

PUCRS

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA  
MESTRADO EM ZOOLOGIA

DANIEL VILASBOAS SLOMP

**LATERALIDADE NO USO DAS MÃOS DURANTE A ALIMENTAÇÃO  
POR *Brachyteles hypoxanthus* EM AMBIENTE NATURAL**

Porto Alegre  
2016

PÓS-GRADUAÇÃO - *STRICTO SENSU*



Pontifícia Universidade Católica  
do Rio Grande do Sul

3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
FACULDADE DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**Lateralidade no uso das mãos durante a alimentação por  
*Brachyteles hypoxanthus* em ambiente natural**

**Daniel Vilasboas Slomp**

**Orientador: Júlio César Bicca-Marques**

**Coorientadora: Karen Barbara Strier**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO  
PORTO ALEGRE - RS – BRASIL  
2016**

42 **SUMÁRIO**

43

44 Índice de Tabelas..... iv

45 Índice de Figuras..... v

46 Agradecimentos..... vi

47 Resumo..... viii

48 Abstract..... ix

49 Introdução..... 1

50 Métodos..... 7

51 Resultados..... 11

52 Discussão..... 11

53 Referências..... 16

54

55

56

57

58

59

60

61

62

63

64

65

66

67

68

69

70

71

72

73

74

75

76

77

78

79

80

81

82

83

84

85

86

87 **ÍNDICE DE TABELAS**

88

89 Tabela 1: Preferência manual em estudos conduzidos com atelídeos. N, número de  
90 indivíduos. Os valores médios do Índice de Lateralidade Absoluto (IL-ABS) foram  
91 estimados unicamente nas atividades consideradas de baixa complexidade obtidas a partir  
92 dos dados disponíveis nos estudos..... 25

93 Tabela 2: Dados de preferência manual em *Brachyteles hypoxanthus* para atividades de  
94 apanhar alimento. IL=Índice de Lateralidade, IL-ABS=Índice de Lateralidade Absoluto,  
95 Z=Z-escore, \*=fêmeas com filhote.  $p \leq 0,05$ ..... 26

96

97

98

99

100

101

102

103

104

105

106

107

108

109

110

111

112

113

114

115

116

117

118

119

120

121

122

123

124

125

126

127

128

129

130

131

132

133

134

135 **ÍNDICE DE FIGURAS**  
136

137 Figura 1: Zonas da árvore utilizadas para indicar a posição do indivíduo durante a  
138 alimentação (modificada de Cant *et al.* 2003)..... 30

139 Figura 2: Distribuição dos muriquis-do-norte segundo o Índice de Lateralidade (IL). Cada  
140 intervalo do valor de IL corresponde à variação mínima e máxima possível dentro da casa  
141 decimal. A classificação segue os critérios de Hopkins (2013b)..... 31

142 Figura 3: Distribuição dos muriquis-do-norte segundo classificação baseada no Z-escore  
143 (Hopkins 2013a).  $Z \leq -1,96$  canhoto;  $-1,96 < Z \leq -1,0$  canhoto moderado;  $-1,0 < Z < 1,0$   
144 ambidestro;  $1,0 \leq Z < 1,96$  destro moderado;  $Z \geq 1,96$  destro..... 32

145 Figura 4: Índice de Lateralidade (IL) em muriquis-do-norte machos e fêmeas. As barras  
146 horizontais pretas indicam a mediana de cada sexo..... 33

147 Figura 5: Índice de Lateralidade Absoluto (IL-ABS) em muriquis-do-norte durante  
148 atividade unimanual e bimanual. As barras horizontais pretas indicam a mediana de cada  
149 categoria..... 34

150  
151  
152  
153  
154  
155  
156  
157  
158  
159  
160  
161  
162  
163  
164  
165  
166  
167  
168  
169  
170  
171  
172  
173  
174  
175  
176  
177  
178  
179

## 180 **AGRADECIMENTOS**

181

182 Gostaria de agradecer, primeiramente, a minha família Dirce Vilasboas, Plínio  
183 Slomp e Sofia Vilasboas Slomp por me acompanharem, apoiarem e incentivarem em toda  
184 a minha trajetória de vida.

