

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE PSICOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

Guilbert Rodrigues de Araujo

**Uma mão ajuda a outra:**  
**desenvolvimento da coordenação bimanual em**  
*Sapajus libidinosus* selvagens



São Paulo

2022

GUILBERT RODRIGUES DE ARAUJO

**Uma mão ajuda a outra:  
desenvolvimento da coordenação bimanual em  
*Sapajus libidinosus* selvagens**

*Versão corrigida*

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de mestre em Psicologia Experimental.

Orientadora: Profa. Dra. Patrícia Izar

São Paulo

2022

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catálogo na publicação Biblioteca  
Dante Moreira Leite  
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo  
Dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Rodrigues de Araujo, Guilbert

Uma mão ajuda a outra: desenvolvimento da coordenação bimanual em *Sapajus libidinosus* selvagens / Guilbert Rodrigues de Araujo; orientador Patrícia Izar; co-orientador Valentina Truppa. -- São Paulo, 2023.

51 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental)  
- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2023.

1. Manipulação de objetos. 2. controle postural. 3. mão primata. 4. desenvolvimento motor. 5. *Sapajus libidinosus*. I. Izar, Patrícia, orient. II. Truppa, Valentina, co-orient. III. Título.

Nome: Guilbert Rodrigues de Araujo

Título: Uma mão ajuda a outra: desenvolvimento da coordenação bimanual em *Sapajus libidinosus* selvagens.

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Psicologia Experimental.

Aprovado em: \_\_\_\_ / \_\_\_\_ / \_\_\_\_

Banca examinadora

Prof.(a)Dr(a) \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Julgamento: \_\_\_\_\_

Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof.(a)Dr(a) \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Julgamento: \_\_\_\_\_

Assinatura: \_\_\_\_\_

O presente trabalho foi realizado com apoio e fomento da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível superior (CAPES/PROEX - Processo 88887.511838/2020-00) e pela Fundação de Amparo a Pesquisa de São Paulo (FAPESP - Processo 2020/13930-0).

## AGRADECIMENTOS

Este trabalho é dedicado a Édila Aparecida Silva, querida funcionária do Instituto de Psicologia que me recebeu com muito carinho no IP e infelizmente nos deixou durante a pandemia da Covid-19.

Agradeço ao Instituto de Psicologia e ao programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental, desde funcionários a professores, por todo o suporte e esforço para manter todas as atividades de forma remota durante o período de pandemia.

À Prof. Dra. Patrícia Izar, por todo o apoio, disponibilidade, incentivo e orientação durante minha trajetória no Instituto de Psicologia. Mesmo em épocas difíceis, sua força de vontade em produzir e divulgar ciência e fazer a diferença na vida de tantas pessoas é inspiradora.

À Dra. Valentina Truppa, minha principal referência para o desenvolvimento deste trabalho e uma grande colaboradora. Obrigado por toda sua gentileza e conhecimento comigo compartilhado, pelo esforço em falar em português durante nossas reuniões e por sempre estar disponível para qualquer dúvida.

À querida Gisele Zago, por toda a amizade, conselhos e orientação, desde minha chegada ao IP durante a graduação até o mestrado.

A todos os amigos do LEDIS (Laboratório de Etologia, Desenvolvimento e Interação Social), em especial Mábia, Leonardo, Julia e Nayara, por nossa grande amizade e colaboração mútua durante esses anos, a Josiane, pela parceria na organização dos vídeos da FBV e a Beatriz por disponibilizar seu incrível e raro talento como desenhista para produção das ilustrações presentes neste trabalho.

Agradeço à Dra. Irene Delval e a Luiza Gonzalez, por todo o auxílio nas análises dos meus dados no programa R.

À minha família, por todo o apoio, incentivo e carinho. Aos meus pais, Isabel e Gutemberg, ao meu gato GD e minha querida Ana Luiza, pela companhia durante tantas horas de transcrição de vídeo.

Aos assistentes de campo Marcio Fonseca de Oliveira, Marcos Fonseca de Oliveira e Arizomar da Silva Oliveira pelo árduo e incrível trabalho na filmagem dos macacos-prego na Fazenda Boa Vista.

Aos órgãos de fomento CAPES e FAPESP pelos auxílios ao projeto temático do qual este trabalho faz parte.

E por fim... aos incríveis macacos-prego por se deixarem ser filmados.

## RESUMO

Araujo, G. R. Uma mão ajuda a outra: desenvolvimento da coordenação bimanual em *Sapajus libidinosus* selvagens. (Dissertação de Mestrado). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

O uso coordenado das mãos para explorar o ambiente é um marco na evolução dos primatas. As características da mão primata permitem a execução de ações uni e bimanuais habilidosas, o que tem despertado o interesse de pesquisadores desde o século XIX. Atualmente, a maneira como primatas fazem uso das mãos tem sido uma janela para investigar a evolução motora e cognitiva de diferentes espécies, incluindo humanos. Sob essa perspectiva, o objetivo do presente projeto foi investigar, pela primeira vez, por meio de uma abordagem longitudinal, a emergência e o desenvolvimento da coordenação bimanual e do controle postural em infantes selvagens de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*), um primata neotropical que chama a atenção pelo rico repertório de habilidades manipulativas. Testamos as hipóteses que a aquisição de controle postural, estimado pelo aparecimento da postura sentada, é um requisito para a emergência das ações bimanuais e que a frequência e diversidade de ações bimanuais aumentam com a idade. Para tanto, observamos oito infantes (do nascimento ao 12º mês de vida) de uma população de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) que habita a Fazenda Boa Vista (FBV), uma área do ecótono caatinga/cerrado no nordeste do Brasil, no município de Gilbués, sul do Piauí. Os imaturos dessa população são acompanhados por meio de filmagens há dez anos. Os animais são habituados à presença humana e a identidade dos indivíduos é bem conhecida. Transcrevemos 3220 minutos de vídeo distribuídos entre os oito infantes. Registramos em qual período do desenvolvimento inicial os comportamentos bimanuais e a postura sentada apareceram pela primeira vez e descrevemos sua taxa de ocorrência ao longo dos primeiros doze meses de vida. As ações bimanuais apareceram no segundo mês de vida para a maioria dos infantes. Por outro lado, observamos os infantes sentados a partir do terceiro mês de vida. Portanto, a aquisição de controle postural não foi um requisito para a execução de ações bimanuais, rejeitando parcialmente a primeira hipótese. Os infantes *Sapajus libidinosus* da FBV, enquanto incapazes de permanecerem sentados, encontraram no ambiente superfícies que proporcionaram suporte postural suficiente para liberar os membros superiores para a manipulação. Após a aquisição de controle postural, foi possível diferenciar o papel de cada mão durante as ações e expandir seu repertório bimanual. A diversidade e a frequência das ações bimanuais aumentaram na maior parte do primeiro ano de vida, reforçando a segunda hipótese. Neste estudo reunimos dados inéditos sobre o desenvolvimento da coordenação bimanual e aquisição de controle postural em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) selvagens. Embora macacos-prego, nas últimas décadas, tenham se tornado um importante modelo comparativo na investigação da evolução e ontogenia de habilidades manipulativas em humanos, os tópicos investigados neste trabalho não haviam recebido a devida atenção. Mostramos que macacos-prego compartilham muitos paralelos com humanos no desenvolvimento bimanual, conhecimento fundamental em futuras abordagens comparativas.

**Palavras-chave:** Manipulação de objetos, controle postural, mão primata, desenvolvimento motor, *Sapajus libidinosus*.



## ABSTRACT

Araujo, G. R. One hand helps the other: development of bimanual coordination in wild *Sapajus libidinosus*. (Dissertação de Mestrado). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

The coordinated use of the hands to explore the environment is a milestone in primate evolution. The characteristics of the primate hand allow the execution of skillful uni and bimanual actions, which have attracted the interest of researchers since the 19th century. Nowadays, the way primates use their hands has been a window to investigate the motor and cognitive evolution of different species, including humans. From this perspective, the objective of the present project was to investigate for the first time, through a longitudinal approach, the emergence and development of bimanual coordination and postural control in wild infants of capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*), a Neotropical primate that draws attention for its rich repertoire of manipulative skills. We tested the hypotheses that the acquisition of postural control, estimated by the onset of sitting, is a requirement for the emergence of bimanual actions and that the frequency and diversity of bimanual actions increase with age. To this end, we observed eight infants (from birth to the 12th month of life) of a population of Capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) that lives in Fazenda Boa Vista (FBV), an area of the caatinga/cerrado ecotone in northeastern Brazil, in the city of Gilbués, southern Piauí. The immatures of this population have been followed by recordings for over ten years. The animals are habituated to human presence and the identity of the individuals is well known. We transcribed 3220 minutes of video distributed among the eight infants. We recorded at which period of early development the bimanual behaviors and the sitting posture first appeared, and described their rate of occurrence over the first twelve months of life. The bimanual actions appeared in the second month of life for most infants. In contrast, we observed sitting infants beginning in the third month of life. Therefore, the acquisition of postural control was not a requisite for the execution of bimanual actions, partially rejecting the first hypothesis. The infants *Sapajus libidinosus* from FBV, while incapable of sitting, found surfaces in the environment that provided sufficient postural support to liberate the upper limbs for manipulation. After acquiring postural control, they were able to differentiate the role of each hand during actions and expand their bimanual repertoire. The diversity and frequency of bimanual actions increased for most of the first year of life, supporting the second hypothesis. In this study, we gather novel data on the development of bimanual coordination and acquisition of postural control in wild capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). Although capuchin monkeys in recent decades have become an important comparative model in investigating the evolution and ontogeny of manipulative skills in humans, the topics investigated in this study had not received adequate attention. We show that capuchin monkeys share many parallels with humans in bimanual development, key knowledge in future comparative approaches.

**Keywords:** Object manipulation, postural control, primate hand, motor development, *Sapajus libidinosus*.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Localização e fotografias da FBV. Fonte: © LEDIS USP.....	22
<b>Figura 2.</b> Grupo de <i>Sapajus libidinosus</i> da FBV. Fonte: © LEDIS USP.....	23
<b>Figura 3.</b> Imagem dos infantes do grupo CH estudados (aos 8 meses de idade): (A) Acerola, (B) Pimenta, (C) Olivia, (D) Michele, (E) Cacau, (F) Hortelã, (G) Caititu e (H) Marino. Fonte: © LEDIS USP. ....	24
<b>Figura 4.</b> Pesquisadores e colaboradores de campo do LEDIS acompanhando o grupo de <i>Sapajus libidinosus</i> na FBV para filmar. Fonte: © LEDIS USP.....	25
<b>Figura 5.</b> Interface do software BORIS durante codificação de um vídeo. O etograma comportamental é registrado no software, e, em seguida, é registrada a frequência ou o tempo que os comportamentos são executados pelo sujeito focal durante o vídeo. Ao final da codificação, a quantidade de eventos transcritos é exportada em uma planilha para as análises. ....	27
<b>Figura 6.</b> Macaco-prego ( <i>Sapajus libidinosus</i> ) infante sentado (aos nove meses de idade) no solo na Fazenda Boa Vista, Gilbués, PI. Fonte: © LEDIS USP.....	28
<b>Figura 7.</b> Linha do tempo da exibição das ações bimanuais (I, II, III, IV e V) ao longo do primeiro ano de vida nos oito sujeitos. Cada círculo colorido representa uma categoria das ações bimanuais. Os círculos dentro da demarcação mostram as ações que foram exibidas ao menos uma vez pelo infante.....	31
<b>Figura 8.</b> Taxa média e erro padrão da ação bimanual (I) durante o primeiro ano de vida de oito macacos-prego infantes ( <i>S. libidinosus</i> ) da Fazenda Boa Vista. ....	32
<b>Figura 9.</b> Taxa média e erro padrão da ação bimanual (II) durante o primeiro ano de vida dos oito sujeitos.....	32
<b>Figura 10.</b> Taxa média e erro padrão da ação bimanual (III) durante o primeiro ano de vida dos oito sujeitos.....	33
<b>Figura 11.</b> Taxa média e erro padrão da ação bimanual (IV) durante o primeiro ano de vida dos oito sujeitos.....	34
<b>Figura 12.</b> Taxa média e erro padrão da ação bimanual (V) durante o primeiro ano de vida dos oito sujeitos.....	35

