



O desenvolvimento da lateralidade: uma abordagem etológica

The development of laterality: the approach of Ethology

Plínio Marco De Toni^[a], Caroline Guisantes De Salvo Toni^[b]

Resumo

^[a] Doutor em Psicologia pela Universidade de São Paulo – USP, São Paulo, SP - Brasil, e-mail: pliniomarco@yahoo.com.br

^[b] Doutora em Psicologia Clínica pela Universidade de São Paulo – USP, São Paulo, SP - Brasil, e-mail: carolineguisantes@yahoo.com.br

O objetivo deste estudo é apresentar, de forma introdutória, a perspectiva etológica no estudo da preferência humana pela utilização de uma das mãos na realização de tarefas, compreendida por lateralidade manual. Entre as características relevantes para o estudo da lateralidade manual humana e sua relação com a filogênese estão as diferenças neuroanatômicas entre os hemisférios esquerdo e direito, bem como as influências genéticas e padrões de preferências populacionais. Há pesquisas que afirmam não haver causas evolutivas para a lateralidade humana, enquanto outras, com diferentes metodologias, demonstram o contrário. Estas mostram evidências de que há comportamentos lateralizados e um padrão populacional consistente de preferência hemisférica para a realização de atividades complexas tanto em vertebrados inferiores quanto em vertebrados superiores.

Palavras-chave: Etologia. Lateralidade. Filogênese.

Recebido: 22/04/2012
Received: 04/22/2012

Aprovado: 15/11/2012
Approved: 11/15/2012

Abstract

The aim of this study is to present, in an introductory way, the ethological perspective of the study of human preference for using one of the hands to perform tasks, understood as hand dominance. Among the relevant characteristics for the study of human manual laterality and its relationship with phylogenesis are the neuroanatomical differences between the left and right hemispheres, as well as genetic influences and standards of population preferences. There are studies that affirm that there are no evolutionary causes for human laterality, while others with different methodologies demonstrate the opposite. These show evidence that there are lateralized behaviors and a consistent population pattern of hemispheric preference to perform complex activities in both lower and higher vertebrates.

Keywords: Ethology. Laterality. Phylogenesis.

Introdução

O conceito de lateralidade, indispensável para o estudo do desenvolvimento psicomotor, ainda não encontra consenso na literatura sobre sua gênese. Assim, este estudo busca descrever tal processo à luz da etologia, demonstrando, a partir de estudos com humanos e não humanos, possíveis explicações para a preferência manual com base na filogênese.

Assimetria lateral: uma exclusividade humana?

No decorrer da história filogenética, a espécie humana desenvolveu o uso preferencial de uma das mãos para o exercício de atividades especializadas, como a produção de ferramentas, utensílios e instrumentos para a caça. Tal preferência pela utilização de um dos lados do corpo, quando considerado ao nível da espécie, é denominada lateralidade. Segundo Fonseca (1998b), a preferência e a dominância sensorio-motora de um dos lados do corpo foi componente crucial da organização cerebral da espécie humana, o que implicou evolutivamente na especialização hemisférica.

De acordo com Springer e Deutsch (1998), o surgimento da lateralidade manual humana possui causas ainda desconhecidas. No entanto, possivelmente está relacionado ao desenvolvimento da linguagem: num primeiro momento simplificada, a linguagem fez uso da motricidade, através da associação da fala com a gesticulação. Esta hipótese certamente reflete uma história filogenética da linguagem e da lateralidade. Evolutivamente, a relação entre diferenças hemisféricas e linguagem pode ser verificada há aproximadamente 2 milhões de anos, no *Homo habilis*. De acordo com Leakey (1997), foi detectado no *Homo habilis*,

não apenas a presença da área de Broca, impressa sobre a superfície interna do crânio, mas também uma leve assimetria na configuração esquerda-direita do cérebro, uma indicação de que o *Homo habilis* comunicava-se utilizando mais do que o repertório arfado-apupo-grunido dos chimpanzés modernos. (p. 125)

Consequentemente, ambas as funções (linguagem e destrialidade) estiveram desde o início relacionadas, quando consideradas as suas relações com o funcionamento cerebral.

Sendo diferentes as funções exercidas nos dois hemisférios, é de se esperar, então, que haja diferenças anatômicas entre eles. Tal hipótese se confirma através de uma análise da estrutura do cérebro. Por exemplo, o *planum temporale* (superfície externa do lobo temporal superior) é visivelmente maior no hemisfério esquerdo. Assimetrias hemisféricas também são verificadas em sulcos cerebrais, como no sulco lateral (fissura de Sylvius): em destros, esta fissura é mais angularizada verticalmente no hemisfério direito e mais horizontalizada no hemisfério esquerdo. De fato, a organização neurológica da espécie humana é fortemente marcada pela especialização hemisférica, conceito referente à extensão em que os hemisférios esquerdo e direito do cérebro são dominantes para o processamento motor, cognitivo, perceptual ou emocional (Springer & Deutsch, 1998). Como afirmam Hopkins, Cantalupo, Wesley, Hostetter, e Pilcher (2002), em humanos a especialização hemisférica está relacionada com uma variedade de tarefas complexas incluindo o uso de instrumentos, preferência manual, comunicação gestual e linguagem.