185 Agradecer aos meus orientadores Dr. Júlio César Bicca-Marques, por todo o  
186 conhecimento e atenção durante a escrita desse documento e em especial pelas trocas de  
187 saberes durante esse período. E a Dra. Karen Barbara Strier, por ter me proporcionado a  
188 oportunidade de realizar minha pesquisa com os muriquis, pela confiança no meu trabalho  
189 e incentivo em seguir em frente com os estudos. E a ambos pelos ensinamentos para a  
190 minha formação como pesquisador, profissional e pessoa.

191 Agradecer à família Abdala por ter criado e por manter a RPPN Feliciano Miguel  
192 Abdala, certamente uma importante contribuição para biodiversidade no Brasil.  
193 Agradecer a todos que me receberam e conviveram comigo na RPPN, em especial aos  
194 pesquisadores que me treinaram Daniel Ferraz, Samantha Rocha e Robson Hack, as  
195 minhas duas companheiras de pesquisa Mariane Kaizer e Alba Coli, aos quais tenho  
196 imenso prazer de reencontrar em tempos para lembrar nossa experiência juntos, ao meu  
197 pupilo Breno Gomes, foi uma experiência única ter tido a oportunidade de treina-lo. Ao  
198 Dr. Sergio Mendes pelas ótimas trocas de ideias nas vezes em que visitou a RPPN.  
199 Agradecer a toda equipe de apoio Roberto, Vera, Carlinhos, Jairo e Antônio e aos amigos  
200 do futebol de domingo.

201 Um agradecimento de coração aos grandes amigos que cultivei nesse meu período  
202 na RPPN, Marcello Neri, Fernanda Tabacow e Carla Possamai por toda amizade, apoio,  
203 conselhos e bons momentos de convivência e muitas risadas.

204 Agradecer aos colegas de laboratório Karine Lopes, Danielle Camaratta, Rhaysa  
205 Trindade, Marco Antonio Almeida, Oscar Chaves, Valeska Martins e Gabriela Hass, pela  
206 amizade, bons momentos descontração e pelas trocas de experiência. Em especial ao Ítalo  
207 Mourthé pela amizade e apoio nas análises estatísticas.

208 Agradecer ao Pedro Abreu Ferreira, Rosana Halinski e Charles dos Santos pela  
209 orientação nas análises estatísticas. E a Julia Zobel pela amizade e auxílio na obtenção de  
210 informações extras para o mestrado.

211 Agradecer aos amigos do Programa Macacos Urbanos por terem me estimulado e  
212 dado oportunidade de começar meus estudos com os bugios em Porto Alegre, em especial  
213 aos grandes amigos Rodrigo Cambará Printes e Gerson Buss.

214 Agradecer a toda a comunidade de pesquisadores primatólogos que conheci ao  
215 longo dos anos e que tenho prazer de participar como membro dessa sociedade de amigos  
216 e “lutadores” pela conservação da biodiversidade brasileira.

217 Agradecer a todos meus amigos da Casa dos Gaúchos, da biologia, de São  
218 Francisco de Paula e do bloco Avisem a Shana que Sábado Vai Chover. Em especial, ao  
219 Gustavo Hallwass pela grande amizade, tipo irmão, que me ajudou em vários aspectos  
220 para que esse trabalho fosse finalizado.

221 Por último gostaria de agradecer à Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande  
222 do Sul (PUC-RS) e às agências financiadoras que permitiram a execução deste trabalho  
223 em todas as suas fases: The Graduate School of the University of Wisconsin-Madison,  
224 Conservation International, and the Margot Marsh Biodiversity Foundation (todos em  
225 nome da Dra. Karen B. Strier), Dr. Sergio L. Mendes (Proc. CNPq 479054/2008-8),  
226 Sociedade Preserve Muriqui e Conservação Internacional–Brasil forneceram suportes  
227 adicionais. A CAPES-Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior  
228 pela bolsa concedida durante o período do mestrado.

