Vauclair, 1988a; Brésard y Bresson, 1987) ha intentado obviar estas deficiencias y obtener conclusiones sobre la direccionalidad de la lateralidad manual en los gorilas (como especie), clasificando a los sujetos procedentes de los diversos estudios realizados sobre el tema según la preferencia manual mostrada (diestros, zurdos, ambidextros) y calculando los totales respectivos. Creemos que este tipo de cómputo induce a error, ya que los sujetos fueron observados bajo condiciones muy variadas, mientras realizaban una amplia gama de actividades; además, el número de ensayos o de observaciones difería según el estudio y, en algunos casos, ni siquiera se daba información a este respecto. Es evidente que inferencias sobre la posible importancia de factores como el sexo o la edad, quedan fuera de lugar en una generalización de este tipo.

Algunos de los puntos que nos parecen más relevantes de los trabajos revisados son:

1. Las aportaciones procedentes de estudios de carácter ontogenético, que nos permiten conocer cuándo y cómo empieza a manifestarse una lateralidad motora y cuáles son los cambios que se producen durante el establecimiento de la misma, así como los factores que pueden influir sobre este proceso.

2. La amplia perspectiva de los trabajos de campo, donde podemos hallar hipótesis explicativas de carácter adaptativo

sobre la especialización manual.

3. En este sentido, es del mayor interés la consideración de conductas que suponen una preferencia manual y que, generalmente, no se incluyen en estudios de este tipo: el transporte de la cría, la acción de tocarse la cara, o la mano que inicia una ostentación agonística se incluirían en este apartado.

4. También creemos muy sugerente, la propuesta de diferenciar entre "handedness" y "especialización manual", (Young et al., 1983; Fagot y Vauclair, 1988a; 1988b; 1991) que justifica la utilización de tareas complejas para evaluar la posible lateralidad manual de los primates no humanos.

5. Finalmente, en algunos de los trabajos expuestos, se hacen referencias a un par de aspectos que apenas han sido contemplados en la mayoría de investigaciones sobre el tema que nos ocupa: las relaciones de parentesco entre los sujetos y las preferencias "podales" de los individuos, pero no en conductas de locomoción, sino manipulativas. Creemos que este último punto tiene el máximo interés y, en cambio, ha sido virtualmente ignorado; todos los póngidos cuentan con pies de pulgares oponibles, y la mayoría de sujetos de estas especies - sobre todo los más jóvenes- emplean los pies, con una cierta frecuencia, para llevar a cabo acciones manipulativas.

1.3.3.3.2.2. Chimpancés (Pan troglodytes) y Bonobos (Pan paniscus).

Exceptuando la observación publicada por Deniker en 1882, sobre el uso de la mano izquierda para manipular por parte de una joven hembra de chimpancé, los primeros registros no

sistemáticos de las preferencias manuales mostradas por estos póngidos fueron hechos por Taalman Kip en 1916, quien observó la utilización preferente de la mano derecha en movimientos de precisión (citado en MacNeilage et al, 1987).

El primer estudio riguroso sobre la posible existencia de preferencias por el uso de una mano en los chimpancés fue realizado por Finch en 1941. Observó una muestra de 30 chimpancés mientras recogían comida más o menos directamente (contemplaba 4 situaciones diferentes, en las que la complejidad de la tarea iba de la recogida directa del alimento del suelo, a tener que levantar un pestillo para acceder a ella. De todos modos sólo se consideraba la mano que efectuaba la acción de coger el alimento -"reaching"-). Obtuvo un total de 800 ensayos por sujeto y una distribución de las preferencias manuales mostradas muy similar en cuanto al número de sujetos que preferían la izquierda y los que preferían la derecha (14 I, 11 D). Cabe destacar, pues, que la mayoría de sujetos (25) exhibieron una preferencia manual significativa y, además, que el "ambidextrismo" de los 5 restantes era el resultado de una baja consistencia inter-tareas, en la mano usada preferentemente; al agrupar todos los registros, se diluían las preferencias manuales mostradas en cada una de las 4 tareas de coger comida.

Yerkes también había observado la existencia de marcadas preferencias individuales en cuanto a uso prioritario de una mano en los chimpancés de su colonia de estudio, aunque afirma que éstas podían variar en función de la tarea (Yerkes, 1943, citado en MacNeilage et al, 1987). En su trabajo no aporta datos acerca de las preferencias manuales a nivel de población.

A partir de los estudios de Finch las investigaciones sobre lateralidad manual en chimpancés pueden agruparse en tres áreas de estudio, diferenciadas por sus objetivos y

características metodológicas:

a) observaciones realizadas sobre las asimetrías funcionales motoras (principalmente manuales) mostradas por los chimpancés en conductas espontáneas, tanto en cautividad como en estado natural.

b) estudios hechos con animales en cautividad utilizando pruebas más o menos complejas para evaluar sus preferencias manuales.

c) trabajos longitudinales centrados en el desarrollo ontogenético de la especialización manual.

a) Preferencias manuales mostradas en conductas espontáneas.

* En condiciones de cautividad.

El primer estudio del que tenemos referencia fue el llevado a cabo por Gijzen en 1972. Se trata de las observaciones realizadas sobre una muestra de 7 chimpancés, 4 de ellos bonobos, mientras se les proporcionaban las raciones cotidianas de alimento. No se menciona cual era éste, ni tampoco cómo se procedía a la distribución. El número total de registros obtenidos fue de 212 (entre 11 y 50 por sujeto) y no se indica la posición de la comida respecto del sujeto. Ningún individuo presentó una preferencia apreciable por el uso de una u otra mano. Gijzen concluye que bonobos y chimpancés no mostraban una preferencia manual determinada, aunque admite que el número de registros obtenidos no permitía hacer inferencias a nivel de población.

El siguiente trabajo sobre este tema fue realizado por Boleda et al en 1975. Estudiaron las preferencias manuales

mostradas por un grupo de 7 chimpancés adultos del Zoo de Barcelona, 2 de cuyos miembros ("Pecas" y "Vieja") forman también parte de nuestro estudio. Obtuvieron un total de 635 registros de la preferencia manual mostrada por los sujetos mientras llevaban a cabo varias actividades (comer, acicalarse, beber agua con la mano, manipular objetos, etc) y concluyeron que la mano derecha había sido empleada preferentemente en la mayor parte de las actividades y que 6 de los sujetos se habían mostrado significativamente diestros mientras que el séptimo no había presentado una preferencia manual definida.

Riba, en 1983, también realizó un estudio sobre la lateralidad manual de los primates no humanos (presentado en Riba, 1988). Observó a 5 chimpancés (4 adultos y una cría) mientras realizaban diversas acciones y fue ésta la especie con la que obtuvo un índice global de lateralidad manual mayor. Además, aunque en el trabajo no se analizaba la direccionalidad de la preferencia mostrada, se observó que los 5 sujetos usaban, con mayor frecuencia, su mano derecha (comunicación personal, 1990).

En 1984, Dimond y Harries observaron que en una muestra de 4 chimpancés, todos los sujetos empleaban preferentemente la mano izquierda en la acción de tocarse la cara. Como ya se ha comentado (pag.57), la "zurdería" en esta acción podría reflejar la especialización del hemisferio derecho en la expresión emocional, tal como se da en los seres humanos (aunque hay algunos estudios en los que se han obtenido resultados negativos Hatta y Dimond, 1984).

En 1986 elaboré el etograma de conductas motoras de los chimpancés que podían reflejar una lateralización funcional (Colell, 1986). Efectué 21 horas de registro de la conducta espontánea de un grupo de 7 chimpancés (4 adultos y 3 crías) del Parque Zoológico de Barcelona -sujetos que también han sido

considerados en la presente investigación-, contemplando 25 categorías diversas (recoger comida y llevársela a la boca, hacer corrientes en el agua del foso para obtener un objeto flotante, salpicar, beber con la mano, aplaudir, pedir alargando el brazo, empujar/apartar, rascarse, autoacicalarse, aloacicalar, sostener una cría, inicio de marcha cuadrúpeda, inicio de trepar, inicio de braquiación, etc). Seis de los 7 sujetos mostraron una preferencia por la misma mano en las acciones resueltas unimanualmente. El único sujeto que no presentó una preferencia manual definida en ninguna acción fue la cría de menor edad. La mayoría de los sujetos utilizaban la mano derecha en las acciones de beber con la mano, pedir extendiendo el brazo, hacer corrientes en el agua y recoger comida y llevársela a la boca.

Heestand presentó en 1986 los resultados obtenidos en la observación de la conducta espontánea de 20 chimpancés cautivos, pertenecientes a tres grupos diferentes. En esta investigación se contemplaban 12 categorías de conducta, pero el número de registros obtenidos permitió únicamente el análisis estadístico de 5 de ellas (andar/correr, trepar, soporte del cuerpo sentado, llevarse comida a la boca sosteniéndola en la palma de la mano y llevarse comida a la boca cogiéndola con los dedos). La única conducta en la que se obtuvo una preferencia significativa a nivel de toda la muestra estudiada fue el inicio de la locomoción (andar/correr): 13 individuos utilizaban más frecuentemente el brazo o la pierna derechos para empezar un movimiento de marcha, mientras 4 preferían hacerlo con los miembros izquierdos y sólo 3 no presentaban una preferencia significativa. En cambio, el número de sujetos que se mostraron lateralizados en las restantes actividades fue muy reducido: 6 individuos mostraron una preferencia por la mano derecha en la acción de trepar, 4 preferían usar la mano izquierda para sostenerse sentados, 5 mostraban preferencias manuales distintas para comer/manipular

el alimento usando la mano y sólo 3 las presentaban para comer/manipular la comida con los dedos. No se daba una consistencia intraindividual intertareas. De todos modos, el estudio de Heestand presenta algunos aspectos críticos, especialmente el reducido número de registros obtenido para cada sujeto, en algunas de las conductas contempladas, y el hecho de que no se controlara la posición del sujeto/objeto cogido o manipulado respecto del individuo estudiado.

MacNeilage (no publicado, citado en MacNeilage et al., 1987) registró 591 ensayos de recoger comida en un grupo de 51 chimpances en una situación de campo abierto, sin encontrar una preferencia significativa, a nivel de población, por el uso de una u otra mano.

Marchant (1981) y Stecklis i Marchant (1987) presentan los datos obtenidos en el estudio realizado en una colonia de 27 chimpancés en condiciones de semi-cautividad, mientras realizaban acciones diferentes (acicalarse mutuamente, coger comida, comer, sostener objetos, transportar objetos y lanzar objetos). La conducta en la que la mayoría de los sujetos (21) mostraron una preferencia manual definida fue recoger comida (11 emplearon preferentemente la mano derecha y 10 la izquierda). Sólo 14 de los sujetos mostraron preferencias manuales consistentes en dos o más actividades: 7 utilizaban mayormente la mano derecha y 7 la izquierda. Los autores concluyen que aunque existan preferencias manuales individuales, éstas pueden variar en función de la tarea y, además, a nivel de población, no se puede hablar de predominio significativo por el uso de una u otra mano, en ninguna de las actividades observadas.

Otro estudio centrado en la observación de las preferencias manuales mostradas por chimpancés cautivos, durante las actividades cotidianas, es el de Tonooka

(comunicación personal, 1991). Este autor observó un grupo de 6 sujetos y categorizó 18 conductas espontáneas que requerían el uso de una o ambas manos. Las actividades en las que los sujetos exhibieron un mayor grado de lateralización manual, fueron "pedir extendiendo la mano" y "lanzar objetos", mientras que para "rascarse", "tocarse la cara" y "sostener el alimento mientras come", los sujetos empleaban las dos manos indistintamente. Para evaluar la acción de "recoger comida", Tonooka aumentó la muestra a 15 sujetos (los 6 anteriores incluidos). Obtuvo 1000 registros de coger un grano de uva, para cada uno de los 15 sujetos y concluyó que 5 individuos usaban preferentemente la mano derecha en esta acción, 5 empleaban significativamente la izquierda y los 5 restantes no exhibían preferencias significativas. El hecho más relevante de este estudio, sin embargo, es que se diferenciaron tres patrones básicos de manipulación, observándose que la mano preferida (más frecuentemente utilizada) era usada más hábilmente que la otra, de modo que, algunos sujetos, empleaban diferencialmente la mano derecha y la mano izquierda.

