

ous segments became female when it reached 29 chaetigerous segments, another, at the size of 30 chaetigerous segments, developed medium size oocytes which lasted 3–4 days and then disappeared, the animal having reached the size of 31 segments when it died. The other individuals always remained in the male phase for periods varying from two to four months, when they were used for different experiments.

The statistical analysis of the population and the cultivation of isolated individuals in uniform conditions thus indicate the existence of intrinsic differences in the sexual differentiation of various individuals of the population. We will see in a following note how these intrinsic differences can account for different reactions toward the same sex changing factors.

Although there is in the Naples *Ophryotrocha* a tendency toward protandry and toward reversal to female phase, some individuals remain always males, some females. They can be called *true or primary males and females* (BACCI¹). Some *Ophryotrocha* on the other hand become females at an old age, some at a medium, some at an early age. Sex conditions show the character of *continuous variation*. The author demonstrated similar facts in the Gastropod *Patella coerulea* and showed their close resemblance to phenomena previously observed in *Bonellia* and *Crepidula*, which must be considered *unbalanced hermaphrodites* (BACCI¹). It would be wrong to infer from statistical observations or physiological experiments alone the type of sex determination in an animal. Breeding experiments will be needed to test the validity or otherwise of the hypothesis put forward jointly by G. MONTALENTI and the writer, which attempts to explain the different expressions of sexuality of these animals as resulting from the segregation of multiple genes¹.

GUIDO BACCI

Zoological Station of Naples, October 2, 1950.

Zusammenfassung

Es wird mit statistischen und Zuchtmethoden bewiesen, daß bei *Ophryotrocha puerilis* in Neapel die meisten Individuen auf verschiedenen Altersstufen einen Geschlechtsumschlag zeigen, während einige Exemplare stets männlich oder stets weiblich bleiben (wahre oder primäre Männchen und Weibchen). Diese Geschlechtsformen bilden also eine ununterbrochene Variationsreihe, welche möglicherweise durch die Spaltung von multiplen Sexualgenen verursacht wird.

¹ G. BACCI, *Pubb. Staz. Zool. Napoli* 21, 183 (1947); *ibid.* 22, 1 (1949); *Arch. Zool. Ital.* 34, 49 (1949); *Exper.* 7, 31 (1951).

Handedness in Monkeys

In 1949, GRÜNTAL¹ published an interesting paper on the significance of a dominant hemisphere in man, in which he discusses the phenomenon of handedness. We find in this paper the remark that in apes and monkeys no preference for one hand is shown.

In 1876, FERRIER², a brilliant observer of detail, studying the function of the brain and using for his experiments monkeys, noticed and recorded in the case of a rhesus monkey that it, "was found to be, as a rule, left-handed, taking things offered to it preferably with the left hand".

¹ E. GRÜNTAL, *Dtsch. med. Wschr.* 74, 943 (1949).

² D. FERRIER, *The Function of the Brain* (Smith, Elder & Co., London, 1876).

No one seems to have paid any attention to this chance observation, and very few people to-day know whether or not apes and monkeys in common with man have a dominant hand.

However, this point interested FINCH¹ in America in 1941 and he investigated what he calls "handedness" in thirty chimpanzees by training them to pull a string and use other apparatus, and so obtain food. Each animal was given 800 trials and a careful record was kept of the hand used.

He found that of the 30 subjects 25 showed a marked preference for one or the other hand; 18 used the same hand, 9 the left and 9 the right, in over 90 % of the trials. Of the total number, those with the right or left hand dominant were almost equal.

Another fact which emerges from his experiment is that the degree of dominance varies from the 90 % mentioned, down to the 5 cases where no clear preference for either hand could be detected.

