

**Universidade de Brasília**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal**

**DESCRIÇÃO ANATOMICA DOS MÚSCULOS DA MÃO DO MACACO PREGO  
(*Cebus libidinosus*, Rylands *et al.*, 2000) E SUA RELAÇÃO COM A  
HABILIDADE MANUAL DESTES PRIMATAS.**

**Mário de Souza Lima e Silva**

**Brasília**

**2008**

**Universidade de Brasília**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal**

**DESCRIÇÃO ANATOMICA DOS MÚSCULOS DA MÃO DO MACACO PREGO  
(*Cebus libidinosus*, Rylands et al., 2000) E SUA RELAÇÃO COM A  
HABILIDADE MANUAL DESTES PRIMATAS.**

Orientado:

**Mário de Souza Lima e Silva**

Orientador:

**Pro. Dr. Carlos Alberto Bezerra Tomaz**

**Dissertação apresentada ao Instituto de  
Ciências Biológicas da Universidade de  
Brasília como parte dos requisitos para a  
obtenção do título de Mestre em Biologia  
Animal.**

**Brasília**

2008

Dissertação de Mestrado

Mário de Souza Lima e Silva

**DESCRIÇÃO ANATOMICA DOS MÚSCULOS DA MÃO DO MACACO PREGO  
(*Cebus libidinosus*, Rylands et al., 2000) E SUA RELAÇÃO COM A  
HABILIDADE MANUAL DESTES PRIMATAS.**

**Comissão Examinadora:**

*Prof. Dr. Carlos Alberto Bezerra Tomaz*

*Presidente/Orientador*

*Prof. Dr. Euphly Jalles Filho*

*Membro Titular Externo*

*Prof. Dr. Antônio Sebben*

*Membro Titular Interno*

Brasília, \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de 2008.

“Não viva para que sua presença seja notada,  
mas para que a sua falta seja sentida...”

(Bob Marley)

## **AGRADECIMENTOS**

**Agradeço primeiramente a toda energia superior que existe e nos faz sentir protegidos e acolhidos. Pelas pessoas que me ajudaram durante o mestrado, em especial ao Professor Orientador Dr. Carlos Alberto Bezerra Tomaz pela confiança, Prof. Dr. Carlos Rosembergue Luiz quem me iniciou na vida científica, ao aluno de mestrado e amigo Jarbas Pereira de Paula e a família Guimarães de Paula que me acolheu em Brasília.**

**Agradeço a minha família pelo apoio e certeza de que independente do que acontecer são as únicas pessoas com quem posso realmente contar.**

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS.....</b>	<b>V</b>
<b>SUMÁRIO.....</b>	<b>VI</b>
<b>LISTA DE FIGURAS.....</b>	<b>IX</b>
<b>LISTA DE TABELAS.....</b>	<b>X</b>
<b>LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS.....</b>	<b>XII</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>XIII</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>XIV</b>
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1. <i>Cebus libidinosus</i> .....	2
1.2. Habilidades manuais de <i>Cebus libidinosus</i> .....	5
1.2.1. Locomoção.....	5
1.2.2. Uso de ferramentas.....	6
1.2.3. Morfologia da mão.....	9
2. JUSTIFICATIVA.....	12
3. OBJETIVOS.....	14
3.1. Gerais.....	15
3.2. Específicos.....	15
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	16

4.1	Animais para dissecação das mãos.....	17
4.2	Procedimentos da dissecação.....	18
4.3	Estudo dos aspectos comportamentais.....	18
5.	RESULTADOS.....	19
5.1	Músculos da região central da mão.....	20
5.1.1	Músculo palmar curto.....	20
5.1.2	Músculos contraentes.....	22
5.1.3	Músculos lumbricais.....	23
5.1.4	Músculos interósseos palmares.....	25
5.1.5	Músculos interósseos dorsais.....	26
5.2	Músculos hipotênares.....	28
5.2.1	Músculo abductor do dedo mínimo.....	28
5.2.2	Músculo flexor curto do dedo mínimo.....	30
5.2.3	Músculo oponente do dedo mínimo.....	30
5.3	Músculos tênares.....	31
5.3.1	Músculo abductor curto do polegar.....	31
5.3.2	Músculo flexor curto do polegar.....	33

5.3.3 Músculo oponente do polegar.....	33
5.3.4 Músculo adutor do polegar.....	34
6. DISCUSSÃO.....	36
7. CONCLUSÃO.....	44
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	46

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Músculo palmar curto de <i>Cebus libidinosus</i> .....	21
Figura 2 – Músculos contraentes de <i>Cebus libidinosus</i> .....	23
Figura 3 – Músculos lumbricais de <i>Cebus libidinosus</i> .....	24
Figura 4 – Músculos interósseos palmares.....	26
Figura 5 – Músculos interósseos dorsais.....	28
Figura 6 – Músculos abductor do dedo mínimo, flexor curto do dedo mínimo, adutor do polegar e oponente do dedo mínimo.....	29
Figura 7 – Músculos abductor curto do polegar, flexor curto do polegar e oponente do polegar.....	32

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Músculo palmar curto da mão de <i>Cebus</i>	
<i>libidinosus</i> .....	21
Tabela 2. Músculos contraentes de <i>Cebus</i>	
<i>libidinosus</i> .....	22
Tabela 3. Músculos lumbricais de <i>Cebus</i>	
<i>libidinosus</i> .....	24
Tabela 4. Músculo interósseo palmar de <i>Cebus</i>	
<i>libidinosus</i> .....	25
Tabela 5. Músculos interósseos dorsais de <i>Cebus</i>	
<i>libidinosus</i> .....	27
Tabela 6. Músculo abdutor do dedo mínimo de <i>Cebus</i>	
<i>libidinosus</i> .....	29
Tabela 7. Músculo flexor curto do dedo mínimo de <i>Cebus</i>	
<i>libidinosus</i> .....	30
Tabela 8. Músculo oponente do dedo mínimo de <i>Cebus</i>	
<i>libidinosus</i> .....	31
Tabela 9. Músculo abdutor curto do polegar de <i>Cebus</i>	
<i>libidinosus</i> .....	32
Tabela 10. Músculo flexor curto do polegar de <i>Cebus</i>	
<i>libidinosus</i> .....	33

Tabela 11. Músculo oponente do polegar de *Cebus*

*libidinosus*.....34

Tabela 12. Músculo adutor do polegar de *Cebus*

*libidinosus*.....35

## LISTA DE ABREVEATURAS E SIGLAS

C.	<i>Cebus</i>
C.l.	<i>Cebus libidinosus</i>
m.	Músculo
mm.	Músculos
IBAMA	(Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis)
(UFU)	Universidade Federal de Uberlândia
MG	Minas Gerais
COBEA	Colégio Brasileiro de Experimentação Animal
UFG	Universidade Federal e Goiás
UnB	Universidade de Brasília
NECOP	Núcleo de estudos do comportamento de primatas
S	Simia

## RESUMO

*Cebus libidinosus* é uma espécie de primata com alta capacidade cognitiva e de grande habilidade motora. Estes animais demonstram elevada capacidade manual para usar ferramentas durante o forrageio e deslocamento. O uso de ferramentas é considerado fundamental no processo evolucionário da humanidade. O *Cebus libidinosus* é capaz de segurar objetos como rochas e usá-las como ferramenta para abrir cocos, varas para destravar o alimento de uma tubulação ou para extrair o melão através dos orifícios de uma caixa. As habilidades manuais dos grandes primatas têm sido usadas por muito tempo como um modelo da evolução e no estudo da construção de ferramentas pelos hominídeos. Neste sentido, as habilidades no uso das ferramentas e os aspectos cognitivos do *Cebus* justificam sua inserção em estudos comportamentais comparativos com a espécie humana. O objetivo deste trabalho foi comparar dados dos músculos da mão do chimpanzé (*Pan troglodytes*), do babuíno (*Papio papio*), e dos seres humanos (*Homo sapiens*) obtidos da literatura, com os dados por nós obtidos do *Cebus libidinosus* e discuti-los em relação à habilidade manual do *Cebus*. Em nosso estudo no *Cebus*, os músculos ténares e hipoténares assim como os músculos contraentes apresentaram similaridades com chimpanzés. Os músculos contraentes estão igualmente presentes nos babuínos e chimpanzés, mas não nos seres humanos. A ausência dos músculos contraentes em humanos não impede habilidades manuais sofisticadas visto que houve uma preferência evolucionária às habilidades motoras finas que vão além de agarrar. Conseqüentemente, as similaridades entre os músculos da mão no chimpanzé e no *Cebus* indicam que estes primatas apresentam características manuais comuns que suportam o uso de ferramentas. Isto é corroborado por dados anatômicos observados nos músculos da mão, principalmente nos polegares durante a oponência lateralizada destes animais.

**Palavras chave:** Primatas, *Cebus libidinosus*, músculos da mão, uso de ferramentas.

## ABSTRACT

*Cebus libidinosus* is a species of primate with high cognitive capacity and great motor ability. These animals demonstrate high manual capacity of tools use during foraging and locomotion. The use of tools is considered basic in the evolutionary process of the humanity. The *Cebus libidinosus* is capable to hold objects as rocks and to use them as tool to open coconuts, poles to unlock the food of a tubing or to extract the molasses through the orifices of a box. The manual abilities of the great primates have been used for long time as a model of the evolution and in the study of the construction of tools for the hominídeos. In this direction, the abilities in tools use and the cognitive aspects of *Cebus* justify its insertion in comparative manning studies with the species human being. Therefore, the objective of this work was to compare the hand muscles of the chimpanzee (*Pan troglodythes*), the baboon (*Papio papio*), and the human (*Homo sapiens*) from the literature with the data obtained in our dissection study of the *Cebus libidinosus* and discuss them in relation to the manual ability of the *Cebus*. In our study the *Cebus* muscles ténars and hipoténars as well as the contracting muscles presented similarities with chimpanzees. The contracting muscles are equally gifts in the baboons and chimpanzees, but not in the human. The absence of the contracting muscles in human does not hinder sophisticated manual abilities since it had a evolutionary preference to fine motor abilities that go beyond grasping. Consequently, the similarities between the hand muscles of chimpanzees and *Cebus* indicate that these primates present common manual anatomical characteristics that support the use of tools. This is corroborated by observed anatomical data in the muscles of the hand, mainly in the thumbs during the “laterality opponet” of these animals.

**Key-Words:** Primates, *Cebus libidinosus*, hand muscles , tool use.

## **1. INTRODUÇÃO**

## 1.1. Características gerais dos *Cebus libidinosus*.

Os antropóides são formados por duas classes, os Catarrhini (macacos do Velho Mundo, como por exemplo, *Pan troglodytes* e *Macaca mulata*) e Platyrrhini (macacos do Novo Mundo, como por exemplo, os *Cebus*). Diversos estudos embriológicos, anatômicos e genéticos auxiliam na classificação filogenética dos primatas, que, dos antropóides, é a mais contestada na literatura da evolução dos primatas (Richard *et al.* 1997).

