

# 几种代表性非人灵长类动物利手性的初步观察

杨长淇, 蒋曦瑶, 蒋能, 杨沙沙, 瞿昕怡, 成思怡, 刘志霄\*

吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南 吉首

收稿日期: 2022年4月22日; 录用日期: 2022年5月24日; 发布日期: 2022年5月31日

## 摘要

人类利手性的起源仍然是一个未解之谜, 系最新拟定的125个待解决的Science前沿问题之一。对于这一问题, 能否从非人灵长类动物的前肢行为中探寻答案? 本文以长沙生态动物园和广州动物园圈养的几种代表性的灵长类动物作为观察对象, 就其利手性进行比较研究, 结果表明: ① 灵长类动物的显著利手性与其和人类亲缘关系的远近没有直接联系; ② 在四肢行走的灵长类动物中, 虽然存在微弱的利手性右偏好, 但并没有群体显著性的利手性偏好, 种群内的个体皆为混合利手; ③ 白颊长臂猿(*Nomascus leucogenys*)存在特殊的利手性偏好, 其移动行为与非移动行为的利手性偏好相反, 这可能与其在树上荡行的习惯化行为有关。基于观察数据, 本文认为, 人类显著利手性偏好产生的时间可能早于人类从树上生活转移到地面生活的时间, 人类的远祖在树上生活时便像长臂猿那样产生了显著的利手性偏好, 人类的显著利手性偏好与直立行走可能存在密切的关系。

## 关键词

非人灵长类, 利手性, 前肢行为, 利手性起源, 白颊长臂猿, 动物园

# A Preliminary Investigation into Handedness of Several Typical Non-Human Primates

Changqi Yang, Xiyao Jiang, Neng Jiang, Shasha Yang, Xinyi Qu, Siyi Cheng, Zhixiao Liu\*

College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou Hunan

Received: Apr. 22<sup>nd</sup>, 2022; accepted: May 24<sup>th</sup>, 2022; published: May 31<sup>st</sup>, 2022

\*通讯作者。

文章引用: 杨长淇, 蒋曦瑶, 蒋能, 杨沙沙, 瞿昕怡, 成思怡, 刘志霄. 几种代表性非人灵长类动物利手性的初步观察[J]. 世界生态学, 2022, 11(2): 172-179. DOI: 10.12677/ije.2022.112022

## Abstract

The origin of human handedness remains an unsolved mystery, which is listed as one of the 125 newest frontier scientific issues in Science. Could the answer be found in the forelimb behaviors of non-human primates? In this paper, the handedness of several typical primates from Changsha Ecological Zoo and Guangzhou Zoo was investigated, and the main results were as follows: 1) Significant handedness in primates was not directly related to how close they were to humans. 2) Among the primates species that walked by arms and legs, there was no significant group handedness preference as well as all of individuals in this group were ambiguous handedness, although there existed a weak right-handedness preference. 3) There was a special handedness preference in White-cheeked Gibbon (*Nomascus leucogenys*), and its locomotive behaviors were opposite to non-locomotive behaviors in handedness preference, which might be related to its habituation of swinging in trees. Based on the observed data, we speculated that the emergence of significant handedness preference in Human might be earlier than the time when Human life were from tree to ground. The ancestors of Human developed significant handedness preference like gibbons when living in trees, and there might exist a close relationship between Human's upright walking and handedness preference.

## Keywords

Non-Human Primates, Handedness, Forelimb Behavior, Origin of Handedness, White-Cheeked Gibbon (*Nomascus leucogenys*), Zoo

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

利手性(Handedness)通常是指从一时间到另一时间,或从一任务到另一任务中始终使用同一只手的倾向。利手性是人类的特征之一,其在非人灵长类当中的进化值得深入地研究[1]。

在非人灵长类动物的研究中,Westergaard *et al.* [2]认为恒河猴(*Macaca mulatta*)等动物可能存在群体水平上的右利手。然而,除人类以外,并没有任何一种灵长类动物在群体水平上的利手性右偏好可以达到75%以上[3]。