**Figura 13.** Frequência da postura sentada: valores máximos, mínimos, medianos e pontos de exceção entre os oito sujeitos nos primeiros cinco meses de vida. O período em que cada categoria de ação bimanual foi exibida pela primeira vez é mostrado acima .....36

**Figura 14.** Trajetória de desenvolvimento postural nos infantes *Sapajus libidinosus* da FBV (imagens capturadas dos vídeos). (A) Infante agarrado ao dorso da mãe durante a primeira semana de vida. (B) Aos dois meses, devido à falta de controle postural para permanecerem em uma postura vertical sozinhos, os infantes tendem a apoiar-se sobre uma superfície ou usar os membros para segurar-se em um ponto de apoio. (C) Aos três meses, os infantes já exibem a postura sentada independente. Curiosamente, registramos um infante posicionado na região medial dos membros inferiores da mãe, obtendo sustentação postural enquanto realizava uma ação bimanual. Fonte: © LEDIS USP. .... 38

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Nome, sexo e data de nascimento dos sujeitos observados.24

**Tabela 2.** Recorte de tempo analisado em cada mês (1 ao 12). A cor vermelha indica os meses que foram descartados da análise.26

**Tabela 3.** Etograma com a descrição dos comportamentos observados. A descrição das ações bimanuais é baseada na classificação de McGrew & Marchant (1997), que engloba movimentos bimanuais simétricos e diferenciados. Para o comportamento sentar independente, adaptamos a descrição de Biondi (2010).26

**Tabela 4.** Tempo exato de vídeo analisado para cada sujeito (em minutos). O tempo com sujeito focal fora de visão foi excluído da análise.28

**Tabela 5.** Média e desvio padrão do número de ações bimanuais, por categoria, registradas para cada sujeito nos primeiros doze meses de vida.30

**Tabela 6.** Valores de P estimados usando um GLMM com distribuição de Poisson. Resultados abaixo de 0.05 indicam que a idade influenciou significativamente na taxa das ações bimanuais.35

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO .....	14
1.1 Características e controle da mão primata .....	14
1.2 Desenvolvimento da manipulação .....	15
1.3 Coordenação bimanual .....	16
1.4 Controle postural vs manipulação.....	17
1.5 Habilidades manipulativas em primatas não-humanos: <i>Sapajus spp.</i> .....	19
1.6 Objetivos .....	20
1.7 Hipóteses.....	20
2. MÉTODOS.....	22
2.1 Local de estudo: Fazenda Boa Vista.....	22
2.2 Espécie e sujeitos .....	23
2.3 Coleta de dados .....	25
2.4 Análise dos dados .....	29
3. RESULTADOS .....	29
3.1 Emergência e exibição do comportamento bimanual ao longo do desenvolvimento.....	29
3.1.1 Emergência da ação bimanual (I).....	30
3.1.2 Emergência da ação bimanual (II) .....	32
3.1.3 Emergência da ação bimanual (III) .....	33
3.1.4 Emergência da ação bimanual (IV).....	33
3.1.4 Emergência da ação bimanual (V) .....	34
3.1.5 Efeito da idade.....	35
3.2 Emergência da postura sentada independente.....	35
4. DISCUSSÃO .....	37
4.1 Por que a postura sentada não foi um requisito para as ações bimanuais? .....	37
4.2 A diversidade e a frequência das ações bimanuais aumentam quando a idade aumenta? .....	39
5. CONCLUSÃO.....	41
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	42

## 1. INTRODUÇÃO

Desde que Charles Bell (1865), Frederic Wood Jones (1920) e John Russell Napier (1956, 1960, 1980) evidenciaram a importância das mãos na evolução dos primatas, pesquisadores têm focado o uso das mãos como um objeto particular de estudo. Historicamente, o estudo da mão reuniu elementos de diversas áreas do conhecimento. Desde a arqueologia, abordando a evolução anatômica e o surgimento da capacidade de utilizar ferramentas, até a biologia, zoologia, medicina e antropologia, que se concentraram nos aspectos estruturais, fisiológicos e funcionais das mãos (Jones & Lederman, 2006).

Em humanos, o desenvolvimento de habilidades manipulativas tem representado um papel-chave em estudos da lateralidade (Young, 2019; Parma et al., 2017; Cochet, 2011), da linguagem (Rowe et al., 2008; Goldin-Meadow, 2009), do uso de ferramentas (Fragaszy et al., 2016; Kahrs et al., 2013), do desenvolvimento motor e cognitivo (Asakawa & Sugimura, 2014; Geerts et al., 2003; Dellatolas et al., 2003) e até mesmo da robótica (Krebs & Asfour, 2022; Vernon et al., 2010). Diversas abordagens com primatas não humanos têm surgido com os mesmos objetivos, mas ainda há lacunas a serem preenchidas: (1) poucos são os estudos longitudinais em torno do uso das mãos em contextos ecológicos naturais e (2) a emergência dos movimentos bimanuais desde a infância ainda não é bem descrita.

### 1.1 Características e controle da mão primata

A ordem dos primatas é caracterizada por alta flexibilidade comportamental e consequente adaptabilidade (Jones, 2005). Particularidades dos membros anteriores dos primatas podem desempenhar um papel fundamental para esses atributos. O membro anterior do primata consiste de três porções: (1) o segmento mais proximal é o braço, com o osso úmero, (2) o segmento do meio é o antebraço, com dois ossos, o rádio e a ulna, e (3) o segmento distal é a mão, com diversos ossos dentro do carpo (punho), metacarpo (palma) e dígitos (dedos) (Patel & Maiolino, 2016).

As mãos cumprem um papel marcante na vida dos primatas (Fragaszy, 1998). As mãos são usadas para forragear, explorar o ambiente e se relacionar socialmente (Fragaszy & Crast, 2016). Comparada à mão de outros mamíferos, a mão primata é constituída por um conjunto de características únicas: (1) pentadactilia (presença de cinco dígitos), (2) dedos relativamente longos, (3) almofadas táteis altamente sensoriais e (4) alta capacidade de controle hábil (Fragaszy

& Crast, 2016; Verendeev, Sherwood & Hopkins, 2016).

O controle da função motora no sistema nervoso central dos primatas é hierarquicamente organizado (Purves *et al.*, 2008). A base dessa hierarquia são os neurônios, células excitáveis que se comunicam entre si ou com células efetadoras (células musculares e secretoras) (Machado, 2013). Os neurônios motores inervam a musculatura esquelética e geram os movimentos corporais, incluindo os movimentos das mãos (Verendeev, Sherwood & Hopkins, 2016). A atividade dos neurônios motores é mediada por circuitos de interneurônios do tronco cerebral e da medula espinhal que ajustam os movimentos musculares (Purves *et al.*, 2008; Machado, 2013).

O movimento emerge de processos múltiplos, incluindo os relacionados à percepção e cognição (Bertolaso & Di Stefano, 2017). Percepção inclui mecanismos sensoriais e o processamento de informações aferentes. Movimentos requerem uma percepção precisa da localização espacial de estímulos e a tradução dessa informação em comandos motores adequados (Lacquaniti, 1996). A cognição é necessária para o planejamento do movimento, a seleção das ações e o reconhecimento de erros (Shumway-cook & Woollacott, 2010; Adolph & Franchak, 2017).

## **1.2 Desenvolvimento da manipulação**

Durante o desenvolvimento, a aquisição de habilidades manipulativas expande os domínios perceptivo, cognitivo e social dos indivíduos (Adolph & Franchak, 2017; Focaroli & Iverson, 2017). Habilidades manipulativas não emergem de maneira inata. Fitts & Posner (1967) apontam três estágios para o surgimento de uma habilidade motora. O primeiro estágio é chamado de cognitivo, pois demanda atenção e compreensão da natureza do movimento; nesse estágio o indivíduo executa diferentes ações e estratégias, abandonando as que não funcionam. No segundo estágio, chamado de associativo, há uma seleção dos movimentos que são funcionais, que agora podem ser refinados e melhorados. Por fim, no terceiro estágio, chamado de autônomo, o movimento pode ser realizado com facilidade e de forma automática, sem demandar atenção íntegra durante sua execução. Todos esses estágios se repetem várias vezes durante o desenvolvimento. Após adquirir uma habilidade, o indivíduo se depara com novos desafios e problemas motores que demandam novas ações a serem desenvolvidas (Manoel & Connolly, 1995). Por exemplo, após um bebê primata adquirir a habilidade de apreender um objeto com a mão, será desafiado pelo ambiente a se locomover enquanto segura esse objeto.

Há dois movimentos fundamentais para a manipulação de objetos: alcance e preensão

(Focaroli & Iverson, 2017). Os sistemas neurais que controlam os movimentos do braço (no tronco cerebral) são diferentes daqueles que controlam os movimentos da mão e dos dedos (em níveis corticais); e há uma diferença no momento em que cada um desses sistemas se desenvolve. Movimentos de alcance com o braço aparecem no início do desenvolvimento, enquanto movimentos finos com a mão e os dedos surgem mais tarde (Kuypers, 1962; Shumway-Cook & Woollacott, 2007).

Além da maturação neuromuscular, a emergência da preensão e de outras habilidades motoras também está intimamente relacionada a quanto o indivíduo consegue cumprir das exigências da tarefa (p. ex., considerar as propriedades do objeto a ser manipulado) e do meio ambiente (p. ex., lidar com a gravidade) (Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Objetos pesados e/ou pequenos requerem uma preensão mais precisa que objetos leves e/ou grandes; e objetos escorregadios requerem um parâmetro de aproximação maior do que objetos de superfície áspera (Smeets & Brenner, 1999). O indivíduo deve ser capaz de considerar todos esses fatores ao decidir de que forma utilizará uma ou ambas as mãos para manipular um objeto.

Há várias classificações para os movimentos de manipulação. A principal vem de Napier (1956), que classifica os movimentos em *não-apreensíveis* (em que o objeto pode ser impulsionado ou tocado apenas pelos dígitos individualmente) e *apreensíveis* (em que o objeto é mantido na mão, como visto anteriormente). O objeto pode ser apreendido utilizando os dedos e a palma da mão (chamado de *preensão de potência*) ou individualmente com a porção distal dos dedos (chamado de *preensão de precisão*) (Napier, 1956). Após ser apreendido, o objeto passa a ser alvo da finalidade da tarefa ao qual está vinculado. Ele pode ser tocado, movimentado ou manipulado de diferentes formas. Embora sejam distintos, movimentos de *precisão* e *potência* podem ser executados simultaneamente, desde que as duas mãos sejam acionadas de maneira coordenada para manipular o objeto.

### **1.3 Coordenação bimanual**

Muitas habilidades manipulativas requerem o uso de ambos os membros superiores, incluindo as mãos e os dedos, para atingir seu objetivo. O controle bimanual é realizado pelo sistema nervoso em diferentes níveis e os mecanismos neurais envolvidos em cada tipo de movimento ainda não foram totalmente elucidados. De maneira geral, sabemos que nos primatas diferentes áreas em cada hemisfério cerebral contribuem cooperativamente para a coordenação dos membros superiores; e várias regiões corticais, especialmente o córtex frontal, estão envolvidos na geração dos movimentos bimanuais (Donchin *et al.*, 1999; Kazennikov *et al.*, 1999;



Wiesendanger *et al.*, 1994; Wiesendanger & Serrien, 2004).