O *Cebus libidinosus* é um primata neotropical de fácil reprodução em cativeiro; e de vasta distribuição no continente sul-americano, encontrado nas regiões que vão da Colômbia à Venezuela, do nordeste ao sudeste do Brasil, passando do bioma cerrado até a caatinga; está presente na maioria dos estados brasileiros e no norte da Argentina (Cabrera, 1957 e Lopes, 2004). Os *Cebus libidinosus* são animais robustos, de porte médio, com peso aproximado de 3 Kg para adulto, com um tufo de pelos eretos semelhantes a um topete e são conhecidos popularmente como macaco-prego devido ao formato de sua glândula peniana (Silva e Ferreira, 2002). Rylands *et al.* (2000) explicam que a aparência da genitália externa pode gerar confusão, porque o clitóris é desenvolvido e assemelha-se ao pênis. O status taxonômico dos *Cebus libidinosus* é incerto, devido à sua vasta distribuição e às várias modificações morfológicas; é importante realizar estudos adicionais que possam auxiliar em sua classificação, como os das características do crânio e da coloração dos *Cebus libidinosus* que foram comparadas nos estudos de Silva *et al.* (2006). Essas pesquisas mostraram variações entre as populações dos *Cebus* dependendo da região em que vivem. Alguns autores trabalharam e classificaram os *Cebus* com base na análise cladística de caracteres morfológicos e fósseis (Rosenberg, 1990). A maioria das espécies de primatas descritas por Linnaeus (1766) pertence às classes Platyrrhini e Catarrhini, e foi por ele incluída no gênero *Simia*. Posteriormente, no gênero *Simia* foi suprimido pela Comissão Internacional

de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1922). Segundo Melville e Smith (1987), "o nome *Simia* foi suprimido sob pleno poder para o propósito do princípio de prioridade, mas não para aqueles da homonímia". Entre as várias espécies descritas por Linnaeus (1766) no gênero *Simia* estavam *S. seniculus* e *S. belzebul* que, supridas, passaram a pertencer necessariamente a outro gênero.

Erxleben (1777) criou o gênero *Cebus* e este, assim como *Simia*, incluía uma série de espécies muito diferentes da que atualmente pertencem a gêneros distintos. Foram elas (em ordem de citação pelo autor): *Cebus belzebul* (= *Alouatta belzebul*), *C. seniculus* (= *Alouatta seniculus*), *C. capucinus* (Linnaeus, 1758), *C. apella* (Linnaeus, 1758), *C. trepidus* (Linnaeus, 1766) (sinônimo de *C. apella*), *C. fatuellus* (Linnaeus, 1766) e *C. sciureus* (Linnaeus, 1758) (= *Saimiri sciureus*). Erxleben (1777) não designou espécie-tipo para *Cebus*, o que foi feito subsequente por Elliot (1913), indicando *Cebus capuchin* como tal. Para evitar um agrupamento de tantos indivíduos dentro de uma mesma espécie, buscou-se desenvolver e classificar o gênero *Cebus* no qual uma grande variação de espécies estava incluída. Rylands *et al.* (2000) classificam o macaco-prego como *Cebus libidinosus* assim caracterizado por manter relação sexual mesmo fora de período reprodutivo, estes mecanismos buscaram diminuir a dificuldade de se classificarem esses animais e evitar a geração de subespécies.

Os *Cebus* apresentam cauda semi-preênsil curta, que o auxilia no deslocamento arbóreo e sustentação do corpo quando em posição bípede (Napier e Napier, 1967). São animais que passam a maior parte do tempo no estrato médio das árvores em ambientes florestais, descendo ao solo para forragear (Napier e Napier, 1967; Walker, 1964 apud Santini, 1983). Esse hábito de locomoção pode ser confirmado por estudos anatômicos de Aversi-Ferreira *et al.* (2007), baseados em dados anatômicos da irrigação e musculatura do ombro e braço dos *Cebus libidinosus*. Carvalho-Barros (2003) e Areia (1995) consideram os macacos-prego ótimos animais para o uso em pesquisas, que tem crescido muito, em razão do seu pequeno porte e do fácil manuseio, acrescentando ainda a

semelhança anatômica com humanos e seu alto índice de encefalização, o que provavelmente favorece sua cognição. Os primatas mais comumente utilizados para experimentos biomédicos são os *Rhesus* e os Babuínos (*Papio papio*). (Szabuniewicz *et al.*, 1971). Watanabe (1982) ainda reforça o fato de o macaco-prego ser muito utilizado em experimentos, gerando uma maior necessidade para os pesquisadores de conhecer bem sua anatomia. Além disso, os *habitats* onde estes espécimes se localizam, vêm sendo progressivamente destruídos (Santini, 1983 e Auricchio, 1995) o que implica uma preocupação maior em se conhecerem esses animais para que possam ser preservados.

Tomasello (1999) destacou esses motivos como os estudos comparativos sobre cognição; cujos objetivos são: documentar habilidades cognitivas segundo sua evolução e funcionamento; identificar as funções para as quais as habilidades cognitivas particulares evoluíram; e situar a cognição de determinadas espécies, incluindo a humana, no contexto evolutivo, sendo forte a relação com questões como mecanismos da ontogênese da cognição (desenvolvimento de habilidades cognitivas no indivíduo).

As últimas descobertas sobre o gênero *Cebus*, principalmente as anatômicas e as neurológicas, demonstram uma maior necessidade de se relacionarem os resultados com o desenvolvimento filogenético dos primatas. Os aspectos comportamentais, como a tolerância em relação a outros indivíduos do grupo, característica acentuada em macacos-prego (Izawa, 1980), são um importante facilitador da aprendizagem social onde, possivelmente, acontece por observação. Além da presença do estímulo (*stimulus enhancement*) que auxiliam na classificação destes animais. O grau de tolerância entre os indivíduos envolvidos, ao influenciar as distâncias inter-individuais, estabelece limites para o grau de detalhe em que a observação do comportamento do modelo é possível e, conseqüentemente, determinar quais aspectos do comportamento podem ser efetivamente aprendidos por observação (Coussi-Korbel e Fragaszy, 1995).

Estudos da morfologia dos primatas não-humanos acrescentam informações que auxiliam em análises etológicas e evolutivas (Waal, 2005; Pereira-de-Paula *et al.* 2006). Esses estudos vêm contribuir com a anatomia comparativa entre os primatas humanos e os não-humanos, descrevendo anatomicamente a mão dos *Cebus libidinosus* e comparando com a descrição da mão de humanos. São importantes, também, alguns dados da literatura que relatam essas estruturas em outros primatas não-humanos, como chimpanzé (*Pan troglodytes*) e o bugio (*Alouatta seniculus*).

## **1.2 Habilidades manuais dos primatas.**

### 1.2.1 Locomoção

Os *Cebus libidinosus* utilizam intensamente os membros torácicos como meio de deslocamento entre as árvores (Aversi-Ferreira *et al.*, 2005a), o que exige uma maior força no fechar das mãos para mantê-los pendurados durante longo período. Definido como aperto palmar, em humanos, por Moore e Dalley (2001), refere-se aos movimentos enérgicos dos dedos atuando contra a palma; os dedos são colocados em torno de um objeto, galho, por exemplo, com pressão oposta ao polegar. Este movimento envolve os músculos flexores longos para os dedos, músculos intrínsecos na palma e os extensores do pulso, que são auxiliados pelo músculo dorso-olécrano descrito em Aversi-Ferreira *et al.* (2005a); este não é considerado um movimento de precisão dos dedos.

Além de as mãos serem fundamentais para seu deslocamento, estes primatas, durante o forrageamento, usam as mãos de forma habilidosa e eficiente, para relacionar alimento e objetos, definindo, assim, um comportamento conhecido como uso de ferramentas.

### 1.2.2 Uso de Ferramentas.

O uso de ferramentas por primatas como chimpanzés tem recebido grande atenção entre os primatologistas que entendem que a compreensão do uso de ferramentas ajudará no estudo da origem evolucionária dos homínídeos (Byrne, 2000). A definição de uso de ferramentas ocorre pelo emprego de um objeto livre no ambiente para alterar com maior eficiência a forma, posição ou condição de outro objeto, quando um indivíduo carrega a ferramenta antes do uso ou durante ele, e é responsável pela orientação apropriada e eficaz da ferramenta (Beck, 1980). O uso de uma pedra para abrir cocos e colocando-a em uma superfície sólida, é considerada a forma mais complexa do uso de ferramentas por qualquer espécie não humana observada rotineiramente na natureza, porque envolve a produção de duas relações espaciais, em ordem (entre o coco e o batente, e entre a ferramenta e o coco) (Fragaszy *et al.* 2004; Matsuzawa, 2001). Os chimpanzés mostraram o uso da ferramenta e a construção inteligente de ferramentas em muitos ambientes, no selvagem e em cativeiro (Boesch-Ackerman e Boesch, 1993; Boesch e Boesch, 1990; Gen e Sugiyama, 1995; Humle e Matsuzawa, 2002; Inoue-Nakamura, e Matsuzawa, 1997; Limongelli *et al.* 1995; McGrew, 1992; Morimura, 2003; Tomasello *et al.* 1987). Observações feitas nos chimpanzés, em Senegal, os quais constroem e usam como lança ferramentas para caçar em arbustos pequenos foram relatados (Pruetz e Bertolani, 2007). Chimpanzés não selvagens são altamente competentes em usar uma grande variedade de ferramentas e apresentam claramente a capacidade de reconhecer o significado das características exigidas para que uma ferramenta particular funcione efetivamente (Boesch, 1995; Celli *et al.* 2003; Hirata e Morimura, 2000; Kitahara-Frisch e Norikoshi, 1982; Limongelli *et al.* 1995; Morimura, 2003).

Observações e análises de animais em cativeiro, liberdade e semi-liberdade mostram que o uso de ferramentas é realizado com maior eficiência quanto maior for a interferência do ser humano no ensinamento e quanto maior for a disponibilidade de ferramentas no meio (Povinelli *et al.* 2000; Tocheri *et al.* 2008).

Os macacos-prego usam várias estruturas como ferramentas, incluindo as varas utilizadas como sonda para extrair o xarope dos recipientes e das pedras, e como martelos para abrir objetos mais duros (Westergaard e Frigaszy, 1987; Anderson, 1990). Os macacos-prego exibem muitas habilidades relacionadas à manipulação desses objetos; elas foram associadas por Köhler (1927) com a representação mental nos macacos, incluindo a seleção apropriada das ferramentas da disposição de objetos, do uso dos conjuntos de ferramentas, da recuperação das ferramentas de um local visualmente separado do local do uso da modificação das ferramentas antes de seu uso, e da combinação das ferramentas. Os *Cebus* possuem representativa inteligência, que, provavelmente, interfere no entendimento dos aspectos causais de suas ações de utilização de ferramentas (Visalberghi e Trinca, 1989; Visalberghi e Limongelli, 1994; Visalberghi et al. 1995), apesar de alguns estudos sobre a memória dos *Cebus* terem sido realizados por Tomaz e Conde (1999), Tavares e Tomaz (2002), poucos testes para verificar esta inteligência e entendimento foram feitos nestes animais. A habilidade de executar movimentos altamente individualizados dos dedos depende do número e extensão das conexões dos neurônios corticais motor e inervação das mãos (Kuypers, 1981; Lemon, 1993; Muir and Lemon, 1983; Shinoda et al., 1981). Dados em *Cebus* mostram um denso substrato de neurônios motores córtico-espinhais relacionado com seus dedos (Bortoff e Strick, 1993). Além disso, nesta espécie, a distribuição dessas terminações córtico-espinhais é similar na extensão àquelas observadas nos seres humanos (*Homo sapiens*) e nos chimpanzés. Provavelmente fatores do substrato neural controlam movimentos da mão dos *Cebus* e representam um fator básico para explicar sua destreza manual. Westergaard *et al.* (1998) sugerem que estudos devem reavaliar a opinião de outros autores que mostram que os *Cebus* executam com menos eficiência tarefas de cognição do que outros macacos.