Na espécie humana, além das diferenças nas estruturas neuroanatômicas e na organização hemisférica, percebe-se a influência genética como variável importante para a determinação da lateralidade. De acordo com Springer e Deutsch (1998), a probabilidade de pai e mãe destros terem um filho canhoto é de 2%. Se um dos pais é canhoto, sobe para 17% e para 46% se ambos forem canhotos. Comparativamente, um estudo realizado com uma amostra de 72.600 indivíduos determinou o índice de crianças destros na população: com pais destros (90,5%); com um dos pais canhotos (80,5%); com ambos os pais canhotos (73,9%) (McManus & Bryden, 1992). Na realidade, apesar de sugestivos, estes dados podem refletir tanto um fator genético quanto ambiental, já que pais canhotos forneceriam modelo para o desenvolvimento de uma dominância esquerda nos filhos, por exemplo.

Outra característica importante para o estudo do desenvolvimento da lateralidade na espécie humana diz respeito aos padrões populacionais relacionados à preferência manual. Evidencia-se um predomínio substancial de destros na população humana quando comparados à porcentagem de canhotos ou ambidestros. A estimativa de frequência mais antiga que se tem notícia sobre destros e canhotos é relatada na Bíblia (Juízes 20, 15-17), revelando

uma frequência de 700 canhotos em 26.000 indivíduos da tribo de Benjamin (2,6% da população). Pesquisas atuais demonstram que aproximadamente 90% da população humana é destra (Corballis, 1997; Corballis, 1989). Comparativamente, outro estudo aponta uma preferência manual direita em cerca de 89% da população, consideravelmente superior aos 8% de canhotos e 3% de ambidestros e com lateralidade contrariada (Pamplona Morais, 1992). Além disso, verifica-se um predomínio de canhotos duas vezes maior em homens do que mulheres (Defontaine, 1981). Nesse sentido, a testosterona parece ser um fator endógeno que influenciaria no desenvolvimento do hemisfério esquerdo, o que explicaria a maior incidência de canhotos em homens (Ward, Milliken, Dodson, Stafford, & Wallace, 1990).

Apesar dos indícios que ressaltam fatores biológicos relacionados à lateralidade, o que sugeriria uma história evolutiva da assimetria direita-esquerda, o uso diferenciado das mãos na realização de tarefas tem sido apresentado por alguns pesquisadores como uma característica somente da espécie humana (Byrne, Kuba, & Gruebel, 2002; Hopkins, 1995a). Segundo Byrne et al. (2002) mesmo quando evidenciada em primatas não humanos, a preferência lateral é diferenciada da lateralidade humana em principalmente dois aspectos. O primeiro é que não há predomínio de preferência manual em primatas não humanos, sendo a distribuição dessa preferência de tipo bimodal. O segundo se refere à presença de mecanismos neurológicos diferenciados para a lateralidade em homens e para a lateralidade em outros primatas, sendo a lateralidade nestes influenciada principalmente pela experiência. Para Warren (1980), nos primatas não humanos o padrão de lateralidade distribui-se aleatoriamente e as preferências encontradas são devido ao aprendizado e reforçadas pelo uso.

Estudos com vertebrados

Apesar desses apontamentos contrários à explicação da lateralidade enquanto característica evolutiva, outras evidências sugerem que ela não é uma característica única da espécie humana (Corballis, 1989). Ao contrário, esses estudos têm demonstrado que outras espécies apresentam comportamentos lateralizados ao nível populacional. Esses

comportamentos são referentes aos casos em que uma maioria estatisticamente significativa de indivíduos de uma amostra exibe preferência para o uso de uma mesma mão em uma tarefa específica (Hopkins et al., 2002). Na realidade, a lateralidade ao nível populacional diferencia-se da especialização manual apresentada por um só indivíduo. Como afirmam Hopkins e Pearson (2000), um indivíduo de uma espécie pode utilizar, de forma consistente, a mesma mão em muitas atividades e, apesar disso, ao nível populacional as preferências podem ser inconsistentes. A verdadeira lateralidade, então, reflete o uso consistente de uma mão em todas as medidas de um indivíduo e na maioria dos indivíduos de uma amostra.