Este nuevo enfoque, centrado en el tipo de manipulación que requiere la acción observada, ha sido presentado en una comunicación muy reciente por Jones y Bard (1991). Estos autores, trabajando con una muestra de 13 chimpancés (con edades comprendidas entre los 2 y los 5 años), criados en condiciones de laboratorio, han categorizado 39 tipos diferentes de prensiones manuales, llegando a la conclusión de que existe una interacción entre el tamaño de los objetos que se manipulan y el grado de precisión de las prensiones realizadas (a menor tamaño, mayor frecuencia de uso de prensiones de precisión). De su trabajo concluyen que los requerimientos de precisión prensil de una tarea, deberían ser considerados al evaluar las preferencias manuales de los sujetos.

Finalmente, un tema que ha sido abordado recientemente en los estudios de lateralidad funcional en el marco de observación de conductas espontáneas y que aporta una perspectiva diversa de los enfoques expuestos, es el del sostén y transporte de las crías por parte de las madres primates. Manning y Chamberlain (1990) observaron a 10 hembras de chimpancé mientras sostenían a sus pequeños. Ocho de ellas mostraron una preferencia significativa por sostener a la cría con el brazo izquierdo, en posición ventro-ventral, sobre el lado izquierdo de su cuerpo. Las otras 2 hembras sostenían a su pequeño, en la misma posición, sobre el eje central del cuerpo, utilizando para ello los dos brazos indistintamente. Esta preferencia por sostener a la cría sobre el lado izquierdo del cuerpo, de confirmarse, podría estar relacionada con la lateralización cerebral; tal como se mencionaba en el trabajo de Dimond y Harries (1984), los procesos emocionales están asociados al hemisferio derecho en los seres humanos, de modo que el valor afectivo de la expresión facial es más intenso en el lado izquierdo de la cara. También es sabido que la mayoría de inputs sensoriales procedentes de los campos izquierdos visual y auditivo son procesados por el hemisferio derecho. Esta doble evidencia, explicaría, según sugieren Manning y Chamberlain, las ventajas de transportar al pequeño en el lado izquierdo: la madre es capaz de controlarlo con su oído y ojo izquierdo (aunque sería más adecuado hablar de hemicampo visual izquierdo), y la cría puede conocer el estado emocional de la madre, cuyo hemi-rostro izquierdo, el más expresivo, es siempre visible para él.

* En condiciones de campo.

En los trabajos de campo realizados con chimpancés son muy escasas las referencias a preferencia por el uso de una u otra mano y ausentes por completo en el caso de los bonobos. Además, en todos los trabajos u observaciones publicadas, la única

categoría de conducta contemplada ha sido la acción de manipular algún tipo de utensilio (tallos, ramas o piedras) para obtener alimento.

Goodall, en un trabajo publicado en 1970 observa que los sujetos utilizan indistintamente las dos manos para la manipulación de bastones, en la actividad de "pesca" de termitas.

Esta afirmación se ve refrendada por los datos que aporta Nishida en su artículo de 1973: la actividad de "pesca" de termitas utilizando bastones no parece requerir la especialización de una mano, ya que se observan sujetos diestros, zurdos y sin una preferencia manual determinada.

En una publicación más reciente (Nishida y Hiraiwa, 1982) se considera de nuevo la preferencia manual mostrada por 20 chimpancés mientras utilizan ramitas para capturar termitas. Los resultados obtenidos confirman los del estudio anterior. Aunque en 44 de 68 turnos de observación, los animales utilizaron una sola mano para llevar a cabo la acción de introducir el "instrumento" empleado en los orificios de los termiteros, la mayoría de los sujetos no mostró una preferencia manual determinada. Además, se observó que la posición de los sujetos respecto a las entradas de los termiteros, influía fuertemente en la elección de la mano a utilizar.

Hannah y McGrew (1987) observaron que los chimpancés utilizaban generalmente una mano para golpear con una piedra los frutos de la palmera del aceite, mientras que con la otra recogían el alimento machacado. Lamentablemente, no se dan indicaciones en el artículo sobre la direccionalidad de esta especialización, a nivel individual o global. Sólo hay una referencia a una hembra de chimpancé que usaba siempre la mano izquierda en las dos acciones mencionadas, probablemente debido

a una deformidad que presentaban los dedos de su mano derecha.

b) Estudios utilizando pruebas de lateralidad manual

No conocemos ningún trabajo de este tipo realizado con bonobos; todos los que se detallan a continuación ha sido realizados con diversas subespecies de Pan troglodytes.

El empleo de pruebas de lateralidad supone generalmente un aumento de la complejidad -o cuanto menos de la novedad- de las acciones que han de llevar a cabo los sujetos de estudio.

Este grado de complejidad se encuentra en el trabajo de Marchant y Steklis, quienes en 1986 publicaron una investigación realizada con 5 chimpancés (sujetos que habían formado parte del estudio de Marchant en 1981), a los que se habían propuesto nueve tareas diferentes, seis de ellas unimanuales y tres que exigían coordinación bimanual y que reflejaban un grado de complejidad creciente. Aunque los animales revelaron un patrón de dominancia manual individual, éste no era común a todas las tareas presentadas y no podía hablarse de una consistencia entre tareas. Tampoco se observó una preferencia determinada por el uso de una determinada mano a nivel de grupo. La conclusión a la que llegaron los autores fue que no parecía existir una especialización funcional manual, ya que no se daban unos patrones de utilización de las manos que fueran estables entre tareas y entre individuos, aunque si podía hablarse de una cierta consistencia intra-individuo.

En la misma línea Bolser, Runfeldt y Morris (1988) llevaron a cabo dos estudios en tres chimpancés adultos (2 machos y 1 hembra), que habían sido sometidos previamente a un programa de entrenamiento lingüístico. Observaron las

actividades diarias de los dos machos a lo largo de 5 años, llegando a la conclusión de que uno de ellos era diestro en todas aquellas acciones que suponían el uso de una mano, mientras que el otro no lo era. Además, pasaron diversas pruebas de lateralidad a los tres sujetos, constatando que se daba una fuerte relación entre el tipo de tarea y la utilización de las manos. Así, únicamente aparecían fuertes preferencias manuales cuando las tareas se caracterizaban por exigir control motor fino y acciones secuenciales. En estas pruebas los dos machos mostraron una clara preferencia manual diestra, al contrario de la hembra.

En 1989, Hopkins, Washburn y Rumbaugh realizan un estudio con tres chimpancés, que también habían recibido entrenamiento lingüístico y concluyen que los tres presentan una preferencia consistente y estable por el uso de la mano derecha, en una tarea que supone un control motor fino importante (manipular una palanca que dirige el movimiento del cursor en un ordenador), mientras que en ninguno de los tres sujetos se da una preferencia manual definida, en la tarea simple de recoger comida de una superficie. Por este motivo afirman que las tareas manipulativas poco complejas podrían ser una prueba poco fiable, para evidenciar una supuesta dominancia manual.

Tonooka (comunicación personal, 1991), también propuso a 8 sujetos, procedentes de la muestra de 15 chimpancés del estudio ya mencionado, una situación caracterizada por su complejidad: con el objeto de obtener una golosina, los sujetos debían manejar un bastón, por debajo del enrejado que les separaba del alimento. Los resultados fueron que 4 de los chimpancés empleaban preferentemente la mano derecha en esta tarea, 1 la mano izquierda y los 3 restantes no exhibieron una preferencia manual significativa. Sin embargo, según Tonooka, estos resultados se habrían visto muy influenciados por la posición que adoptaba el sujeto respecto de la golosina a

obtener: los sujetos tenían lugares favoritos donde sentarse, que condicionaban la mano a utilizar. Además, los 8 sujetos fueron testados juntos, por lo que el autor del estudio no descarta la posibilidad de influencia social durante las observaciones.

Finalmente, el trabajo más reciente sobre la evaluación de la lateralidad manual de los chimpancés, utilizando algún tipo de prueba específica, ha sido presentado por Lutz-Maki y MacNeilage (1991). Curiosamente, la tarea que efectuaron los 13 sujetos de su estudio, requería más fuerza que precisión manual. Se trataba de tirar de una cuerda de la que colgaba un cubo, en el interior del cual se encontraba una recompensa. La tarea era compleja, ya que implicaba 3 acciones sucesivas: tirar de la cuerda, sostener el cubo y recoger el alimento. Lamentablemente, los autores presentan los resultados globales de las preferencias manuales mostradas por los sujetos, sin hacer un análisis por acciones: 10 de los sujetos exhibieron una preferencia manual diestra, 2 zurda y uno no mostró una preferencia manual significativa. Los autores destacan como significativo el hecho de que la tarea exigía una organización postural de todo el cuerpo, lo que podría explicar el sesgo hacia el uso preferente de la mano derecha, en la mayoría de los sujetos de la muestra, de acuerdo con la teoría de los "orígenes posturales de las asimetrías motoras", propuesta por MacNeilage y colaboradores (véase pag.44).

c) Ontogenia de la lateralidad manual en los chimpancés.

El primer estudio de este tipo fue el de Chorazina, publicado en 1976. Observó el desarrollo de un bebé hembra de chimpancé, a cargo de un cuidador humano, desde que tenía tres días hasta los 27 meses. Se estudiaron como indicadores de lateralidad motora, el predominio por el uso de una mano, la

colocación de los miembros y la cabeza durante la posición prona y la iniciación de la marcha. Los resultados de este estudio indican que se dan una serie de cambios en la lateralidad de la cría de chimpancé. El inicial predominio zurdo fue seguido por una preferencia por el uso de la mano derecha, aunque no de forma exclusiva. De manera similar se produjeron una serie de variaciones en el desarrollo de una preferencia concreta a nivel de miembros inferiores. Estos cambios en la lateralidad funcional motora se dan también en los niños y reflejan el proceso de desarrollo madurativo del cerebro.

Robinson, en 1979, presentó un estudio comparativo del desarrollo de la lateralidad manual en niños y chimpancés. Sus sujetos fueron 3 crías de chimpancé de 35 semanas, 15 meses y 4 años, respectivamente, en el momento de iniciar el estudio y 24 niños distribuidos en tres grupos correspondientes a la edad de cada chimpancé. Estos habían sido criados en un ambiente completamente humano y recibían entrenamiento lingüístico en AMESLAN (el lenguaje gestual de los sordomudos norteamericanos). Las conductas que se observaron fueron: la actividad espontánea de las manos (definida como cualquier movimiento de las partes de la mano) y tres acciones de coger. Además, al chimpancé y a los niños de más edad, se les propusieron tres tareas que podían ser resueltas unimanualmente: golpear con un martillo, sacudir un sonajero y dibujar. Los resultados del estudio muestran que los chimpancés presentaban una lateralización muy similar a la de los niños, tanto en grado como en consistencia y, además, que el desarrollo de la preferencia manual exhibida por los chimpancés era paralelo al de los niños, ya que, a mayor edad se daba, en ambos grupos, una disminución en el número de cambios de preferencia manual mostrada (aunque aún persistían en los sujetos de 4-5 años) y un incremento en la proporción del uso de la misma mano. En cuanto a la direccionalidad mostrada, un chimpancé (el

de mayor edad, una hembra) exhibió una preferencia manual diestra, otro (el de año y medio, hembra) no mostró una preferencia significativa por el uso de una mano y, finalmente, el chimpancé más pequeño (macho) mostró una marcada preferencia por el uso de la mano izquierda. El tamaño de la muestra no permite extraer conclusiones respecto a la población. De todos modos, Robinson, destaca el hecho de que, incluso en el grupo de niños mayores, no se podía hablar de una direccionalidad definida y estable a nivel de muestra, ya que, aunque tres niños exhibían una marcada preferencia manual diestra y uno zurda, los otros tres no mostraban una preferencia manual definida y los cambios en la preferencia manual exhibida eran todavía frecuentes.

En 1983 Brésard y Bresson observaron el desarrollo de la lateralización manual de una cría de chimpancé desde su nacimiento hasta la edad de 17 meses. Estudiaron su conducta espontánea y le pasaron, además, 3 pruebas de lateralidad manual, consistentes en obtener una recompensa que se encontraba bajo una taza o en el interior de una caja. Aunque en el inicio de la marcha el chimpancé siempre se apoyaba primero sobre su mano izquierda, se produjo una inversión de la preferencia manual mostrada, en dos series de pruebas unimanuales separadas por un cierto intervalo temporal: en las primeras pruebas se mostró zurdo y en las últimas diestro. Los autores sugieren que tales cambios pueden ser debidos a la maduración progresiva del individuo o bien a la influencia de un ambiente (humano) y un compañero (una cría de orangután) claramente diestros.

Finalmente, Bard, Hopkins y Ford (1990a, 1990b) presentan un estudio realizado con 12 chimpancés, criados por cuidadores humanos, desde el nacimiento hasta las 12 semanas de edad. La conducta en la que se advierten más claramente las preferencias manuales es la de llevarse la mano a la boca, que pone en

evidencia, a nivel de muestra, un predominio significativo de uso de la mano derecha. Además, el grado de lateralización aumenta con la edad. Asimismo, las hembras parecen demostrar unas preferencias manuales más marcadas y consistentes que las exhibidas por los machos.