*Cebus libidinosus* é um animal considerado generalista em termos alimentares; utiliza instrumentos com grande destreza para adquirir a polpa (endocarpo) de alguns cocos e usa gravetos para alcançar insetos em suas

pequenas tocas (Brown e Colillas, 1983). O uso de ferramentas, antes relatado somente para macacos do Velho Mundo ou pongídeos, é mostrado em macaco-prego em condições de semi-liberdade e na natureza. Ottony e Mannu (2001); Frigaszy *et al.* (2004) e Moura e Lee (2004).

Waga *et al.* (2006) observam em seu artigo sobre o uso espontâneo de ferramentas pelos *Cebus libidinosus* que as variedades ecológicas têm papel fundamental para este tipo de comportamento, como o fato de a presença de artefatos para encaixe e de pedras apropriadas ser uma condição essencial, pois sem estes o uso da ferramenta seria extremamente improvável, enquanto um aumento em sua disponibilidade oferece maior probabilidade do uso da ferramenta. Visalbeghi *et al.* (2005) defendem ainda que este comportamento pode ser alternado dependendo do ambiente, pois a terestrialidade acontecerá de acordo com a oportunidade, ou a necessidade, de se descer ao solo, onde ocorre a manipulação de ferramentas. O uso de ferramentas assim como brinquedos e caixa de forrageamento em macaco-prego cativos vem sendo testado para a melhoria do ambiente de cativeiro, seguindo recomendações éticas sobre animais para experimentação, visando à saúde física e psicológica destes animais (Boinski *et al.* 1999; Ottony e Mannu, 2001). Para animais em semi-liberdade ou na natureza, o uso de ferramentas tem-se mostrado fundamental na obtenção de alguns tipos de alimentos em ambientes que permitem seu uso; tem-se mostrado também, dependente de algumas influências como o grau de terestrialidade, do forrageamento extrativo e da interação complexa destes fatores (Waga *et al.* 2006).

Essa alternativa de obtenção de alimento pode ser uma das várias formas de esses animais demonstrarem mais uma estratégia ecológica que é possibilitada e limitada pela mão.

### 1.2.3 Morfologia da mão.

A história da evolução da morfologia da mão dos hominídeos entre os primatas não-humanos e humanos é verificada por Tocheri *et al.* (2008), por meio de evidências fósseis e moleculares. Eles sugerem que estas modificações surgiram antes da intensificação do uso de ferramentas, há cerca de 2,5 milhões de anos, apesar de algumas modificações mais específicas, como as habilidades manuais semelhantes às dos humanos modernos, terem evidências há 1,5 milhões de anos. As mãos derivadas de seres humanos modernos e de “Neandertals” podem indicar um compromisso morfológico aos comportamentos manipulativos relacionados a ferramentas, além daquele observado em outros hominídeos, que inclui todas as espécies fósseis que são mais estreitamente relacionadas aos seres humanos modernos (Wood e Lonergan, 2008). Esse grupo selecionou características osteológicas e miológicas para que existisse uma evidência razoável e de confiança disponível de fontes comparativas e fósseis para direcionar onde e em que estruturas ocorreram as modificações nas mãos e, em paralelo, as alterações no comportamento.

Com dígitos ágeis projetados para a escalada, os primatas não-humanos também estenderam seus membros dianteiros para alcançar e para agarrar insetos, frutas e bagas. A destreza manual (com os avanços em áreas do córtex motor e pré-motor, áreas suplementares e de associação do neocórtex) conduziu ao uso das folhas, das varas, dos ossos, e das pedras como ferramentas, que são usadas durante o forrageamento. Os *Cebus* usam as mãos para manipular objetos e alimentos com relativa habilidade, além de retirar a casca das árvores com as mãos em busca de pequenos insetos. Forragear representa a mais comum ocasião para o uso de ferramentas (Boesch, 1995; Brewer e McGrew, 1990; Humle e Matsuzawa, 2002; Inoue-Nakamura e Matsuzawa, 1997; McGrew *et al.* 1997; Whiten *et al.* 2001).

Devido a esses fatores, o estudo das habilidades manuais desses animais está em grande evidência. Todos os primatas, de fato, podem agarrar um objeto e

o prender em parte ou completamente dentro de somente uma mão que tem característica preênsil, que é um dos principais traços distintivos da ordem de primatas de outras espécies de mamíferos (Napier, 1980). Segundo Moore e Dalley (2001), movimentos manuais usados para pegar e manipular determinados objetos são considerados movimentos muito complexos e envolve movimentos como o de oponência e pinça. De acordo com Napier (1980), características anatômicas que facilitem a habilidade humana de agarrar objetos de maneira precisa e movê-las com grande destreza incluem um polegar inteiramente opositor, de superfície larga dos coxins dos dedos, e polegar relativamente longo no que diz respeito ao indicador, o que permite contato de toda a superfície das almofadas entre estes dois dedos. O autor ainda explica que somente os seres humanos são capazes de aplicar apertos eficientes de precisão aos objetos. A comparação entre as mãos dos primatas humanos e não-humanos apresenta diferenças anatômicas significativas no que se refere à atividade preênsil; a relação da morfologia da mão e o grau de destreza manual de várias espécies são ainda desconhecidos.

De acordo com Auricchio (1995), a grande atenção voltada para os primatas se deve às suas semelhanças anatômicas, fisiológicas e etológicas com o ser humano, semelhanças estas que qualificam tais animais como modelos para testes de fármacos que posteriormente poderão ser aplicados em humanos. Apesar das diferenças entre primatas não-humanos e humanos, há semelhanças na estrutura corpórea, em relação à postura e à presença de cinco dedos em cada mão (Champneys, 1871).

Aversi-Ferreira *et al.* (2006a) reforçam a importância do conhecimento anatômico desses animais, não só para a preservação de espécies mas também para fornecer base concreta para futuros experimentos relacionados ao comportamento destes animais. O estudo da anatomia do corpo humano pode auxiliar os estudos anatômicos de outros primatas não-humanos. Todo estudo

anatômico presta relevantes informações básicas para as ciências morfológicas, antropológicas e biológicas.

O uso de dados anatômicos para se observar o comportamento vem sendo possível mediante trabalhos publicados enfocando a anatomia, pois essa área ainda é carente de dados para tais primatas (Aversi-Ferreira *et al.* 2007; Aversi-Ferreira *et al.* 2005a; Aversi-Ferreira *et al.* 2005b; Aversi-Ferreira *et al.* 2006a; Aversi-Ferreira *et al.* 2006b; Ferreira *et al.* 2005; Ferreira e Prada, 2001; Pereira-de-Paula *et al.* 2006; Carvalho-Barros *et al.* 2003). O método de dissecação é o mais direto para a observação das estruturas corpóreas, pois, de acordo com Kahle *et al.* (1988), as preparações anatômicas possibilitam a exposição dos músculos, sendo possível o acompanhamento de sua origem, direção e inserção. Experimentos envolvendo a habilidade manual dos primatas não-humanos vêm sendo relatados cada vez mais na literatura especializada. Comportamento e testes fisiológicos estão direcionados a atividade motora em relação ao uso das mãos e o potencial cognitivo pela observação desses animais a outros mais velhos no bando. Testes em macacos *rhesus* mostraram que a reação neuronal do córtex motor fornece informações precisas de movimentos manuais paramétricos (Dombrowski, 2001).

A dissecação da musculatura da mão desses animais permite verificar quais os músculos responsáveis por seus movimentos, suas prováveis limitações, e como é a distribuição destes músculos nas regiões ténar, hipoténar e central da mão. Esta base anatômica, associada aos comportamentos de habilidades manuais descritos na literatura e observações em campo do macaco-prego, auxiliará em futuros estudos sobre o uso de ferramentas, deslocamento e classificação desses primatas.

**2 JUSTIFICATIVA**

A maior justificativa para tais estudos se deve às poucas informações sobre a anatomia dos *Cebus libidinosus* na literatura científica, além dos importantes dados que aproximam o *Cebus*, macaco de médio porte do Novo Mundo, aos macacos de grande porte do Velho Mundo como os chimpanzés, considerados até o momento, como os mais inteligentes dos primatas não-humanos.

O grande número de pesquisas sobre a utilização de ferramentas por esses animais e seu grande uso em experimentos, tornam necessário maior entendimento sobre estes animais para uma condução correta durante seu uso. Os dados morfológicos são evidências utilizadas na classificação dos animais, seja pelas semelhanças ou pelas diferenças, e estudos desta natureza contribuem para uma classificação evolutiva baseada na anatomia comparativa.

### **3 OBJETIVOS**

28

### 3.1 Objetivos Gerais

O presente estudo tem por objetivo descrever a estrutura muscular da mão do *Cebus libidinosus* e comparar com a do ser humano (*Homo sapiens*), do chimpanzé (*Pan troglodytes*) e do babuíno (*Papio papio*).

### 3.2 Objetivos Específicos

- Dissecar, identificar e descrever os músculos da região central, tênar e hipotênar da mão de *Cebus libidinosus*.
- Discutir uma possível associação entre a estrutura anatômica da mão destes primatas e a habilidade manual no uso de ferramentas.

## **4 MATERIAIS E MÉTODOS**

Este trabalho foi desenvolvido em duas fases:

1 – Na primeira realizou-se a dissecação das mãos dos *Cebus libidinosus* em estudo para descrever sua estrutura muscular. Observaram-se origem, trajeto e inserção dos músculos, além da inervação e vascularização.

2 – Na segunda fase relacionou-se o aparato anatômico manual destes animais com a manipulação de ferramentas e outras habilidades manuais descritas na literatura.

#### A. Fase 1

#### **4.1 Animais para dissecação das mãos.**

No estudo foram utilizados 08 (oito) espécimes de *Cebus libidinosus*, adultos e sub-adultos, com divergências quanto a idade, cedidos pelo IBAMA (Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis), provenientes da cidade de Sete Lagoas, MG, e acondicionados no Laboratório de Anatomia Humana da Universidade Federal de Uberlândia (UFU).

Os espécimes sofreram a eutanásia e foram fixados seguindo as normas do Colégio Brasileiro de Experimentação Animal (COBEA) e normas anatômicas. Foram anestesiados com inalação de clorofórmio e, em seguida, sacrificados por perfusão intravenosa (veia femoral) de KETALAR 10 mg/ml, onde para animais de 3Kg a dose é de 0,2 ml. Depois de fixados foram mantidos ao Laboratório NECOP (Núcleo de Estudos do Comportamento de Primatas) da Universidade Federal de Goiás.