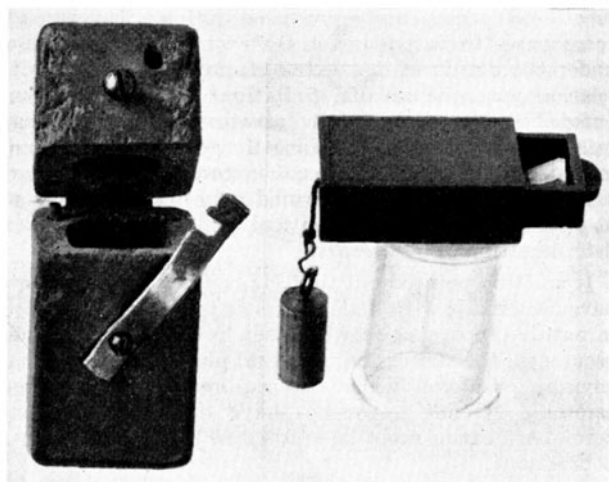


Fig. 1. – Problem box and match box drawer used in our tests.

Two years later YERKES², also studying chimpanzees, was able to confirm the findings of FINCH, obtaining similar results which are recorded in his book on these animals.

Chimpanzees are of course high in the evolutionary scale, being classified as apes, so the question of the "handedness" of those a little lower down (i.e. monkeys) now arises.

Like FERRIER, we have used monkeys in our studies of brain functions, (GLEES and COLE³), and we have observed that not only one genus, but all the three which we have used, have a dominant hand⁴. It is difficult if not impossible to detect this merely by observing the animal climbing about its cage and eating its food, nor is it a reliable guide to observe which hand is used to take offered food, except in the case of animals with a very complete dominance of one hand. If we are to say with certainty which hand is dominant in a particular animal, it is essential that it should be trained to perform skilled acts.

For this purpose we used two pieces of apparatus, our problem box and our match box drawer (fig. 1). To

¹ G. FINCH, *Science* 94, 117 (1941).

² R. M. YERKES, *Chimpanzees* (Yale Univ. Press, 1943).

³ P. GLEES and J. COLE, *Verh. dtsch. Zool. Mainz*, 198 (1949); *J. Neurophysiol.* 13, 137 (1950).

⁴ P. GLEES, J. COLE, E. G. T. LIDDELL, and C. G. PHILLIPS, *Arch. f. Psychiat. u. Zschr. Neurol.* 185, 675 (1950).

	<i>Macaca Mu'atta</i>	<i>Macaca Nemestrina</i>	<i>Erythrocebus Patas</i>	<i>Papio Streptitus</i>	Total
Right-handed	5	1	1	1	8
Left-handed	4	2	—	3	9
Total	9	3	1	4	—

open the latter, the animal must grip the protruding lip between the thumb and first finger, pull the drawer open and then it can obtain the bait from inside. In the case of the former, the catch has to be pulled to one side, the hinged lid bent back and the bait picked up. We consider that hand to be dominant which is used to pull open the drawer and to pull aside the catch (fig. 2).

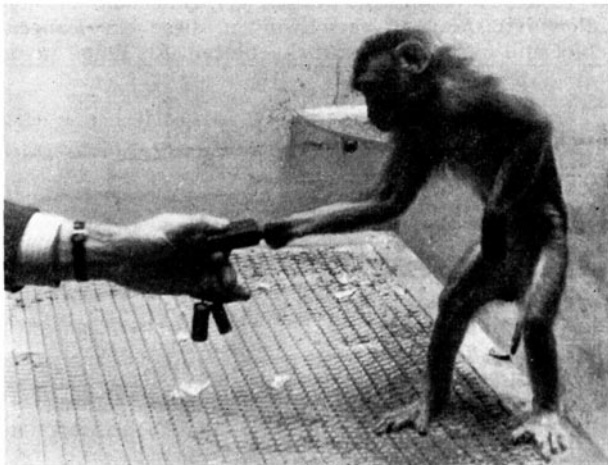


Fig. 2. — *Macaca mulatta* monkey with dominant right hand opening match box drawer (from GLEES and COLE, 1950).

In a monkey with a very dominant hand, that hand is used for *all* the movements necessary to obtain the bait and to convey it to the mouth; monkeys with less dominant hands use the more dominant to open the box and the drawer and the less to pick out the bait and convey it to the mouth.