Quando as duas mãos estão envolvidas em uma atividade, elas podem assumir papéis simétricos, exercendo a mesma função simultaneamente, ou papéis diferenciados, no qual cada uma das mãos executa um tipo de ação (Kimmerle *et al.*, 1995; Kimmerle *et al.*, 2010). A diferenciação de papéis pode ocorrer com total separação de funções, quando as duas mãos atuam em atividades diferentes simultaneamente; ou com funções complementares no mesmo objeto, com uma mão exercendo um papel de apoio ou estabilização enquanto a outra manipula ou explora o objeto (Kimmerle *et al.*, 1995). Comparadas a habilidades bimanuais simétricas, as habilidades bimanuais diferenciadas exigem um maior grau de flexibilidade neural, além de independência e versatilidade entre os dois membros superiores (Byrne, 2005; Wiesendanger & Serrien, 2004). Em bebês humanos, as habilidades bimanuais simétricas aparecem mais cedo durante o desenvolvimento (Fagard & Jacquet, 1989; Fagard, 1998) e parecem preceder e facilitar o surgimento de habilidades bimanuais diferenciadas (Babik & Michel, 2015b). A aquisição de habilidades bimanuais reflete mudanças tanto na capacidade neuro-motora quanto nas demandas cognitivas dos infantes (Babik & Michel, 2015a; Fagard, 1998). Porém, a idade em que a coordenação bimanual aparece também está intimamente relacionada às características do ambiente em que o infante está envolvido. A complexidade da manipulação bimanual aumenta conforme o infante deixa de manipular apenas objetos simples, e tem acesso a objetos que podem ser rotacionados, desfragmentados ou combinados com outros objetos (Fagard, 1998; Kimmerle *et al.*, 1995). A sequência de emergência de habilidades bimanuais após o nascimento é bem descrita em bebês humanos (Fagard, 1998; Kimmerle *et al.*, 1995; Kimmerle *et al.*, 2010; Scharoun *et al.*, 2019), conhecida em algumas dimensões em primatas cativos (Heldstab *et al.*, 2020) e, até onde sabemos, não descrita em primatas de vida livre. A maioria dos estudos com primatas não-humanos selvagens tem se concentrado na observação de habilidades bimanuais para a investigação da lateralidade (McGrew & Marchant, 1997; Soto *et al.*, 2022), enquanto a ontogenia das habilidades bimanuais e os fatores que a restringem, como a postura, receberam pouca ou nenhuma atenção.

#### **1.4 Controle postural vs manipulação**

Para que ambas as mãos estejam livres para manipular objetos, é necessário controle adequado sobre forças externas, como a gravidade, que atuam deslocando a posição do corpo durante o movimento dos membros superiores (Bertenthal & Von Hofsten, 1998). Para isso, é necessária a capacidade de (1) estabilidade, para regular a posição do corpo no espaço, e (2)

orientação, para manter uma relação estável entre os segmentos do corpo (cabeça, tronco e os membros) e o ambiente (Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Nos primatas, diversos componentes do sistema nervoso participam do controle da postura, desde os estímulos visuais, que geram informações do espaço, da tarefa e do contexto no qual o indivíduo está inserido, até componentes do sistema somatossensorial e vestibular, que modulam a posição do corpo e regulam sua interação com a gravidade (Mori et al., 1996; Horak & Macpherson, 2011).

Ao nascerem, os primatas não possuem os sistemas neuromusculares maturados o suficiente para manterem uma posição vertical estável do tronco (Rochat & Bullinger, 1994; Dunbar & Badam, 1998). Em bebês humanos, por exemplo, esse cenário torna a maioria das habilidades manipulativas impossíveis de serem executadas (Bertenthal & Von Hofsten, 1998). À medida que os infantes se desenvolvem e adquirem controle postural, há a liberação dos membros superiores, anteriormente utilizados para sustentação e apoio, para a exploração ambiental, possibilitando uma gama de novas maneiras de usar as mãos (Adolph & Franchak, 2017).

Nos primatas, os primeiros comportamentos posturais a emergir geralmente envolvem movimentos mínimos dos segmentos corporais, como a postura sentada (Dunbar & Badam, 1998). A aquisição da habilidade de permanecer sentado é considerada um marco importante no desenvolvimento motor inicial (Rochat, 1992; Massion, 1994; Dunbar & Badam, 1998). Na posição sentada, ambos os membros superiores estão livres para manipulação e a superfície de apoio é reduzida apenas aos membros inferiores, que devem atuar em conjunto com o tronco e demais segmentos do corpo para executar contínuos ajustes no equilíbrio postural (Bertenthal & Von Hofsten, 1998). Em bebês humanos, a manutenção do corpo nessa posição oferece uma referência espacial para calcular as localizações dos objetos a serem manipulados e regular os movimentos que serão realizados nesses objetos (Rochat, 1992; Massion, 1994; Bertenthal & Von Hofsten, 1998).

Sabemos que bebês humanos melhoram sua capacidade de alcance e passam a usar mais as mãos quando conseguem permanecer na posição sentada (Rochat, 1992; Rochat et al., 1999; Spencer et al., 2000; Soska & Adolph, 2014). Além disso, Babik et al. (2013) observaram que o uso das mãos em comportamentos bimanuais em bebês está significativamente relacionado com o controle do tronco e o início do comportamento de sentar e engatinhar. Esses padrões ainda não são entendidos em primatas não-humanos.

### 1.5 Habilidades manipulativas em primatas não-humanos: *Sapajus spp.*

Embora habilidades manipulativas sejam menos descritas em espécies neotropicais em comparação a humanos e outros grandes primatas, esse cenário não é o mesmo para os macacos-prego (gênero *Sapajus*). Frigaszy *et al.* (2004) os classificam como forrageadores extrativistas hábeis, pois conseguem utilizar um vasto repertório de habilidades manuais para acessar e processar alimentos e contornar obstáculos do ambiente. Essas habilidades são apoiadas por uma série de adaptações neuroanatômicas: (1) cérebro e medula espinhal grandes para o tamanho do seu corpo, possivelmente suportando maior quantidade de fibras sensório-motoras que percorrem a medula (Rilling & Insel, 1999); (2) dispõem de mapas somatossensoriais bem diferenciados na pele glabra das palmas das mãos e dedos (Carlson & Nystrom, 1994); (3) os músculos do antebraço possuem semelhanças importantes aos humanos, principalmente aqueles que atuam no movimento do dedo polegar (Aversi-Ferreira *et al.*, 2011); (4) apresentam um substrato abundante de motoneurônios corticoespinhais que inervam os dígitos da mão (Bortoff & Strick, 1993) e (5) possuem áreas corticais associadas a propriocepção e planejamento motor bem desenvolvidas (Padberg *et al.*, 2007).

Embora o ancestral comum entre macacos-prego e humanos tenha surgido há milhões de anos, ambas as espécies exibem notáveis paralelos no uso das mãos: (1) possuem membros superiores extremamente hábeis, (2) começam a manipular objetos antes de se locomoverem de maneira independente e (3) possuem destreza suficiente para utilizar os dígitos de maneira individual (Truppa *et al.*, 2019a). Essas características têm atraído a atenção de pesquisadores para o gênero, que tem se consolidado como um importante modelo para estudos comparativos (Frigaszy & Crast, 2016).

Adams-Curtis & Frigaszy (1994, 1997) foram as pioneiras na descrição longitudinal do surgimento de habilidades manipulativas em macacos-prego, observando indivíduos em cativeiro desde o nascimento. Elas observaram que, durante as primeiras oito semanas de vida, os infantes tentam alcançar e tocar objetos e superfícies próximas, enquanto se agarram a mãe; depois, após a aquisição de controle postural, a variedade de ações aumenta rapidamente, e, ao final dos seis meses de vida, já exibem grande parte do repertório manipulador de adultos. A primeira abordagem naturalística foi realizada por Resende (2008), que observou que macacos-prego começam a manipular objetos com cerca de um mês de idade e usar ferramentas para quebrar frutos duros com sucesso apenas a partir dos dois anos. Essas descobertas foram fundamentais para o entendimento inicial de como ocorre o desenvolvimento manual em macacos-prego, porém, como visto nos tópicos anteriores, ainda há muito a ser investigado.

## 1.6 Objetivos

O primeiro objetivo deste trabalho foi descrever pela primeira vez a emergência e o desenvolvimento das ações bimanuais em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) selvagens durante o primeiro ano de vida. A utilização do macaco-prego (gênero *Sapajus*) como um modelo comparativo para humanos e outros primatas motivou, nas últimas décadas, diversas investigações em torno do uso das mãos nas espécies do gênero (Fragaszy & Crast, 2016; Taffoni et al., 2017; Truppa et al., 2019). Porém, o rico conhecimento que acumulamos sobre o desenvolvimento motor de bebês humanos ainda está longe de ser alcançado em macacos-prego; e o pouco que conhecemos oriunda principalmente dos estudos em cativeiro. Até o presente momento, não encontrei nenhum estudo sobre a coordenação bimanual em macacos-prego, seja em cativeiro ou na natureza.

Nosso segundo objetivo foi descrever quando o controle postural, medido pelo comportamento de sentar independente, emerge durante o desenvolvimento inicial dos macacos-prego. O comportamento posicional, incluindo a postura sentada, já foi estudado na população de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) selvagens observada neste estudo (Wright et al., 2019); porém, os pesquisadores não descreveram de maneira longitudinal em que período o comportamento sentado surge após o nascimento.

## 1.7 Hipóteses

Levando em conta que em bebês humanos há uma relação positiva entre a postura sentada e habilidades manipulativas (Rochat & Bullinger, 1994; Soska & Adolph, 2014; Babik et al., 2013), e que (2) macacos-prego, durante o desenvolvimento inicial, ocupam a(s) mão(s) agarrando-se à mãe ou em superfícies de apoio até obter estabilidade (Fragaszy, 1989; Fragaszy, 1990), nossa primeira hipótese é que o controle postural, medido pelo comportamento de sentar independente, é um requisito para a emergência das ações bimanuais. Se esta hipótese estiver correta, nossa previsão é que os comportamentos bimanuais serão registrados pela primeira vez apenas quando os infantes já estejam sendo registrados na postura sentada independente.

Em bebês humanos, a complexidade da manipulação bimanual aumenta quando a diversidade de objetos disponíveis para manipulação aumenta (Fagard, 1998; Kimmerle et al., 1995). Conforme os infantes de macacos-prego se tornam maduros fisicamente para explorar seu

ambiente, são expostos a inúmeras possibilidades de manipulação, pois o ambiente selvagem oferece uma rica diversidade de objetos e substratos ao seu redor (Fragaszy & Adams-Curtis, 1991). Visto isso, nossa segunda hipótese é que a diversidade e a frequência das ações bimanuais aumentam com a idade. Se esta hipótese estiver correta, esperamos encontrar maior número de ações bimanuais diferentes no repertório bimanual dos infantes à medida que se tornam mais velhos; e a idade deve exercer um efeito positivo sobre a taxa dessas ações ao longo do primeiro ano de vida.

## 2. MÉTODOS

### 2.1 Local de estudo: Fazenda Boa Vista

O local de estudo é a Fazenda Boa Vista (FBV), uma área de preservação privada localizada no município de Gilbués, no Sul do estado do Piauí ( $9^{\circ} 49' 55''$  S,  $45^{\circ} 20' 38''$  W) (figura 1). É uma área de planície arenosa de aproximadamente 1.250ha situada no ecótono entre Caa-tinga e Cerrado, a 420 m acima do nível do mar. A geografia local é caracterizada por planaltos e cumes de arenito, com uma paisagem rica em chapadas, brejos, grotas e morros. Possui uma vegetação heterogênea, com diversas espécies de árvores e arbustos baixos (mais detalhes em Verderane, 2010). O clima é marcado por duas estações bem definidas: estação seca (de maio a setembro) e a estação chuvosa (de outubro a abril). A área contém algumas dezenas de habitações humanas e regiões de plantação e criação de animais, que compartilham espaço com a flora e fauna local (Spagnoletti, 2022).

**Figura 1.** Localização e fotografias da FBV. Fonte: © LEDIS USP.





## 2.2 Espécie e sujeitos

Os macacos-prego estudados fazem parte de uma população da espécie *Sapajus libidinosus* que habita a FBV (figura 2). Essa população é caracterizada pelo elevado grau de terestrialidade (Wright et al., 2019) e pelo rico repertório de habilidades manuais (Truppa et al., 2019a), incluindo a capacidade de usar pedras como ferramenta para abrir frutos duros (Izar et al., 2022). Entre as principais atividades dos *Sapajus libidinosus* da FBV, destacam-se a catação, cuidado com infantes, brincadeira social e a busca por alimento (Verderane, 2010). Formam grupos multi-macho e multi-fêmea com geralmente 12 a 26 indivíduos. Possuem uma grande variabilidade alimentar, consumindo desde frutas, raízes, folhas, sementes e invertebrados até pequenos vertebrados (Verderane, 2010; Santos, 2015).