229

230  
231  
232  
233  
234  
235  
236  
237  
238  
239  
240  
241  
242  
243  
244  
245  
246  
247  
248  
249  
250  
251  
252  
253  
254  
255  
256  
257  
258  
259  
260  
261  
262  
263  
264  
265

*“...a seleção natural, com efeito, atua apenas aproveitando leves variações sucessivas, não pode pois jamais dar saltos bruscos e consideráveis, só pode avançar por graus insignificantes, lentos e seguros.*

*...Natura non facit saltum (a natureza não dá saltos)”*  
(Darwin 1859).

266 **RESUMO**  
267

268 Ao longo das últimas décadas, tornou-se claro que a lateralidade comportamental não  
269 estava restrita aos seres humanos. Em humanos, a manifestação mais evidente de  
270 lateralidade é a preferência manual desviada para a direita, a qual está relacionada ao  
271 desenvolvimento do hemisfério cerebral esquerdo. Os primatas não-humanos expressam  
272 variados graus de lateralidade, mas apresentam uma preferência manual populacional em  
273 menor intensidade do que a humana. A discussão sobre a origem e a evolução da  
274 lateralidade em primatas é extensa, mas convergiu em torno de duas teorias principais. A  
275 Teoria da Origem Postural (TOP) postula que os primatas arborícolas exibem uma  
276 preferência pelo uso da mão esquerda, enquanto que os primatas de hábito terrestre  
277 apresentam uma preferência pela mão direita. A Teoria da Complexidade da Tarefa (TCT)  
278 postula que os primatas não apresentariam preferência manual ao realizarem tarefas de  
279 baixa complexidade. Porém, a preferência manual se manifestaria durante a execução de  
280 tarefas de alta complexidade. Estudamos a lateralidade dos indivíduos de uma população  
281 selvagem de miquis-do-norte executando tarefa unimanual ou bimanual de baixa  
282 complexidade – alcance simples do alimento - em seu habitat arbóreo tridimensional. O  
283 objetivo do estudo foi avaliar se os miquis apresentam preferência manual desviada  
284 para a esquerda, conforme previsto pela TOP para primatas arborícolas ou a ausência de  
285 preferência manual, conforme previsto pela TCT em tarefas de baixa complexidade. Os  
286 miquis-do-norte apresentaram uma preferência manual populacional desviada para a  
287 esquerda na atividade de alcance simples do alimento. Não houve diferenças sexuais na  
288 lateralidade. Os miquis exibiram lateralidade mais forte quando engajados em atividade  
289 alimentar bimanual do que em atividade unimanual. Sugerimos que a liberação das mãos  
290 das demandas posturais em eventos de alimentação nos quais o indivíduo fica suspenso  
291 pela cauda e pés pode favorecer a expressão da lateralidade nos miquis. Portanto, a  
292 estabilidade postural no ambiente arbóreo parece modelar a lateralidade nos miquis-do-  
293 norte. Estes resultados são discutidos em comparação com outros primatas não-humanos  
294 e em relação aos fatores associados à lateralidade em seres humanos. Sugerimos a  
295 necessidade de estudos adicionais nos ambientes arbóreo e terrestre para avaliar as  
296 implicações dessas diferenças ambientais para a origem da lateralidade nos primeiros  
297 homínidos.

298  
299 **Palavras-chave:** Miquis-do-norte, preferência manual, equilíbrio postural, tarefa de  
300 baixa complexidade, primatas.