## **4.2 Procedimentos da dissecação**

Os animais foram tricotomizados com lâmina de barbear, fixados por perfusão do sistema venoso pela veia femoral, com uma solução aquosa de formol a 10% e glicerina a 5%. Após esse procedimento, os animais foram mergulhados em solução de formol a 10%, sendo conservados em cubas opacas com tampas e cheios de formol até a dissecação.

Utilizando técnicas anatômicas de dissecação e materiais apropriados para tal, como bisturi, tesouras ponta romba-fina e fina-fina e pinças anatômicas de 10 a 15 cm, foi feita a remoção das estruturas superficiais para evidenciar a musculatura da mão destes animais. Sempre que possível e, por analogia, os músculos dissecados receberam o mesmo nome daqueles descritos em humanos e em outros primatas já estudados, cujas referências bibliográficas foram consultadas. Quando não foi possível o paralelo, os nomes foram adequados de acordo com padrões e normas internacionais da Nomina Anatômica Humana. Verificaram-se a origem, o trajeto e a inserção dos grupos musculares da mão nas regiões ténares, hipoténares e porção central da mão.

### *B. Fase 2*

## **4.3 Estudo dos aspectos comportamentais.**

Foram consideradas as observações, não sistematizadas, feitas dos macacos-prego realizadas nas matas adjacentes ao campus Samambaia na UFG e o Centro de Primatologia da Universidade de Brasília, buscando confirmar os diversos tipos de movimentos da mão realizados durante o forrageamento destes animais. Outros dados encontrados na literatura sobre o comportamento manual desses primatas também foram considerados.

## **5. RESULTADOS**

## **Fase 1**

A dissecação da mão dos *C.l.* evidenciou a musculatura dos grupos musculares da mão permitindo a verificação individualizada de cada músculo, origem, trajeto e inserção. Também se observou a vascularização e a inervação de cada um destes músculos.

### **Músculos intrínsecos da mão**

Os músculos intrínsecos da mão podem ser subdivididos em três grupos: (1) músculos tênares, associados funcionalmente com o polegar; (2) músculos hipotênares, relacionados ao dedo mínimo e, (3) músculos ocupando a parte central e profunda da palma e dorso da mão (lumbricais, contraentes e interósseos). Finalmente, o músculo palmar curto, não incluído em nenhum dos grupos.

#### **5.1 Músculos da região central da mão:**

##### **5.1.1 Músculo palmar curto.**

Em posição antero-medial, este músculo está localizado na região subcutânea cobrindo parte dos ossos do carpo (especialmente o osso pisiforme, que no *Cebus* é muito proeminente) **Figua 1**. As fibras estão dispostas longitudinalmente à sua origem que ocorre no retináculo dos flexores e margem medial da aponeurose palmar e sua inserção é na pele da borda ulnar da palma, o músculo palmar curto é innervado pelo nervo ulnar e vascularizado pela artéria

ulnar. Ele recobre as origens dos músculos abductor curto e flexor curto do dedo mínimo.

O músculo palmar curto é superficial e pequeno, sua distribuição em 100% dos animais, 8 *Cebus*, como mostrado na **Tabela 1** e **Figura 1**. Na dissecação, este músculo é facilmente removido juntamente com a pele do coxim hipotênar, uma vez que está fortemente aderida a esta. Verificou-se invariavelmente que este é um músculo bastante desenvolvido e entremeado de tecido adiposo.

**Tabela 1:** Músculos da porção central da mão de *Cebus libidinosus*, músculo palmar curto

Porção Central	Origem	Inserção
Músculo palmar curto	Aponeurose palmar e retináculo dos flexores.	Borda ulnar da pele da palma



**Figura 1:** Antímero esquerdo de *Cebus libidinosus*, músculo palmar curto indicado pelo número 1. Bar=2cm

### 5.1.2 Músculos contraentes

Medialmente à aponeurose que separa este grupo do músculo adutor do polegar, observam-se geralmente dois músculos contraentes que se inserem nas falanges proximais dos dedos II, IV e V. O músculo contraente que se insere no dedo II está localizado abaixo do músculo adutor do polegar e, portanto não é visível imediatamente. A faixa aponeurótica central é a origem comum para os contraentes que se inserem no segundo e quarto dígitos. Para o quinto dígito, o músculo correspondente apresenta duas cabeças, uma lateral e outra medial com origens nos ossos capitato e hamato respectivamente, e inserções comuns, lado lateral da base da falange proximal do dedo V. ( **Tabela 2 e Figura 2** ).

A musculatura da região palmar destes animais é reforçada pela presença de músculos contraentes na porção central e mais superficial na palma da mão (100% dos *Cebus libidinosus* estudados, 8 indivíduos.)

Os músculos contraentes são inervados pelo ramo profundo do nervo ulnar e a vascularização é feita por ramos do arco palmar superficial.

**Tabela 2:** Músculo da região central da mão, músculos contraentes.

Porção Central	Origem	Inserção
<b>Músculos contraentes</b>	Aponeurose palmar para os que se inserem no II e IV dedos e ossos capitato e hamato para as duas cabeças que se inserem no V dedo.	Base da falange proximal dos II, IV e V dedos.



**Figura 2:** Antímerno direito de *Cebus libidinosus*. Os músculos contraentes do II, IV e V dedos respectivamente estão indicados pelos números 1,2 e 3. Os \* indicam os tendões do músculo flexor profundo dos dedos que foi rebatido. Bar=2cm.

### 5.1.3 Músculos lumbricais.

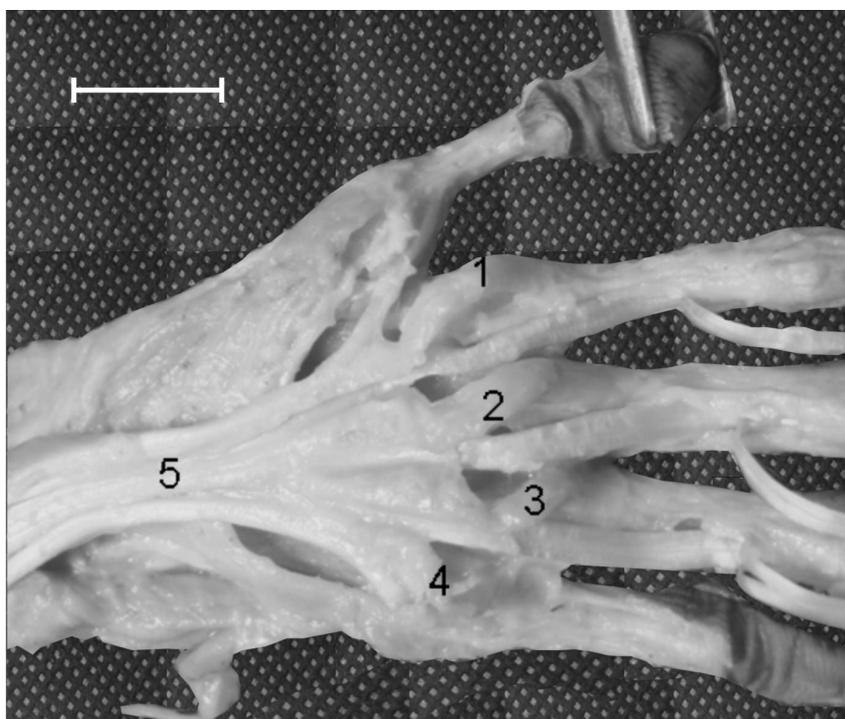
Os músculos lumbricais são quatro, têm aspecto vermiforme e geralmente com apenas uma cabeça cada, assim como nos humanos. Com origens nos tendões do músculo flexor profundo dos dedos, recoberta pelo retináculo dos flexores, no mesmo nível da divisão dos quatro tendões do músculo flexor profundo dos dedos.

Se localizam na camada muscular mais superficial da mão e se inserem nas expansões extensoras dos dedos II ao V, onde é possível verificar seus tendões finíssimos se estendendo até a extremidade distal das falanges proximais. Ver descrição na **Tabela 3** quanto à origem e inserção e ilustração na **Figura 3**.

Os dois músculos lumbricais mediais (3 e 4) são innervados pelo nervo ulnar e os dois músculos lumbricais laterais (1 e 2) pelo nervo mediano. Assim como ocorre nos outros primatas, as artérias radial e ulnar fazem a vascularização.

**Tabela 3:** Músculos lumbricais, região central da mão.

Porção Central	Origem	Inserção
Músculos lumbricais.	Tendão do m. flexor profundo dos dedos e retináculo dos flexores.	Cápsula articular metacarpo falange e base da falange proximal dos dedos II ao V.



**Figura 3:** Antímero esquerdo de *Cebus libidinosus*. Músculos lumbricais marcados pelos números de 1 a 4, o tendão comum do músculo flexor profundo dos dedos está representado pelo número 5. Bar=2cm

#### 5.1.4 Músculos interósseos palmares

Os músculos interósseos palmares constituem o estrato mais profundo dos músculos palmares são três e se originam: Primeiro músculo na margem lateral do terceiro metacarpo e terço proximal da margem medial do segundo metacarpo. O segundo se origina na margem medial do terceiro metacarpo e o terceiro músculo na margem medial do quarto metacarpo.

A inserção do primeiro e segundo músculos interósseo palmar ocorre na base da falange proximal do dedo III, margem lateral e medial respectivamente. O terceiro músculo se insere na base da falange proximal do dedo IV, margem medial. Ver **(Tabela 4 e Figura 4)**.

São todos inervados pelo ramo profundo do nervo ulnar e irrigados por ramos do arco palmar.

**Tabela 4:** Músculos interósseos palmars, região central da mão.

Porção Central	Origem	Inserção
<b>Músculo interósseo palmar.</b>	<p>O <b>primeiro</b> músculo na margem lateral do terceiro metacarpo e terço proximal da margem medial do segundo metacarpo.</p> <p>O <b>segundo</b> se origina na margem medial do terceiro metacarpo.</p> <p>O <b>terceiro</b> músculo na margem medial do quarto metacarpo.</p>	<p>A inserção do primeiro e segundo músculo interósseo palmar ocorre na base da falange proximal do dedo III, margem lateral e medial respectivamente.</p> <p>O terceiro músculos se inserem na base da falange proximal do dedo IV, margem medial.</p>



**Figura 4:** Antímero direito de *Cebus libidinosus*. Os músculos interósseos palmares estão indicados pelos números 1 e 2 e pela seta branca está o primeiro interósseo palmar. Bar=2cm.

### 5.1.5 Músculos interósseos dorsais

São os únicos músculos intrínsecos do dorso da mão, são quatro e apresentam a mesma distribuição em todos os macacos estudados. Estes músculos têm como origem os lados adjacentes de dois ossos metacarpais, apresentam o formato de pena, com exceção do primeiro.