Dado que, en general, los comentarios a los trabajos realizados sobre la lateralidad manual de los chimpancés serían similares a los ya efectuados en apartados anteriores y son cuestiones que retomaremos en la discusión, únicamente vamos a referirnos a los trabajos que cuentan con una muestra de sujetos lo suficientemente amplia, como para poder considerar el grado y la direccionalidad de las preferencias manuales, a nivel de población.

Estas investigaciones son las de Finch (1941), Marchant (1981) y Heestand (1986). Las tres se han llevado a cabo con animales cautivos y en todas ellas se ha observado a los sujetos mientras realizaban acciones relativamente sencillas y/o cotidianas. Nos gustaría destacar que, a pesar de que los autores de estos estudios se muestran bastante escépticos respecto a la posible lateralidad manual de los chimpancés, 25 sujetos sobre 30 (un 83%) exhibieron una preferencia manual significativa en varias acciones de "coger comida" (Finch, 1941), 20 sujetos sobre 20 (un 100%) mostraron una preferencia significativa por una extremidad al iniciar la locomoción (Heestand, 1986) y, finalmente, 21 sujetos sobre 26 (un 81%) presentaron una preferencia manual significativa en la acción de "coger comida/objeto inanimado" (Marchant, 1981). Los criterios utilizados para determinar la preferencia manual de cada sujeto eran, en cada uno de los tres estudios, mínimo 80% de ensayos realizados con la misma mano, un valor de z significativo para $p < 0.05$ y un valor de X^2 significativo para $p < 0.05$, respectivamente.

Ciertamente, aunque no pueda hablarse de direccionalidad en las preferencias manuales a nivel de población (al menos, en cuanto a la acción de coger), sí creemos importante destacar que la mayoría de los sujetos de estos trabajos exhibían una preferencia manual significativa. Algunos autores, como Preilowski (1985) y Riba (1988), consideran que no es tan importante la direccionalidad de las preferencias manuales exhibidas por los sujetos, cuanto el grado de lateralización manual mostrado por los mismos.

1.3.3.3.2.3. Orangutanes (Pongo pygmaeus)

Hay muy pocas referencias a la lateralidad manual de los orangutanes.

La primera observación al respecto corresponde a Deniker (1882). Al igual que el chimpancé examinado, el orangután, un macho adulto, utilizaba preferentemente la mano izquierda en acciones manipulativas. Este aspecto llamó la atención de Deniker porque en los dibujos y bosquejos que se conocían en la época, los orangutanes (y también los chimpancés) generalmente se representaban colgados de una rama, sujetándose con el brazo derecho. Deniker, basándose en estas observaciones, fue el primero en intuir que podría darse una especialización manual, en función de los requerimientos de fuerza o habilidad de la actividad que se desarrollara.

Grzimeck (citado en MacNeilage, 1987) expuso en 1949, que los orangutanes, al igual que los chimpancés, utilizaban una u otra mano en acciones manipulativas en base a un criterio de proximidad y facilidad de acceso al objeto a manipular, de modo que la mano preferida variaba según la posición del objeto respecto del cuerpo del sujeto.

Gijzen, en las observaciones realizadas en el Zoológico de Amberes (Gijzen, 1972), incluyó en su muestra de primates a 3 orangutanes, dos hembras y un macho, obteniendo de cada sujeto entre 29 y 50 registros de uso de las manos, mientras se alimentaban. Ninguno de los tres animales mostró una preferencia manual significativa en esta actividad.

En el estudio de Dimond y Harries (1984) también se observaron orangutanes. De los 8 sujetos, 6 utilizaron preferentemente la mano izquierda para tocarse la cara, 1 empleó más la mano derecha y 1 no mostró preferencia manual alguna. De todos modos, como ya se ha comentado, este estudio ha sido bastante criticado (Suárez y Gallup, 1986) y, excepto para un sujeto, el número insuficiente de registros obtenidos no permite hablar de diferencias significativas.

También Heestand (1986), contaba con 8 orangutanes en su muestra (1 macho, adulto y 7 hembras, 4 de ellas adultas), pero tampoco en esta especie encontró patrones generales de preferencia, excepto un predominio diestro en el inicio del desplazamiento.

La ontogenia de la posible lateralidad funcional de los orangutanes, ha sido considerada por algunos autores; Brésard y Bresson (1983) estudiaron un orangután y un chimpancé criados, juntos, por cuidadores humanos. Mientras que en el chimpancé se observaron los cambios de lateralidad ya comentados, el orangután se mostró constantemente diestro, tanto en la conducta espontánea como en las sucesivas pruebas de lateralidad que se le hicieron. Este dextrismo fue aumentando con el paso del tiempo. La cría fue observada desde su nacimiento hasta los 18 meses. Los primeros 4 meses de vida los pasó con su madre y ya en este período temprano presentaba una cierta inclinación por el uso de la mano derecha en la manipulación espontánea.

Cunningham, Forsythe y Ward (1989) también presentan un estudio longitudinal del desarrollo del comportamiento lateralizado, mostrado por una cría de orangutan a lo largo de 27 semanas, desde las 44 a las 70 semanas de edad. En este caso se observó a la cría sin separarla de su madre. Se estudiaron un total de 7 actividades y para 5 de ellas se obtuvieron unos índices de lateralidad significativos, mientras que para las dos restantes, que implicaban contacto inter-individual, las preferencias no fueron significativas. La preferencia más fuerte y consistente fue para la categoría "inicio de locomoción", en la que el sujeto mostró una clara preferencia por su extremidad superior derecha. Aunque al inicio la mano utilizada preferentemente para alcanzar la comida era la derecha, hacia el final del período de estudio la cría utilizaba también la izquierda en esta actividad. Para tocarse a sí misma (la cabeza y el cuerpo) utilizaba preferentemente la mano izquierda. Estos resultados concuerdan con resultados obtenidos en otros estudios, que ya han sido comentados (Heestand, 1987, por lo que se refiere a preferencia de la extremidad superior derecha en el inicio de la locomoción, Chorazina, 1976, cambios en la dirección de las preferencias en las primeras etapas de desarrollo, y Dimond y Harries, 1984, respecto a la mano más utilizada para tocarse la cara).

También las hembras de orangután, al igual que las de otras especies de primates en las que se ha observado esta conducta (Fossey, 1979; Fischer et al., 1982; Hatta y Koike, 1991) prefieren transportar a sus pequeños sobre el lado izquierdo del cuerpo: Horr (1977), en un estudio de campo realizado en la isla de Borneo, observa que las crías de los orangutanes cuelgan más frecuentemente del lado izquierdo de sus madres, mientras éstas se desplazan. Manning y Chamberlain (1990), también registran una preferencia significativa por sostener a la propia cría con el brazo izquierdo, en 3 de las 4 hembras de orangután observadas. La cuarta, sin embargo,

presenta una marcada preferencia por sostener al pequeño con el brazo derecho. De los 18 póngidos de su muestra, este sujeto fue el único que prefirió mantener a la cría sobre el lado derecho de su cuerpo.

Hasta el momento, el único estudio en el que se han utilizado pruebas para evaluar la lateralidad manual de los orangutanes ha sido el de Olson y colaboradores (1990), ya mencionado. Recordemos que las tareas eran tres: recoger comida del suelo de la jaula, coger comida del interior de una red colgada del techo a media altura de tal modo que el sujeto debía ponerse de pie para alcanzarla y, finalmente, obtener comida de una caja cerrada con un pestillo; para hacerlo el sujeto debía manipular el cierre y deslizar la tapa de la caja hacia arriba. De los 12 orangutanes que hicieron la primera y la segunda tarea sólo 7 mostraron una preferencia manual significativa: 4 se mostraron diestros y 3 zurdos. Finalmente, 8 de los sujetos llevaron a cabo la tercera tarea y 7 de ellos mostraron preferencias manuales significativas: 4 prefirieron la mano derecha y 3 la izquierda (cabe destacar que los autores sólo consideraron la preferencia manual exhibida al manipular el pestillo). Los resultados obtenidos parecen indicar una distribución bimodal de la dominancia manual en los orangutanes. Los autores justifican la ausencia de una mayor expresión de lateralidad en la tarea dos, porque los sujetos no adoptaban una postura erguida, sino que se encaramaban a la red, sosteniéndose con dos pies y una mano, mientras con la otra cogían el alimento. En cuanto a la complejidad manipulativa de la tarea tres, no era tanta para los orangutanes, ya que estos la llevaban a cabo fácilmente gracias a sus largos dedos. Sólo 4 de 7 orangutanes mostraron una consistencia en el uso de la mano a través de las tres tareas.

Una comunicación muy reciente (Yeager, 1991), presenta el primer trabajo de lateralidad manual realizado en orangutanes

en su hábitat natural (aparte de la observación de Horr, 1977). El autor estudió un total de 7 individuos (2 machos y 5 hembras), mientras efectuaban una serie de actividades cotidianas, que implicaban el uso de las manos (comer, auto-acicalarse, ostentación agonística, construcción del nido, manipulación de objetos e inicio del desplazamiento). Los resultados muestran que sólo 3 de los individuos mantuvieron la misma preferencia manual (diestra) a lo largo de las 6 actividades contempladas, mientras que 6 de los sujetos exhibían una preferencia por el uso de la mano derecha en la acción de comer -aunque en dos de ellos esta preferencia no llegase a ser significativa-. En base a estos datos, Yeager concluye que la mayoría de los sujetos de su muestra presentan una preferencia manual unilateral, diestra.

Además de todos los factores que ya hemos comentado a lo largo de los apartados anteriores (grado de madurez de los sujetos, etc) y una vez más, con las críticas correspondientes (muestras pequeñas, tareas poco apropiadas, etc), en los trabajos realizados con orangutanes, aparecen dos nuevas ideas muy sugerentes:

1. La necesidad de conocer bien la especie con la que se trabaja, considerando las características físicas y comportamentales de la misma, a fin de diseñar las pruebas de lateralidad más adecuadas.

2. El reconocimiento de la relevancia que pueden tener de los factores ecológicos que constituyen el hábitat natural donde vive y ha evolucionado determinada especie, y que condicionan el grado de arboricidad o de bipedismo de la misma, o bien se traducen en requerimientos específicos de especialización manual.

1.3.4. Comentarios críticos y conclusiones.

Aunque en la discusión ahondaremos, ciertamente, en la mayoría de las cuestiones que aparecen en la revisión actualizada de las investigaciones sobre lateralidad funcional -especialmente manual- de los primates no humanos, que hemos expuesto en los diversos apartados del punto 1.3. creemos necesario resumir y categorizar los aspectos que consideramos de mayor interés.

La gran heterogeneidad de los estudios realizados hasta la fecha, heterogeneidad que puede constatarse a diversos niveles (metodológico, de elección de especies o de actividades, etc) dificulta la elaboración de conclusiones generalizadas sobre el tema. La revisión presentada por MacNeilage et al. en 1987, supuso un esfuerzo en ese sentido y permitió a los autores proponer una hipótesis explicativa global de la lateralidad funcional de los primates no humanos, que se discutirá más adelante. Pero, en los últimos cuatro años se han multiplicado los estudios sobre las preferencias manuales mostradas por prosimios y antropoideos, y, en algunos casos, con resultados muy sugerentes.

De todos modos, todavía no podemos hablar de acuerdo o coherencia en los resultados que se han obtenido; en muchas ocasiones los resultados son confusos o contradictorios.

Nuestra extensa y, casi nos atreveríamos a decir, exhaustiva revisión de trabajos sobre el tema, nos ha permitido extraer una serie de aspectos comunes a la mayoría de las investigaciones contempladas.

Nos proponemos, por una parte, destacar ciertos puntos críticos que ponen en duda la validez de los resultados

obtenidos en algunas de ellas y, por otra, mostrar la relevancia de ciertos factores que han surgido en algunos de los estudios revisados.

De los aspectos críticos que han ido apareciendo a lo largo de la exposición, cabe destacar los siguientes:

1) En la mayoría de los trabajos, se han estudiado muestras compuestas por un número escaso de sujetos, que no permiten extraer conclusiones generalizables a una población más amplia.

2) En varios de los trabajos considerados, no se describen convenientemente las categorías de conducta observadas. Asimismo, no siempre se proporciona información sobre el sexo, la edad y las relaciones de parentesco entre los sujetos, o bien, a otro nivel, sobre el número de observaciones o registros obtenidos de cada sujeto en cada una de las actividades.