301  
302  
303  
304  
305  
306  
307  
308  
309  
310  
311  
312  
313  
314  
315

316 **ABSTRACT**

317

318 Over the last decades, it has become clear that behavioral lateralization is not restricted  
319 to humans. The most evident manifestation of laterality in humans is the prevalence of  
320 handedness, the dominant use of the right hand, which is related to the development of  
321 the left cerebral hemisphere. Nonhuman primates express varying degrees of laterality,  
322 but exhibit a population-level handedness less intense than humans. There is a strong  
323 debate about the origin and evolution of primate handedness. This debate focuses on two  
324 main hypothesis. The Postural Origins Theory (POT) states that arboreal primates exhibit  
325 a left hand preference, whereas terrestrial primates exhibit a right hand preference. The  
326 Task Complexity Theory (TCT) states that the complexity of the task modulates hand  
327 preference in primates. While low-level tasks do not require hand specialization, high-  
328 level tasks elicit hand preference. We studied the handedness of members of a wild  
329 population of northern muriquis during a simple unimanual and bimanual low-level task  
330 – the simple reach of food items – in their three-dimensional arboreal habitat. The aim of  
331 the study was to evaluate whether northern muriquis exhibit a left hand preference, as  
332 predicted by the POT for arboreal primates, or a lack of hand preference, as predicted by  
333 the TCT for low-level tasks. The muriquis showed a population-level left hand bias when  
334 performing the low complexity task. There were no sex differences in handedness. The  
335 muriquis exhibited stronger handedness when engaged in bimanual than in unimanual  
336 feeding activity. We suggest that the release of the hands from the postural demands when  
337 individuals are hanging from their tails and feet favors the expression of laterality in  
338 muriquis. Therefore, postural stability in the arboreal environment seems to modulate the  
339 degree of handedness in northern muriquis. We compare these results with the pattern  
340 observed in other nonhuman primates and discuss them in light of the factors associated  
341 with handedness in humans. We suggest that studies in both arboreal and terrestrial  
342 environments are necessary to assess the implications of these environmental differences  
343 for the origin of handedness in the first hominids.

344

345 **Keywords:** Northern muriqui, hand preference, postural balance, low-level task,  
346 primates.

347

348

349

350

351

352

353

354

355

356

357

358

359

360

361

362

363

364

365

## 366 INTRODUÇÃO

367

368 A lateralidade está relacionada ao controle diferencial que os hemisférios  
369 cerebrais exercem no comportamento dos seres vivos, sendo expressa pela polarização de  
370 respostas motoras e da percepção e processamento de informações nos indivíduos  
371 (Schaafsma *et al.* 2009). Essa polarização está associada à reação dos hemisférios  
372 cerebrais aos estímulos ambientais, os quais geram respostas comportamentais  
373 específicas (Vallortigara *et al.* 1999; Vallortigara & Rogers 2005; Schaafsma *et al.* 2009),  
374 tais como a preferência pelo uso do membro direito na manipulação de objetos por  
375 chimpanzés (Hopkins *et al.* 2004) ou a prevalência de uma resposta de fuga pelo lado  
376 esquerdo à aproximação de predadores por peixes de mar aberto (Cantalupo *et al.* 1995).  
377 Por muito tempo, a lateralidade era considerada exclusiva dos seres humanos (*Homo*  
378 *sapiens*), mas, recentemente, se evidenciou que a lateralidade é uma característica  
379 fundamental da organização do cérebro e do comportamento dos vertebrados  
380 (Vallortigara & Rogers 2005). Mesmo assim, a espécie humana continua sendo o melhor  
381 exemplo de lateralidade plena, visto que cerca de 90% dos indivíduos apresentam  
382 preferência pela mão direita para executar tarefas, independente da complexidade (Annett  
383 1985, 2002). Essa lateralidade está relacionada às especializações do hemisfério cerebral  
384 esquerdo associadas ao desenvolvimento da fala e ao uso de ferramentas (Annett 1985,  
385 2002; Corballis 1989; Smaers *et al.* 2013).