Os interósseos dorsais possuem origem nos lados adjacentes sempre de dois metacarpais, fazendo com que apresentem o formato de pena, são os metacarpos dos dedos II ao V.

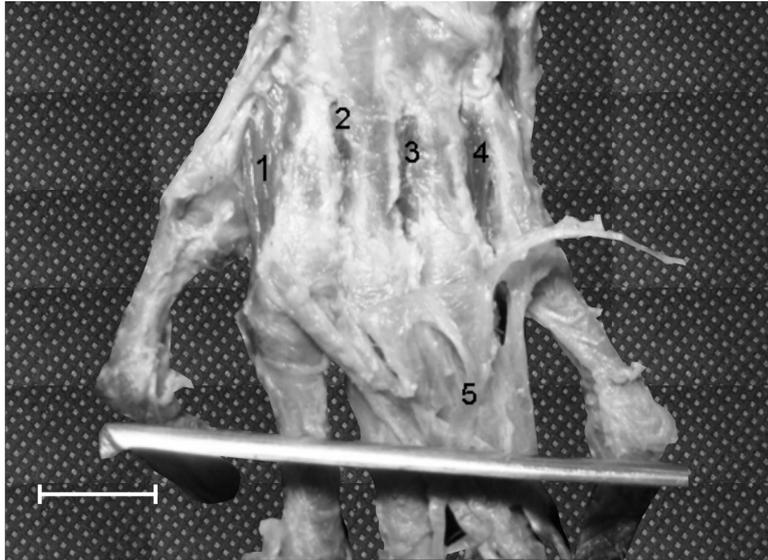
Não há inserções para os dedos polegar e mínimo. Os dedos II e III recebem inserções nos lados lateral e medial de suas falanges proximais provenientes do primeiro, segundo e terceiro músculos interósseos, enquanto que

no dedo IV, em sua porção medial, insere-se o tendão do quarto músculo interósseo.

Os interósseos dorsais são quatro e tem sua origem e inserção citadas acima em 100% dos animais estudados, 8 indivíduos (**Tabela 5 e Figura 5**).

**Tabela 5:** Músculo inteósseos dorsais, região central da mão.

Porção Central	Origem	Inserção
<b>Músculos interósseos dorsais.</b>	<p><b>Primeiro m. interósseo dorsal:</b> Superfície medial do segundo metacarpo e lateral do terceiro metacarpo.</p> <p><b>Segundo m. interósseo dorsal:</b> superfície medial do terceiro metacarpo e lateral do quarto.</p> <p><b>Terceiro m. interósseo dorsal:</b> Superfície medial do quarto metacarpo e lateral do quinto.</p> <p><b>Quarto m. interósseo dorsal:</b> Superfície lateral do quinto metacarpo.</p>	Os dedos II e III recebem inserções nos lados, lateral e medial de suas falanges proximais provenientes do primeiro, segundo e terceiro músculos interósseos, enquanto que no dedo IV, em sua porção medial, insere-se o tendão do quarto músculo interósseo dorsal.



**Figura 5:** Antímero esquerdo de *Cebus libidinosus*. .Músculos interósseos dorsais representados pelos números de 1 a 4, o número 5 representa o tendão do músculo extensor dos dedos que foi rebatido. Bar= 2cm.

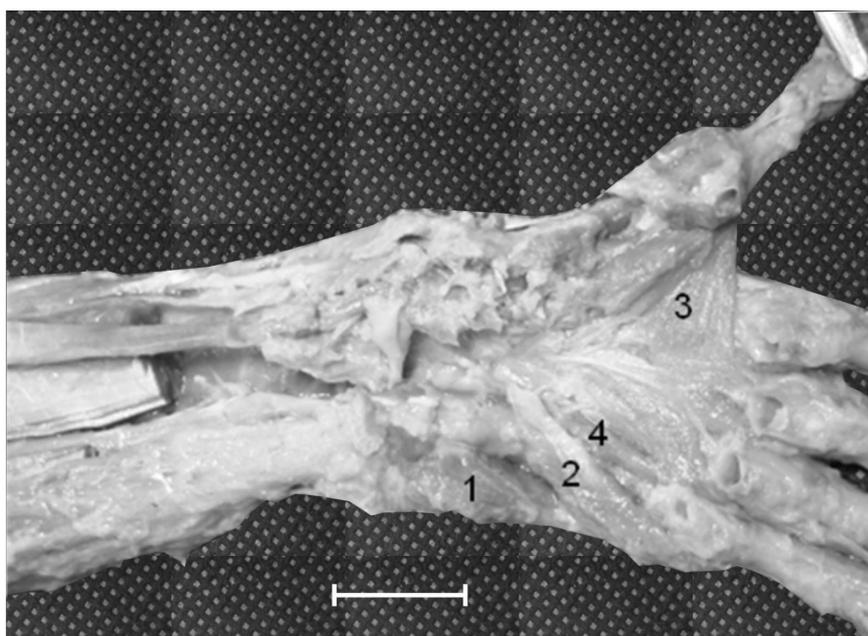
## 5.2 Músculos hipotênares:

### 5.2.1 Músculo abductor do dedo mínimo

É um músculo medial da mão do *Cebus*, com origem no osso pisiforme, hâmulos do hamato e porção medial do retináculo dos flexores, seu ventre desenvolvido insere por um forte tendão no lado medial da cápsula articular da articulação metacarpo-falângica do dedo V, estendendo-se até a base da falange proximal. É innervado pelo ramo profundo do nervo ulnar e vascularizado pela artéria ulnar. Possível de ser verificado em 6 dos 8 animais, o músculo abductor do dedo mínimo tem origem e inserção como apresentado na **Tabela 6** em 93,75% dos animais e ilustrado na **Figura 6**. Em 6,25% destes animais a origem foi a mesma, o osso pisiforme, hâmulos do hamato e porção medial do retináculo dos flexores e a inserção somente na cápsula metacarpo-falange deste dedo.

**Tabela 6:** Músculo da região hipotênar de *Cebus libidinosus* com origem e inserção.

Músculos hipotênares	Origem	Inserção
<b>Músculo abdutor do dedo mínimo.</b>	Osso pisiforme e hâmulos do hamato e porção medial do retináculo dos flexores.	Base medial do dedo mínimo e cápsula articular metacarpo-falange deste dedo.



**Figura 6:** Antímero esquerdo de *Cebus libidinosus*. Os músculos abdutor do dedo mínimo, flexor curto do dedo mínimo, Adutor do polegar e oponente do dedo mínimo, estão representados pelos números 1,2,3 e 4 respectivamente. Bar=2cm.

### 5.2.2 Músculo flexor curto do dedo mínimo

Este é um fino músculo que se origina por um tendão no hâmulos do hamato e retináculo dos flexores, na porção média da palma da mão (ver **Figura 6**). Corre obliquamente para se inserir no lado medial da base da falange proximal do quinto dedo, sendo uma inserção muscular e distal àquela do músculo abductor curto. Frequentemente estes dois músculos trocam fibras próximo à inserção. É innervado pelo ramo profundo do nervo ulnar e vascularizado pela artéria ulnar. O músculo flexor do dedo mínimo está presente em 100% dos *Cebus*, 8 animais, segue a distribuição representada na **Tabela 7**.

**Tabela 7:** Músculo flexor curto do dedo mínimo, região hipotênar.

Músculos hipotênares.	Origem	Inserção
Músculo flexor curto do dedo mínimo.	Retináculo dos flexores e hâmulos do hamato.	Base medial do dedo mínimo, falange proximal.

### 5.2.3 Músculo oponente do dedo mínimo

Localizado predominantemente sob o músculo abductor curto do dedo mínimo, este é um músculo difícil de ser isolado porque está intimamente sobreposto ao quinto osso metacarpal. Apresenta origem no hâmulos do hamato e retináculo dos flexores e inserção na margem medial da extremidade distal do quinto metacarpal e cápsula articular da junção metacarpo-falange (ver **Figura 6**). Seu ventre muscular é razoavelmente desenvolvido. Como os demais músculos

do grupo hipotênar, este músculo é innervado pelo nervo ulnar e vascularizado pela artéria ulnar. Presente em 100% dos animais estudados este músculo segue a distribuição descrita na **Tabela 8**.

**Tabela 8:** Músculo oponente do dedo mínimo, região hipotênar.

Músculos hipotênares.	Origem	Inserção
Músculo oponente do dedo mínimo	Hâmulo do hamato e retináculo dos flexores.	Margem medial da extremidade distal do V metacarpo.

### 5.3 Músculos ténares:

#### 5.3.1 Músculo abductor curto do polegar

Dentre os músculos ténares, este é nitidamente o maior, cobrindo boa parte dos músculos adjacentes do grupo. Posicionado ântero-lateralmente, ele se origina no retináculo dos flexores e ossos escafoíde e trapézio e, insere-se na porção lateral da base da falange proximal do dedo I.

Todo o grupo ténar é innervado pelo nervo mediano e vascularizado pela artéria radial.

O músculo abductor curto do polegar foi observado com origem e inserção em 100% dos animais, 8 indivíduos, como descrito na **Tabela 9** e ilustrado na **Figura 7**.

**Tabela 9:** Músculo abductor curto do polegar, região tênar.

Músculos tênares	Origem	Inserção
Músculo abductor curto do polegar.	Retináculo dos flexores, ossos escafoide e trapézio.	Porção proximal (lado lateral) da falange proximal do polegar.



**Figura 7:** Antímerno direito de *Cebus libidinosus*. Os músculos, abductor curto do polegar, flexor curto do polegar e o oponente do polegar (este foi retirado debaixo do abductor curto para ser visualizado.), estão representados pelos números 1,2 e 3 respectivamente. Bar=2cm.

### 5.3.2. Músculo flexor curto do polegar

Tem origem no retináculo dos flexores e osso trapezóide e se insere no lado medial da base da falange proximal do dedo I ( ver **Figura 7**). Apresenta uma cabeça superficial e uma profunda. Esta última, embora pequena, é mais simples de identificar porque se encontra bem isolada e profundamente inserida no polegar.

Músculo flexor curto do polegar foi visualizado em 7 indivíduos e seguiu em todos estes, a descrição da **Tabela 10**.

**Tabela 10:** Músculo flexor curto do polegar, região tênar.

Músculos tênares	Origem	Inserção
Músculo flexor curto do polegar.	Retináculo dos flexores e osso trapezóide.	Lado medial da base da falange proximal do dedo I.

### 5.3.3 Músculo oponente do polegar

No *Cebus*, o músculo oponente do polegar é pouco desenvolvido e encontra-se totalmente encoberto pelo músculo abductor curto do polegar. Tem origem na base do primeiro osso metacarpo, sobre a articulação deste com o trapézio e retináculo dos flexores (ver **Figura 7**) Se insere no lado lateral da base da falange proximal do dedo I e lateralmente na porção distal deste dedo em 75% dos animais, em 25% a inserção ocorreu somente na porção lateral do primeiro metacarpo.

O músculo oponente do polegar foi possível de ser visto em 8 animais **Tabela 11**.

**Tabela 11:** Músculo oponente do polegar, região tênar.

Músculos tênares	Origem	Inserção
Músculo oponente do polegar.	Base do primeiro metacarpo na articulação com o trapézio.	Lado lateral da base da falange proximal do polegar.