Os estudos com vertebrados inferiores sugerem que a evolução da lateralização cerebral ocorre precocemente na história evolutiva, antes do que se imaginava até então (Roth, 2003). Neste sentido, diversas espécies têm sido alvo de pesquisas, evidenciando graus diferentes de comportamento lateralizado. Byrne et al. (2002) observaram a presença de um padrão consistente de preferência visual em polvos (*Octopus vulgaris*) ao nível do indivíduo, mas com variações na espécie. Em serpentes (*Agkistrodon piscivorus leucostoma*), verificaram-se assimetrias no comportamento de enrolar-se, principalmente em adultas fêmeas (observando-se um padrão no sentido anti-horário, com o lado esquerdo do corpo para dentro). Apesar do desconhecimento do significado adaptativo deste padrão, o comportamento lateralizado foi significativo ao nível populacional (Roth, 2003). De forma semelhante, sapos (*Bufo bufo*) demonstraram uma preferência significativa pelo uso da pata dianteira direita durante as tentativas de remover objetos da cabeça ou do focinho, além de um uso da língua lateralizado na captura de insetos, preferenciando o hemicampo esquerdo (Robins, Lippolis, Bisazza, Wallortigara & Rogers, 1998). Notavelmente, comportamentos lateralizados foram observados também em baleias-jubarte (*Megaptera novaeangliae*): 80% apresentaram um desgaste superior no lado direito da mandíbula, indicando assimetrias na mastigação (Clapham, Leimkuhler, Gray, & Mattila, 1995). Esta proporção é comparável aos 90% de destros na espécie humana. Em aves, estudos demonstram preferência ocular na detecção visual de predadores (Franklin & Lima, 2001). No entanto, dentre as espécies não humanas, o papagaio possui o maior índice de comportamento

lateralizado. Nesse sentido, em um estudo com *Calyptorhynchus lathamy halmaturinus* (psitacídeo), praticamente 100% dos indivíduos apresentaram um padrão de preferência pela pata esquerda na captura de alimentos (Pepper, 1996). Índices mais modestos sugerem uma taxa de aproximadamente 87-88% de canhotos entre papagaios (Rogers, 1980)

Lateralidade em primatas não humanos

A presença de lateralidade nos demais vertebrados apontam em direção a uma história filogenética da especialização hemisférica. Nesse sentido, primatas não humanos têm recebido atenção especial na investigação do comportamento lateralizado (Laska, 1998; Fagot & Vauclair, 1991; Ward et al., 1990; Ades, 2002). Possivelmente essa escolha é devida às semelhanças com o homem. De fato, é fantástica a proximidade entre o genoma humano e o chimpanzé, sendo aproximadamente 98,8% idênticos (Cyranoski, 2002).

Os estudos sobre lateralidade em primatas não humanos têm sido realizados principalmente com homínídeos (chimpanzé e gorila), pongídeos (orangotango) e macacos do velho mundo (Cercopithecídeos: rhesus). Mais recentemente, as pesquisas têm se dirigido também aos macacos do novo mundo (Cebídeos: sagüis, macaco-prego, macaco-aranha, muriqui) e prossímios (lêmures). A Tabela 1 apresenta os resultados encontrados por pesquisas sobre lateralidade em diversas espécies de primatas não humanos, em função da tarefa a qual a amostra foi submetida.

Outro achado interessante nas pesquisas com primatas (Tabela 1) é a maior incidência de destros em chimpanzés, gorilas e bonobos do que nas demais espécies. Estes dados reforçam a teoria da origem postural da lateralidade proposta por MacNeilage, Studdert-Kennedy e Lindblom (1987). De acordo com ela, o primeiro estágio para a evolução da lateralidade primata ocorreu quando algumas espécies se utilizaram de uma das mãos para suportar-se a si mesmo em uma postura ereta, proporcionando à outra mão uma especialização na busca de alimentos ou na captura de insetos. Se a mão direita foi usada como suporte, então a mão esquerda especializou-se na preensão prática. Posteriormente, como a postura ereta tornou-se menos dependente de suporte, a preferência