**Figura 2.** Grupo de *Sapajus libidinosus* da FBV. Fonte: © LEDIS USP.



A população de *Sapajus libidinosus* da FBV vem sendo acompanhada por pesquisadores e assistentes de campo do LEDIS (Laboratório de Etologia, Desenvolvimento e Interação Social da Universidade de São Paulo) que coletam dados audiovisuais sistematicamente desde 2006. O acompanhamento de longo prazo permitiu a habituação dos macacos-prego à presença humana para a coleta de dados, a identificação de todos os animais e o registro do período de nascimento de cada um dos indivíduos. Todos esses dados estão reunidos em um banco de dados, que conta, até o presente, com mais de 40000 arquivos de vídeos comportamentais.

A população de macacos-prego da FBV atualmente se divide em cinco grupos: ZA, CH, TE, D1 e D2. Nesta pesquisa observamos oito infantes que nasceram no grupo CH (tabela 1 e figura 3).

**Tabela 1.** Nome, sexo e data de nascimento dos sujeitos observados.

Nome	Data de nascimento	Sexo
Acerola (CR)	03/2017	Fêmea
Pimenta (PI)	05/2017	Fêmea
Olivia (OL)	01/2015	Fêmea
Michele (MI)	12/2016	Fêmea
Cacau (CA)	03/2015	Macho
Hortelã (HO)	11/2016	Macho
Marino (MA)	12/2014	Macho
Caititu (CT)	06/2017	Macho

**Figura 3.** Imagem dos infantes do grupo CH estudados (aos 8 meses de idade): (A) Acerola, (B) Pimenta, (C) Olivia, (D) Michele, (E) Cacau, (F) Hortelã, (G) Caititu e (H) Marino. Fonte: © LEDIS USP.





### 2.3 Coleta de dados

Os dados desta pesquisa foram coletados a partir de vídeos obtidos por dois colaboradores de campo (Marcos Fonseca de Oliveira e Arizomar da Silva Oliveira), que filmaram (com uma câmera digital) os sujeitos, seguindo o método animal focal (Altmann, 1974). Os colaboradores de campo foram previamente treinados para acompanhar de maneira discreta o grupo de macacos-prego e identificar os animais. A vegetação baixa e os bosques abertos da FBV permitiram, na maioria das vezes, uma boa visualização dos animais (figura 4). As observações ocorreram de um a cinco dias por semana, do amanhecer ao anoitecer. Os vídeos foram gravados com resolução de 1080p a 60 fps em formato digital MOV e MP4, com duração de 30 segundos a 5 minutos por arquivo de gravação. Todo conteúdo de filmagem foi catalogado e armazenado no banco de dados do LEDIS.

**Figura 4.** Pesquisadores e colaboradores de campo do LEDIS acompanhando o grupo de *Sapajus libidinosus* na FBV para filmar. Fonte: © LEDIS USP.



Para este estudo, analisamos um recorte de tempo de 40 minutos de filmagem de cada mês de cada infante, do nascimento até o décimo segundo mês de vida (período que cobre a primeira metade da infância em macacos-prego (Verderane & Izar, 2019).

Por se tratar de um estudo naturalístico, algumas dificuldades foram encontradas durante a filmagem dos vídeos: (1) nem sempre o grupo CH foi encontrado pelos assistentes de campo para filmar, portanto, nem sempre foi possível recortar 40 minutos completos de filmagem em cada mês, e, (2) em alguns vídeos, a visibilidade dos infantes foi comprometida pois os animais se encontravam na copa das árvores ou no meio da vegetação. Para contornar essas situações, tomamos as seguintes decisões: (1) analisamos apenas os meses com pelo menos duas semanas

de filmagem disponível, (2) para as análises, desconsideramos do recorte de tempo todos os segundos em que os infantes não estavam visíveis no vídeo e (3) quando não foi possível recortarmos 40 minutos de filmagem, recortamos apenas 20 minutos ou removemos o mês das análises (tabela 2).

**Tabela 2.** Recorte de tempo analisado em cada mês (1 ao 12). A cor vermelha indica os meses que foram descartados da análise.

Sujeitos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Acerola (CR)	40	40	40	40	40	40	40	40	40			
Pimenta (PI)	40	40	40	40	40	40	20	40				20
Olivia (OL)	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	20
Michele (MI)	40	40	40	40	40	40	40	40		20	40	20
Cacau (CA)	20	40	40	40	40	40	40	40	40	40	20	20
Hortelã (HO)	40	40	40	40	40	40	40	40	40	20	40	
Marino (MA)	40	40	40			40	40	40	40	40	40	40
Caititu (CT)	40	40	40	40	40	40		40		40	40	40

Os dados comportamentais foram obtidos com base em um etograma (tabela 3). Utilizamos o software BORIS (Friard & Gamba, 2016) para codificar os vídeos (figura 5).

**Tabela 3.** Etograma dos comportamentos estudados. A descrição das ações bimanuais é baseada na classificação de McGrew & Marchant (1997), que engloba movimentos bimanuais simétricos e diferenciados. Para o comportamento sentar independente, adaptamos a descrição de Biondi (2010).

Categoria	Descrição
Ações bimanuais (Adaptado de McGrew & Marchant, 1997)	I) Ambas as mãos operam simultaneamente e de forma idêntica no mesmo objeto. Por exemplo, um macaco-prego segura um coco com as duas mãos.
	II) Ambas as mãos operam alternadamente. Por exemplo, um macaco-prego escava o solo movimentando as duas mãos de forma rítmica.

---

III) Ambas as mãos operam simultaneamente, mas de maneira complementar no mesmo objeto. Por exemplo, um macaco-prego segura uma fruta com uma mão enquanto a outra explora o seu conteúdo.

---

IV) Ambas as mãos operam simultaneamente, mas uma das mãos é utilizada para manipulação e a outra para se movimentar. Por exemplo, uma mão segura uma fruta enquanto a outra é utilizada para se locomover.

---

V) Ambas as mãos operam simultaneamente em objetos diferentes. Por exemplo, um macaco-prego segura dois frutos, cada um em uma mão.

---

Sentar independente  
(Adaptado de Biondi,  
2010)

O macaco-prego permanece com os membros posteriores extremamente flexionados enquanto se encontra em uma posição ortograda (tronco do corpo perpendicular a um eixo horizontal imaginário). Os membros superiores estão livres para manipulação e não são utilizados para apoio postural (figura 6).

---

Fora de visão

Não é possível visualizar o animal focal.

---

**Figura 5.** Interface do software BORIS durante codificação de um vídeo. O etograma comportamental é registrado no software, e, em seguida, é registrada a frequência ou o tempo que os comportamentos são executados pelo sujeito focal durante o vídeo. Ao final da codificação, a quantidade de eventos transcritos é exportada em uma planilha para as análises.

The screenshot displays the BORIS software interface. At the top, there is a menu bar with 'File', 'Observations', 'Playback', 'Tools', 'Analysis', and 'Help'. Below the menu is a toolbar with various icons for video control and analysis. The main window is titled 'M9 - Cacau - Mestrado\_BORIS - BORIS' and contains a video player showing two monkeys in a natural setting. Below the video player, there are three panels: 'Ethogram' on the left, a central status bar, and 'Events for "M9 - Cacau" observation' on the right. The 'Ethogram' panel shows a table with columns for 'Key', 'Code', and 'Pc'. The central status bar displays 'Cacau - Mês 9 - 40 min.mp4: 267.671 / 2400.132 (paused)'. The 'Events' panel shows a table with columns for 'time', 'subject', 'code', 'type', 'modifier', and 'comment'.

time	subject	code	type	modifier	comment
100	263.414	Cacau	Bang / Hit		Unimanual[...]
101	267.168	Cacau	PI I	START	33 Terrestre
102	267.417	Cacau	Grasping II		Bimanual[...]
103	268.172	Cacau	Handle		33 Indefinido[...]
104	270.168	Cacau	Grasping II		Bimanual[...]

**Figura 6.** Macaco-prego (*Sapajus libidinosus*) infante sentado (aos nove meses de idade) no solo na Fazenda Boa Vista, Gilbués, PI. Fonte: © LEDIS USP.



Ao total, foram transcritos 3220 minutos de vídeo distribuídos entre os oito sujeitos. Os infantes permaneceram fora de visão durante 304,4 minutos, portanto, 2915,6 minutos de vídeo foram considerados para as análises (tabela 4).

**Tabela 4.** Tempo exato de vídeo analisado para cada sujeito (em minutos). O tempo com sujeito focal fora de visão foi excluído da análise.

Sujeitos	Meses											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
CR	37,6	37,1	35,5	38,5	38,0	33,8	31,4	36,0	34,5	-	-	-
PI	37,7	39,1	38,0	38,6	33,5	33,9	17,6	35,4	-	-	-	18,2
OL	39,2	38,2	36,8	36,8	38,6	36,5	39,1	37,8	37,1	37,5	38,6	17,2
MI	36,4	37,4	37,5	39,9	37,1	37,0	35,3	38,1	-	17,2	18,3	17,8
CA	19,6	36,1	38,8	39,6	39,4	38,6	38,8	36,2	36,8	36,5	18,3	17,2
HO	35,5	37,0	36,9	36,6	36,9	37,2	39,8	38,4	37,6	18,1	37,0	-
MA	37,9	39,5	39,1	-	-	37,5	39,7	36,0	37,2	37,8	37,6	37,5
CT	38,9	38,1	37,1	36,0	37,8	36,7	-	34,4	-	18,7	35,2	37,0
Média	35,3 ± 6,5	37,8 ± 1,1	37,4 ± 1,2	38,0 ± 1,5	37,3 ± 1,9	36,4 ± 1,7	34,5 ± 8,1	36,5 ± 1,4	36,6 ± 1,2	27,6 ± 10,6	30,8 ± 9,8	24,1 ± 10,1

## **2.4 Análise dos dados**

Para cada comportamento bimanual, calculamos a sua taxa, ou seja, o número de eventos ocorridos dividido pelo total de tempo de observação. No caso do comportamento sentado, calculamos sua frequência relativa, dividindo o tempo que os sujeitos passaram na posição sentada pelo tempo de observação. Todos esses cálculos e seus gráficos descritivos foram realizados no software Microsoft® Excel.

Para testar nossa primeira hipótese, inicialmente determinamos o período em que os indivíduos adquiriram controle postural a partir do surgimento de pelo menos um evento em postura sentada. Após, analisamos se houve, para cada sujeito, a execução de alguma categoria de comportamento bimanual no período anterior à exibição do comportamento sentado. Para testar nossa segunda hipótese, utilizamos o ambiente de software R v4.2.2 para executar um Modelo Misto Linear Generalizado (GLMM) para testar se houve mudanças significativas nas taxas de cada categoria de comportamento bimanual ao longo do primeiro ano de vida, e se a idade representou um efeito positivo sobre a taxa de cada ação bimanual. Escolhemos utilizar o GLMM devido à sua adequação para lidar com dados longitudinais, levando em conta a estrutura de dependência entre as observações ao longo do tempo. Para tanto, consideramos a idade como fator fixo e o sujeito como fator aleatório. O modelo foi ajustado em R usando a função lmer do pacote R lme4 (Bates et al., 2015). A variedade de ações bimanuais foi calculada pelo número de categorias bimanuais presentes no repertório de dos infantes conforme a idade.

## **3. RESULTADOS**

### **3.1 Emergência e exibição do comportamento bimanual ao longo do desenvolvimento**

Ao total, em 2915 minutos de vídeos transcritos, registramos, entre os oito sujeitos, 2986 eventos de ações bimanuais (tabela 5).

**Tabela 5.** Média e desvio padrão do número de ações bimanuais, por categoria, registradas para cada sujeito nos primeiros doze meses de vida.