3) En otras ocasiones, estos datos, aunque se especifican, no son considerados en el análisis o en la elaboración de unas conclusiones.

4) También debemos indicar que muchos estudios se han llevado a cabo con sujetos inmaduros, realizando un número bajo de registros observacionales, y obviando aspectos tales como la postura adoptada por los sujetos, la posición de los individuos respecto a los objetos que manipulan y las condiciones físicas y sociales del entorno en que se dan las conductas.

5) Generalmente, tampoco se discrimina entre los requisitos espaciales, temporales y de control motor de cada tarea. Especialmente en este último caso, en el que las distinciones relacionadas con el tipo de prensión manual que

ejerce el sujeto son groseras o nulas.

6) Son relativamente escasos los estudios llevados a cabo utilizando pruebas más específicas de lateralidad, es decir tareas manuales complejas, que permitan una expresión de la especialización manual -porque obliguen a una coordinación bimanual simultánea, p.ej.-. En todo caso, en los estudios de este tipo efectuados con póngidos las muestras han sido muy pequeñas.

7) En ninguno de los estudios revisados se habla de la adecuación de las pruebas o tareas propuestas a los sujetos que se observan; en qué grado las acciones que se requieren son familiares a los animales o están adaptadas a sus capacidades sensoriales, motoras y cognitivas.

8) Y, finalmente, los criterios utilizados para definir la posible lateralidad funcional de los sujetos son muy heterogéneos: van desde más del 50% de las veces de utilización de un miembro hasta más del 90%. Los criterios no siempre siguen normas de significación estadística, y en no pocos casos han sido definidos de forma arbitraria.

En cuanto a los aspectos más relevantes que cabe considerar al emprender un estudio sobre la lateralidad manual de los primates no humanos y de acuerdo con las informaciones procedentes de las investigaciones que hemos revisado, pensamos en la conveniencia de agruparlos bajo tres apartados básicos referidos a:

- a) los sujetos estudiados y su entorno
- b) las conductas (o tareas) observadas
- c) el contexto en el que se realizan los registros

a) Los sujetos estudiados y su entorno

El tamaño de muestra requerido dependerá de los objetivos del estudio:

- si se desea extraer conclusiones generalizables a la población de la especie estudiada, el número de sujetos observados deberá ser elevado, sobre todo si se realizan análisis sobre diversas submuestras (sexo, grupos de edades, etc).

- si el enfoque pretende abordar el desarrollo ontogenético de la lateralización motora, la muestra puede ser mucho más reducida, pero el seguimiento debe ser continuo y prolongado.

- finalmente, si se trabaja con primates de una especie poco estudiada desde la perspectiva de nuestro tema de investigación, pensamos que es conveniente realizar un estudio piloto con pocos sujetos, para conocer cuáles son sus habilidades manipulativas y a partir de ahí, diseñar el tipo de estudio (conductas a observar, pruebas a realizar) que mejor se adapte a las posibilidades de la especie en cuestión.

La descripción de cada uno de los sujetos ha de contemplar, además del sexo y la edad en el momento de realizarse el estudio, aspectos tales como:

- las relaciones de parentesco existentes entre los componentes de la muestra.

- las experiencias tempranas vividas por los sujetos. Este punto no puede ser obviado. Ciertamente será difícil saber en la mayoría de los casos, con qué brazo sostenía la madre a la cría cuando era pequeña u otras singularidades similares,

pero sí es posible investigar sobre la procedencia de los sujetos -si nacieron en libertad o no, si fueron criados por sus madres, en una nursería, como animales de compañía, etc-, y/o la existencia de entrenamientos previos -animales "enseñados" a actuar o sometidos a diversos tests desde la infancia-.

Otros aspectos importantes a considerar son: el ambiente físico y social en el que viven los sujetos; las oportunidades de manipular y explorar su entorno, la riqueza de estímulos del mismo, la posibilidad de relacionarse con congéneres, el contacto con los seres humanos -ya sea cuidadores, o público en el caso de los zoos-, la amplitud de las instalaciones -directamente relacionada con las posibilidades de braquiar o correr- la existencia de situaciones que permitan o requieran un uso especializado de las manos y un largo etcétera. El potencial estimulante que dimana del entorno físico y social es un factor intrínseco a los estudios de campo, pero totalmente obviado por los estudiosos que han trabajado con animales procedentes de zoos o de laboratorios.

b) Las conductas (o tareas) observadas

Es necesario caracterizar el tipo de conducta que se observa (o de tarea que se propone) en función de los siguientes aspectos:

- complejidad a nivel de requerimientos motores: ¿ es preciso relizar un tipo de prensión fina, adoptar una postura determinada o efectuar un desplazamiento o un ajuste corporal previo? ¿ la tarea exige una coordinación bimanual, se requiere la actuación simultánea de las dos manos ?

- complejidad a nivel de requerimientos espacio-temporales: ¿ los movimientos están guiados visualmente, hay un componente de discriminación espacial en la tarea, se producen acciones secuenciales ?

- complejidad a nivel de requerimientos cognitivo-atencionales; la conducta que se observa o que se requiere: ¿ es nueva para el sujeto o se trata de una acción cotidiana y frecuente, incluso automatizada ? ¿ qué grado de dificultad tiene para el sujeto ? ¿ se adapta a sus capacidades físico-psicológicas ?

Además de estas consideraciones hay que tener en cuenta el número de registros que se desea obtener, el orden en que se producen - que podremos relacionar más tarde con los factores de novedad o reiteración - y cuántas sesiones ha requerido cada sujeto para completar su protocolo de observación.

El tipo de conductas, tareas o acciones diversas observadas también es fundamental, porque nos va a permitir realizar análisis de consistencia intrasujeto intertareas, y relacionar los requerimientos exigidos por cada una de ellas con la expresión de la lateralidad manual obtenida.

Finalmente, un aspecto más a incluir en este punto, es la consideración de otras conductas que nos den información de la lateralidad funcional de los sujetos, aunque no se trate estrictamente de las preferencias manuales mostradas. En algunos de los estudios revisados se han contemplado aspectos tales como la pierna con la que se inicia un movimiento o el brazo que sostiene al bebé, información que puede ayudarnos a comprender la lateralidad motora del individuo en cuestión.

c) El contexto en el que se realizan los registros

Todo trabajo sobre el tema que nos ocupa debe proporcionar información y evaluar la importancia de la situación en la que se desenvuelve el estudio.

Nos referimos básicamente al tipo de contexto físico (laboratorio, zoo o campo) y social (aislamiento del sujeto o bien integrado en su grupo de pertenencia), en que se llevan a cabo las sesiones de observación y la recogida de los datos.

2. OBJETIVOS DE LA INVESTIGACION

Con nuestra investigación nos proponemos alcanzar los siguientes objetivos:

1. Conocer la posible lateralidad manual, grado y dirección de la misma, de cada uno de los individuos de la muestra (33 chimpancés y 3 orangutanes), expresada a través de la utilización preferente y sinificativa de una mano respecto de la otra.

2. Establecer la proporción de sujetos que presentan dicha lateralidad manual en nuestra muestra.

3. Examinar la posible distribución asimétrica de las preferencias manuales mostradas por los chimpancés. El tamaño de la muestra de orangutanes no permite este planteamiento.

4. Valorar la importancia relativa de los factores vinculados al sujeto y/o al ambiente al evaluar la lateralidad manual de un individuo. Consideramos los siguientes:

- edad
- sexo
- relaciones parentales
- procedencia de los sujetos (nacidos en libertad o en cautividad)
- experiencias tempranas, tales como entrenamientos en actividades manipulativas
- características del entorno físico-social
- aspectos morfo-conductuales de la especie

5. Determinar aquellos aspectos de las conductas y/o tareas propuestas a un sujeto más significativos para poner de relieve su posible preferencia manual. Nos referimos a factores tales como:

- novedad
- grado de control motor requerido (tipo de prensión)
- dificultad a nivel cognitivo-atencional
- exigencia de un uso simultáneo de ambas manos en acciones diversas
- existencia de acciones secuenciales
- componente visuo-espacial
- reorganización postural requerida

Aunque se ha escrito mucho sobre la lateralidad manual de los primates no humanos, chimpancés y orangutanes incluidos, somos conscientes de la controversia que existe actualmente sobre el tema. Por ello, queremos añadir un último objetivo a los ya referidos: a modo de estudio piloto, sentar las bases sobre las cuales puedan realizarse futuros trabajos en esta línea, de acuerdo con aquellos criterios que, a la luz de los resultados obtenidos, demuestren ser más relevantes para una correcta valoración de la lateralidad manual.

3. GENERALIDADES DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

Los sujetos de nuestro estudio pertenecen a dos géneros y a tres especies diferentes de póngidos.

A continuación se expone un resumen de las características morfológicas y eto-ecológicas de cada una de ellas; información básica para conocer los aspectos más relevantes de las especies objeto de nuestro estudio.

Los datos que siguen han sido extraídos de las aportaciones hechas por destacados primatólogos, como son: Dorst y Dandelot (1973), Goodall (1986), Jolly (1985), MacKinnon (1974), Napier y Napier (1967;1985), Sabater Pi (1978; 1984), Schultz (1979), Susman (1984), Tuttle (1986), De Waal (1989) y Wolfheim (1973).

3.1. Chimpancé

Su clasificación taxonómica, según Napier y Napier (1985) es la siguiente:

Orden:	<u>Primates</u>	(Linnaeus, 1758)
Suborden:	<u>Anthropoidea</u>	(Mivart, 1864)
Superfamilia:	<u>Hominoidea</u>	(Simpson, 1931)
Familia:	<u>Pongidae</u>	(Elliot, 1913)
Género:	<u>Pan</u>	(Oken, 1816)
Especies:	<u>P. troglodytes</u>	(Blumenbach, 1779)
	<u>P. paniscus</u>	(Scharwz, 1929)

3.1.1. Pan troglodytes (Chimpancé común)

a) Subespecies conocidas. Distribución (fig.5) y rasgos físicos distintivos.

Se conocen tres subespecies del chimpancé común:

Pan troglodytes verus (Scharwz, 1934). Se encuentra de forma discontinua e irregular en un área comprendida entre el sureste del Senegal (al este) y la desembocadura del río Níger (al oeste).

Pan troglodytes troglodytes (Blumenbach, 1779). Se extiende en poblaciones dispersas desde el sureste de Nigeria (al norte) hasta el río Sanga (al este), mientras al sur no sobrepasa los límites de la selva densa ecuatorial.

Pan troglodytes schweinfurthii (Giglioli, 1872). Habita un área comprendida entre los ríos Ubangui (al norte), Congo (al oeste) y Lualaba (al sur). Una población aislada de esta especie se encuentra a lo largo de la orilla este del lago Tanganica.

Los rasgos físicos distintivos de las tres subespecies son, principalmente, las características del pelo corporal y la coloración de la piel de la cara:

Pan troglodytes verus es el que tiene la cara más clara, con una máscara de piel oscura en forma de antifaz alrededor de los ojos. De todos modos la piel del rostro termina oscureciéndose con la edad y la exposición a la radiación solar.