manual direita pôde-se desenvolver. Assim, espécies arbóreas exibiram uma lateralidade esquerda em atividades de preensão já que a mão direita seria utilizada para suporte postural. Em primatas terrestres, a mão direita (liberta da função de suporte) estaria mais envolvida com funções manipulativas. De fato, dentre os primatas não humanos, gorilas, chimpanzés e bonobos são as espécies que mais apresentam bipedismo como forma de locomoção. Prossímios (lêmures), cebídeos (sagüis), cercopithecídeos (rhesus) e orangotangos fazem uso da braquiação arbórea como principal meio de locomoção. Coincidentemente, apresentam uma preferência pela mão esquerda em atividades práticas, principalmente na postura quadrúpede (Hopkins, Bennett, Bales, Lee, & Ward, 1993). Mesmo assim, Westergaard, Kuhn e Suomi (1998) observaram que a preferência manual de macacos *rhesus* (*Macaca mulatta*) depende da postura: enquanto a dominância esquerda esteve associada à tarefa de apanhar alimentos (quadrúpede), a mesma atividade numa postura bípede foi executada com o uso preferencial da mão direita. As semelhanças entre as preferências laterais observadas em chimpanzés, gorilas e bonobos e a lateralidade humana sugerem uma continuidade evolutiva. Estudos neuroanatômicos corroboram esta idéia, observando similaridades na organização cortical de chimpanzés e humanos (Li, Preuss, Rilling, Hopkins, Glasser, Kumar, Nana, Zhang, & Hu, 2010), e correlacionando, em primatas não humanos, lateralidade e desenvolvimento da linguagem (Meguerditchian, Gardner, Schapiro & Hopkins, 2012). Nesse sentido, Hopkins e Pilcher (2001) constataram que o córtex motor da mão é maior no hemisfério esquerdo de bonobos, chimpanzés, gorilas e orangotangos. Da mesma forma, o *planum temporale* é maior no hemisfério esquerdo destes primatas (Hopkins, Marino, Rilling & MacGregor, 1998). Outro estudo correlacionou preferência manual na gesticulação com presença ou não de vocalizações em 115 chimpanzés (Hopkins & Leavens, 1998). Os resultados sugerem que, como na espécie humana, lateralidade e linguagem estão associadas também nesta espécie. Uma maioria significativa de indivíduos, especialmente fêmeas adultas, gesticulou mais com a mão direita quando pediu comida a seus cuidadores. Notavelmente, a incidência de gesticulações destros aumentou significativamente quando foram acompanhadas de vocalizações por parte dos animais.

Tabela 1. Lateralidade em primatas não humanos.

Espécie	Tipo de Tarefa	Preferência ao nível populacional			Referência
		D	E	Ñ	
Chimpanzé (Pan troglodytes)	Apanhar alimento Estudo longitudinal (1 ano)	X			Hopkins, 1995b
(Pan troglodytes)	3 meses de vida. Mão na boca.	X			Bard, Hopkins & Fort, 1990
(Pan troglodytes)	Tube task	X			Hopkins, 1999
(Pan troglodytes)	Alimentar-se (bimanual) Apanhar alimento (bípede) Apanhar alimento (quadrúp.) Alcançar objeto Tube task (bimanual) Ball task (bimanual)	X			Hopkins & Pearson, 2000
(Pan troglodytes)	Tube task	X			Hopkins, 1995a
(Pan troglodytes)	Tube task	X			Hopkins, Stoinski, Lukas, Ross & Wesley, 2003
Gorila (Gorilla gorilla)	Tube task	X			Hopkins, Stoinski, Lukas, Ross & Wesley, 2003
(Gorilla gorilla)	Apanhar plantas (sentado) Apanhar plantas (bípede)			X	Parnell, 2001
Bonobo (Pan paniscus)	Apanhar alimento (quadrúpede) Apanhar alimento (bípede)	X		X	Hopkins, Bennett, Bales, Lee & Ward, 1993
(Pan paniscus)	Posturas progressivamente mais complexas para a obtenção de alimento		X		De Vleeschouwer, Voan Elsacker & Verheyen, 1995
Orangotango (Pongo pygmaeus)	Tube task		X		Hopkins, Stoinski, Lukas, Ross & Wesley, 2003
(Pongo pygmaeus)	Coçar-se Manipulação da face		X		Rogers & Kaplan, 1996
Babuíno (Papio papio)	Tempo de reação ao acertar alvo com uso de joystick		X*		Vauclair & Fagot, 1993
Macaco vervet (Cercopithecus aethiops)	Apanhar alimento Alimentar-se			X	Harrison & Byrne, 2000

(continua...)

Tabela 1 (continuação)