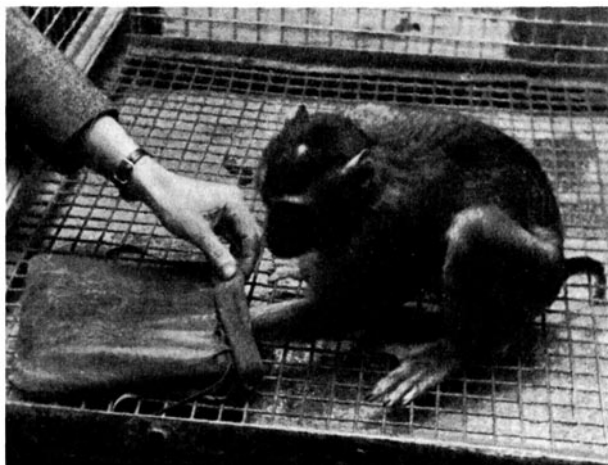


Fig. 3. — Left-handed *macaca nemestrina* discriminating between two objects in a leather bag by touch.

The opening of these boxes is a motor skill, but we find that the hand dominant for motor performance is also dominant for tactile discrimination.

If two objects of different shape, only one of which carries a reward, are placed in a leather bag, a monkey can be trained to insert a hand and arm into the bag and discriminate and pick out the rewarded object (fig. 3). The hand used for this highly skilled act is invariably the same as the one dominant in the performance of the motor tests of the boxes.

So far our experiments have involved four different types of monkey, two of which belong to the same genus, and our results may be expressed in the table.

These findings of ours in monkeys are in complete agreement with the work of FINCH and YERKES on chimpanzees, and we also agree that the degree of dominance in a hand varies in different animals.

These data would lead to the conclusion that apes and monkeys in their natural state, like primitive man, have the ability to use both hands, but that when, in the case of man, tools are used extensively and, in the case of apes and monkeys, training to skilled acts is given, a preference for one or the other hand becomes apparent.

No explanation of hand dominance is at present available so we would therefore like to suggest the following explanation.

While studying pyramidal degeneration after motor cortex lesions, we found that a varying number of fibres remain uncrossed. As a result, one half of the spinal cord receives a greater assemblage of fibres made up of crossed and uncrossed fibres than the other half. As far as we can see, the percentage of crossed fibres is a matter of chance. It may well be that in motor acts which demand great skill that hemisphere which gives rise to a comparatively large proportion of crossed fibres has a slight advantage over the other.

It is also possible that the variability in the number of decussating sensory fibres which reach one hemisphere through the thalamus is an additional cause of the dominance of one hemisphere.

In the present state of our knowledge this seems to us to be the only hypothesis which offers a reasonable explanation of the dominance of one hemisphere.

In the subhuman primates the dominance of the left or right hand is about equal, while in man the use of the right hand is usual. It is further suggested that the preference for the right hand in man may be linked with the development of a motor speech centre (GRÜNTAL) usually in the left hemisphere, close to the hand region of the motor cortex.

J. COLE and P. GLEES

Department of Physiology University of Oxford,
January 1, 1951.

Zusammenfassung

GRÜNTAL diskutiert die Bedeutung einer dominanten Hemisphäre für die Bevorzugung einer Hand (kontralateral). Er sprach die Vermutung aus, daß Rhesusaffen noch Ambidexter sind; erst bei den höheren Affen treten Unterschiede im Gebrauch einer Hand auf.

In unseren Studien über die motorische Rinde der niederen Affen (GLEES und COLE, GLEES, COLE, LIDDELL und PHILLIPS) konnten wir jedoch die Dominanz einer Hand deutlich feststellen. Die Bevorzugung einer

Hand tritt nur dann zutage, wenn das Tier bestimmte motorische und sensorische Geschicklichkeitsakte verrichten muß. Rechts- oder Linkshändigkeit scheint ziemlich gleichmäßig vertreten zu sein. Erklärungsmöglichkeiten der Bevorzugung einer Hand liegen in der variablen Anzahl von Pyramidenfasern, die kreuzend in das Rückenmark absteigen, oder in der wechselnden Zahl der kreuzenden, aufsteigenden, sensorischen Fasern, wodurch eine Hemisphäre begünstigt wird.