### 5.3.4 Músculo adutor do polegar

Quando os músculos flexores, superficial e profundo dos dedos são seccionados e rebatidos, uma camada (ou estrato) muscular intermediária é encontrada. Neste estrato, diferenciam-se um grupo de músculos contraentes e o músculo adutor do polegar, sendo estes separados por uma faixa aponeurótica curta e central na palma da mão. O músculo adutor do polegar é biceptal em todas as espécies de primatas, com uma cabeça oblíqua e uma cabeça transversa. Esta última tem origem na extremidade distal do terceiro metacarpiano, segue transversalmente ao eixo funcional da mão para inserir-se na porção medial da base da falange proximal do polegar, juntamente com a inserção da cabeça oblíqua.

A cabeça oblíqua é maior, semelhante a um triângulo cuja base (origem) é o corpo do segundo metacarpo e ossos do carpo que se articulam com ele, trapezóide, e parte do capitato.

Em 100% dos animais possíveis de visualização, 6 *Cebus libidinosus*, o músculo adutor do polegar seguiu a distribuição representada na **Tabela 12** e ilustrada na **Figura 6**.

**Tabela 12:** Músculo abductor do polegar, região tênar.

Músculos tênares	Origem	Inserção
<b>Músculo adutor do polegar</b>	Cabeça oblíqua: Corpo do segundo metacarpo e ossos capitato e parte do escafoide.  Cabeça transversa: extremidade distal do II metacarpo Margem lateral do terceiro metacarpo.	Base medial da falange proximal do polegar.

## **6 DISCUSSÃO**

De forma geral a musculatura da mão entre os primatas apresenta diferenças quanto à origem, trajeto, troca de fibras e inserção. No entanto, semelhanças topográficas entre o *Cebus*, humanos e outros primatas, como o chimpanzé e o bugio, revelam um possível comportamento de manipulação muito próximo entre eles. A presença de cinco dedos, a formação de coxins na palma da mão que é fundamental para o comportamento manipulatório dos primatas, tem sua distribuição relacionada com o movimento de flexão das mãos, são elementos fundamentais para redução de impacto dos saltos e preensão dos membros na locomoção entre galhos, além de realçar a sensibilidade tátil. Swindler e Wood (1973), relatam que as linhas de flexão causadas pela compressão durante o movimento estão presentes em humanos e em outros primatas.

Resultados descritos neste trabalho mostram que a musculatura da mão do *Cebus* apresenta uma troca muito grande de fibras, o que sugere uma ação conjunta da musculatura durante o movimento de flexão, ficando mais forte a preensão, seja para a manipulação de objetos ou para o uso no deslocamento. O fato dos tendões de inserção do músculo flexor superficial dos dedos acontecer bem próximo das falanges implica numa difícil individualização dos dedos durante a movimentação (Aversi-Ferreira *et al.*, 2006b).

A extensão dos dedos da mão é realizada pelo músculo extensor dos dedos e não ocorre no *Cebus* de forma individualizada, devido a uma inserção multidirecional dos tendões e uma não nítida divisão da porção carnosa do ventre desses músculos, como acontece em humanos (Aversi-ferreira *et al.* 2006a). Um exemplo é o dedo indicador do *Cebus* que apresenta um tendão único após sua porção carnosa, dividindo-se em 4 tendões para os dedos adjacentes, impossibilitando assim uma ação individualizada desse dedo.

O músculo palmar curto devido ao seu tamanho parece ter uma importante função na absorção de impactos durante a locomoção desses animais que, na maioria do tempo, se utilizam dos saltos, além de friccionar a palma dos membros o tempo todo contra o solo ou contra o tronco e galhos das árvores.

A porção hipotênar, músculos relacionados ao dedo mínimo, apresentam uma distribuição bem semelhante à encontrada em chimpanzés e humanos. São eles: músculo abductor do dedo mínimo, oponente do dedo mínimo e flexor curto do dedo mínimo. O tendão deste último se encontra com o tendão de origem do músculo flexor do polegar, no retináculo dos flexores, fornecendo durante a contração desses músculos uma maior força de preensão. O músculo oponente do dedo mínimo é um músculo difícil de ser isolado porque está intimamente sobreposto ao quinto osso metacarpal. Por esta razão, o giro lateral do dedo V (que integra o movimento de oponência) torna-se pouco efetivo no *Cebus*. O músculo abductor tem sua origem e trajeto semelhante ao dos chimpanzés e dos humanos, sendo, no entanto, mais curto.

Os músculos tênares que são: adutor do polegar, abductor curto do polegar, flexor curto do polegar e oponente do polegar, estão distribuídos de forma semelhante entre os espécimes aqui citados. Estes músculos, em associação com o dos outros grupos musculares da mão e os que vêm do antebraço, estão envolvidos em movimentos manuais considerados de coordenação motora fina, movimentos definidos como oponência, pinça e flexão individualizada.

O movimento de oposição do polegar tem atuação do músculo oponente do polegar na articulação carpometacarpo e depois abdução, flexão adução, encontrando-se com o V dedo (Moore e Dalley, 2001). O músculo oponente do polegar é bem formado nos humanos e normalmente presente nos demais primatas não-humanos (Howell e Straus 1933), o que permite uma movimentação semelhante à oponência realizada nos humanos. Porém, no *Cebus libidinosus* esse movimento acontece de forma menos precisa e com uma junção mais lateralizada do polegar em contato com os demais dedos que fletem juntos. Este comportamento demonstra que a presença do músculo oponente do polegar não determina o movimento preciso de oponência.

Os polegares de macacos do Velho Mundo são proporcionalmente mais curtos do que os dos macacos do Novo Mundo. Por causa desta característica

anatômica, Napier (1980) observou que os grandes macacos não podem realizar um aperto funcional de precisão. Não obstante, estudos comportamentais recentes mostram que os *Cebus* são capazes de agarrar objetos pequenos eficientemente, usando diversas maneiras de manipulação destes objetos. No entanto, não conseguem fazer a oposição da almofada-à-almofada entre os dois primeiros dígitos (Boesch e Boesch, 1993; Butterworth e Itakura, 1998; Christel, 1993, 1994; Christel et al., 1998; Hopkins et al., 2002; Jones-Engel and Bard, 1996).

Outro exemplo intrigante a respeito do relacionamento um tanto desconhecido entre a morfologia da mão e a destreza manual em primatas não-humanos advém dos dados em macacos-prego (*Cebus spp.*). Comparados aos dos primatas do Velho Mundo, os polegares dos macacos do Novo Mundo são proporcionalmente maiores, mas apresentam um tipo diferente de junção carpometacárpica que impõe limitações na extensão antes de se opor a outros dígitos. Nessas espécies, a junção em forma de dobradiça (gínglimo), típica do polegar na base da palma, permite movimentos de flexão/extensão e abdução, mas não o movimento rotatório, que é fator chave na oponência (Napier e Napier, 1967). Por muito tempo se pensou que nenhuma espécie de macaco do Novo Mundo poderia agarrar objetos com precisão (Bishop, 1964; Napier, 1980; Napier e Napier, 1967). Entretanto, estudos comportamentais comparativos sugerem que os *Cebus* sejam uma exceção entre os plathirrinis devido o seu alto nível da destreza manual (Fragaszy, 1986; Lacreuse e Fragaszy, 1997; Panger, 1998; Waga et al., 2006). A manipulação com precisão, envolvendo principalmente os aspectos laterais dos dígitos para agarrar objetos pequenos, é devida a sua capacidade de executar movimentos independentes com os dígitos (Christel e Fragaszy, 2000; Costello e Fragaszy, 1988).

Napier (1980) descreve que existe um índice de oponência do polegar que se relacionaria com o comprimento relativo do I dígito e do II dígito, sendo uma das características anatômicas principais para agarrar objetos com precisão.

Os *Cebus* exibem uma grande variedade na preensão com precisão, envolvendo áreas de contato diferentes entre os dedos durante o ato de agarrar. A maioria dessas preensões envolve o polegar e o indicador, com as áreas de agarrar o objeto concentradas nas superfícies laterais das falanges distais, de tal forma que o objeto faz contato com a margem medial do polegar e lateral do indicador (Spinozzi et al., 2004). Menos freqüentemente, os *Cebus* realizam preensões de precisão com o objeto preso entre o polegar e mais de um outro dedo.

Os macacos-prego não conseguem o contato dos coxins, entre os dedos polegar e indicador, como fazem os seres humanos (Christel, 1993; Christel et al., 1998; Napier, 1980), devido a habilidade limitada do polegar do *Cebus* em girar para os outros dígitos (Napier e Napier, 1967). A falta de preensão entre os coxins, assim como a ocorrência forte de preensões laterais dos dedos polegar e indicador é definido por Christel e Fragaszy (2000) como “oponência lateralizada”. Christel e Fragaszy (2000) observaram que macacos-prego conseguiram preensão com precisão ao colocar a parte dorsal da ponta do polegar de encontro à parte ventral da ponta do indicador, de tal forma que os objetos fizessem o contato com a superfície medial do polegar e ventro-lateral do indicador.

Ao contrário de outras espécies do Novo Mundo, os macacos-prego apresentam terminações córtico-espinais abundantes na medula espinal cervical, terminações densas no corno ventral, em particular nos segmentos cervicais, onde os motoneurônios que inervam os músculos da mão são encontrados (Bortoff e Strick, 1993).

Spinozzi et al. (2004) relatam que freqüentemente os *Cebus* fecham o alimento na palma da mão, movendo todos os dedos simultaneamente, com o polegar flexionado paralelamente aos outros dígitos. Menos freqüentemente, pegam, por exemplo, um amendoim pequeno o firma entre o polegar fortemente flexionado e a palma, ou entre as almofadas tênar e hipotênar da palma. Esta última técnica parece envolver a coordenação de diversos grupos do músculo de

região carpometacárpica da mão que juntos permitem que a mão contorne a forma do objeto. Isto foi devido ao pequeno tamanho do alimento e à habilidade limitada desses primatas de girar o polegar em oposição aos demais dígitos; este movimento rotatório poderia facilitar as preensões e melhorar a aderência do alimento em vez de usar a superfície palmar de sua mão e, conseqüentemente, um maior grupo muscular.

Os macacos-prego apresentam grande variedade de habilidades preênsil, o que confirma sua capacidade, atípica entre as espécies de macacos do Novo Mundo, em relação a usar sua destreza manual durante o forrageamento extrativo e a manipulação de objetos (Fragaszy e Adam-Curtis, 1991; Fragaszy e Boinski, 1995; Panger, 1998; Waga *et al.*, 2006). Embora não possuam um verdadeiro polegar opositor, verificamos neste trabalho e na literatura que essa espécie de macaco do Novo Mundo consegue facilmente uma preensão com precisão “pela oponência lateralizada” (Christel e Fragaszy, 2000). Ao realizar este movimento, indicam certo grau de controle independentemente dos dedos.