Espécie	Tipo de Tarefa	Preferência ao nível populacional			Referência
		D	E	Ñ	
Rhesus (Macaca mulatta)	Apanhar alimento (quadrúpede)		X		Westergaard, Kuhn & Suomi, 1998
	Apanhar alimento (bípede)	X			
Rhesus (Macaca mulatta)	Tube task	X			Westergaard & Suomi, 1996
Macaco-prego (Cebus apella)	Tube task			X	
Macaco-de-cauda-de-leão (Macaca silenus)	Uso de instrumentos		X		Westergaard, 1991
Macaco-prego (Cebus apella)	Uso de instrumentos		X		
Macaco-prego (Cebus apella)	Apanhar alimento e tube task (quadrúpede)			X	Spinozzi, Castorina & Truppa, 1998
	Apanhar alimento e tube task (bípede)	X			
Macaco-prego (Cebus apella)	Procurar alimento na folhagem Apanhar alimento			X	Fragaszy & Mitchell, 1990
Bugio (Alouatta fusca clamitans)	Procura, coleta e condução de alimento à boca		X		Dias, Purin & Hirano, 1998
Macaco-aranha (Ateles geoffroyi)	Uso do rabo preênsil			X	Laska, 1998
Mico-leão (Leontopithecus chrysomelas) (Leontopithecus chrysopygus)	Apanhar alimento (quadrúpede)	X			Diego, Ades & Carneiro, 1998
	Apanhar alimento (bípede)			X	
Mico-de-cheiro (Saimiri sciureus)	Apanhar alimento (quadrúpede)			X	Roney & King, 1993
Sagui-de-tufo-branco (Saguinus oedipus)	Apanhar alimento (bípede)		X*		
Sagui-de-tufo-branco (Saguinus oedipus)	Apanhar alimento (simples)	X			King, 1995
	Procedimentos experimentais de apanhar alimento (complexos)			X	
Sagui (Callithrix jacchus)	Apanhar alimento			X	Hook & Rogers, 2000

(continua...)

Tabela 1 (continuação)

Espécie	Tipo de Tarefa	Preferência ao nível populacional			Referência
		D	E	Ñ	
Sagui (<i>Callithrix jacchus</i>) (<i>Callithrix penicillata</i>)	Atividades espontâneas (auto-catação, auto-coçar, pegar e comer alimento e segurar-se na grade)			X	Silva, 1997; Schitz & Guerra, 1997
	Atividades induzidas (pegar alimento de um recipiente de vidro e de uma plataforma de madeira, "pescar" larvas de tenébrio misturadas com ração)		X		
Muriqui (<i>Brachyteles arachnoides</i>)	Apanhar alimento (estudo naturalístico)	X			Talebi-Gomes, 1999
Small-Eared Bushbaby (<i>Otolemur garnettii</i>)	Apanhar alimento (fêmea)	X			Milliken, Stafford, Dodson, Pinger & Ward, 1991
	Apanhar alimento (macho)		X		
Ring-Tailed Lemur (<i>Lemur catta</i>)	Segurar alimento (evento e duração) Manipulação do alimento (mão-boca)		X*		Milliken, Forsythe & Ward, 1989
Ring-Tailed Lemur (<i>Lemur catta</i>)	Tempo para apanhar alimento (bimanual)		X		Bennett, Ward, Milliken & Stafford, 1995
Rufted Lemur (<i>Varecia variegata variegata</i>)	Apanhar alimento (simples)			X	Forsythe, Milliken, Safford & Ward, 1988
	Apanhar alimento com alteração de postura		X		
Lêmures (<i>Lemur spp.</i>)	Apanhar alimento		X		Ward, Milliken, Dodson, Stafford & Wallace, 1990

* Tendência não significativa.

Qual a explicação para as diferenças entre os estudos?

Alguns fatores parecem estar relacionados aos diferentes resultados encontrados nas pesquisas envolvendo preferência lateral. Segundo alguns autores, a natureza da tarefa poderia ser um fator que influenciaria no padrão de lateralidade encontrado nos estudos com primatas (Ades, 2002; Hopkins, Washburn, Berke & Williams, 1992; Fagot & Vauclair, 1991). Como afirmam Hopkins e Pearson (2000), a especialização manual é manifestada principalmente nas condições em que a tarefa é complexa e nova para o indivíduo. No entanto, a medida mais utilizada nas pesquisas sobre preferências manuais em

primatas não humanos tem sido a habilidade dos animais em apanhar alimentos. Esta tarefa é muito simples, desenvolvendo-se precocemente na infância. Comparativamente, Harris e Carlson (1988) demonstraram que somente 58% dos humanos destros utilizam a mão direita numa atividade simples como pegar uma bola (citado em Fagot & Vauclair, 1991). Estes dados sugerem que, apesar de bastante utilizadas em pesquisas, tarefas simples não são apropriadas como medida da preferência manual.

Como alternativa ao uso de tarefas simples, as diversas pesquisas, que apontam a filogênese como aspecto determinante têm utilizado de tarefas de coordenação bimanual no estudo da lateralidade primata (Tabela 1 - Hopkins, Stoinski, Lukas, Ross

& Wesley, 2003; Hopkins & Pearson, 2000; Hopkins, 1999; Hopkins, 1995a). Ao que se parece, este tipo de tarefa diminuiria a influência de fatores situacionais e refletiria melhor uma possível especialização hemisférica expressada pela preferência manual. Essa técnica facilitaria também a comparação com a lateralidade humana, já que a maioria das atividades em que se verificam comportamentos lateralizados em humanos são bimanuais, como a escrita ou a manipulação de objetos.