Über die Fixierung von hochmolekularen Kohlehydraten in der Lunge¹

Wenn Stoffe wie Hämoglobin, Peptone, Gelatine, Thymonukleinsäuren, Fibrinogen, Heparin usw. einem Tier intravenös injiziert werden, tritt nach kurzer Zeit im peripheren Blut eine Leukopenie ein. Auch die Injektion von Bakterienaufschwemmungen (Coli), ab-

wurde die früher beschriebene *Radiozirkulographie*¹ verwendet.

Wird radioaktives Natriumjodid (2,5 mC in 0,5 ml Wasser) in die rechte Armvene injiziert, kann über dem Herzen die dort lokalisierte Strahlungsintensität als typische zweigipflige Herzkurve registriert werden (Abb. 1). Der erste Gipfel (*R*) entspricht der Durchströmung des rechten Herzens mit dem markierten Blut, der darauf folgende Linksgipfel (*L*) derjenigen des linken Herzens. Die Extremitätenkurven zeigen ebenfalls einen Anstieg, sobald das radioaktive Blut dorthin gelangt (*AB* und *BB*). Die Interpretation der Radiozirkulogramme wurde an Hand von über 500 Versuchen im Detail bereits früher gegeben¹.

Die Radiozirkulogramme mit Jodstärke und Jodglykogen zeigten in 20 Fällen das folgende Bild (Abb. 2). Die Strömung der markierten Kohlehydrate kann durch das rechte Herz verfolgt werden (*R*). Innerhalb der normalen Kreislaufzeit verschwinden diese im Lungengebiet und werden dort zurückgehalten. Als Folge davon

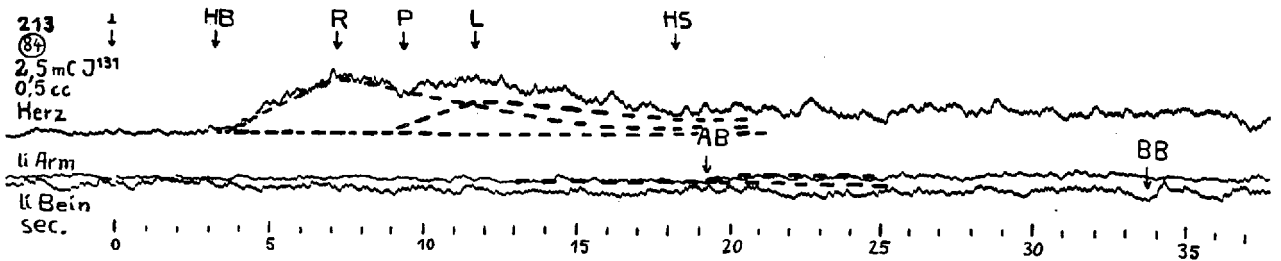


Abb. 1. Radiozirkulogramm nach Injektion von NaJ^{131} -Lösung. Ordinate: Strahlungsintensität über Herz, linkem Arm und linkem Bein. Abszisse: Zeit in Sekunden. *I*: Injektion, *HB*: Beginn der Herzaktivität, *R*: Rechtsgipfel, *P*: Beginn des Linksgipfels, *L*: Linksgipfel, *HS*: Schluß der Herzaktivität, *AB*: Beginn der Aktivität über dem Arm, *BB*: Beginn über dem Bein.