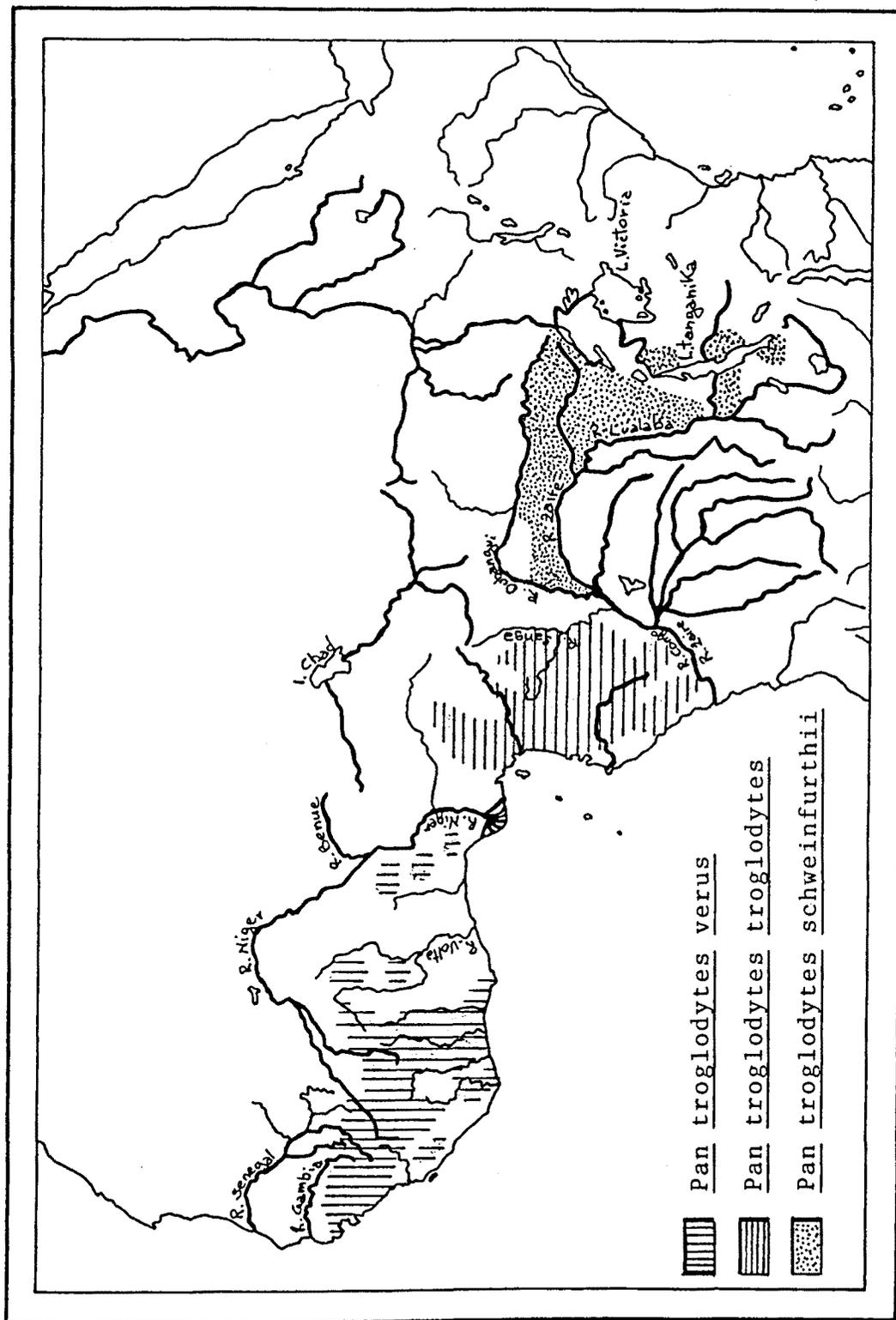


Fig. 5. Distribución geográfica del chimpancé común
Adaptado de Sabater Pi (1984).

Los ejemplares jóvenes de Pan troglodytes troglodytes tienen la cara blanca o pecosa, pero se oscurece con la edad, llegando a ser uniformemente negra.

Finalmente, la subespecie Pan troglodytes schweinfurthii tiene el pelo corporal más largo que el de las especies mencionadas, una cara oscura en los individuos adultos y calvicie pronunciada en los ejemplares de más edad.

b) Características morfológicas externas de la especie.

Los chimpancés son animales robustos, de brazos más largos que las piernas. El color del pelo, marrón oscuro o negro en los ejemplares jóvenes, adquiere tonalidades grises en los animales adultos. La pigmentación de la piel en las zonas descubiertas (manos, pies, cara y orejas) puede ser clara, negra o moteada. La movilidad facial es muy elevada. Poseen orejas grandes y prominentes, un torus supraorbital marcado y labios salientes.

Los individuos más jóvenes presentan un mechón de pelos blancos en la base de la espalda, sobre la región anal.

Dimorfismo sexual: las hembras son sensiblemente más pequeñas que los machos. En libertad se estima que un macho adulto puede pesar alrededor de los 50 kg y una hembra aproximadamente unos 35 kg.

c) Reproducción.

Las hembras tienen un ciclo menstrual de 35 días. El estro es muy evidente, apreciándose un hinchamiento y turgencia de la zona ano-genital, llamada también "piel sexual", que adquiere

un fuerte color rosado.

La gestación dura 225 días. Las hembras suelen alumbrar una sola cría, que al nacer pesa alrededor de 1.7 kg. Muy raramente tienen mellizos.

d) Desarrollo y longevidad.

Goodall (1986) distingue 6 etapas en la vida de los chimpancés de la subespecie Pan troglodytes schweinfurthii, que estudió en la región de Gombe (Tanzania). Dado que se trata de la categorización más completa realizada hasta el momento la tomamos como punto de referencia:

- Infancia:

0-4 años. Dependencia respecto de la madre en cuanto a alimentación y transporte.

- Niñez:

5-7 años. Sigue una fuerte asociación con la madre, pero ha concluido la lactancia. En los desplazamientos la cría ya no depende de la madre.

- Adolescencia temprana:

machos: 8-12 años. Empiezan a pasar más tiempo con los machos adultos y a mostrar una mayor agresividad, intentando dominar a las hembras del grupo.

hembras: 8-10 años. Todavía están muy vinculadas a la madre. Presentan hinchamientos irregulares de la piel sexual y aceptan aparearse con machos adolescentes, pero no resultan atractivas a los machos adultos.

- Adolescencia tardía:

machos: 13-15 años. Tienen acceso a las hembras en estro,

pero ocupan una posición periférica en el grupo; al final de este período son dominantes sobre todas las hembras adultas.

hembras: 11-14 años. Esta etapa empieza con la menarquía y concluye cuando la hembra es capaz de llevar un embarazo a término. La hembra entra en estro regularmente y es requerida y copula con machos adultos.

- Madurez:

machos: 16-33 años. Se consigue la integración en el grupo de machos adultos y se consolida el propio status social.

hembras: 15-33 años. Se encargan de la crianza de los hijos. Generalmente el segundo hijo nace cuando el primero entra en la niñez.

- Vejez:

de los 33 años a la muerte. Hay una disminución gradual de la actividad y un progresivo aislamiento de las actividades sociales del grupo. La decadencia física se manifiesta en la pérdida de los dientes, la caída del pelo y la decoloración progresiva del mismo.

Los datos acerca de la longevidad de los chimpancés en libertad son inciertos; según los estudios de campo realizados hasta la fecha pocos individuos alcanzan la vejez. En los zos y centros de primates los chimpancés pueden alcanzar los 50-60 años de edad.

e) Aspectos motores: locomoción y manipulación.

En el suelo los chimpancés caminan apoyándose sobre las plantas de los pies y los nudillos y dorso de las falanges medias de las manos, progresión que se conoce con el nombre de "knuckle-walking". Pueden mantenerse erguidos y desplazarse sobre las dos piernas, aunque esto último lo hacen raramente,

sólo cuando se ven obligados a ello por tener las manos ocupadas.

En los árboles utilizan un tipo de braquiación modificada, apoyando generalmente pies y manos en las ramas y manteniendo el cuerpo en posición vertical, aunque en distancias cortas pueden desplazarse braquiando con las piernas libres.

Son buenos manipuladores. La mano es prensil, con el pulgar oponible. Las manos y los dedos son largos, pero el pulgar es corto. Napier (1985) considera que el tamaño desproporcionado de los dedos respecto al pulgar impide realizar una prensión de pinza perfecta, pero según nuestras propias observaciones (Colell y Escobar, en preparación), los chimpancés son capaces de hacer prensiones de precisión completas, similares a las humanas.

f) Hábitat.

Los chimpancés son euritópicos, es decir, poseen una notable plasticidad ecológica, que les permite ocupar ecosistemas que van desde la selva húmeda tropical a las sabanas secas arbustivas. Se les encuentra también en los bosques galería, en las selvas montanas hasta 3000 metros de altitud y en las sabanas arbóreas.

g) Dieta.

Se trata de una especie omnívora. Aunque la base principal de su dieta está compuesta por frutos, hojas, bayas y productos vegetales procedentes de cultivos indígenas; también comen insectos (principalmente hormigas y termitas) y orugas. Además

comen carne producto de la caza de aves y pequeños mamíferos, entre los que figuran diversas especies de monos.

h) Organización social.

Los chimpancés viven en grupos que oscilan entre los 30 y 80 individuos, en núcleos dispersos que cambian muy frecuentemente en número y composición. Hay bandas formadas por jóvenes machos, bandas de madres, hijas y abuelas, bandas mixtas e incluso, aunque raramente, individuos -machos y hembras- solitarios.

Existe una cierta jerarquía entre los machos adultos, pero no se trata de una jerarquía linear rígida. Los machos adultos son siempre dominantes sobre las hembras adultas. Los pequeños que todavía conservan su marca de infancia (el mechón de pelos blancos al final de la espalda), gozan de ciertos privilegios y son tolerados por los machos adultos.

Entre los individuos de las bandas se establecen complejas relaciones de cohesión, tales como amistades y coaliciones.

Compartir el alimento y el acicalamiento social ("grooming") son dos de los aspectos más relevantes para el mantenimiento de la estabilidad del grupo, contribuyendo a la reducción de tensiones y de agresividad.

Las capacidades comunicativas de la especie son muy elevadas y entre ellas se encuentra un extenso repertorio de vocalizaciones y una mímica facial, gestual y postural muy elaborada.

i) Conductas culturales

Se conocen diversas actividades de los chimpancés que pueden ser agrupadas dentro de este epígrafe:

- La caza cooperativa, que generalmente concluye con la distribución de la presa capturada entre los diferentes componentes del grupo.

- La compleja construcción de nidos plataforma donde pasar la noche o descansar al mediodía. Aunque esta conducta posee, ciertamente, un componente innato, el aprendizaje social juega un papel importante: los animales que no han tenido ocasión de aprender esta conducta de sus madres, no son capaces de fabricar los nidos con el grado de elaboración y complejidad que caracteriza las realizaciones de los congéneres que sí han tenido oportunidad de aprenderlo (durante los primeros años la cría comparte el nido de la madre y tiene la posibilidad de observar cotidianamente cómo ésta última construye el nido) (Groves y Sabater Pi, 1985; Sabater Pi, 1985).

- La fabricación y uso de instrumentos en contextos de alimentación, higiene, juego y exploración del medio, así como el lanzamiento de ramas y piedras como elementos ofensivos.

Estas actividades, especialmente las referidas a conducta instrumental, cumplen, en muchas ocasiones, con los requisitos de innovación, difusión, transmisión y tradición que caracterizan la existencia de unos patrones culturales (Sabater Pi, 1978; Veà y Clemente, 1988), posibles gracias a las relaciones estables y duraderas que se establecen entre los miembros de los grupos, particularmente las referidas a las tres generaciones de madre-hijos-nietos.

j) Capacidades cognitivas

Son numerosos los estudios realizados con chimpancés sobre este aspecto.

Las investigaciones llevadas a cabo por los equipos de los Gardner (1969;1984), Fouts (1977), Rumbaugh (1977) y Premack (1983), han demostrado que los chimpancés son capaces de aprender y utilizar de modo rudimentario un lenguaje de tipo simbólico-proposicional. Premack y Premack (1983) también han llevado a cabo una serie de trabajos sobre la capacidad de razonamiento de estos póngidos, que incluye la comprensión de analogías, relaciones de causalidad y conservación de operaciones concretas.

Ultimamente, un aspecto que está siendo muy estudiado es la inteligencia social (De Waal, 1982;1989), que comprende todo el complejo entramado de las relaciones que se establecen en el interior de un grupo, observado desde una perspectiva económica: ganancias y pérdidas que supone el mantenimiento de una relación de tipo (x) con el individuo (y). Los vínculos y alianzas que se establecen entre los animales contienen ciertos elementos claros de intencionalidad. La sociedad chimpancé con toda su plasticidad, es una de las más complejas entre las de los primates no humanos.

Otro punto importante es la consciencia del propio yo, que pasa por el conocimiento del esquema corporal y que puede ser estudiada mediante la observación de la reacción de los sujetos ante su imagen reflejada en un espejo. Según las experiencias de Gallup y su equipo (1970;1979) , los chimpancés y los orangutanes, a diferencia de las otras especies de primates no humanos, son capaces de reconocer su propia imagen (en el espejo y en fotografías), manifestando curiosidad y atracción.

Según los antropólogos culturales, la conciencia de sí mismo ha de estar ligada a la idea de la muerte. A este respecto se conoce la observación realizada por Teleki (1973), en la región de Gombe, de la reacción de un grupo de chimpancés ante la muerte por accidente de uno de sus congéneres. Se reunieron alrededor del cadáver, aullando con gran excitación y explorando el cuerpo, que no abandonaron hasta la caída de la noche. Aunque una única observación no permite extraer conclusiones generales al respecto, es evidente que los chimpancés protagonistas del incidente relatado comprendieron que se había producido un cambio importante y que éste les causó una fuerte impresión.

Asimismo, observaciones realizadas por Sabater Pi (comunicación personal, 1991), en el Zoo de Barcelona, de la conducta de los chimpancés ante la pérdida de un sujeto del grupo de pertenencia, corroboran los datos presentados por Teleki.