目前,关于人类群体显著利手性右偏好的直接原因有两种主流观点:1)与人类大脑的不对称性发育有关,右利手与左大脑半球存在某些内在联系;2)主要由人类的社会环境因素所确定,就算是左利手,也会在当下的社会环境中被同化为右利手[1] [4] [5] [6]。

关于人类利手性起源则主要有三种假说:1)姿势起源假说,认为利手性偏好的产生主要是由于生活环境与生活习惯的改变,人类的双手对不同的行为产生了特定的分工[4] [7];2)操作分工假说,认为在任务较为简单时,并不会产生利手性偏好现象,但随着任务难度的增加,将主要由不对称发育大脑中较为优势的半球所控制的手进行操作,进而产生利手偏好现象[5];3)手势及语言的复杂趋向假说,认为手势和语言主要由大脑的左半球所控制,随着人类手势及语言的复杂化,左半球也趋于复杂化,从而产生右利手现象[8]。

尽管这些假说都有一定的依据,但都没有得到学术界的普遍认可,因此人类利手性的起源问题也入

选成为 Science 杂志最新发布的“全世界最前沿的 125 个科学问题”之一

(<https://www.science.org/content/resource/125-questions-exploration-and-discovery>)。

鉴于人类利手性起源问题的复杂性，我们认为须要从多方面进行综合性的研究，因此选择一些代表性的灵长类动物，观察和分析其利手现象及其规律可能有助于人类利手性起源问题的深入探究。

## 2. 研究方法

### 2.1. 研究地点及对象

选择长沙生态动物园与广州动物园作为研究地点。前者地处长沙市郊的暮云镇，毗邻芙蓉南路，周围有长株潭城际铁路线，交通较为便利。园内的地形主要是丘陵，总体地势为中间高，四周低，气候属于亚热带季风性湿润气候。圈养的灵长类动物都有室内与室外两个生活区域，当天气不适或者闭馆时，灵长类动物在室内活动，其余时间则在室外的生活区活动[9] [10]。在长沙生态动物园观察的对象有赤猴(*Erythrocebus patas*)、豚尾猴(*Macaca leonina*)、绿猴(*Chlorocebus sabaeus*)和黑帽悬猴(*Cebus apella*)。

后者位于广州市越秀区，东为十九军陵园，南为环市东路，西为云鹤路，北为先烈中路，总面积约为 42 hm<sup>2</sup>，绿化覆盖面积高达 37.3 hm<sup>2</sup>，地形主要为丘陵，气候为亚热带季风性气候，降水丰富，园内圈养的灵长类动物也都有室内与室外两个生活区域，其生活作息与长沙动物园的较为相似，但其室外供猴子运动的树木与假山较为丰富[11] [12]。在广州动物园观察的灵长类动物有豚尾猴(*Macaca leonina*)、长尾猴(*Cercopithecus ascanius*)、黑猩猩(*Pan troglodytes*)和白颊长臂猿(*Nomascus leucogenys*)。

### 2.2. 对主要行为类型的定义

参考相关文献[13] [14] [15] [16]将本研究中所涉及灵长类动物的行为类型定义如下：

移动行为(Locomotive behavior, LB)：指灵长类动物通过四肢的运动，从一个地方到达另一个地方的行为，包括在地面的行走与奔跑，在障碍物之间的飞跃，以及在障碍物之上的攀爬等。

摄食行为(Ingestive behavior, IB)：指灵长类动物通过双手采食植物(包括植物的根、茎、叶、花、果实等)，以及饮水、吮乳，或拾取游客投掷的食物等。

理毛行为(Grooming behavior, GB)：包括自我理毛和被理毛，前者是指个体自我梳理毛发，后者是指被另一个体梳理毛发或个体之间相互理毛。

携幼行为(Carring behavior, CB)：通常是指某一灵长类动物的个体将婴幼儿猴从一处携带至另一处的过程，在此过程中携带者通常会用一只手进行保护，以免婴幼儿猴从其身上掉落。