Categorias	I	II	III	IV	V
Médias	319,6 ± 147,0	3,1 ± 2,6	13,6 ± 7,8	16,7 ± 4,4	20,1 ± 12,8

### 3.1.1 Emergência da ação bimanual (I)

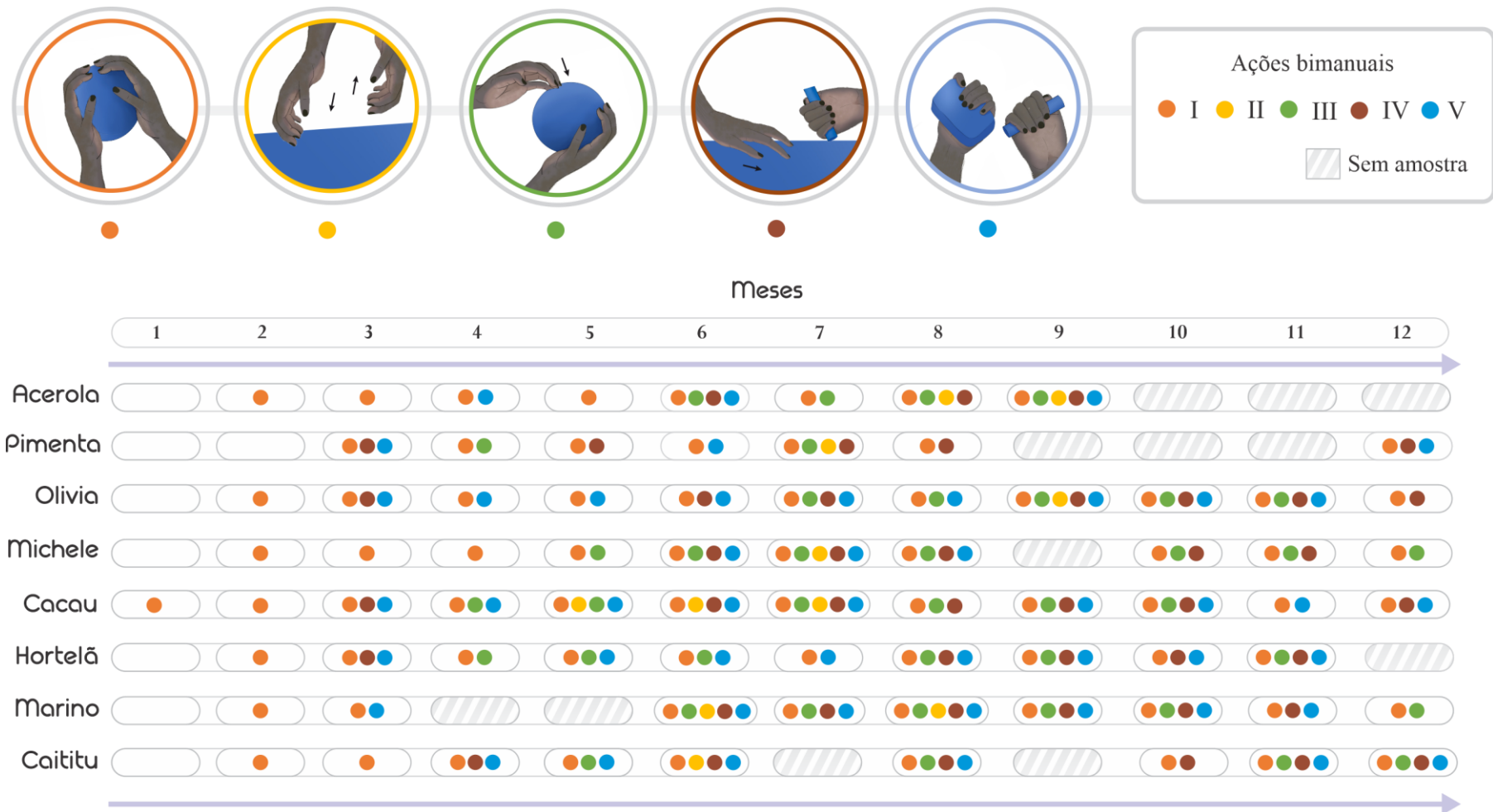
Observamos a ação bimanual (I) pela primeira vez ao final do primeiro mês de vida em Cacau (12,5% da amostra). Olivia exibiu algumas ações unimanuais no mesmo período, e os outros sujeitos não exibiram nenhuma atividade manipulativa.

A ação bimanual (I) começou a ser exibida pela maioria dos sujeitos ao longo do segundo mês de vida. Nessa idade, todos os sujeitos se engajaram em manipulação, geralmente manuseando objetos ou explorando superfícies com os dedos. A ação bimanual (I) apareceu ao menos uma vez em 87,5% deles (figura 7).

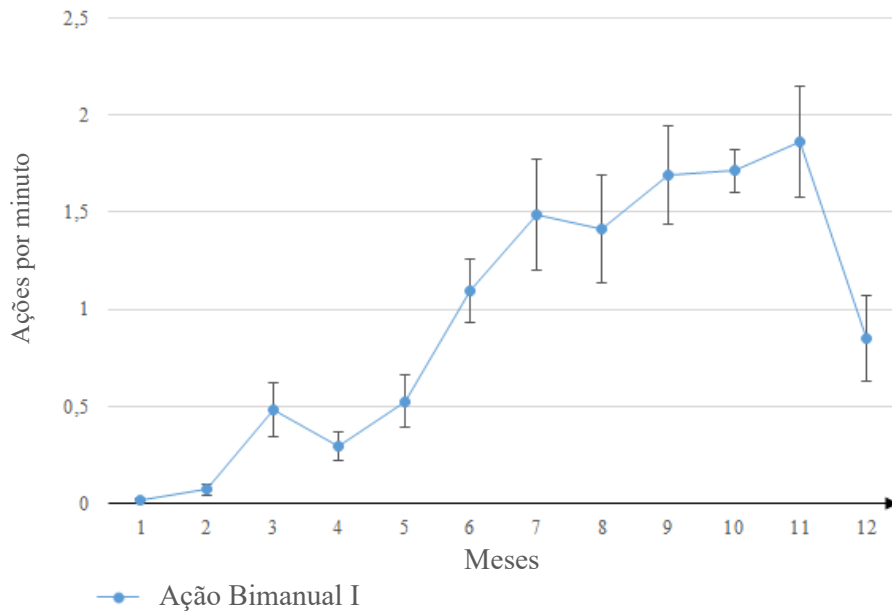
A partir do terceiro mês de vida, a ação bimanual (I) passou a compor o repertório bimanual de todos os sujeitos e sua taxa média por minuto aumentou demasiadamente com a idade (figura 8). Houve um decaimento da sua taxa média por minuto apenas no décimo segundo mês de vida. Ao total, essa ação representou 85,6% do repertório.



**Figura 7.** Linha do tempo da exibição das ações bimanuais (I, II, III, IV e V) ao longo do primeiro ano de vida nos oito sujeitos. Cada círculo colorido representa uma categoria das ações bimanuais. Os círculos dentro da demarcação mostram as ações que foram exibidas ao menos uma vez pelo infante.



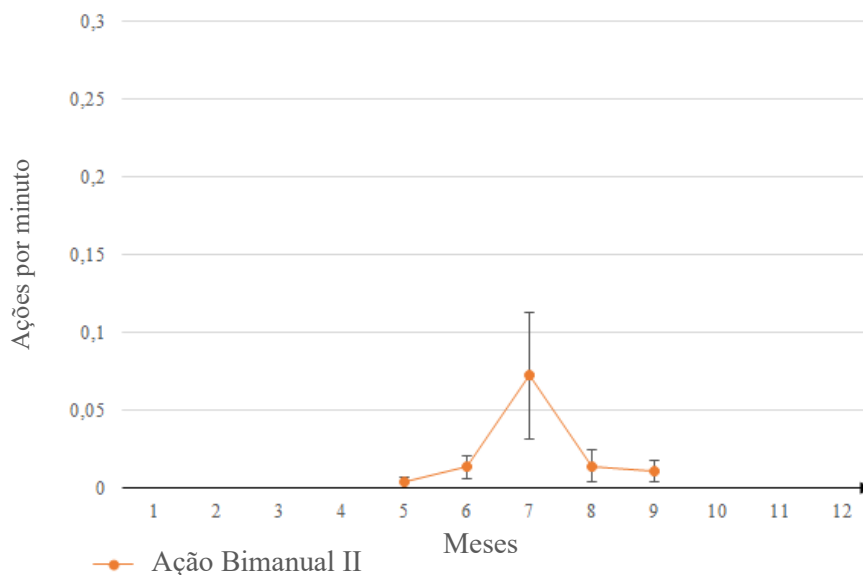
**Figura 8.** Taxa média e erro padrão da ação bimanual (I) durante o primeiro ano de vida de oito macacos-prego infantis (*S. libidinosus*) da Fazenda Boa Vista.



### 3.1.2 Emergência da ação bimanual (II)

A ação bimanual (II) foi observada pela primeira vez entre o quinto e nono mês de vida e apareceu ao menos uma vez em 87,5% dos sujeitos observados (apenas Hortelã não exibiu este comportamento) (figura 7). Entre as categorias de ações bimanuais, esta foi a menos observada (representou menos de 1% do repertório). A taxa média variou de  $0.003 \pm 0.003$  a  $0.07 \pm 0.04$  ações por minuto, com o pico de exibição do comportamento no sétimo mês de vida (figura 9).

**Figura 9.** Taxa média e erro padrão da ação bimanual (II) durante o primeiro ano de vida dos oito sujeitos.

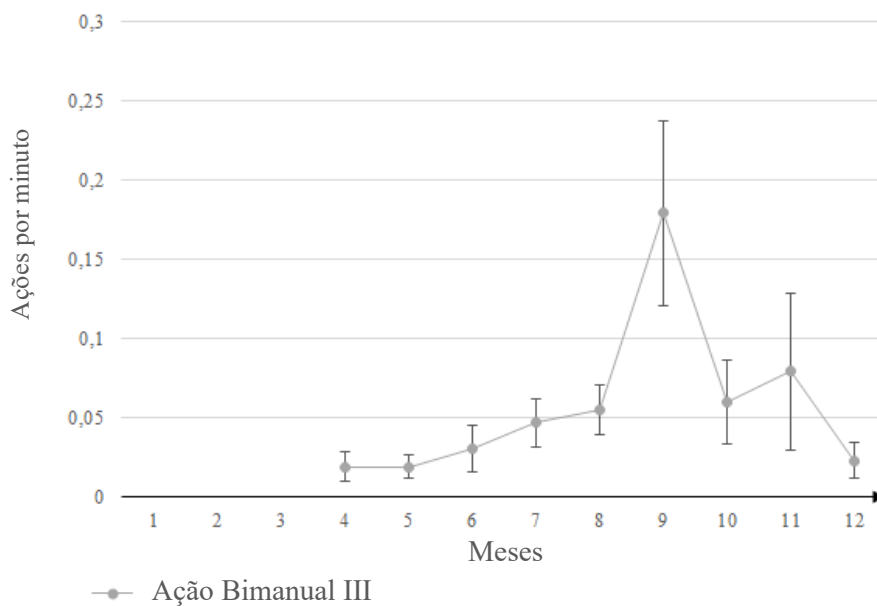




### 3.1.3 Emergência da ação bimanual (III)

Observamos a ação bimanual (III) pela primeira vez no quarto mês de vida em 42% dos sujeitos observados. Essa ação foi o comportamento do nosso repertório bimanual a ser exibido mais tarde. Olivia, por exemplo, exibiu a ação pela primeira vez apenas no sétimo mês de vida (figura 7). Sua taxa média por minuto aumentou gradualmente com a idade até o seu pico de exibição, no nono mês ( $0.17 \pm 0.05$ ). Semelhante à ação bimanual (I), nossos dados mostraram um decaimento da sua taxa média por minuto no décimo segundo mês de vida (figura 10). Essa ação representou 3,6% do repertório.