Finalmente, también se ha considerado la capacidad estética de los chimpancés. Diversos estudios (Rensch, 1973; Morris, 1962; Schiller, 1951) muestran que estos póngidos tienen un cierto sentido de la estética, que se plasma en su preferencia por los colores primarios y las formas simétricas; así como en su capacidad para terminar figuras incompletas.

3.1.2. Pan paniscus (Chimpancé pigmeo, bonobo)

a) Distribución (fig.6).

Zaire central. Los límites conocidos de su área de distribución son los ríos Zaire (al norte), Kasai y Sankuru (al sur), Lualaba (al este) y Congo (al oeste).

b) Características morfológicas externas de la especie.

Aunque esta especie es conocida, también, con el nombre de chimpancé pigmeo, los bonobos no son más pequeños que los chimpancés comunes. Su talla y peso es similar, pero la constitución general es más grácil, las piernas son más largas y se mueven con una agilidad mayor, lo que contribuye a darles un aspecto menos robusto que el de sus parientes más próximos.

La cabeza es pequeña y redondeada, con ojos grandes, labios rojos y orejas pequeñas. La piel de la cara es de un color uniformemente negro, incluso en las crías, excepto una zona rosada que rodea los labios, lo que les confiere un notable cromatismo facial. Tienen un pelaje largo y brillante, de color negro, muy espeso en la cabeza, donde se dispone en mechones a ambos lados de una raya central, con un pequeño triángulo carente de pelo sobre la frente, cuyas dimensiones aumentan con la edad.

Los bonobos mantienen los rasgos infantiles durante mucho tiempo y no pierden el mechón de pelos blancos de la base de la cola hasta la madurez. Se trata, pues, de una especie relativamente pedomorfa, mientras que el chimpancé común es una especie más gerontomorfa.

Dimorfismo sexual: es menos evidente que en Pan troglodytes. Las hembras alcanzan un peso de 33 kg y los machos más grandes no exceden los 45 kg.

c) Reproducción

Aunque los datos no son coincidentes en todos los autores consultados, parece ser que las hembras de bonobo tienen un ciclo sexual ligeramente más largo que el de las hembras de

chimpancé común, alrededor de 46 días (Dahl, citado en Thompson-Handler et al, 1984). Las hembras son receptivas alrededor del 75% de este tiempo y la tumefacción de la piel sexual es evidente durante unos 20-22 días.

d) Desarrollo y longevidad.

Las fases de la vida de los bonobos no son tan conocidas como las de los chimpancés comunes, pero en principio se distinguen cinco periodos (Susman, 1984), cuyos límites de edad no han sido claramente establecidos:

- Infancia:

Dependencia de la madre en el transporte y la alimentación.

- Niñez:

Terminado el periodo de lactancia aún perdura la asociación con la madre, que algunas veces todavía lo transporta sobre la espalda. Aparecen los rasgos sexuales secundarios.

- Adolescencia y madurez:

Similar a Pan troglodytes.

- Vejez:

No hay datos al respecto. Probablemente similar a Pan troglodytes.

e) Aspectos motores: locomoción y manipulación.

Bipedismo en las ramas de los árboles. En cualquier caso,

caminan sobre las 2 piernas más fácilmente que los chimpancés comunes. En el suelo se desplazan, generalmente, en posición cuadrúpeda, apoyándose sobre los nudillos de las manos ("knuckle-walking").

Aunque no hay estudios al respecto, nuestras observaciones (Colell y Escobar, en preparación) nos muestran que son unos excelentes manipuladores, capaces de realizar prensiones manuales altamente precisas (veáse fig.7 y fig.7bis).

f) Hábitat.

Prefieren el bosque secundario y los bikoros (primera etapa de regeneración de un bosque tropical, tras haber sido quemado y cultivado hasta el agotamiento del terreno), haciendo frecuentes incursiones a las plantaciones indígenas. Estacionalmente se les puede encontrar en zonas de selva secundaria inundada y más raramente en la selva primaria.

g) Dieta.

Omnívoros, con una dieta principalmente vegetal. Se alimentan de frutos, hojas, bayas y productos procedentes de los cultivos indígenas. También se les ha visto comer miel, flores y trufas. Además consumen hormigas, termitas, lombrices de tierra y orugas. Ocasionalmente, también cazan y consumen pequeños mamíferos, como ardillas o diversas especies de monos.

h) Organización social.

Los bonobos forman pequeñas bandas de fusión-fisión. Al contrario que en los chimpancés comunes, los grupos formados



Fig. 7.



Fig. 7bis.

Preensión de precisión en bonobos (Pan paniscus). Uno de los sujetos de nuestro estudio, "Rosalie" (Zoo de N'Sele, Kinshasa, Zaire), realiza preensiones de precisión perfectas -"precision grip"- para acicalar al observador (Fig.7) y al sostener y manipular el reloj de pulsera (Fig.7bis).
- Octubre, 89 -.

únicamente por machos son muy poco frecuentes.

Las relaciones que se establecen entre las hembras son fuertes y estables. La base de sus interacciones son los intercambios sexuales y de alimentos.

La vida sexual de los bonobos es muy rica y variada. En estos póngidos la sexualidad no está únicamente vinculada a la reproducción, sino que se da también en contextos de alimentación y según De Waal (1989) juega un importante papel en la eliminación de tensiones en el grupo.

i) Conductas culturales.

Los bonobos, al igual que los chimpancés comunes tienen actividades de caza cooperativa, y también construyen nidos caracterizados por su compleja elaboración.

En estado natural nunca se ha observado que fabriquen o utilicen instrumentos, aunque esta conducta es frecuente en los zoos.

j) Capacidades cognitivas.

Las experiencias realizadas con chimpancés comunes, se han repetido con bonobos, obteniendo unos resultados muy similares.

También los chimpancés pigmeos son capaces de reconocerse ante un espejo, por lo que se ha sugerido que poseen una cierta autoconciencia (citado en De Waal, 1989).

En cuanto a la inteligencia social está más desarrollada, si cabe, en la sociedad de los bonobo que en la sociedad del

chimpancé común. El reconocimiento individual, la estabilidad temporal de los vínculos, la existencia de asociaciones y alianzas entre los componentes del grupo y los numerosos mecanismos subyacentes de mantenimiento y refuerzo de las relaciones, no dejan lugar a dudas respecto a la complejidad de la red de relaciones que caracteriza a los grupos de bonobos. Ejemplos de inteligencia social se han observado en estudios de campo (Badrian y Badrian, 1984) y también en condiciones de cautividad (De Waal, 1989).

Un aspecto que merece la pena destacar es que estudios recientes (Savage-Rumbaugh et al., 1985;1986) muestran que la capacidad de los bonobos para comprender, aprender y utilizar un lenguaje simbólico es superior a la de los chimpancés comunes. Algunos autores (Levi, 1988) explican esta diferencia por la empatía social que caracteriza a los individuos de esta especie y su gran facilidad para relacionarse con los humanos.

3.2. Orangután

Su clasificación taxonómica, según Napier y Napier (1985) es la siguiente:

Orden:	<u>Primates</u>	(Linnaeus, 1758)
Suborden:	<u>Anthropoidea</u>	(Mivart, 1864)
Superfamilia:	<u>Hominoidea</u>	(Simpson, 1931)
Familia:	<u>Pongidae</u>	(Elliot, 1913)
Género:	<u>Pongo</u>	(Lacépède, 1799)
Especie:	<u>P. pygmaeus</u>	(Linnaeus, 1760)

a) Subespecies conocidas. Distribución (fig.8) y rasgos físicos distintivos.

En el caso del orangután (Pongo pygmaeus) existen dos subespecies:

Pongo pygmaeus pygmaeus (Linnaeus, 1760). Vive únicamente en la isla de Borneo: en la región de Kalimantan (Indonesia) y en los estados de Sarawak y Sabah (Malasia).

Pongo pygmaeus abelii (Lesson, 1827). Habita en un área reducida, al noroeste de la isla de Sumatra.

El orangután de Borneo tiene un pelaje mucho más oscuro y crespo que el de los orangutanes de Sumatra, que es más largo y de un brillante color rojizo. Además, los machos pertenecientes a esta última subespecie (Pongo pygmaeus abelii) se caracterizan por tener barba y largos bigotes, así como un rostro ovalado enmarcado por un flequillo corto sobre una frente muy alta y unas mejillas planas que se extienden a ambos lados. En cambio, en la subespecie de Borneo (Pongo pygmaeus pygmaeus) estas mejillas o protuberancias carnosas sobresalen hacia delante a modo de grandes orejeras, que aumentan con la edad hasta llegar a alcanzar unas proporciones considerables en los machos viejos.

b) Características morfológicas externas de la especie.

Los orangutanes poseen un pelo largo y rojizo, que pierden en algunas partes de su cuerpo al crecer. El color de la piel en las zonas descubiertas es pardo. La cara es muy amplia, con la nariz y los ojos pequeños, frente descubierta y una gran movilidad labial. Los machos poseen un gran saco laríngeo, que forma apreciables papadas sobre el pecho y los hombros.

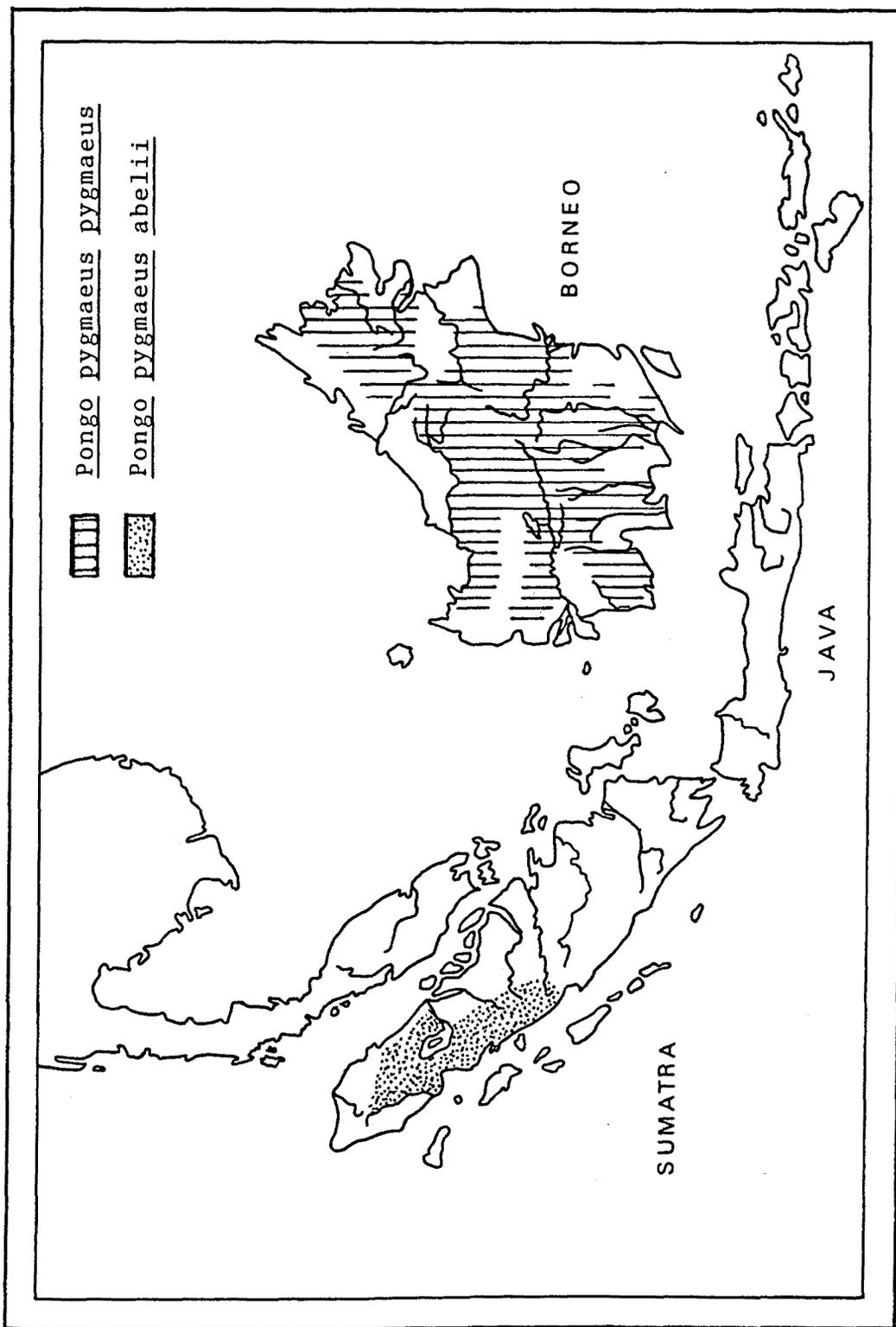


Fig. 8. Distribución geográfica del orangután
Adaptado de Sabater Pi (1985)

Los brazos son muy largos y poderosos, mientras que las piernas son muy cortas. Las palmas, así como los dedos de las manos y de los pies son finos y largos, mientras que los pulgares respectivos son muy cortos.