386 A lateralidade pode apresentar um padrão individual ou populacional. A  
387 manifestação individual de preferência manual, por exemplo, é observada quando um  
388 indivíduo prefere uma mão para executar uma tarefa. Se a mesma mão é usada  
389 preferencialmente para muitas tarefas, diz-se que o indivíduo apresenta especialização  
390 manual. Quando todos (ou a maioria dos) indivíduos de uma população apresentam a  
391 mesma preferência manual para a execução de uma determinada tarefa, esse padrão  
392 populacional é denominado especialização da tarefa. Por fim, a lateralidade é dita plena  
393 quando essa especialização se estende a todas as tarefas (Diamond & McGrew 1994;  
394 McGrew & Marchant 1997a).

395 Como muitos padrões comportamentais humanos evoluíram de características  
396 compartilhadas com outros vertebrados, incluindo os primatas não-humanos  
397 (MacNeilage *et al.* 1987; Corballis 1989; Westergaard & Suomi 1996; Rogers & Andrew  
398 2002; Rogers 2009; Meguerditchian *et al.* 2013), o estudo de nossos parentes mais  
399 próximos oferece a oportunidade de discutirmos a origem de nossa lateralidade manual.

400 Em geral, os primatas não-humanos apresentam nenhuma ou fraca preferência manual  
401 populacional (Hopkins & Cantalupo 2005; Papademetriou *et al.* 2005; Corballis 2009;  
402 Hopkins *et al.* 2011). Entretanto, ainda há poucas espécies com um número de estudos  
403 suficiente para que sejam realizadas análises amplas do seu padrão de lateralidade. Entre  
404 as espécies mais estudadas podemos incluir todos os grandes símios. Os gorilas (*Gorilla*  
405 *gorilla*), chimpanzés (*Pan troglodytes*) e bonobos (*Pan paniscus*) apresentam uma leve  
406 preferência populacional pelo uso da mão direita, cuja proporção de lateralidade  
407 direita:esquerda é 3,3:1, 1,7:1 e 1,4:1, respectivamente. Já os orangotangos (*Pongo*  
408 *pygmaeus*) apresentam uma preferência populacional pela mão esquerda (0,4:1; Hopkins  
409 *et al.* 2011).

410 O grande interesse nesse tema nas últimas décadas permitiu a identificação de  
411 fatores que podem influenciar a existência e o grau de lateralidade manual nos primatas  
412 não-humanos (Westergaard *et al.* 1998; Rogers 2009; Hopkins 2013a; Meguerditchian *et*  
413 *al.* 2013). O sexo e a idade do indivíduo, o fator genético de herdabilidade, a postura  
414 corporal, o equilíbrio e a complexidade da tarefa são alguns desses fatores. Há uma grande  
415 variação nos resultados sobre a influência do sexo na lateralidade manual em primatas  
416 não-humanos (McGrew & Marchant 1997a; Talebi & Ades 2004; Laurence *et al.* 2011).  
417 Alguns estudos indicam ausência de efeito do sexo na lateralidade (Laska 1996; Singer  
418 & Schwibbe 1999; Lilak & Philips 2008), enquanto outros variam entre machos ou  
419 fêmeas mais lateralizados, cujo efeito pode estar relacionado ao desenvolvimento  
420 ontogenético distinto entre os sexos (Ward *et al.* 1990; Spinozzi *et al.* 1998; Ferrari *et al.*  
421 2000; Phillips *et al.* 2007; Meguerditchian *et al.* 2012). A influência negativa da  
422 testosterona no desenvolvimento do hemisfério cerebral esquerdo, por exemplo, é  
423 sugerida como possível causa da maior incidência de machos canhotos em lêmures (Ward  
424 *et al.* 1990). Fêmeas destros de macaco-prego possuem corpo caloso mais volumoso do  
425 que machos destros (Phillips *et al.* 2007).