竞争行为(Agonistic behavior, AB)：指不同个体、家庭或群体之间为了争夺食物、配偶或确立自己在群体内的社会地位所发生的一系列攻击、屈服等行为。

其他行为(Miscellaneous behavior, MB)：是指除了上述行为以外的其他行为，包括玩耍行为、爬跨行为、自慰行为等。

### 2.3. 数据收集

对于体型较小，数量较多，活动范围较大，直接观察难度较大的灵长类动物，主要采取摄像法采集行为学数据。对于体型较大，数量较少，便于直接观察的灵长类动物则主要采取目标取样法采集数据。

区分研究对象时，如果目标个体全程处于记录画面当中，则根据其初始位置及位置变化进行个体跟踪识别，主要依据毛色、大小、面部特征、第二性征等进行个体识别和行为学数据的采集与统计分析，避免漏统与重复统计。

在数据统计时，对于一次利手记录的前提是：记录连续的同一种行为时，需要 5 秒以上的双手闲置

情形产生, 但是一个行为切换至另一个不同的行为时, 可以不用双手闲置 5 秒作为前提。

在没有特殊说明的情况下, 记录一种行为的前肢行为时, 仅记录第一次使用手的情况, 此行为后续用手的变化不纳入记录。

在移动行为中, 灵长类动物从静止到运动, 第一个接触新支撑物或新支撑点的手, 记为一个利手, 后续类似的运动行为前肢使用情况不纳入记录范围。在记录高处飞跃第一个接触支撑物的手为利手时, 记录前提为在飞跃前, 动物的双手都没有相应的支撑物。在白颊长臂猿的统计当中, 如果有单手在远处悬挂, 则记录为移动利手。

在摄食行为中, 动物用手直接将食物拾起并送入口中的过程, 直接记录该操作手为一个利手。在拾起食物并用手进行加工后送入口中的行为过程中, 将拾起手与送入口中的手分别记录一次利手。在掘食情况下, 记录拨弄障碍物并取食的前肢为掘食利手。

在理毛行为中, 未将自我理毛的行为纳入记录, 以避免统计身体部位导向的利手使用数据。在相互理毛中, 若是单手, 则记录相应的利手, 若是双手, 则记录相应的主操作手, 一次理毛行为仅记录一次利手。

在携幼行为中, 记录环抱怀中婴幼儿的手为相应的利手。

在竞争行为中, 记录第一次进攻所用的手为一次利手, 一次竞争行为仅记录一次利手。

## 2.4. 数据处理与分析

将上述行为学数据录入 Microsoft Excel 2019 工作表, 建立数据文件。之后按不同物种、不同行为进行利手性偏好分析。

在判定利手性偏好时, 采用主流的利手偏好指数 HI (Handedness Index), 以及利手偏好指数的绝对值 ABS-HI (Absolute value of HI) 对其利手性偏好及强度进行研究 [2] [16]。右手频次总和为 R, 左手频次总和为 L, 则  $HI = (R - L) / (R + L)$ , HI 的取值范围在 -1.00~1.00 之间, 可以根据 HI 的正负初步衡量个体的利手性偏好。

根据统计学等级分析原理, 当记录一个种群中左手或右手的用手频次占总用手频次的 70% 以上时, 认为该研究对象具有显著的利手性偏好现象 ( $P \leq 0.05$ ), 而小于 70% 时, 利手性偏好现象不显著 ( $P > 0.05$ ) [17]。因此当一个灵长类动物群体具有显著利手性偏好时, 其 HI 应大于 0.4 或者小于 -0.4, 而当 HI 值介于 -0.4~0.4 时, 该群体表现为混合利手现象。ABS-HI 作为 HI 的绝对值则可用以衡量利手性的偏好强度, 在统计分析时, 将群体的 ABS-HI 视为群体中每个个体的 ABS-HI 相加后除以其个体数而得到的平均值; 因此针对个体而言, 当 HI 介于 -0.4~0.4 之间时, 通常认为该个体即使有利手性偏好, 也是微弱的, 而当 HI 小于 -0.4 时为左利手, HI 大于 0.4 时为右利手。