Dimorfismo sexual muy marcado. En ambas subespecies los machos son mucho mayores que las hembras. Un macho adulto puede llegar a pesar alrededor de 80-100 kg, mientras que las hembras raramente alcanzan los 45 kg. Además las hembras no presentan el gran desarrollo de las mejillas que caracteriza a los machos adultos.

c) Reproducción.

El ciclo menstrual dura unos 30 días, durante los cuales la hembra es sexualmente receptiva. El estro no es aparente.

La gestación dura 264 días y al final de la misma nace una única cría de unos 1.7 kg de peso.

d) Desarrollo y longevidad.

Los datos que se exponen a continuación proceden de los observaciones realizados por MacKinnon (1974) de los orangutanes de Borneo y Sumatra, en su medio natural.

- Infantil

0-2½ años: la cría depende totalmente de la madre para la alimentación y el transporte.

- Juvenil

2½-7 años: hacia los 3 años se produce el destete. Hay independencia de la madre respecto al transporte, pero todavía

pasan la mayor parte del tiempo con ella.

- Adolescente

machos 7-10 años: independencia de la madre pero todavía no pueden considerarse sexualmente maduros.

hembras 7-8 años: hacia los 7 años alcanzan la madurez sexual y se independizan de la madre.

- Sub-adulto

machos 10-15 años: pesan alrededor de 50 kilos y no se han desarrollado todavía las mejillas. Empiezan a establecer sus territorios.

- Adulto

machos + de 15 años: son animales muy grandes, con evidentes prominencias carnosas alrededor de la cara, barba, bigote, papadas y un pelo muy largo.

hembras + de 8 años: a los 8-9 años suelen tener la primera cría. A partir de ese momento, siempre se las encuentra acompañadas de uno o dos hijos.

Aunque no se tienen datos de animales en estado natural, los orangutanes, en cautividad, pueden vivir alrededor de 50 años.

e) Aspectos motores: locomoción y manipulación.

En el suelo, el tipo de desplazamiento más típico es el cuadrúpedo. Difiere del utilizado por los chimpancés por la particular forma en que los orangutanes colocan los pies al andar: los mantienen cerrados en forma de puño y apoyan en el suelo el borde externo de los mismos. Además los orangutanes caminan recostando su peso sobre el dorso de sus manos o

muñecas, no sobre los nudillos de los dedos como hacen los chimpancés y los gorilas.

Nunca se ha observado a los orangutanes en libertad caminar sobre las dos piernas, mientras que este tipo de desplazamiento es frecuente en animales de zoos o que han sido reintroducidos en su medio. Al adoptar una postura bípeda, suelen mantener los largos brazos levantados, lo que les ayuda a guardar el equilibrio.

De todos modos, los orangutanes pasan muy poco tiempo en el suelo y pueden considerarse, básicamente, como arborícolas. Se desplazan lentamente entre los árboles, mediante braquiación modificada o auténtica, aunque esta última sólo es frecuente en los animales más jóvenes.

Debido a la desproporción entre el tamaño de los dedos y el pulgar (tanto en pies como en manos), la manipulación sería menos eficiente que en el caso de los chimpancés (Napier, 1985). Pero según nuestras propias observaciones, los orangutanes son unos grandes manipuladores, realizando con facilidad complejas prensiones de precisión con sus largos dedos (véase fig.9). Asimismo cabe destacar la extraordinaria capacidad manipulativa de los pies, que a menudo utilizan como si de otras manos suplementarias se tratase.

f) Hábitat.

Pluvisilva tropical. Viven en áreas de bosque primario, de selva densa, y se les puede encontrar tanto en zonas inundadas como en selva montana, hasta una altitud de 2000 m.



Fig.9. Prensión de precisión en orangutanes (Pongo pygmaeus).

"Mo" (izquierda) y "Boneka" (derecha) son dos orangutanes de nuestra muestra de sujetos. En la foto, puede observarse como la hembra sostiene alimentos de tamaño reducido mediante prensiones digitales de precisión ("precision grip") perfectas.

-Zoo de Barcelona, febrero 89-.

g) Dieta.

Son predominantemente frugívoros, aunque también pueden comer hojas, brotes y tallos tiernos. Insectos como termitas, hormigas y abejas completan su dieta. Se ha descrito un único episodio de ingesta de carne en libertad (Sugardjito & Nurhuda, 1981).

h) Organización social.

Los orangutanes son los póngidos menos sociales. Los machos adultos, territoriales y generalmente solitarios, se reúnen con las hembras que viven en su área de dominio, sólo durante los periodos en que éstas son sexualmente receptivas. Tampoco se dan grupos numerosos formados por hembras. De hecho la unidad básica que se establece está integrada por la madre y una o dos crías.

i) Conductas culturales.

Hasta el momento no se han presenciado episodios de caza grupal. En todo caso, el aislamiento social, que parece ser común en estos póngidos, no facilitaría la existencia de una actividad cinegética colectiva o de algún otro tipo de conducta cultural similar.

Aunque fabrican nidos para dormir o reposar en los árboles, éstos parecen ser de estructura más simple que los elaborados por los chimpancés y los gorilas. Cabe destacar, sin embargo, que muchos de ellos presentan una cobertura hecha de ramas u hojas.

No se ha observado que los orangutanes, en estado natural, utilicen y menos fabriquen instrumentos, pero esta conducta, en cambio, es muy frecuente en los ejemplares que viven en los parques zoológicos.

j) Capacidades cognitivas.

En comparación con los otros póngidos existen pocos trabajos realizados con orangutanes sobre el tema.

Gallup (1982) demostró que los orangutanes, al igual que los chimpancés, reconocen la propia imagen en el espejo.

Por otra parte, también se están llevando a cabo estudios de lenguajes artificiales con orangutanes jóvenes (Miles, 1983), empleando el código gestual de los sordomudos norteamericanos, el "ameslan". Los resultados que se han obtenido hasta el momento indican que la capacidad de los orangutanes para aprender y manejar este tipo de lenguaje, sería muy similar a la de los chimpancés.

4. MATERIAL Y METODO

4.1. Sujetos.

El estudio se ha realizado con un total de 36 sujetos: 31 chimpancés comunes (Pan troglodytes), 2 chimpancés pigmeos o bonobos (Pan paniscus) y 3 orangutanes (Pongo pygmaeus), todos ellos en condiciones de cautividad, pertenecientes a los Parques Zoológicos de Barcelona, Madrid, Valencia y N'Sele (Kinshasa, Zaire) y al Centro de Recuperación de Animales de Reus.

4.1.1. Chimpancés

a. Parque Zoológico de Barcelona

a.1. Entorno físico y social.

Los 12 chimpancés de este Zoo se distribuyen en dos grupos (que denominaremos A y B), formados ambos por un macho adulto, sus hembras y las crías respectivas.

Cada uno de los grupos dispone de dos instalaciones: un recinto cerrado, el "dormitorio", donde los animales pasan la noche, que consiste en una jaula con tres paredes de cemento y una reja frontal, y un espacio al aire libre, de proporciones mucho más amplias, limitado por una pared de cemento y un foso lleno de agua, que aísla a los animales del público.

Mientras que las jaulas-dormitorio ofrecen pocas posibilidades de distracción, en los recintos exteriores hay un

par de estructuras metálicas en las que los animales pueden encaramarse. De vez en cuando se les dan ramas de árboles, para que jueguen y, además, el público y el agua del foso son dos centros importantes de interés en la vida de estos chimpancés. Un termitero artificial, que se encuentra en el recinto exterior del grupo A, también es un elemento que proporciona oportunidades para la exploración y el juego: periódicamente se coloca una papilla dulce en su interior, a la que los chimpancés pueden acceder mediante los palos que fabrican, a partir de las ramas que se les suministran. Los sujetos del grupo B nunca han tenido acceso a la instalación donde se halla el termitero.

a.2. Características de los sujetos.

Todos los sujetos pertenecen al género Pan, especie troglodytes, subespecie troglodytes.

A continuación se especifica el sexo, la edad de los sujetos en el momento de realizarse el estudio (en este Zoo, las observaciones de la mayoría de los individuos se llevaron a cabo a lo largo de un período de tres años), su origen y las relaciones parentales existentes entre los miembros de cada grupo.

* Grupo A (7 sujetos):

Machos (2)

LLAMPEC: 11-13 años. Nació en el propio Zoo, el 15.04.77. Es hijo de Chita y Bolondo, ambos fallecidos. Al morir el padre, ocupó su lugar como macho dominante del grupo.

BONDO: 6-7 años. Nació en el propio Zoo, el 19.07.81. Su madre,

Cuca, la 3a. hembra adulta de este grupo había muerto hacía un par de años. El padre era Bolondo.

Hembras (5)

PECAS: Aproximadamente 26-27 años. Fue capturada en la región de Bindung, en Monte Bata (Guinea Ecuatorial), cuando tenía unos 2 años y llegó al Zoo poco después, el 05.06.64.

VIEJA: Aproximadamente 25-27 años. Capturada en Rio Muni (Guinea Ecuatorial), con unos 2 años de edad; llegó al Zoo el 15.06.65.

DESI: 8-9 años. Nació en el Zoo, el 31.12.79. Es hija de Pecas y de Bolondo.

PRINCESA: 6-8 años. Nació en el Zoo, el 18.07.81. Es hija de Vieja y de Bolondo.

SHEILA: 2-5 años. Nació en el Zoo, el 26.04.85. Es hija de Llampec y Pecas.

* Grupo B (5 sujetos):

Machos (2)

CHOLO: 12-14 años. Nació en el propio Zoo, el 06.10.75. Es hijo de Bata, fallecida, y de Bolondo.

SERAFIN: 2 años. Nació en el Zoo, el 11.01.88. Es hijo de Cholo y Nina.

Hembras (3)

NINA: Aproximadamente 23-24 años. Llegó al Zoo el 06.09.67, con

unos 2 años, procedente de Guinea Ecuatorial. Recibió entrenamiento para ir en bicicleta y actuar en el show de los delfines.

GIGI: Aproximadamente 20-22 años. Capturada en río Muni el 06.10.68, tenía alrededor de 1 año cuando llegó al Zoo. Le falta la última falange del dedo medio de la mano derecha pero ello no parece afectar la capacidad manipulativa de esta mano. Fue entrenada para actuar junto con Nina.

MARIA: 3 años. Nació en el Zoo, el 16.05.87. Es hija de Cholo y Gigi.

b. Parque Zoológico de la Casa de Campo de Madrid

b.1. Entorno físico y social.

Los 8 chimpancés objeto de nuestro estudio forman un solo grupo, que llamaremos C. Ninguno de ellos supera los 5 años. Llegaron al Zoo después de ser requisados por la policía en el aeropuerto de Barajas. Su origen exacto es incierto pero todos proceden de Guinea Ecuatorial y fueron capturados para su exportación y comercio.

Viven en una amplia instalación, que consta de una habitación interior, de paredes de piedra, que comunica con una gran jaula al aire libre, con el techo y tres paredes de malla metálica. Durante el día, los sujetos gozan de libertad para pasar cuando quieren del recinto interior al exterior y viceversa. Disponen de muchos objetos para manipular (botellas de plástico, juguetes,...), paja en abundancia y cuerdas y columpios colgados del techo de la instalación exterior. El público que acude al Zoo no puede contemplar este grupo, ya que

se encuentra en un anexo de la enfermería. Los cuidadores mantienen un contacto directo y frecuente con estas crías y a veces les permiten salir de la jaula y jugar en el espacio abierto que la rodea.

b.2. Características de los sujetos

Todos pertenecen al género Pan, especie troglodytes, subespecie troglodytes.

* Grupo C (8 sujetos):

Machos (2)

UTI: Aproximadamente 4 años. Llegó al Zoo el 27.06.87.

LUCKY: Aproximadamente 2 años. Llegó al Zoo el 21.07.88.

Hembras (6)

HUSKA: Aproximadamente 5 años. Llegó al Zoo el 14.06.88.

NOELIA: Aproximadamente 5 años. Llegó al Zoo el 21.06.86.

PELONA: Aproximadamente 5 años. Llegó al Zoo el 14.06.88.

CHEYEN: Aproximadamente 3 años. Llegó al Zoo el 14.06.88.