Em termos gerais, um animal lateralizado apresenta uma performance aprimorada em tarefas e um tempo de reação menor que um animal não-especializado, resultando em uma vantagem ao indivíduo (Rogers, 2000). De fato, tem sido levantada a hipótese de que a lateralização cerebral foi um resultado evolutivo frente a tarefas complexas através de uma alta especialização neuronal. Como afirma Roth (2003), o fato da especialização ser ao nível populacional implicaria uma possibilidade de desvantagem para o indivíduo apresentar comportamentos assimétricos, diferentes da maioria da população.

Considerações finais

O objetivo desse estudo foi explorar as questões envolvendo o caráter filogenético da lateralidade. Como demonstrado, a preferência manual acontece em diversas espécies de vertebrados, o que aponta para uma base filogenética de especialização cortical como um dos principais determinantes para o desenvolvimento da lateralidade. Ressalta-se também que as metodologias utilizadas para a verificação da preferência manual podem enviesar os resultados. Como uma possível solução aos problemas metodológicos, destaca-se o uso de tarefas de coordenação bimanual, como o *tube task* em pesquisas com primatas não humanos. Por fim, como salientado por Hopkins, Phillips, Bania, Calcutt, Gardner, Russell, Schaeffer, Lonsdorf, Ross e Schapiro (2011), a compreensão da lateralidade deve ser vista considerando questões ecológicas importantes a cada espécie analisada, pois apesar desse *continuum* entre as espécies de primatas superiores, no qual se incluem os seres humanos, observa-se que para cada grupo em particular há questões adaptativas de postura e locomoção que colaboram para a explicação da lateralidade na espécie.

Referências

- Ades, C. (2002, julho). *A lateralidade em primatas neotropicais: um exercício de psicologia comparativa*. Conferência apresentada no III Congresso Iberoamericano de Psicologia. Bogotá, Colômbia. Recuperado de: <<http://www.abacolombia.org.co/boletines/analisis/septiembre2002.htm>> Acesso em: 25/02/2005.
- Bard, K. A.; Hopkins, W. D. & Fort, C. L. (1990). Lateral bias in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 104(4), 309-321.
- Bennett, A. J., Ward, J. P., Milliken, G. W., & Stafford, D. K. (1995). Analysis of lateralized components of feeding behavior in the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(1), 27-33.
- Byrne, R. A., Kuba, M. & Gruebel, U. (2002). Lateral asymmetry of eye use in *Octopus vulgaris*. *Animal Behaviour*, 64, 461-468.
- Clapham, P. J., Leimkuhler, E., Gray, B. K. & Mattila, D. K. (1995). Do humpback whales exhibit lateralized behaviour? *Animal Behaviour*, 50, 73-82.
- Corballis, M. C. (1989). Laterality and human evolution. *Psychological Review*, 96(3), 492-505.
- Corballis, M. C. (1997). The genetics and evolution of handedness. *Psychological Review*, 104(4), 714-727.
- Cyranoski, D. (2002). Chimpanzee genome: almost human. *Nature*, 418, 910-912.
- De Vleeschouwer, K., Voan Elsacker, L. & Verheyen, R. F. (1995). Effect of posture on hand preferences during experimental food reaching in bonobos (*Pan paniscus*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(2), 203-207.
- Defontaine, J. (1981). *Manual de reeducacion psicomotriz: tercer año*. Barcelona: Editorial Médica e Técnica.
- Dias, B. P., Purin, S. & Hirano, Z. M. B. (1998). Lateralidade no comportamento alimentar de *Alouatta fusca clamatans* (primata, cebidae). In Sociedade Brasileira de Etologia (Org.), *Anais do XVI Encontro Anual de Etologia* (p. 119). São José do Rio Preto: SBET.
- Diego, V. H., Ades, C. & Carneiro, G. (1998). Preferências manuais em micos-leões (*Leontopithecus chrysomelas* e *Leontopithecus chrysopygus*) no cativeiro: efeito da tarefa. In Sociedade Brasileira de Etologia (Org.), *Anais do XVI Encontro Anual de Etologia* (p. 177). São José do Rio Preto: SBET.