根据灵长类基因组进化关系可知, 黑帽悬猴属于卷尾猴科, 在进化树上与人类的亲缘关系较远。赤猴、长尾猴、绿猴、豚尾猴同属于猴科, 与人类的亲缘关系较卷尾猴科近。黑猩猩属于人科, 与人类的亲缘关系最近 [18] [19] [20]。在对数据进行图表处理时, 依此亲缘关系予以排序。

## 3. 结果与分析

除了现场直接观察的所有数据外, 共拍摄有效视频 18 份, 累计时长 5 小时 50 分 10 秒。

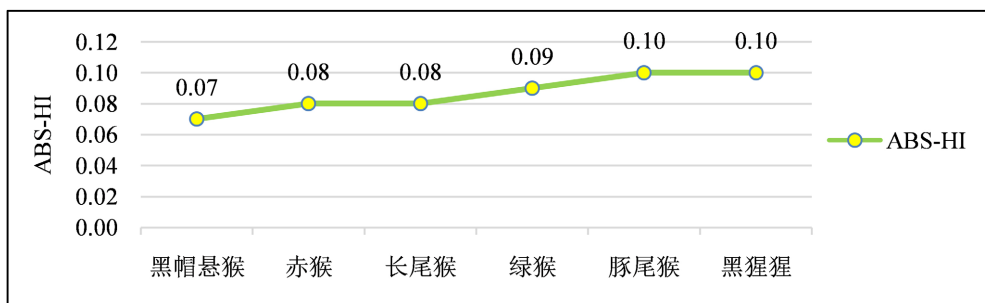
### 3.1. 四肢行走的灵长类动物的利手性

由表 1 可见, 无论其与人类的亲缘关系如何, 四肢行走的灵长类物种群体都没有显著的利手性偏好, 观察对象中的所有个体的 HI 均介于 -0.4~0.4 之间, 属于混合利手。不过, 特别值得注意的是, 所观察的这几个物种的群体 HI 皆大于或等于 0, 这意味着在群体水平上, 它们大都具有微弱的利手性右偏好现象。

**Table 1.** The handedness of several typical primate species that walk by arms and legs  
**表 1.** 几种代表性的四肢行走的灵长类动物的利手情况

物种	有效样本数	混合利手	左利手	右利手	HI	ABS-HI
黑帽悬猴	3	3	0	0	0.05	0.07
赤猴	5	5	0	0	0.00	0.08
长尾猴	6	6	0	0	0.05	0.08
绿猴	9	9	0	0	0.05	0.09
豚尾猴	29	29	0	0	0.02	0.10
黑猩猩	3	3	0	0	0.04	0.10

虽然四肢行走的灵长类物种在群体水平上没有显著的利手性偏好，但其利手性偏好强度在一定范围内随其与人类亲缘关系的亲近而缓慢增大(图 1)。



**Figure 1.** The handedness ABS-HI values of several typical primate species that walk by arms and legs  
**图 1.** 几种代表性的四肢行走的灵长类动物的利手性的 ABS-HI 值

### 3.2. 前肢荡行(或臂行)的灵长类动物的利手性

按照统计学等级分析原理，分析所观察的白颊长臂猿的利手性，虽然在其同四肢行走的灵长类动物那样，将移动行为与非移动行为结合在一起分析时，也没有发现显著的群体利手性偏好，但当将其移动行为与非移动行为分开来分析时，每一个体的移动行为和非移动行为都有很强的利手性偏好，其群体的 ABS-HI (移动行为)的平均值约为 0.40，而 ABS-HI (非移动行为)的平均值则高达 0.62 (表 2)。