**Figura 10.** Taxa média e erro padrão da ação bimanual (III) durante o primeiro ano de vida dos oito sujeitos.



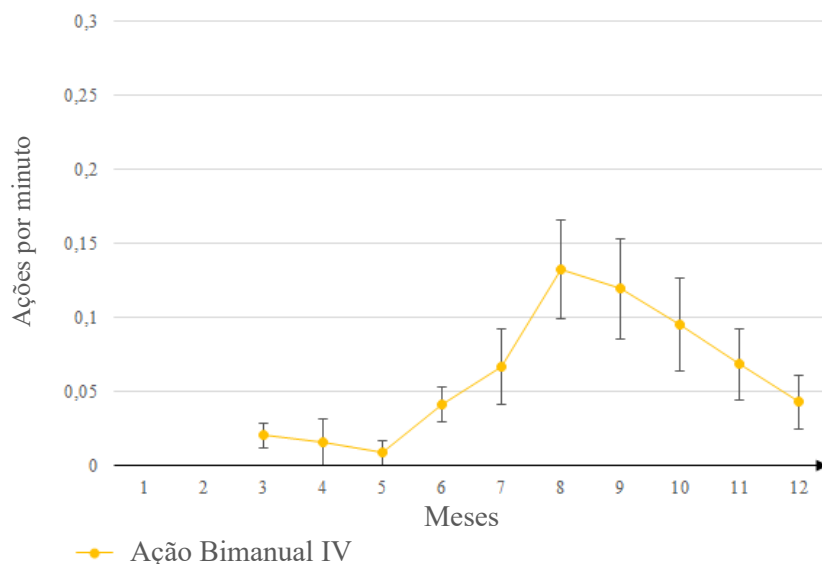
### 3.1.4 Emergência da ação bimanual (IV)

A ação bimanual (IV) foi observada pela primeira vez no terceiro mês de vida em 50% dos sujeitos observado e, até no máximo o sexto mês de vida, todos os sujeitos exibiram o comportamento ao menos uma vez (figura 7).

Durante o quarto e quinto mês de vida a ação foi pouco observada (apenas dois sujeitos exibiram o comportamento). A partir do sexto mês de vida, a ação se tornou recorrente no repertório bimanual dos sujeitos, sua taxa média por minuto aumentou até o seu pico de exibição

no oitavo mês de vida ( $0.13 \pm 0.03$ ) e decaiu nos meses seguintes (figura 10). Essa ação representou 4,4% do repertório.

**Figura 11.** Taxa média e erro padrão da ação bimanual (IV) durante o primeiro ano de vida dos oito sujeitos

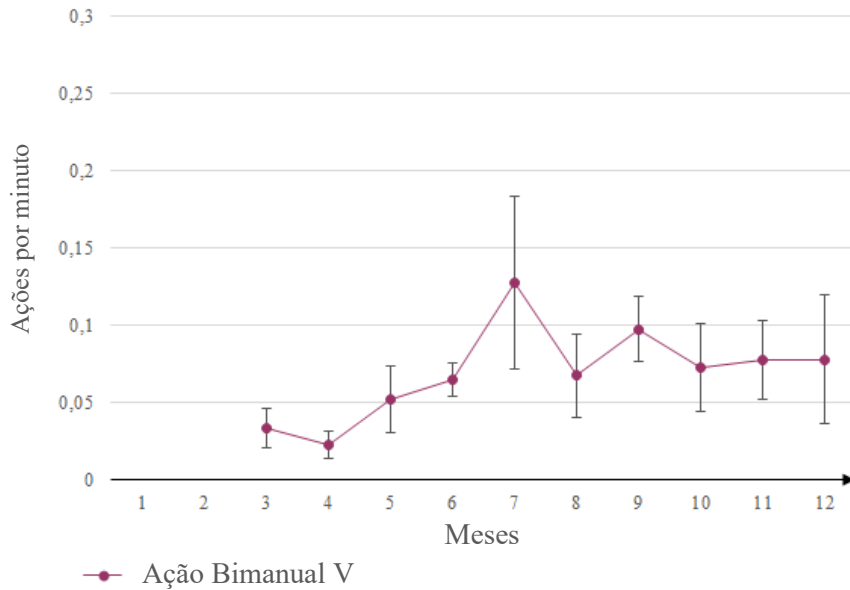


### 3.1.4 Emergência da ação bimanual (V)

A ação bimanual (V) foi observada pela primeira vez no terceiro mês de vida em 62,5% dos sujeitos observados e, até no máximo o sexto mês de vida, todos os sujeitos exibiram o comportamento ao menos uma vez (figura 7). Essa ação foi recorrente no repertório bimanual, principalmente após o sexto mês de vida, quando apareceu em todos os sujeitos observados.

A taxa média por minuto entre os indivíduos variou de  $0.02 \pm 0.02$  a  $0.12 \pm 0.05$  e se manteve constante ao longo do primeiro ano de vida (figura 11). Essa ação representou 5,3% do repertório.

**Figura 12.** Taxa média e erro padrão da ação bimanual (V) durante o primeiro ano de vida dos oito sujeitos.



### 3.1.5 Efeito da idade

Houve um efeito positivo da idade sobre as ações bimanuais para as categorias I, III, IV e V (tabela 6).

**Tabela 6.** Valores de P estimados usando um GLMM com distribuição de Poisson. Resultados abaixo de 0.05 indicam que a idade influenciou significativamente na taxa das ações bimanuais.

Ação Bimanual	Estimate	Valor de P
I	0.1778	< 0.001
II	0.1977	0.056
III	0.2639	< 0.001
IV	0.2496	< 0.001
V	0.1639	< 0.001

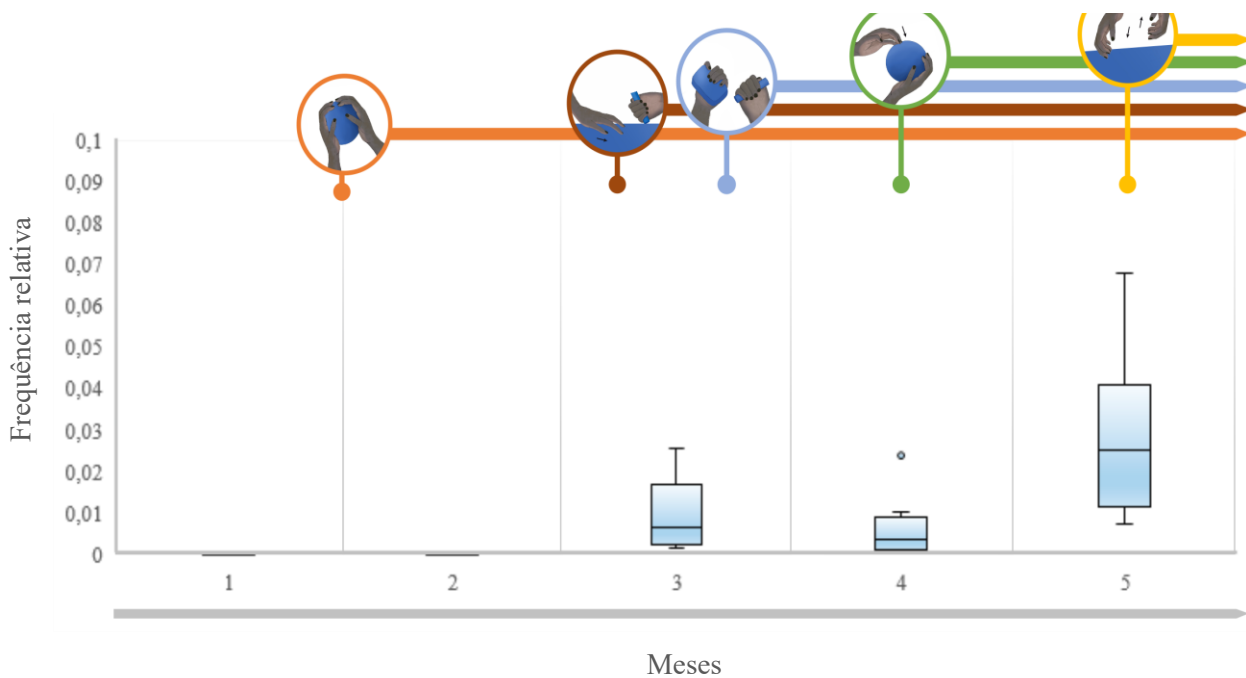
### 3.2 Emergência da postura sentada independente

Em nossos dados, registramos a postura sentada em todos os sujeitos, pela primeira vez, no terceiro mês de vida (entre a 10<sup>o</sup> e 12<sup>o</sup> semana), quando permaneceram, em média,  $22,7 \pm 7,6$  segundos do tempo de recorte na postura sentada.

No quarto mês de vida, apenas 71,4% dos sujeitos exibiram o comportamento novamente e sua duração média foi de  $15,1 \pm 7,4$  segundos. Em contrapartida, no quinto mês de vida, a duração média do comportamento aumentou demasiadamente em todos os sujeitos e foi quatro vezes maior que no mês anterior ( $65,8 \pm 20,5$  segundos). Esses resultados mostram que o período de emergência da postura sentada independente se concentrou entre o terceiro e quarto mês de vida nos sujeitos observados.

O surgimento da postura sentada foi acompanhado pela emergência de ações bimanuais diferenciadas (IV e V), mas não antecedeu a emergência de ações bimanuais simétricas (I) (figura 13).

**Figura 13.** Frequência da postura sentada: valores máximos, mínimos, medianos e pontos de exceção entre os oito sujeitos nos primeiros cinco meses de vida. O período em que cada categoria de ação bimanual foi exibida pela primeira vez é mostrado acima



## 4. DISCUSSÃO

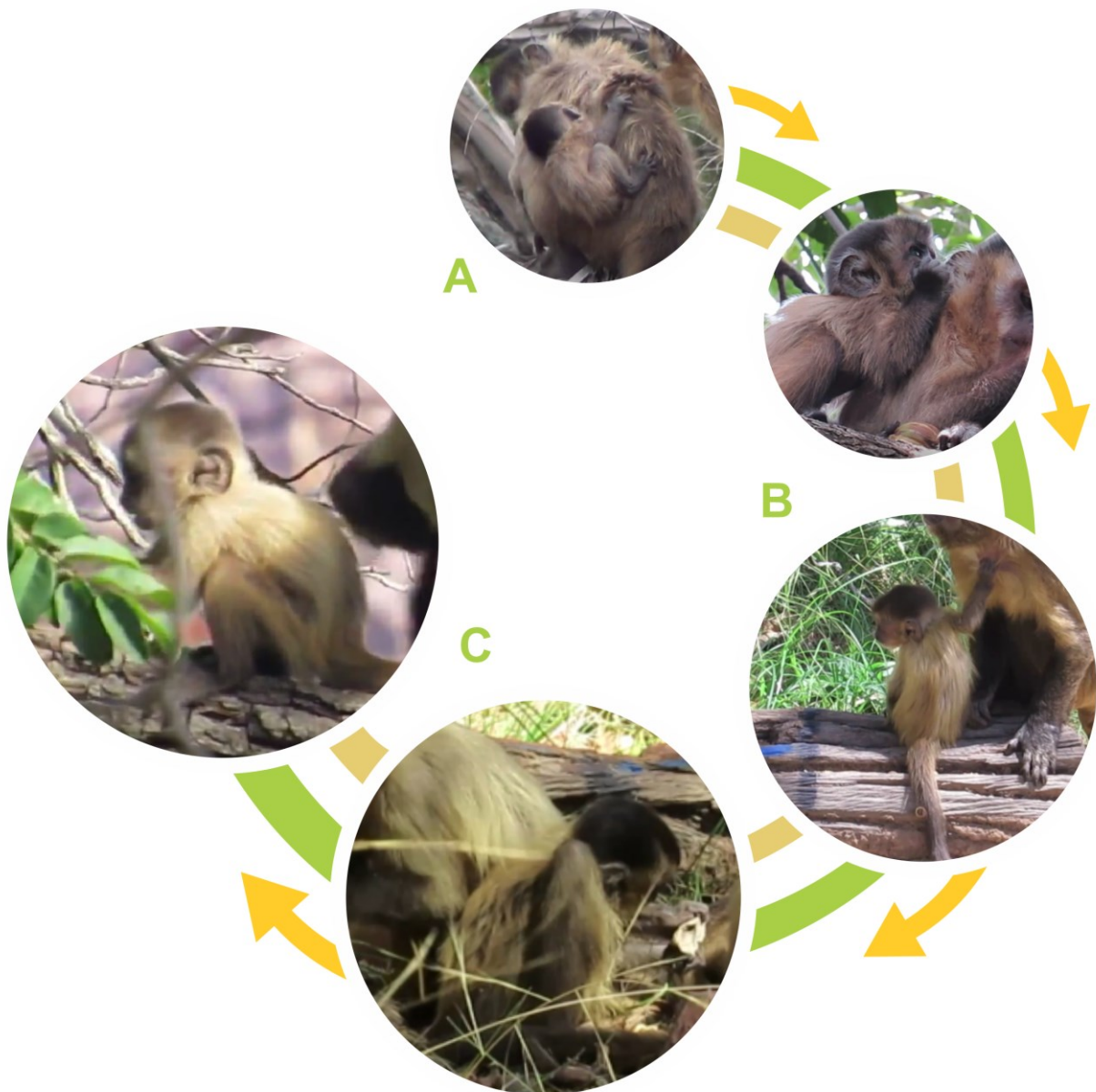
Neste estudo, descrevemos pela primeira vez a emergência e o desenvolvimento das ações bimanuais em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). Conduzimos uma investigação longitudinal com oito infantes de uma população selvagem de *Sapajus libidinosus* que foram filmados semanalmente do nascimento aos doze meses de vida. Esperávamos que a emergência das ações bimanuais coincidissem com a aquisição de controle postural, estimado pelo surgimento da postura sentada independente. Também esperávamos que a frequência e a diversidade de ações bimanuais aumentassem com a idade. Observamos ações bimanuais pela primeira vez, para a maioria dos infantes, no segundo mês de vida. Por outro lado, observamos a postura sentada, em todos os infantes, a partir do terceiro mês de vida. Portanto, o controle postural não foi um requisito para as ações bimanuais. Confirmamos que o repertório e a taxa das ações bimanuais aumentaram na maior parte do primeiro ano de vida dos infantes.