Nas dissecações realizadas, os *Cebus libidinosus* apresentaram o músculo oponente do polegar semelhante ao dos outros primatas não-humanos, mostrando, assim, que o movimento de oponência do polegar desses animais está mais próximo ao de outros primatas do que aos dos humanos, sendo uma oponência mais lateralizada, no entanto com precisão, devido à relação entre os grupos musculares desta região.

A região central da mão apresenta importante grupamento muscular relacionado ao deslocamento e força na preensão. Durante a dissecação da mão dos *Cebus libidinosus* foram retiradas as camadas mais superficiais, expondo a camada muscular formada pelos músculos contraentes, que são três e supostamente desapareceram nos humanos. O adutor do polegar pode ser um resquício dos contraentes para os humanos, porém bem desenvolvidos nos primatas não-humanos (Swindler e Wood, 1973). Os músculos contraentes reforçam o aparato manual permitindo, provavelmente, um fechar de mão mais

forte e resistente à forças contrárias, principalmente durante o deslocamento arbóreo. A força de pegada é definida, segundo Moore e Dalley (2001), quando os dedos são colocados contra a palma da mão e envolve os músculos flexor longo dos dedos, intrínseco da palma e os extensores do pulso.

Swindler e Wood, (1973) relatam a existência de músculos contraentes em chimpanzés e bugios e enumeram como sendo 3 músculos que se apresentam de forma aponeurótica, principalmente para o segundo dígito, que está sob o músculo adutor do polegar. Entretanto, nos chimpanzés, os mesmos autores descrevem dois pequenos músculos contraentes para os dígitos IV e V. O músculo adutor do polegar em todos os primatas aqui citados possui duas porções, uma oblíqua e uma transversa que se convergem na base da falange proximal do polegar. Esses dois músculos se encontram no centro da mão dos primatas não-humanos em um centro tendíneo.

O músculo abductor do polegar, nos *Cebus*, troca muitas fibras com o ventre do músculo flexor curto do polegar, que apresenta uma cabeça superficial e uma profunda em todos os primatas citados e esta encoberto pelo músculo abductor do polegar. Com isso, em um movimento de flexão desse dedo, a força é provavelmente aumentada devido a essa associação. Este movimento é utilizado para o deslocamento arbóreo e forrageamento.

Os músculos interósseos formam a camada muscular mais profunda da mão e se apresentam na região palmar e dorsal. Segundo Howel e Straus (1933), são quatro interósseos dorsais, cuja ação é promover a abdução dos dedos, ou seja, afastá-los do eixo funcional da mão que passa pelo terceiro dígito. Assim, como todos os músculos profundos da palma da mão, os músculos interósseos dorsais são inervados pelo ramo profundo do nervo ulnar e irrigados pelo arco palmar profundo e artérias metacarpais dorsais. Na região palmar pode variar a quantidade de três a sete músculos interósseos palmares. Os *Cebus* aqui estudados apresentam uma distribuição mais semelhante à dos humanos e à dos

chimpanzés do que a do bugio, inclusive em números de músculos na região palmar que são três.

Os músculos lumbricais são quatro; estão presentes na região central da mão e possuem aspecto vermiforme. Esses músculos estão presentes em todos os primatas aqui citados e seguem a mesma distribuição. Possuem caráter de preenchimento e micro-movimentos para afastar e aproximar os dedos.

Considerando as descrições, comparações e possíveis associações dos músculos da mão dos *Cebus libidinosus* com suas habilidades manuais, se formou uma base para futuros estudos relacionados ao comportamento manual destes primatas.

## **7. CONCLUSÃO**

LVIII

- Os resultados indicam que há semelhanças maiores entre os *Cebus*, *homo sapiens* e *Pan troglodytes* do que com o *Bugio*.
- Há semelhanças entre a musculatura da mão das espécies estudadas. Porém, há limitações nos movimentos devido a uma maior troca de fibras musculares e a não individualização de todos os tendões dos músculos do antebraço.
- Apresentam grande destreza manual ao manipular objetos e forragear, realizando movimentos de coordenação motora fina como uma “oponência lateralizada” e uma pinça com toques laterais das falanges.

*Diante do exposto pode-se sugerir que a grande habilidade manual observada nos Cebus esta relacionada ao seu substrato muscular manual e a interação entre esses músculos.*

## **8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

ANDERSON JR. Use of objects as hammers to open nuts by capuchins (*Cebus apella*). *Folia Primatologica*, 54 (1990) pp.138-145.

AREIA M. Encefalização. Texto do Instituto Antropológico de Coimbra, (1995) Coimbra.

AVERSI-FERREIRA TA, LIMA-E-SILVA MS, PEREIRA-DE-PAULA J, GOUVÊA-E-SILVA LF, PENHA-SILVA N. Anatomia comparativa dos nervos do braço de *Cebus apella*. Descrição do músculo dorsoepitrocLEAR. *Acta Scientiarum*, 27 (2005a) pp. 291-296.

AVERSI-FERREIRA TA, AVERSI-FERREIRA RAGMF, SILVA Z, GOUVÊA-E-SILVA LF, PENHA-SILVA N. Estudo anatômico de músculos profundos do antebraço de *Cebus apella* (Linnaeus, 1766). *Acta Scientiarum*, 27 (2005b) pp. 297-301.

AVERSI-FERREIRA TA, PEREIRA-DE-PAULA J, LIMA-E-SILVA MS, SILVA Z. Anatomy of the arteries of the arm of *Cebus libidinosus* (Rylands et al., 2000) monkeys. *Acta Scientiarum*, 29 (2007) pp. 247-254.

AVERSI-FERREIRA TA, LIMA-E-SILVA M S, PEREIRA-DE-PAULA J, DAMATA JR. Comparative anatomy between the extensor muscles of the forearm of *Cebus libidinosus* with human and other primates. Goiânia-GO, *Revista Eletrônica de Farmácia*, 3 (2006a) pp. 13-15.

AVERSI-FERREIRA TA, VIEIRA LG, PIRES RM, SILVA Z, PENHA-SILVA N. Estudo anatômico dos músculos flexores superficiais do antebraço de macaco *Cebus apella*. *Bioscience Journal*, 22 (2006b) pp. 139-144.

AURICCHIO P. Primatas do Brasil. Terra Brasilis (1995). p 168. Editorial Objetiva.

BECK BB. Animal tool behavior: The use and manufacture of tools by animals. New York: *Garland Press* (1980). p. 307.

BISHOP A. Use of the hand in lower primates. *In: Buettner-Janusch J (Eds). Evolutionary and genetic biology of the primates. Academic Press, New York* (1964) pp. 133–225.

BOESCH C. Innovation in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 16 (1995) pp. 1–16.

BOESCH-ACKERMAN H, BOESCH C. Tool use in wild chimpanzees: new light from dark forests. *Current Directions in Psychological Science*, 2 (1993) pp.18–21.

BOESCH C, BOESCH H. Tool use and tool making in wild chimpanzees. *Folia Primatologica*, 54 (1990) pp. 86–99.

BOINSKI S, SWING, SP, GROSS TS DAVIS JK. Environmental enrichment of brown capuchins (*Cebus apella*): Behavioral and plasma and fecal cortisol measures of effectiveness. *American Journal of Primatology*, 48 (1999) pp. 49-68.

BORTOFF GA, STRICK PL. Corticospinal terminations in two New-World primates: further evidence that corticoneuronal connections provide part of the neural substrate for manual dexterity. *Journal of Neuroscience*, 13 (1993) pp. 5105–5118.

BREWER SM, MCGREW WC. Chimpanzee use of a tool-set to get honey. *Folia Primatologica*, 54 (1990) pp. 100–104.

BROWN AD, COLLILAS OJ. Ecología de *Cebus apella*. A Primatologia No Brasil. *Anais 1 deg. Congresso Brasileiro de Primatologia*, (1983) pp.301-312.

BUTTERWORTH G, ITAKURA S. Development of precision grips in chimpanzees. *Developmental Science*, 1 (1998) pp. 39–43.

BYRNE RW. Evolution of primate cognition. *Cognitive Science*, 24 (2000) pp. 543-570.

CABRERA A. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 4 (1957) pp. 1-307.

CARVALHO-BARROS R A. et al. Lumbar plexus formation of the *Cebus apella* monkey. *Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal*, 40 (2003) pp.373-381.

CELLI ML, TOMONAGA M, UDONO T, TERAMOTO M, NAGANO K. Tool use task as environmental enrichment for captive chimpanzees. *Applied Animal Behaviour Science*, 81 (2003) pp. 171–182.

CHAMPNEYS F. On the muscles and nerves of a chimpanzee and a *Cynocephalus anubis*. *Journal of Anatomy and Physiology*, 6 (1871). pp.176-211.

CHRISTEL MI. Grasping techniques and hand preferences in apes and humans. In: Preuschoft H, Chivers DJ (Eds). *Hands of primates*. Springer, Vienna, (1993) pp. 91–108.

CHRISTEL MI. Catharrine primates grasping small objects-Techniques and hand preferences. *Current Primatology*, 3 (1994.) pp.37–50.

CHRISTEL MI, KITZEL S, NIEMITZ C. How precisely do bonobos (*Pan paniscus*) grasp small objects? *International Journal of Primatology*, 19 (1998) pp.165–194.

CHRISTEL MI, FRAGASZY DM. Manual function in *Cebus apella*. Digital mobility, preshaping, and endurance in repetitive grasping. *International Journal of Primatology*, 21 (2000) pp.697–719.

COUSSI-KORBEL S, FRAGASZY DM. On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*, 50 (1995) pp. 1441-1553.

COSTELLO MB, FRAGASZY DM. Prehension in *Cebus* and *Saimiri*: I. Grip type and hand preference. *American Journal of Primatology*, 15 (1988.) pp. 235–245.

DOMBROWSKI SM, HILGETAG CC, BARBAS H. Quantitative Architecture Distinguishes Prefrontal Cortical Systems in the Rhesus Monkey. *Cerebral Cortex*, 11 (2001) pp. 975-988.

ELLIOT DG. A review of the primates. New York, 1913. American Museum Natural History.

ERXLEBEN JCP. Systema regni animalis per classes, genera, species, varietalis cum synonymia et historia animalum. Classis I. Mammalia, 1777, Leipzig.

FERREIRA JR, ABREU NHL, PIRES JS, RIBEIRO BN. O sistema carótico do encéfalo de primata neotropical, anatomia da artéria inter-hemisférica (*Cebus apella*, Linnaeus, 1766). *Ciência Animal Brasileira*, 6 (2005)

FERREIRA JR, PRADA ILS. Nomenclatura proposta para denominar as artérias da base do encéfalo do macaco prego ( *Cebus apella*. Linnaeus, 1766 ). *Acta scientiarum*, 23 (2001) pp. 635-643.

FRAGASZY DM, IZAR P, VISALBERGHI E, OTTONI EB, OLIVEIRA MG. Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, 64 (2004) pp. 359-366.

FRAGASZY DM. Time budgets and foraging behavior in wedge-capped capuchins (*Cebus olivaceus*): age and sex differences. In: Taub D, King F (Eds). *Current perspectives in primate social dynamics*. Van Nostrand Reinhold, New York (1986) pp. 159–174.