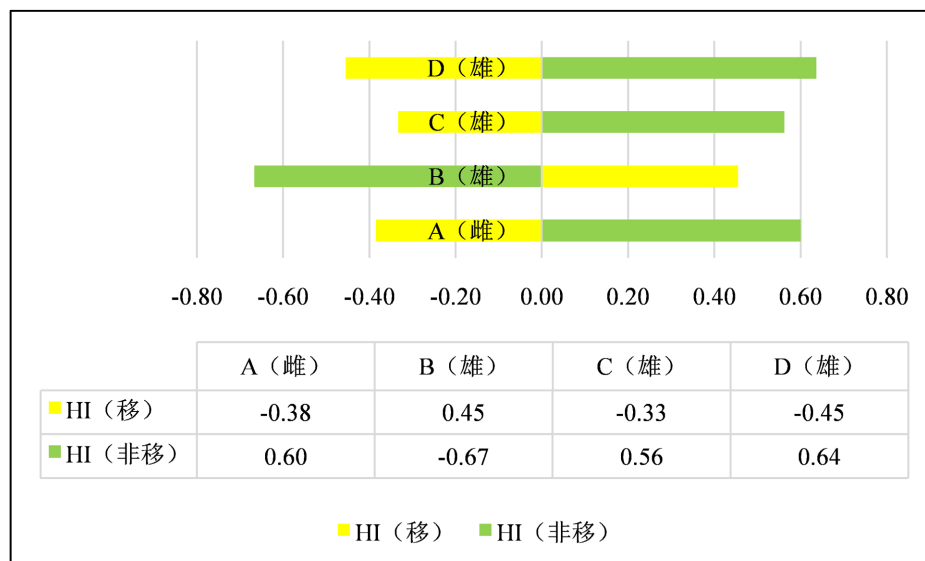
**Table 2.** The handedness of *Nomascus leucogenys*

**表 2.** 白颊长臂猿的利手性

对象	有效行为数	HI (移动行为)	HI (非移动行为)	ABS-HI (移动行为)	ABS-HI (非移动行为)
A (雌)	69	-0.38	0.60	0.38	0.60
B (雄)	69	0.45	-0.67	0.45	0.67
C (雄)	62	-0.33	0.56	0.33	0.56
D (雄)	66	-0.45	0.64	0.45	0.64
平均值	66.5	0.18	0.28	0.40	0.62

注：A、B、C、D 为样本中白颊长臂猿的编号。

白颊长臂猿移动行为的 HI 与非移动行为的 HI 呈现明显的非协同关系,在一定程度上呈现一种反向关系,并且白颊长臂猿群体移动行为与非移动行为的绝对值大都大于 0.4,同时对对象 A 和对象 C 中 ABS-HI 不大于 0.4 的数据进行卡方检测,对象 A 移动行为 ABS-HI 的  $X^2 = 0.001 (P > 0.9)$ ,对象 C 的 ABS-HI 的  $X^2 = 0.012 (P > 0.9)$ ,因此对象 A 与对象 C 中小于 0.4 的数值也符合对群体显著利手性偏好的预期,这意味着我们所观察的白颊长臂猿群体具有显著的利手性偏好现象(图 2)。



注: 移, 移动行为(Locomotive behavior); 非移, 非移动行为(Non locomotive behavior)。

**Figure 2.** The HI comparison of *Nomascus leucogenys* between locomotive and non-locomotive behaviors

**图 2.** 白颊长臂猿移动行为与非移动行为的 HI 值比较

## 4. 讨论

### 4.1. 灵长类动物的利手性偏好与其进化程度的关系

本研究发现,在除长臂猿科的非人灵长类动物中,并没有任何个体存在显著的利手性偏好,所观察的所有个体皆为混合利手,并且在群体水平上呈现微弱的利手性右偏好现象。

传统观点认为,黑猩猩与人类同属于人科,亲缘关系最近,其进化程度较其他非人灵长类动物高,应该同人类一样具有显著的利手性偏好(即右利手),但研究表明,黑猩猩与其他同为四肢行走的非人灵长类动物在利手性偏好方面的情况一样,均为混合利手,而长臂猿科的白颊长臂猿较黑猩猩与人类的亲缘关系更远,其进化程度也较黑猩猩低,但却具有显著的利手性偏好。因此,灵长类动物的利手性偏好与其进化程度及同人类的亲缘关系之间可能没有直接的相关关系。