### 4.1 Por que a postura sentada não foi um requisito para as ações bimanuais?

A capacidade de indivíduos imaturos de *Sapajus libidinosus* exibirem ações bimanuais antes da aquisição de controle postural revelou que a coordenação bimanual se estabelece desde cedo durante o desenvolvimento desses primatas. Porém, para uma manifestação dessas ações, foi necessário um suporte postural externo que compensasse a falta do controle postural (Bower, 1989). Substratos, como os galhos das árvores, e superfícies de apoio, incluindo o corpo da mãe e de outros indivíduos, proporcionaram superfícies de apoio para que o infante mantivesse seu tronco suportado, com estabilidade suficiente para liberar os membros superiores da função de apoio (para uma melhor compreensão, veja a figura 14). Com certeza, este é o principal achado deste estudo, visto que o efeito do suporte postural externo sobre a emergência das ações bimanuais, até onde sabemos, não foi investigada em primatas não-humanos. Bebês humanos, quando ainda não são capazes de se sentar sozinhos, também conseguem realizar ações bimanuais ao receberem um suporte postural externo que estabilize seu tronco (Rochat, 1992; Rochat & Goubet, 1995; Rochat et al., 1999). Obviamente, há inúmeras diferenças entre os estudos realizados em ambientes controlados com bebês humanos e as nossas observações naturalísticas dos macacos-prego. Ainda assim, para o infante macaco-prego, assim como para o

bebê humano, a postura mostra-se como uma variável substancial da coordenação bimanual.

**Figura 14.** Trajetória de desenvolvimento postural nos infantes *Sapajus libidinosus* da FBV (imagens capturadas dos vídeos). (A) Infante agarrado ao dorso da mãe durante a primeira semana de vida. (B) Aos dois meses, devido à falta de controle postural para permanecerem em uma postura vertical sozinhos, os infantes tendem a apoiar-se sobre uma superfície ou usar os membros para segurar-se em um ponto de apoio. (C) Aos três meses, os infantes já exibem a postura sentada independente. Curiosamente, registramos um infante posicionado na região medial dos membros inferiores da mãe, obtendo sustentação postural enquanto realizava uma ação bimanual. Fonte: © LEDIS USP.



Outra descoberta importante foi que apenas ações bimanuais simétricas (I) apareceram no início do desenvolvimento dos infantes. Seria improvável que as ações bimanuais

diferenciadas (II, III, IV e V) também ocorressem antes da postura sentada, pois essas ações demandam maior coordenação e estabilidade dos segmentos corporais, além de serem mais complexas para o sistema neuromuscular regular (Wiesendanger & Serrien, 2004; Byrne, 2005). Ou seja, os infantes *Sapajus libidinosus* da FBV, enquanto incapazes de permanecerem sentados, encontram no ambiente suporte postural suficiente para ajustar sua capacidade de manipulação. Após a aquisição de controle postural, torna-se possível liberar ambas as mãos do apoio postural, diferenciar o papel de cada mão durante as ações e expandir seu repertório bimanual.

#### **4.2 A diversidade e a frequência das ações bimanuais aumentam quando a idade aumenta?**

Em humanos e algumas espécies de primatas estudados em cativeiro (incluindo chimpanzés, gorilas e saguis), a ordem de emergência das ações bimanuais seguiu a mesma trajetória observada nos *Sapajus libidinosus* da FBV: as ações simétricas antecederam as ações diferenciadas (Fagard & Jacquet, 1989; Heldstab et al., 2020; Babik & Michel, 2015b). Nossos resultados corroboram a ideia de Heldstab et al. (2020) que esse é um padrão robusto em primatas independentemente do ambiente.

Para *Sapajus libidinosus* da FBV, a variabilidade individual no período de emergência e na taxa das ações bimanuais foi evidente, assim como indicavam estudos anteriores com animais de cativeiro ou semi-liberdade (Adams-Curtis & Fragaszy, 1994; Adams-Curtis & Fragaszy, 1997; Resende, 2008). Cacau, ao final do primeiro mês de vida, já exibia ações bimanuais. Para a maioria dos outros infantes, as ações bimanuais apareceram no segundo mês de vida e, para Pimenta, apenas no terceiro mês de vida. Não temos fundamentos para afirmar que essas diferenças existam por um retardo na maturação do sistema neuromuscular de determinados indivíduos. Nossa hipótese é que esse cenário ocorra devido, entre outros fatores, à dependência de cuidado materno (Verderane & Izar, 2019). Indivíduos menos dependentes da mãe arriscam-se mais em explorar o ambiente e, possivelmente, encontram mais oportunidades para expressar seu potencial manipulativo. A diversidade das ações bimanuais aumentou com a idade, principalmente após o quinto mês de vida, quando a capacidade locomotora e postural dos infantes se encontra bem desenvolvida (Adams-Curtis & Fragaszy, 1997). A figura 15 mostra que, nessa faixa etária, uma proporção considerável dos infantes exibia capacidade para atribuir papéis

distintos para cada uma das mãos durante uma ação, manipular múltiplos objetos e se locomover carregando um objeto em uma das mãos. A idade representou um fator positivo para a frequência das ações bimanuais, que aumentou com a idade, porém, houve uma queda na taxa média da maioria das ações bimanuais ao final do primeiro ano de vida. Propomos que este fato não está relacionado a uma diminuição do potencial manipulativo dos infantes, mas ao aumento de outros comportamentos no nosso recorte, como, por exemplo, a brincadeira social (Trindade & Izar, 2021).

A emergência da ação bimanual III ocorreu mais tarde que as outras ações bimanuais. Em humanos, essa é uma ação bimanual de desenvolvimento lento, pois, na maioria das vezes, exige notável capacidade sensório-motora e cognitiva (Kimmerle et al., 2010). Nos *Sapajus libidinosus* da FBV, a ação bimanual III reuniu uma variedade de comportamentos diferentes e o aparecimento da ação não refletiu, necessariamente, um grau elevado de complexidade. Nos estágios iniciais, os infantes exibiram formas básicas, geralmente apoiando um objeto com uma mão enquanto utilizava a mão oposta para tocar sua superfície. Posteriormente, observamos formas mais complexas, como o uso de uma mão para extrair o conteúdo do interior de um objeto ou para fragmentá-lo com os dedos, enquanto a mão oposta segurava-o. Com exceção da ação bimanual II, que observamos esporadicamente quando os infantes escavaram o solo com as mãos (para um entendimento deste comportamento, veja Truppa et al., 2019b) e costuma ser uma ação rara em primatas (McGrew & Marchant, 1997), os oito infantes estudados exibiram todas as outras categorias de ações bimanuais nos primeiros sete meses de vida.

Somados às descobertas anteriores (Adams-Curtis & Fragaszy, 1994; Adams-Curtis & Fragaszy, 1997; Resende, 2008), nossos resultados mostram que macacos-prego alcançam um rico repertório uni e bimanual desde o começo da infância.



## 5. CONCLUSÃO

Descobrimos que os infantes *Sapajus libidinosus* podem exibir ações bimanuais antes da postura sentada. As ações bimanuais ocorrem quando os indivíduos, que ainda não possuem controle postural, conseguem suporte postural externo suficiente para liberar as mãos da função de apoio. O suporte postural pode originar-se do contato com o substrato do ambiente, o corpo da mãe ou de outros indivíduos.

Houve uma significativa mudança no repertório bimanual dos infantes à medida que amadureceram e adquiriram controle postural. O repertório, que era composto apenas por ações simétricas no início do desenvolvimento, se expandiu e passou a ser composto por diversas ações bimanuais diferenciadas. Sugerimos que a aquisição de controle postural, somado a maturação dos sistemas sensório-motores e cognitivos, facilite as ações bimanuais diferenciadas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams-Curtis, L. E., & Fragaszy, D. M. (1994). Development of manipulation in capuchin monkeys during the first 6 months. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology*, 27(2), 123-136.
- Adolph, K. E., & Franchak, J. M. (2017). The development of motor behavior. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 8(1-2).
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3-4), 227-266.
- Asakawa, A., & Sugimura, S. (2014). Developmental trajectory in the relationship between calculation skill and finger dexterity: a longitudinal study. *Japanese Psychological Research*, 56(2), 189-200.
- Aversi-Ferreira, T. A., Maior, R. S., Carneiro-e-Silva, F. O., Aversi-Ferreira, R. A., Tavares, M. C., Nishijo, H., & Tomaz, C. (2011). Comparative anatomical analyses of the forearm muscles of *Cebus libidinosus* (Rylands et al. 2000): manipulatory behavior and tool use. *Plos one*, 6(7), e22165.
- Babik, I., & Michel, G. F. (2015a). Development of role-differentiated bimanual manipulation in infancy: Part 1. The emergence of the skill. *Developmental Psychobiology*, 58(2), 243–256. doi:10.1002/dev.21382
- Babik, I., & Michel, G. F. (2015b). Development of role-differentiated bimanual manipulation in infancy: Part 3. Its relation to the development of bimanual object acquisition and bimanual non-differentiated manipulation. *Developmental Psychobiology*, 58(2), 268–277.
- Babik, I., Campbell, J. M., & Michel, G. F. (2013). Postural Influences on the Development of Infant Lateralized and Symmetric Hand-Use. *Child Development*, 85(1), 294–307.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H., Singmann, H., & Dai, B. (2015). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1–7.

- Bell, C. (1865). *The hand: its mechanism and vital endowments, as evincing design* (Vol. 4). Bell & Daldy.
- Bertenthal, B., & Von Hofsten, C. (1998). Eye, head and trunk control: The foundation for manual development. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 22(4), 515-520.
- Bertolaso, M., & Di Stefano, N. (Eds.). (2017). *The hand: Perception, cognition, action* (Vol. 38). Springer.
- Biondi, L. C. M. (2010). Comportamento posicional e uso de substrato de macacos-prego *Cebus libidinosus* Spix, 1823. Dissertação (Mestrado em Psicologia Experimental) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Bortoff, G. A., & Strick, P. L. (1993). Corticospinal terminations in two new-world primates: further evidence that corticomotoneuronal connections provide part of the neural substrate for manual dexterity. *Journal of Neuroscience*, 13(12), 5105-5118.
- Byrne, R. W. (2005). The maker not the tool: The cognitive significance of great ape manual skills. *Stone Knapping: the necessary conditions for a uniquely hominid behaviour McDonald Institute monograph series*.
- Carlson, M., & Nystrom, P. (1994). Tactile discrimination capacity in relation to size and organization of somatic sensory cortex in primates: I. Old-World prosimian, Galago; II. New-World anthropoids, Saimiri and Cebus. *Journal of Neuroscience*, 14(3), 1516-1541.
- Cochet, H. (2012). Development of hand preference for object-directed actions and pointing gestures: A longitudinal study between 15 and 25 months of age. *Developmental psychobiology*, 54(1), 105-111.
- Dellatolas, G., De Agostini, M., Curt, F., Kremin, H., Letierce, A., Maccario, J., & Lellouch, J. (2003). Manual skill, hand skill asymmetry, and cognitive performances in young children. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 8(4), 317-338.
- Donchin, O., de Oliveira, S. C., & Vaadia, E. (1999). Who tells one hand what the other is doing: the neurophysiology of bimanual movements. *Neuron*, 23(1), 15-18.