ULA: Aproximadamente 3 años. Llegó al Zoo el 21.07.88.

LARA: Aproximadamente 3 años. Llegó al Zoo el 21.07.88.

c. Parque Zoológico de Valencia

c.1. Entorno físico y social.

Los 6 chimpancés de este Zoo se encuentran ubicados en 5 jaulas de reducidas proporciones, al aire libre, con paredes de cemento y barras frontales. Cada uno de los 4 machos ocupa una jaula y las dos hembras (grupo D) la restante. Los animales pueden verse, pero el contacto físico entre ellos es imposible. Pueden cobijarse, pasando a través de una trampilla, en el subsuelo de la propia jaula, lugar donde pasan la noche. Sólo un par de jaulas tienen un neumático viejo colgado del techo, mediante una cuerda. El público queda separado de las jaulas por unas vallas, que le mantienen a unos 2 metros de distancia.

c.2. Características de los sujetos

Todos pertenecen al género Pan, especie troglodytes.

Machos (4)

TARZAN: Aproximadamente 27 años. Pertenece a la subespecie Pan troglodytes troglodytes. Nació en Guinea Ecuatorial. Llegó al Zoo en 1965, con 3 años de edad. Siempre ha estado solo.

CHICOTE: Aproximadamente 19 años. Pertenece a la subespecie Pan troglodytes troglodytes. Su origen es incierto. Llegó al Zoo con 3 años, en 1973, procedente del Zoológico de Amberes. Siempre ha estado solo.

COCO: Aproximadamente 18 años. Pertenece a la subespecie Pan troglodytes troglodytes. Probablemente nacido en Africa. Llegó al Zoo el 19.12.79, procedente de un circo ambulante, junto con

Mirinda. Entonces tenía unos 8 años. Está solo desde 1986 (cuando nació Chispi).

BUBU: Aproximadamente 8 años. Pertenece a la subespecie Pan troglodytes verus. Nacido en la República de Guinea (Conakry), fue donado al Zoo en agosto de 1981 por un particular. En el momento de su llegada tenía unos 6 meses. Siempre ha estado solo.

* Grupo D (2 sujetos):

Hembras (2)

MIRINDA: Aproximadamente 20 años. Pertenece a la subespecie Pan troglodytes troglodytes. Probablemente nacida en Africa. Llegó al Zoo el 19.12.79, procedente de un circo, junto con Cocó; tenía unos 10 años.

CHISPI: 3 años. Pertenece a la subespecie Pan troglodytes troglodytes. Nació en el propio Zoo, en agosto de 1986. Es hija de Cocó y Mirinda.

d. Parque Zoológico de N'Sele, Kinshasa (Zaire).

d.1. Entorno físico y social.

Cuatro de los chimpancés de este Zoo fueron sujetos de nuestro estudio. Las dos hembras de más edad, comparten una jaula grande. Nacieron en libertad. No hay información de cuánto tiempo llevan en el Zoo. Los dos chimpancés más pequeños están encerrados solos en dos jaulas bastante espaciosas. Fueron capturados en la selva tras matar a la madre y hasta hacía pocos meses habían vivido en una casa particular. En las

tres jaulas hay estructuras metálicas y ruedas de camión colgadas de cuerdas para que los animales puedan hacer ejercicio.

d.2. Características de los sujetos

Las dos hembras mayores son chimpancés pigmeos o bonobos, género Pan, especie paniscus. Forman el grupo E.

* Grupo E (2 sujetos):

Hembras (2)

ALESSANDRINE. Tiene aproximadamente 14 años.

ROSALIE. Tiene unos 9 años.

Las dos crías son chimpancés comunes, género Pan, especie troglodytes. Ambas son de la subespecie schweinfurthi.

Hembras (2)

FLO. Aproximadamente 18 meses.

RAMBOA. Aproximadamente 18 meses.

e. Centro de Recuperación de Animales de Reus

e.1. Entorno físico y social.

Los 3 chimpancés de este Centro se encuentran encerrados

individualmente, en jaulas muy pequeñas, de planta hexagonal, con el techo y una pared de cemento y las otras paredes de malla metálica. No disponen de objetos u estructuras metálicas. Entre ellos pueden verse y tocarse a través de los agujeros del mallazo. Los tres animales han vivido bastante tiempo con particulares y probablemente todos nacieron en Africa.

e.2. Características de los sujetos

Todos pertenecen al género Pan, especie trogloodytes, subespecie trogloodytes.

Machos (2)

PANCHITO. Aproximadamente 18 años. Tras vivir unos 12 años con su dueño, pasó en febrero de 1989 al Zoo de Barcelona, donde permaneció hasta el mes de mayo de ese mismo año, en que llegó al Centro de Reus. En su cautiverio nunca ha estado con otros chimpancés.

JORDI. Aproximadamente 5 años. Llegó al Centro en septiembre de 1986, tras haber vivido algunos meses con un particular, que lo había adquirido en Bata (Guinea Ecuatorial), en enero de ese año, cuando contaba unos 7 meses.

Hembras (1)

GINA. Aproximadamente 8 años. Llegó al Centro en 1983 y aparentaba tener casi 2 años. Había sido requisada a un fotógrafo ambulante.

4.1.2. Orangutanes.

Entorno físico y social.

Se han estudiado tres orangutanes del Parque Zoológico de Barcelona. Al igual que los chimpacés de dicho Zoo disponen de instalaciones exteriores e interiores, de características muy similares a las descritas.

Dos de los orangutanes, Mo y Boneka, comparten la misma instalación. Son el grupo F. La otra hembra de orangután, Sandy, está sola.

Características de los sujetos

MO. Es un macho de 14 años. Llegó al Zoo de Barcelona el 16.09.82 procedente del Zoo de Sidney, donde había nacido el 15.03.75. Estuvo solo hasta la llegada de Boneka.

BONEKA. Es una hembra de 9 años. Llegó al Zoo el 19.07.85, procedente del Zoo de Toledo (USA), donde había nacido el 29.07.79.

SANDY. Es una hembra de 8 años. Llegó al Zoo el 12.06.89, procedente del Zoo de Jersey, donde había nacido el 29.04.82.

De los tres orangutanes del zoo dos son híbridos, Mo y Boneka. El tercero, Sandy, pertenece a la subespecie Pongo pygmaeus pygmaeus.

4.1.3. Tablas resumen.

A continuación, incluimos las tablas n.2 y n.3, resumen de los datos más relevantes expuestos en los dos apartados anteriores (4.1.1 y 4.1.2.), a fin de facilitar la consulta de las características referidas a los sujetos.

En todas las tablas y gráficos de esta tesis, el orden de presentación de los sujetos sigue estos criterios:

- especie: chimpancés - orangutanes
- zoo: Barcelona - Madrid - Valencia - N'Sele - Reus
- pertenencia al mismo grupo
- sexo: macho - hembra
- edad: de mayor a menor

La identificación de los sujetos se realizará por su nombre completo o abreviado, o bien por un número, de acuerdo con la siguiente lista (que, a modo de ejemplo, ya sigue los criterios indicados):

LLAMPEC	-	LLA	-	11	ULA	-	ULA	-	05
BONDO	-	BON	-	14	LARA	-	LAR	-	06
PECAS	-	PEC	-	09	TARZAN	-	TAR	-	19
VIEJA	-	VIE	-	10	CHICOTE	-	OTE	-	22
DESI	-	DES	-	12	COCO	-	COC	-	20
PRINCESA	-	PRI	-	13	BUBU	-	BUB	-	21
SHEILA	-	SHE	-	15	MIRINDA	-	MIR	-	24
CHOLO	-	CHO	-	18	CHISPI	-	CHI	-	23
SERAFIN	-	SER	-	32	ALESSANDRINE	-	ALE	-	27
NINA	-	NIN	-	16	ROSALIE	-	ROS	-	33
GIGI	-	GIG	-	17	RAMBOA	-	RAM	-	26
MARIA	-	MAR	-	31	FLO	-	FLO	-	25
UTI	-	UTI	-	07	PANCHITO	-	PAN	-	28
LUCKY	-	LUC	-	08	JORDI	-	JOR	-	29
HUSKA	-	HUS	-	01	GINA	-	GIN	-	30
NOELIA	-	NOE	-	02	MO	-	MO	-	50
PELONA	-	PEL	-	03	BONEKA	-	BO	-	51
CHEYEN	-	CHE	-	04	SANDY	-	SA	-	52

Chimpancés:

Nombre	Sexo	Edad	Grupo	Zoológico	Origen
LLAMPEC	M	11-13	A	Barcelona	C
BONDO	M	6-7	A	Barcelona	C
PECAS	H	26-27	A	Barcelona	L
VIEJA	H	25-26	A	Barcelona	L
DESI	H	8-9	A	Barcelona	C
PRINCESA	H	6-8	A	Barcelona	C
SHEILA	H	2-5	A	Barcelona	C
CHOLO	M	12-14	B	Barcelona	C
SERAFIN	M	2	B	Barcelona	C
NINA	H	23-24	B	Barcelona	L
GIGI	H	20-22	B	Barcelona	L
MARIA	H	3	B	Barcelona	C
UTI	M	4	C	Madrid	L
LUCKY	M	2	C	Madrid	L
HUSKA	H	5	C	Madrid	L
NOELIA	H	5	C	Madrid	L
PELONA	H	4	C	Madrid	L
CHEYEN	H	3	C	Madrid	L
ULA	H	3	C	Madrid	L
LARA	H	3	C	Madrid	L
TARZAN	M	27	-	Valencia	L
CHICOTE	M	19	-	Valencia	L?
COCO	M	18	-	Valencia	L
BUBU	M	8	-	Valencia	L
MIRINDA	H	20	D	Valencia	L
CHISPI	H	3	D	Valencia	C
ALESSANDRINE*	H	14	E	N'Sele	L
ROSALIE*	H	9	E	N'Sele	L
RAMBOA	H	1	-	N'Sele	L
FLO	H	1	-	N'Sele	L
PANCHITO	M	18	-	Reus	L
JORDI	M	5	-	Reus	L
GINA	H	8	-	Reus	L

Orangutanes:

Nombre	Sexo	Edad	Grupo	Zoológico	Origen
MO	M	14	F	Barcelona	C
BONEKA	H	9	F	Barcelona	C
SANDY	H	8	-	Barcelona	C

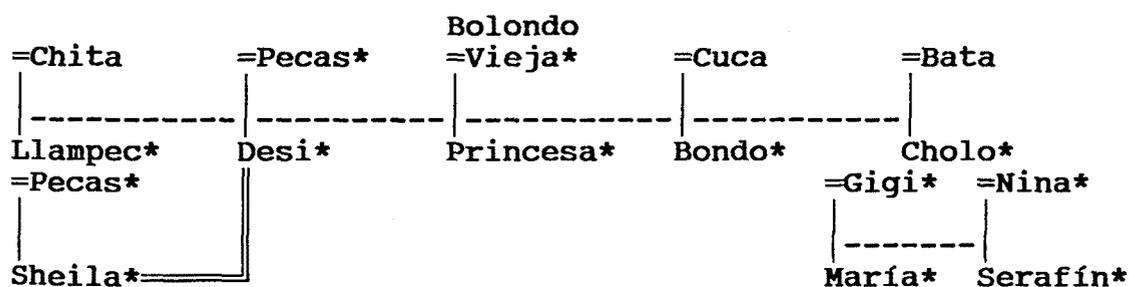
Tabla n.2. Características de los sujetos estudiados.
 Sexo: H=hembra M=macho. Edad: en años, aproximada.
 Origen: L=nacidos en libertad C=nacidos en cautividad.
 * Son bonobos (Pan paniscus)

Zoo de Barcelona. Grupo A:

Abuelo (pat)	Padre	Madre	Hijo-a/Nieto-a
	Bolondo	Chita	Llampec*
	Bolondo	Cuca	Bondo*
	Bolondo	Vieja*	Princesa*
	Bolondo	Pecas*	Desi*
Bolondo	Llampec*	Pecas*	Sheila*

Zoo de Barcelona. Grupo B:

Abuelo (pat)	Padre	Madre	Hijo-a/Nieto-a
	Bolondo	Bata	Cholo*
Bolondo	Cholo*	Gigi*	María*
Bolondo	Cholo*	Nina*	Serafín*



= relaciones de afinidad (pareja)
 | relaciones de paternidad (filiación)
 --- relaciones de fraternidad (hermanos de padre)
 || relaciones de fraternidad (hermanas de madre)

Zoo de Valencia. Grupo D:

Padre	Madre	Hija
Cocó*	Mirinda*	Chispi*

Tabla n.3. Relaciones parentales. Los sujetos que presentan un asterisco forman parte de la muestra estudiada.