### 4.2. 关于四肢行走的灵长类动物的利手性微弱右偏好问题

四肢行走的非人灵长类动物的利手性偏好强度与其同人类的亲缘关系呈现微弱的相关关系(图 1),这一现象可能与灵长类动物的左大脑半球比右大脑半球更为复杂有关。管理人类语言的原始部位在 800 万年前黑猩猩与人类的共同祖先中就已经转移到了大脑的左半球,并且在进化过程中左右大脑半球不对称分化,左大脑半球的结构与功能进一步复杂化[21][22],而右手是由左大脑半球所支配的,因此非人灵长类动物即使没有显著的利手性,也会因为左大脑半球较右大脑半球更为复杂,而呈现微弱的利手性右偏

好[23]。

### 4.3. 关于人类显著利手性(右利手)起源的问题

如表 2 和图 2 所示, 无论是移动行为还是非移动行为, 白颊长臂猿都有着显著的利手性偏好, 而白颊长臂猿也是本研究对象中, 唯一能够在地面上进行直立行走的非人灵长类动物。其在树上有着前肢荡行活动的习惯化行为, 即习惯于用某只手悬挂身体, 而将另一只手腾出用于取食或其他活动, 这可能是造成其移动行为与非移动行为之间存在显著利手性偏好差异的原因之一。

白颊长臂猿在地面活动时, 采取直立行走的方式进行移动, 前肢在地面上不用作移动, 而是用作平衡, 这可能是导致其前肢移动行为与非移动行为的利手性偏好情况相反的重要原因。因此, 白颊长臂猿与其他四肢行走的非人灵长类动物的移动行为与非移动行为的利手性问题应予以区别对待, 不宜混为一谈, 并且人类在控制显著利手性方面的基因与长臂猿的相似程度可能大于与黑猩猩的相似程度, 于是在今后的人类利手性分子遗传研究中, 可尝试将长臂猿作为重要参比对象。

基于对白颊长臂猿利手性偏好的观察, 本文提出以下推测: 人类利手性右偏好产生的时间可能早于人类远祖从树上到地面进行长期生活的时间; 人类远祖在树上进行长期生活时, 便存在着较为明显的利手性右偏好, 而人类从树上下降到地面长期生活之后, 逐渐以直立行走的方式移动身体, 同时解放了前肢(双手), 因此人类直立行走的姿势及习惯性动作可能与人类显著利手性右偏好有着紧密的关系。此外, 有研究表明, 人类的语言产生早于利手性偏好的产生[8], 就此我们还可认为, 人类远祖在营树栖生活之时, 便已产生了初步的语言, 之后在以万年为单位的进化历程中, 人类的祖先因为需要更多更好地合作及交流生活经验, 语言系统的内涵及作用不断丰富与强化, 经过长期的自然选择, 人类群体便呈现显著的利手性右偏好。

## 致 谢

感谢长沙生态动物园与广州动物园的工作人员在工作期间给予我们的支持与帮助。

## 基金项目

全国大学生创新创业训练项目(S202010531023)、湖南省大学生创新创业训练计划项目(湘教通[2020]131 号第 2983 项)、吉首大学本科生校级科研项目(JDBK2020033)。