- Dunbar, D. C., & Badam, G. L. (1998). Development of posture and locomotion in free-ranging primates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 22(4), 541-546.
- Fagard, J. (1998). Changes in grasping skills and the emergence of bimanual coordination during the first year of life. In *The psychobiology of the hand* (pp.123-143). Lavenham: London, 1998.
- Fagard, J., & Jacquet, A. Y. (1989). Onset of bimanual coordination and symmetry versus asymmetry of movement. *Infant Behavior and Development*, 12(2), 229-235.
- Fitts, P. M., & Posner, M. I. (1967). Human performance. Oxford, England: Brooks/Cole.
- Focaroli, V., & Iverson, J. M. (2017). Children's object manipulation: a tool for knowing the external world and for communicative Development. In *The Hand* (pp. 19-27). Springer, Cham.
- Fragaszy, D.M., Adams-Curtis, L.E. (1991). Environmental challenges in groups of capuchins. In: Box, H. O. (eds). Primate Responses to Environmental Change. Springer, Dordrecht.
- Fragaszy, D. M. (1989). Activity states and motor activity in an infant capuchin monkey (*Cebus apella*) from birth through eleven weeks. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology*, 22(2), 141-157.
- Fragaszy, D. M. (1990). Early behavioral development in capuchins (*Cebus*). *Folia primatologica*, 54(3-4), 119-128.
- Fragaszy, D. M. (1998). How non-human primates use their hands. In *The psychobiology of the hand* (pp.77-122). Lavenham: London, 1998.
- Fragaszy, D. M., & Adams-Curtis, L. E. (1997). Developmental changes in manipulation in tufted capuchins (*Cebus apella*) from birth through 2 years and their relation to foraging and weaning. *Journal of Comparative Psychology*, 111(2), 201.
- Fragaszy, D. M., & Crast, J. (2016). Functions of the hand in primates. In *The evolution of the primate hand* (pp. 313-344). Springer, New York, NY.

- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E., & Fedigan, L. M. (2004). The complete capuchin: the biology of the genus *Cebus*. *Cambridge University Press*.
- Fragaszy, D., Simpson, K., Cummins-Sebree, S., & Brakke, K. (2016). Ontogeny of tool use: how do toddlers use hammers? *Developmental Psychobiology*, *58*(6), 759-772.
- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in ecology and evolution*, *7*(11), 1325-1330.
- Geerts, W. K., Einspieler, C., Dibiasi, J., Garzarolli, B., & Bos, A. F. (2003). Development of manipulative hand movements during the second year of life. *Early Human Development*, *75*(1-2), 91-103.
- Goldin-Meadow, S. (2009). How gesture promotes learning throughout childhood. *Child development perspectives*, *3*(2), 106-111.
- Heldstab, S. A., Isler, K., Schuppli, C., & van Schaik, C. P. (2020). When ontogeny recapitulates phylogeny: Fixed neurodevelopmental sequence of manipulative skills among primates. *Science advances*, *6*(30).
- Horak, F. B., & Macpherson, J. M. (2011). Postural Orientation and Equilibrium. *Comprehensive Physiology*.
- Jones, C. (2006). Behavioral flexibility in primates: causes and consequences. *Springer Science & Business Media*.
- Jones, F. W. (1920). The principles of anatomy as seen in the hand. J. & A. Churchill.
- Jones, L. A., & Lederman, S. J. (2006). Human hand function. Oxford university press.
- Kahrs, B. A., Jung, W. P., & Lockman, J. J. (2014). When does tool use become distinctively human? Hammering in young children. *Child Development*, *85*(3), 1050-1061.
- Kazennikov, O., Hyland, B., Corboz, M., Babalian, A., Rouiller, E. M., & Wiesendanger, M. (1999). Neural activity of supplementary and primary motor areas in monkeys and its

- relation to bimanual and unimanual movement sequences. *Neuroscience*, 89(3), 661-674.
- Kimmerle, M., Ferre, C. L., Kotwica, K. A., & Michel, G. F. (2010). Development of role-differentiated bimanual manipulation during the infant's first year. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology*, 52(2), 168-180.
- Kimmerle, M., Mick, L. A., & Michel, G. F. (1995). Bimanual role-differentiated toy play during infancy. *Infant Behavior and Development*, 18(3), 299-307.
- Krebs, F., & Asfour, T. (2022). A Bimanual Manipulation Taxonomy. *IEEE Robotics and Automation Letters*, 7(4), 11031-11038.
- Kuypers, H. G. J. M. (1962). Corticospinal Connections: Postnatal Development in the Rhesus Monkey. *Science*, 138(3541), 678-680.
- Lacquaniti, F. (1996). Control of movement in three-dimensional space. In *Neural bases of motor behaviour* (pp. 1-40). Springer, Dordrecht.
- Machado, A. (2013). Neuroanatomia funcional. *Atheneu*.
- Manoel, E. D. J. & Connolly, K. J. (1998). The development of manual dexterity in young children. In: *The psychobiology of the hand*, 177-198.
- Massion, J. (1994). Postural control system. *Current Opinion in Neurobiology*, 4(6), 877-887.
- McGrew, W. C., & Marchant, L. F. (1997). On the other hand: current issues in and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in nonhuman primates. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 104(S25), 201-232.
- Mori, S., Matsuyama, K., Miyashita, E., Nakajima, K., & Asanome, M. (1996). Basic Neurophysiology of Primate Locomotion. *Folia Primatologica*, 66(1-4), 192-203.
- Napier, J. R. (1956). The prehensile movements of the human hand. *The Journal of bone and joint surgery. British volume*, 38(4), 902-913.

- Napier, J. R. (1960, September). Studies of the hands of living primates. In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 134, No. 4, pp. 647-657). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Napier, J. R. (1980). *Hands*. Pantheon Books, New York.
- Padberg, J., Franca, J. G., Cooke, D. F., Soares, J. G., Rosa, M. G., Fiorani, M., ... & Krubitzer, L. (2007). Parallel evolution of cortical areas involved in skilled hand use. *Journal of Neuroscience*, 27(38), 10106-10115.
- Parma, V., Brasselet, R., Zoia, S., Bulgheroni, M., & Castiello, U. (2017). The origin of human handedness and its role in pre-birth motor control. *Scientific reports*, 7(1), 1-9.
- Patel, B. A., & Maiolino, S. A. (2016). Morphological diversity in the digital rays of primate hands. In *The evolution of the primate hand* (pp. 55-100). Springer, New York, NY.
- Purves, D., Cabeza, R., Huettel, S. A., LaBar, K. S., Platt, M. L., Woldorff, M. G., & Brannon, E. M. (2008). *Cognitive neuroscience*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- Resende, B. D., Ottoni, E. B., & Fragaszy, D. M. (2008). Ontogeny of manipulative behavior and nut-cracking in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): a Perception-action perspective. *Developmental Science*, 11(6), 828–840.
- Rilling, J. K., & Insel, T. R. (1999). The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging. *Journal of human evolution*, 37(2), 191-223.
- Rochat, P. (1989). Object manipulation and exploration in 2-to 5-month-old infants. *Developmental Psychology*, 25(6), 871.
- Rochat, P. (1992). Self-sitting and reaching in 5-to 8-month-old infants: The impact of posture and its development on early eye-hand coordination. *Journal of motor behavior*, 24(2), 210-220.
- Rochat, P., & Bullinger, A. (1994). Posture and functional action in infancy. *Early child development in the French tradition: Contributions from current research*, 15-34.

- Rochat, P., & Goubet, N. (1995). Development of sitting and reaching in 5- to 6-month-old infants. *Infant Behavior and Development*, 18(1), 53–68.
- Rochat, P., Goubet, N., & Senders, S. J. (1999). To reach or not to reach? Perception of body effectivities by young infants. *Infant and Child Development*, 8(3), 129–148.
- Rowe, M. L., Özçalışkan, Ş., & Goldin-Meadow, S. (2008). Learning words by hand: Gesture's role in predicting vocabulary development. *First language*, 28(2), 182-199.
- Santos, L. P. C. (2015). Parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de macacos-prego: *Sapajus libidinosus* no ecótono cerrado/caatinga e *Sapajus nigritus* na Mata Atlântica. Tese (Doutorado em Psicologia Experimental) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Scharoun Benson, S. M., & Bryden, P. J. (2019). Hand selection for role-differentiated bimanual manipulation in a beading task: An assessment of typically developing children. *Infant and Child Development*, 28(4).
- Shumway-Cook, A., & Woollacott, M. H. (2007). *Motor control: translating research into clinical practice*. Lippincott Williams & Wilkins.
- Smeets, J. B., & Brenner, E. (1999). A new view on grasping. *Motor control*, 3(3), 237-271.
- Soska, K. C., & Adolph, K. E. (2014). Postural position constrains multimodal object exploration in infants. *Infancy*, 19(2), 138-161.
- Soto, C., Gázquez, J. M., & Llorente, M. (2022). Hand preferences in coordinated bimanual tasks in non-human primates: A systematic review and meta-analysis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 104822.
- Spagnoletti, N. (2022). Coexisting with Wild Nonhuman Primates in a Brazilian Semiarid Habitat. In *Human/Animal Relationships in Transformation* (pp. 273-288). Palgrave Macmillan, Cham.
- Spencer, J. P., Vereijken, B., Diedrich, F. J., & Thelen, E. (2000). Posture and the emergence of manual skills. *Developmental Science*, 3(2), 216-233.



- Taffoni, F., Polizzi di Sorrentino, E., Sabbatini, G., Formica, D., & Truppa, V. (2017). Primates' Propensity to Explore Objects: How Manual Actions Affect Learning in Children and Capuchin Monkeys. *The Hand*, 55–73.
- Trindade, L. A., & Izar, P. (2021). Padrões motores na brincadeira social de macacos-prego. In Resumos. São Paulo: Pró-Reitoria de Pesquisa. Universidade de São Paulo. Recuperado de <https://uspdigital.usp.br/siicusp/siicPublicacao.jsp?codmnu=7210>
- Truppa, V., Carducci, P., & Sabbatini, G. (2019a). Object grasping and manipulation in capuchin monkeys (genera *Cebus* and *Sapajus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 127(3), 563-582.
- Truppa, V., Marino, L. A., Izar, P., Frigaszy, D. M., & Visalberghi, E. (2019b). Manual skills for processing plant underground storage organs by wild bearded capuchins. *American Journal of Physical Anthropology*.
- Verderane M. P. & Izar P. (2019). Estilos de cuidado materno em primatas: considerações a partir de uma espécie do Novo Mundo. *Psicologia USP*, volume 30.
- Verderane, Michele Pereira. Socioecologia de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) em área de ecótono cerrado/caatinga. 2010. Tese (Doutorado em Psicologia Experimental) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010.
- Verendeev, A., Sherwood, C. C., & Hopkins, W. D. (2016). Organization and evolution of the neural control of the hand in primates: Motor systems, sensory feedback, and laterality. In *The evolution of the primate hand* (pp. 131-153). Springer, New York, NY.
- Vernon, D., Hofsten, C. V., & Fadiga, L. (2010). The Development of Cognitive Capabilities in Infants. In *A Roadmap for Cognitive Development in Humanoid Robots* (pp. 29-63). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Wiesendanger, M., & Serrien, D. J. (2004). The quest to understand bimanual coordination. *Progress in brain research*, 143, 491-505.
- Wiesendanger, M., Wicki, U., & Rouiller, E. (1994). Are there unifying structures in the brain responsible for interlimb coordination? In *Interlimb coordination* (pp. 179-207). Academic

*Press.*

Wright, K. A., Biondi, L., Visalberghi, E., Ma, Z., Izar, P., & Fragaszy, D. (2019). Positional behavior and substrate use in wild adult bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, 81(12). doi:10.1002/ajp.23067

Young, G. (2019). Developmental Laterality Research: Childhood. In *Causality and Development* (pp. 57-72). Springer, Cham.