- Fagot, J. & Vauclair, J. (1991). Manual laterality in non-human primates: a distinction between handedness and manual specialization. *Psychological Bulletin*, 109(1), 76-89.
- Fonseca, V. (1998). *Aprender a aprender: a educabilidade cognitiva*. Porto Alegre: Artes Médicas.
- Forsythe, C., Milliken, G. W., Sattford, D. K. & Ward, J. P. (1988). Posturally related variations in the hand preferences of the ruffed lemur (*Varecia variegata variegata*). *Journal of Comparative Psychology*, 102(3), 248-250.
- Fragaszy, D. M. & Mitchell, S. R. (1990). Hand preference and performance on unimanual and bimanual tasks in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 104(3), 275-282.
- Franklin, W. E. & Lima, S. L. (2001). Laterality in avian vigilance: do sparrows have a favourite eye? *Animal Behaviour*, 62, 879-885.
- Harrison, K. E. & Byrne, R. W. (2000). Hand preference in unimanual and bimanual feeding by wild vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Journal of Comparative Psychology*, 110(4), 406-411.
- Hook, M. A. & Rogers, L. J. (2000). Development of hand preferences in marmosets (*Callithrix jacchus*) and effects of aging. *Journal of Comparative Psychology*, 114(3), 263-271.
- Hopkins, W. D. (1995a). Hand preferences for a coordinated bimanual task in 110 chimpanzees (*Pan troglodytes*): cross-sectional analysis. *Journal of Comparative Psychology*, 109(3), 291-297.
- Hopkins, W. D. (1995b). Hand preferences for simple reaching in juvenile chimpanzees (*Pan troglodytes*): continuity in development. *Developmental Psychology*, 31(4), 619-625.
- Hopkins, W. D. (1999). Heritability of hand preference in chimpanzees (*Pan troglodytes*): evidence from a partial interspecies cross-fostering study. *Journal of Comparative Psychology*, 113(3), 307-313.
- Hopkins, W. D., Bennett, A. J., Bales, S. L., Lee, J. & Ward, J. P. (1993). Behavioral laterality in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(4), 403-410.
- Hopkins, W. D., Cantalupo, C., Wesley, M. J., Hostetter, A. B. & Pilcher, D. L. (2002). Grip morphology and hand use in chimpanzees (*Pan troglodytes*): evidence of a left hemisphere specialization in motor skill. *Journal of Experimental Psychology: General*, 131(3), 412-423.
- Hopkins, W. D. & Leavens, D. A. (1998). Hand use and gestural communication in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 112(1), 95-99.
- Hopkins, W. D., Marino, L., Rilling, J. K. & MacGregor, L. A. (1998). Planum temporale asymmetries in great apes as revealed by magnetic resonance imaging (MRI). *Neuroreport*, 9(12), 2913-2918.
- Hopkins, W. D. & Pearson, K. (2000). Chimpanzee (*Pan troglodytes*) handedness: variability across multiple measures of hand use. *Journal of Comparative Psychology*, 114(2), 126-135.
- Hopkins, W. D. & Pilcher, D. L. (2001). Neuroanatomical Localization of the Motor Hand Area With Magnetic Resonance Imaging: The Left Hemisphere Is Larger in Great Apes. *Behavioral Neuroscience*, 115(5), 1159-1164.
- Hopkins, W. D., Stoinski, T. S., Lukas, K. E., Ross, S. R. & Wesley, M. J. (2003). Comparative assessment of handedness for a coordinated bimanual task in chimpanzees (*Pan troglodytes*), gorillas (*Gorilla gorilla*), and orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 117(3), 302-308.
- Hopkins, W. D., Washburn, D. A., Berke, L. & Williams, M. (1992). Behavioral asymmetries of psychomotor performance in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): a dissociation between hand preference and skill. *Journal of Comparative Psychology*, 106(4), 392-397.
- Hopkins, W. D., Phillips, K. A., Bania, A., Calcutt, S. E., Gardner, M., Russell, J., Schaeffer, J., Lonsdorf, E. V., Ross, S. R., Schapiro, S. J. (2011) Hand preferences for coordinated bimanual actions in 777 great apes: implications for the evolution of handedness in hominins. *Journal of Human Evolution* 60 (5), 605-611.
- King, J. E. (1995). Laterality in hand preferences and reaching accuracy of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(1), 34-41.
- Laska, M. (1998). Laterality in the use of the prehensile tail in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Cortex*, 34, 123-130.