FRAGASZY DM, ADAM-CURTIS LE. Generative aspects of manipulation in tufted capuchins. *American journal of physical anthropology*, 105 (1991) pp. 387–397.

FRAGASZY DM, BOINSKI S. Individual differences in diet choice and efficiency in wedge-capped capuchins (*Cebus olivaceus*). *Journal of Comparative Psychology*, 109 (1995) pp. 339–348.

GEN Y, SUGIYAMA Y. Pestle-pounding behavior of wild chimpanzees at Bossou, Guinea: A newly observed tool-using behavior. *Primates*, 4 (1995) pp. 489-500.

HIRATA S, MORIMURA N. Native chimpanzees' (*Pan troglodytes*) observation of experienced conspecifics in a tool-using task. *Journal of Comparative Psychology*, 114 (2000) pp. 291–296.

HOWELL B, STRAUS JrWL. The muscular system. In: The anatomy of the rhesus monkeys (1933) pp. 89-175. Editor Hartman and Straus Jr.

HOPKINS WD, CANTALUPO C, WESLY MJ, HOSTETTER AB, PILCHER DL. Grip morphology and hand use in chimpanzees (*Pan troglodytes*): evidence of a left Hemisphere specialization in motor skill. *Journal of Experimental Psychology*, 131 (2002) pp.412–423.

HUMLE T, MATSUZAWA T. Ant-dipping among the chimpanzees of Bossou, Guinea, and some comparisons with other sites. *American Journal of Primatology*, 58 (2002) pp.133–148.

INOUE-NAKAMURA N, MATSUZAWA T. Development of stone tool use by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 111 (1997) pp. 159–173.

INTERNATIONAL COMMISSION OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica*, 2000. Museu Nacional de Ciências Naturais, Madrid.

IZAWA K. Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 21 (1980) pp. 443-467.

JONES-ENGEL L, BARD KA. Precision grips in young chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 39 (1996) pp.1–15.

KAHLE W, LEONARDT H, PLATZER W. Atlas de anatomia humana (1988). pp. 335. Editora Atheneu.

KITAHARA-FRISH J, NORICOSHI K. Spontaneous sponge-making in captive chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 11 (1982) pp.41–47.

KOHLER W. The mentality of apes (E. Winter, Trad. do alemão). London (1927), Routledge & Kegan Paul.

KUYPERS HGJM (1981) Anatomy of the descending pathways. In:Brooks VBV Brookhart JM Mountcastle JM (Eds). Handbook of physiology, section 1: the nervous system II. Bethesda, MD: American Physiology Society. p 597–666.

LACREUSE A, FRAGASZY D. Manual exploratory procedures and asymmetries for a haptic search task: a comparison between capuchin monkeys (*Cebus apella*) and humans. *Laterality*, 2 (1997) pp. 247–266.

LEMON RN. Cortical control of the primate hand. *Experimental Physiology*, 78 (1993) pp. 263–301.

LIMONGELLI L, BOYSEN ST, VISALBERGHI E. Comprehension of cause-effect relations in a tool-using task by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 109 (1995) pp.18–26.

LINNAEUS C. Systema Naturae per Regna tria naturae, classes, ordines, genera, species cum bracteribus, differentiis, synonymis, locis. Regnum Animale, 1758. Holmiae, Estocolmo.

LINNAEUS C. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio duodecima, reformata. Holmiae. (Laurentii Salvii):(1766) p. 532.

LOPES, R. J. Gênio da selva. Scientific American Brasil. São Paulo, v. 27, p. 25-32, ago. 2004.

MATSUZAWA T (2001). Primate foundations of human intelligence: a view of tool use in Wild Capuchin Monkeys Use Stone Tools / 365 nonhuman primates and fossil hominids. In: MATSUZAWA T (Eds). Primate origins of human cognition and behavior. Tokyo: Springer-Verlag. pp 3–25.

McGREW W, HAM RM, WITE LJ, TUTIN CEG, FERNANDEZ M  
Why don't chimpanzees in Gabon crack nuts? *International Journal of Primatology*, 18 (1997) pp. 353–374.

McGREW W. Chimpanzee material culture: implications for human evolution (1992). Editora Cambridge University Press.

MELVILLE RV, SMITH JDD. Official Lists and Indexes of Names and Works in Zoology, 1987. *International Trust on Zoological Nomenclature*, London.

MOORE KL, DALLEY AF. Anatomia orientada para clínica (2001). 697p. Editora Guanabara koogan.

MORIMURA N. A note on enrichment for spontaneous tool use by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Applied Animal Behaviour Science*, 82 (2003) pp. 241–247.

MOURA ACA, LEE PC. Capuchin stone tool use in Caatinga Dry Forest. *Science*, 306 (2004) p. 1909.

MUIR RB, LEMON RN. Corticospinal neurons with a special role in precision grip. *Brain Research*, 261(1983) pp. 312–316.

NAPIER J, NAPIER P. A handbook of living primates (1967). London: Academic Press.

NAPIER J. Hands. Princeton: Princeton (1980). University Press.

NOMINA ANATOMICA. Revised by the International Anatomical Nomenclature Committee, 6th edition. Churchill Livingstone, Edinburgh 1989.

OTTONI EB, MANNU M. Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology*, 22 (2001) pp. 347-358.

PANGER MA. Object-use in free-ranging white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Costa Rica. *American journal of physical anthropology*, 106 (1998) pp.311–321.

PEREIRA-DE-PAULA J, GUIMARÃES ZFS, LIMA-E-SILVA MS, AVERSI-FERREIRA TA. Anatomical comparative study of Shoulder and arm muscles of *Cebus libidinosus*. *Revista Eletrônica de Farmácia*, 3 (2006) pp. 34-35.

POVINELLI DJ, REAUX JE, THEALL LA (2000) The Ximsy-tool problem. In: Povinelli DJ (Eds). Folk physics for apes: the chimpanzees' view of how the world works. Oxford University Press, New York, pp. 163–172

PRUETZ J, BERTOLANI P. Savanna Chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, Hunt with Tools . *Current Biology*, 17 (2007) pp. 412 – 417.

RICHARD FK, CALLUM R, BLYTHE AW. Anthropoid origins. *Science*, 275 (1997) p. 797.

ROSENBERG A. Is there an evolutionary biology of play? In: Bekoff M and Jamieson D (Eds). Interpretation and Explanation. *Study of Animal Behavior*. Westview 1 (1990).

RYLANDS AB, SCHNEIDER H, LANGGUTH A, MITTERMEIER RA, GROVES CP, RODRIGUEZ-LUNA E. An assessment of the diversity of new world primates. *Neotropical Primates*, 8 (2000) pp. 61-93.

SANTINI, M. E. L. Observações sobre o comportamento social *Cebus apella* cativo. A primatologia no Brasil. In: Congresso Brasileiro de Primatologia, Belo Horizonte: I Congresso Brasileiro de Primatologia. Belo Horizonte, 1983. p. 65-69.

SHINODA Y, YOKOTA JL, FUTAMI T. Divergent projection of individual corticospinal axons to motoneurons of multiple muscles in the monkey. *Neuroscience Letters*, 23 (1981) pp.7–21.

SILVA RA, FERREIRA JR. Morfologia da artéria cerebelar superior do macaco prego (*Cebus apella* L., 1766): divisões e anastomoses. *Acta Scientiarum*, 24(2002) pp. 687-695.

SILVA TCF, OLIVEIRA MM, LANGGUTH A. Estudo da variação da coloração da pelagem no macaco-prego, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates: Cebidae) do nordeste da Mata Atlântica do Brasil. In: CONGRESSO SUL-AMERICANO DE MASTOZOOLOGIA. Gramado: FAURGS, 1 (2006) p. 113.

SPINOZZI G, TRUPPA V, LAGANA T. Grasping behavior in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): grip types and manual laterality for picking up a small food item. *American journal of physical anthropology*, 125 (2004) pp.30–41.

SZABUNIEWICZ M, SVHWARTZ WI, MCRADY JD, RUSSEL IH. The eletrocardiogram in the Capuchim Monkey (*Cebus apella*). *Zentralblatt Veterinary Medicine*, 3 (1971) pp. 206-218.

SWINDLER DR, WOOD CD. An atlas of primate gross anatomy (1973). Editora University of Washington Press.

TAVARES MCH, TOMAZ CAB. Working memory in capuhin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioural Brain Research*, 131 (2002) pp. 131-137.

TOCHERI MW, ORR CM, JACOFISKY MC, MARZKE MW. The evolutionary history of the hominin hand since the last common ancestor of *Pan* and *Homo*. *Journal of Anatomy*, 212 (2008) pp. 544–562.

TOMASELLO M, DAVIS-DA-SILVA MLC, BARTD KA. Observational learning of tool-use by young chimpanzees. *Human Evolution*, 2 (1987) pp.175–183.

TOMASELLO, M. The cultural origins of human cognition. University Press, Harvard 1999.

TOMAZ CAB, CONDE C. Measuring emotional memory in the elevated t-maze using a training-criterion procedure. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*. (1999) pp. 63-69.

VISALBERGHI E, LIMONGELLI L. Lack of comprehension of cause-effect relations in tool-using capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 108 (1994) pp. 15-22.

VISALBERGHI E, FRAGASZY DM, SAVAGE-RUMBAUGH S. Performance in a tool-using task by common chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), an orangutan (*Pongo pygmaeus*), and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 109 (1995) pp. 52-60.

VISALBERGHI E, TRINCA L. Tool use in the capuchin monkeys: distinguishing between performing and understanding. *Primates*, 30 (1989) pp.511-521.

VISALBERGHI E, FRAGASZY DM, IZAR P, OTTONI EB. Terrestriality and tool use. *Science* 308 (2005) pp. 951–952.

WAGA IC, Darcier AK, Pinha OS, Tavares MCH. Spontaneous Tool Use by Wild Capuchin Monkeys (*Cebus libidinosus*) in the Cerrado. *Folia Primatologica*, 77 (2006) pp. 337–344.

WAAL FBM. Como os animais fazem negócios. *Scientific American Brasil*, 4 (2005) pp. 68-75.

WATANABE I. Comparative study of the medulla oblongata, pons, mesencephalon and cerebellum of the tufted capuchin, *Cebus apella* Linnaeus. *Revista de Odontologia da UNESP*, 11(1982) pp. 13-25.

WESTERGAARD GC, FRAGASZY DM. The manufacture and use of tools by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 101 (1987) pp. 159-168.

WESTERGAARD GC, LIV C, CHAVANNE TJ, SUOMI SJ. Token-mediated tool-use by a tufted capuchin monkey ( *Cebus apella* ). *Animal cognition*, 1 (1998) pp. 101-106.

WHITEN A, GOODALLI J, MCGREW W, NISHIDA T, REYNOLDS V, SUGIYAMAY, TUTIN C, WRANGHAM R, BOESCH C. Charting cultural variation in chimpanzees. *Behavior*, 138 (2001) pp.1481–1516.

WOOD B, LONERGAN N. The hominin fossil record: taxa, grades and clades. *Journal of Anatomy*, 12 (2008) pp. 354–376.