## 参考文献

- [1] Reynolds, P.C. (1975) Handedness and the Evolution of the Primate Forelimb. *Neuropsychologia*, **13**, 499-500. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(75\)90073-1](https://doi.org/10.1016/0028-3932(75)90073-1)
- [2] Westergaard, G.C., Kuhn, H.E. and Suomi, S.J. (1998) Bipedal Posture and Hand Preference in Humans and Other Primates. *Journal of Comparative Psychology*, **112**, 55-64. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.112.1.55>
- [3] 李心天. 中国人的左右利手分布[J]. 心理学报, 1983(3): 268-276.
- [4] MacNeilage, P.F., Studdert-Kennedy, M.G. and Lindblom, B. (1987) Primate Handedness Reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences*, **10**, 247-263. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00047695>
- [5] Fagot, J. and Vauclair, J. (1991) Manual Laterality in Nonhuman Primates: A Distinction between Handedness and Manual Specialization. *Psychological Bulletin*, **109**, 76-89. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.109.1.76>
- [6] 张玉梅, 王拥军, 马锐华, 等. 利手与语言优势半球关系的临床研究[J]. 中国康复医学杂志, 1983, 20(4): 281-282.
- [7] Parr, L., Hopkins, D.W. and Waal, F.B. (1997) Haptic Discrimination in Capuchin Monkeys (*Cebus apella*): Evidence of Manual Specialization. *Neuropsychologia*, **35**, 143-152. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(96\)00056-5](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(96)00056-5)
- [8] Corballis, M.C. (2003) From Mouth to Hand: Gesture, Speech, and the Evolution of Right-Handedness. *The Behavioral and Brain Sciences*, **26**, 199-208. <https://doi.org/10.1017/S0140525X03000062>
- [9] 于斯惟. 野生动物园规划与设计初探[D]: [硕士学位论文]. 长沙: 中南林业科技大学, 2009.

- [10] 唐乐. 长沙生态动物园环境提质改造设计研究[D]: [硕士学位论文]. 长沙: 湖南农业大学. 2012.
- [11] 刘育文. 广州动物园生态完善建设规划思路与分析[J]. 广东园林, 2005, 31(5): 15-17.
- [12] 黄志宏, 王兴金, 何梓铭, 等. 环境丰容对单独圈养黑猩猩行为影响的研究[J]. 野生动物, 2007, 28(6): 19-22.
- [13] 田军东, 王振龙, 路纪琪, 等. 基于 PAE 编码系统的太行山猕猴行为谱[J]. 兽类学报, 2011, 31(2): 125-140.
- [14] 唐华兴, 周岐海, 黄中豪, 等. 喀斯特生境中猕猴的活动节律和时间分配[J]. 动物学杂志, 2011, 46(2): 32-38.
- [15] 黎大勇, 周岐海, 唐华兴, 等. 猕猴不同性别年龄组个体时间分配和姿态行为的差异分析[J]. 兽类学报, 2012, 32(1): 25-32.
- [16] 王嘉宝. 中国灵长类行为生态学文献分析及黑白仰鼻猴利手行为研究[D]: [硕士学位论文]. 西宁: 青海师范大学. 2015.
- [17] 饥怀林, 侯进怀, 朱东明, 等. 太行猕猴自由取食时利手现象的观察[J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 1990(4): 141-143.
- [18] Eisen, J.A. and Fraser, C.M. (2003) Hylogenomics: Intersection of Evolution and Genomics. *Science*, **300**, 1706-1707. <https://doi.org/10.1126/science.1086292>
- [19] Gomase, V. and Tagore, S. (2009) Phylogenomics: Evolution and Genomics Intersection. *International Journal of Bioinformatics Research and Applications*, **5**, 548-563. <https://doi.org/10.1504/IJBRA.2009.028682>
- [20] 廖承红, 宿兵. 灵长类比较基因组学的研究进展[J]. 动物学研究, 2012, 33(1): 108-118.
- [21] 马原野, 蔡景霞, 田云芬. 中国现生六种非人灵长类和树鼩大脑两半球不对称性的比较研究[J]. 人类学学报, 1992, 11(1): 60-68.
- [22] Gannon, P.J., Holloway, R.L., Broadfield, D.C., *et al.* (1998) Asymmetry of Chimpanzee Planum Temporale: Human-like Pattern of Wernicke's Brain Language Area Homolog. *Science*, **279**, 220-222. <https://doi.org/10.1126/science.279.5348.220>
- [23] Hopkins, W.D. (1999) On the Other Hand: Statistical Issues in the Assessment and Interpretation of Hand Preference Data in Nonhuman Primates. *International Journal of Primatology*, **20**, 851-866. <https://doi.org/10.1023/A:1020822401195>