- Leakey, R. (1997). *A origem da espécie humana*. Rio de Janeiro: Rocco.
- Li, L., Preuss, T.M., Rilling, J.K., Hopkins, W.D., Glasser, M.F., Kumar, B., Nana, R., Zhang, X. & Hu, X. (2010). Chimpanzee (*Pan troglodytes*) precentral corticospinal system asymmetry and handedness: a diffusion magnetic resonance imaging study. *PLoS One* 5 (9), e12886.
- McManus, I.C. & Bryden, M.P. (1992) Handedness of parents and sex progeny: failure to replicate the results of James (1986). *Journal of Theoretical Biology* 159, 439-442.
- MacNeilage, P. F., Studdert-Kennedy, M. G. & Lindblom, B. (1987). Primate handedness reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences*, 10, 247-303.
- Meguerditchian, A, Gardner, M.J., Schapiro, S.J. & Hopkins, W.D. (2012). The sound of one-hand clapping: handedness and perisylvian neural correlates of a communicative gesture in chimpanzees. *Proceeding, Biological Sciences*, 2, 1959-1966.
- Milliken, G. W., Forsythe, C. & Ward, J. P. (1989). Multiple measures of hand-use lateralization in the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *Journal of Comparative Psychology*, 103(3), 262-268.
- Milliken, G. W., Stafford, D. K., Dodson, D. L., Pinger, C. D. & Ward J. P. (1991). Analysis of feeding lateralization in the small-eared bushbaby (*Otolemur garnettii*): a comparison with the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *Journal of Comparative Psychology*, 105(3), 274-285.
- Pamplona Morais, A. M. (1992). *Distúrbios da Aprendizagem: uma abordagem psicopedagógica*. São Paulo: EDICON.
- Parnell, R. J. (2001). Hand preference for food processing in wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Journal of Comparative Psychology*, 115(4), 365-375.
- Pepper, J. W. (1996). *The behavioral ecology of the Glossy Black-Cockatoo *Calyptorhynchus lathami halma-turinus** (cap. 7). Tese de Doutorado, University of Michigan. Ann Arbor, MI.
- Robins, A., Lippolis, G., Bisazza, A., Vallortigara, G. & Rogers, L. J. (1998). Lateralized agonistic responses and hindlimb use in toads. *Animal Behaviour*, 56, 875-881.
- Rogers, L. J. & Kaplan, G. (1996). Hand preferences and other lateral biases in rehabilitated orangutans, *Pongo pygmaeus pygmaeus*. *Animal Behaviour*, 51, 13-25.
- Rogers, L. J. (1980). Lateralization in the avian brain. *Bird Behavior*, 2, 1-12.
- Rogers, L. J. (2000). Evolution of hemispheric specialization: advantages and disadvantages. *Brain and Language*, 73, 36-253.
- Roney, L. S. & King, J. E. (1993). Postural effects on manual reaching laterality in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) and cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(4), 380-385.
- Roth, E. D. (2003). 'Handedness' in snakes? Lateralization of coiling behaviour in a cottonmouth, *Agkistrodon piscivorus leucostoma*, population. *Animal Behaviour*, 66, 337-341.
- Schitz, C. H. S. & Guerra, R. F. (1997). Habilidade manual de duas espécies de calitriquídeos (*Callithrix jacchus* e *C. penicillata*) em testes comportamentais e atividades espontâneas. *Anais do VII Congresso Brasileiro de Primatologia e V Reunião Latino-Americana de Primatologia* (p. 159). João Pessoa.
- Silva, C. H. (1997). *Estudo da habilidade e preferência manual em Callithrix jacchus (Erxleben, 1777) e C. penicillata (Erxleben, 1777) em cativeiro*. Dissertação de Mestrado não publicada. Curso de Pós-Graduação em Biociências (Zoologia), Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS.
- Spinuzzi, G., Castorina, M. G. & Truppa, V. (1998). Hand preferences in unimanual and coordinated-bimanual tasks by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 112(2), 183-191.
- Springer, S.P., Deutsch, G. (1998). *Cérebro esquerdo, cérebro direito*. São Paulo: Summus.
- Talebi-Gomes, M. (1999). *Preferência manual de muriquis (Brachyteles arachnoides - Atelidae: Primates, E. Geoffroy, 1806) durante a coleta de alimento: um estudo narualístico*. Dissertação de Mestrado não publicada. Curso de Pós-Graduação em Psicologia Experimental, Universidade de São Paulo. São Paulo, SP.
- Vauclair, J. & Fagot, J. (1993). Manual and hemispheric specialization in the manipulation of a joystick by baboons (*Papio papio*). *Behavioral Neuroscience*, 107(1), 210-214.

- Ward, J. P., Milliken, G. W., Dodson, D. L., Stafford, D. K. & Wallace, M. (1990). Handedness as a function of sex and age in a large population of *Lemur*. *Journal of Comparative Psychology*, 104(2), 167-173.
- Warren, J.M. (1980). Handedness and laterality in humans and other animals. *Physiological Psychology*, 8, 351-359.
- Westergaard, G. C. & Suomi, S. J. (1996). Hand preference for a bimanual task in tufted capuchins (*Cebus apella*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, 110(4), 406-411.
- Westergaard, G. C. (1991). Hand preference in the use and manufacture of tools by tufted capuchin (*Cebus apella*) and lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) monkeys. *Journal of Comparative Psychology*, 105(2), 172-176.
- Westergaard, G. C., Kuhn, H. E. & Suomi, S. (1998). Bipedal posture and hand preference in humans and other primates. *Journal of Comparative Psychology*, 112(1), 55-64.
- Zhao, D. & Hopkins, W.D. (2012). Handedness in nature: First evidence on manual laterality on bimanual coordinated tube task in wild primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 148(1):36-44.