sterbenden oder toten Leukozyten, Metallkolloiden und Tusche kann eine solche bewirken. STAUB, BUCHER, MEZEY und GOLANDAS² haben die Leukopenie nach Glykogen, Stärke und Gummi arabicum am Kaninchen nachgewiesen. Bei der Durchströmung isolierter Kaninchenlungen am Starlingschen Herz-Lungen-Präparat und durch Versuche an eviszerierten Tieren haben diese gezeigt, daß die Granulozyten in der Lunge zurückgehalten werden, auch wenn die Lunge nicht erstdurchströmtes Kapillargebiet ist. Nach einiger Zeit gibt die Lunge die retinierten Leukozyten wieder in das zirkulierende Blut ab. Von STAUB wurde die Theorie entwickelt, daß die leukopenische Reaktion immer dann auftritt, wenn «körperfremde» Makromoleküle plötzlich in relativ großer Menge in den Kreislauf gelangen. Es können die von den Leukozyten adsorbierten oder phagozytierten Makromoleküle größere Aggregate bilden oder eine Versteifung der Plasmastruktur der Granulozyten zur Folge haben. Der Nachweis, daß sofort nach der Injektion in den Leukozyten Glykogen angereichert wird, gelang jedoch nie. Die Leukopenie hängt von der Größe der Glykogenmoleküle ab. Es muß daher angenommen werden, daß die Makromoleküle im Kapillarnetz der Lunge hängenbleiben und den Durchtritt der größeren Blutzellen (Granulozyten) verhindern.

Mit Hilfe der Bindung von radioaktivem Jod^{131} an die hochpolymeren Kohlehydrate Stärke und Glykogen können wir an Versuchspersonen direkt zeigen, daß die markierten Makromoleküle im Lungengebiet zurückgehalten werden. Für den Nachweis der Strahlung

tritt über dem linken Herzen keine Steigerung der Aktivität ein. Die Herzkurve bleibt eingipflig (Rechtsgipfel), der Linksgipfel fehlt. Auch in die Extremitäten gelangt dementsprechend kein Jod, und die zugehörigen Aktivitätskurven lassen nur den Nulleffekt erkennen.

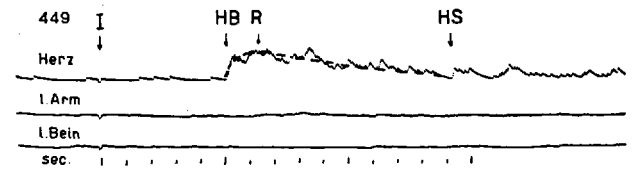


Abb. 2. Radiozirkulogramm nach Injektion von Jod^{131} -Stärke. *I*: Injektion, *HB*: Beginn der Herzaktivität, *R*: Rechtsgipfel, *HS*: Schluß der Herzaktivität.

Vereinzelt, besonders nach Injektion von Jodglykogen, ist ein zweiter Herzgipfel (*L*) und ein Ansteigen der Extremitätenaktivität angedeutet. Anscheinend wird nicht die gesamte Menge bei der ersten Durchströmung in der Lunge zurückgehalten. Ein kleiner Teil passiert das Filter und gelangt in den großen Kreislauf. Nach Injektion von Jodstärke scheint dies viel seltener vorzukommen. Der Grund dafür liegt in der andersartigen Bindung des Jodes an verschiedene Kohlehydrate. Das weitverzweigte Glykogenmolekül ist nur imstande, Jod adsorptiv, mit geringer Bindungskraft, an seine Seitenketten anzulagern. Stärke setzt sich aus der in geraden Ketten aufgebauten Amylose und dem ebenfalls verzweigten Amylopektin zusammen. Das lange Amylosemolekül scheint

¹ Arbeit auf den 60. Geburtstag von Herrn Prof. H. STAUB.

² H. STAUB, K. BUCHER, K. MEZEY und G. GOLANDAS, Klin. Wschr. 17, 1501, 1555 (1938); Arch. exper. Path. u. Pharmac. 101, 587 (1939); 194, 506 (1940); Schweiz. Med. Wschr. 73, 59 (1943).

¹ P. Waser und W. Hunzinger, Exper. 6, 109 (1950); Helv. physiol. acta 7, C62 (1949); Cardiologia 15, 19 (1949); Schweiz. Med. Wschr. 81, 216 (1951).