426 Assim como para o sexo, não há consenso sobre a influência da idade na  
427 lateralidade manual. Enquanto alguns autores não encontraram efeito da idade na  
428 lateralidade manual em primatas não-humanos (Corp & Byrne 2004; Laurence *et al.*  
429 2011), outros relatam adultos mais lateralizados do que jovens devido ao processo de  
430 maturação e desenvolvimento neural dos indivíduos (Ward *et al.* 1990; Westergaard &  
431 Suomi 1993; Hopkins 1995; Mason *et al.* 1995; Morino 2011). Contudo, existem casos  
432 de juvenis mais lateralizados que adultos (Boesch 1991; Harrison & Byrne 2000). A  
433 lateralidade também parece ser herdada, como observado na maior concordância da

434 preferência manual entre chimpanzés aparentados (Hopkins *et al.* 1994, 2001, 2015) e  
435 seres humanos aparentados (Missitzi *et al.* 2013; Hopkins *et al.* 2015).

436 Outro fator que influencia a lateralidade é a postura corporal. Indivíduos  
437 realizando tarefas numa postura instável apresentam preferência manual mais acentuada  
438 do que aqueles em postura estável, os quais usufruem de um maior equilíbrio postural  
439 (Hopkins 1993; Westergaard *et al.* 1998; MacNeilage 2007; Watson & Hanbury 2007).  
440 Nesse sentido, MacNeilage *et al.* (1987) formularam a Teoria da Origem Postural (TOP)  
441 para explicar a evolução da lateralidade nos primatas. A TOP sugere que a preferência  
442 manual depende da postura corporal típica e das adaptações alimentares da espécie.  
443 Segundo os proponentes da TOP, a preferência manual teria surgido em primatas  
444 arborícolas primitivos semelhantes aos prossímios atuais. O ambiente arbóreo impunha  
445 uma pressão aos indivíduos em conciliar a manutenção do equilíbrio com a obtenção do  
446 alimento. Nesse contexto, o uso da mão esquerda era favorecido para a tarefa de coletar  
447 alimento guiado pela visão por estar associada à especialização do hemisfério cerebral  
448 direito no processamento de informações de percepção visuoespacial. Consequentemente,  
449 a mão direita assumia um papel importante na manutenção do equilíbrio em cima da  
450 árvore. Por sua vez, a redução na pressão de seleção para o uso do membro direito na  
451 tarefa de prover suporte postural no ambiente terrestre possibilitou, em conjunto com o  
452 desenvolvimento da precisão de agarrar objetos, que a mão direita fosse utilizada  
453 juntamente com a esquerda em tarefas bimanuais de manipulação do alimento, tais como  
454 abrir nozes e descascar frutos. Portanto, a TOP propõe que a evolução da lateralidade na  
455 ordem Primates está relacionada às estratégias de postura e alimentação associadas ao  
456 habitat. Dessa forma, espera-se que as espécies arborícolas sejam canhotas e as terrestres,  
457 destros (MacNeilage *et al.* 1987; MacNeilage 2007).

458 A complexidade da tarefa também é indicada como fator determinante da  
459 manifestação da lateralidade em primatas. Ela é descrita na Teoria da Complexidade da  
460 Tarefa (TCT) formulada por Fagot & Vauclair (1991). A TCT divide as tarefas  
461 executadas pelos primatas em dois tipos, de baixa e de alta complexidade. Em geral,  
462 indivíduos executando tarefas de alta complexidade apresentam preferência manual mais  
463 acentuada do que em tarefas de baixa complexidade (Boesch 1991; Fagot & Vauclair  
464 1991; McGrew & Marchant 1997a). As tarefas de baixa complexidade são geralmente  
465 unimanuais, associadas ao “simples apanhar” e consistem no indivíduo acessar o alimento  
466 em um único ato motor, com pouca atividade manipulativa e sem qualquer restrição  
467 postural ou visual (Fagot & Vauclair 1991; Hopkins 2013a). A definição de uma tarefa

468 de alta complexidade, por sua vez, envolve critérios menos claros (Bardo *et al.* 2015). Há  
469 várias modalidades de tarefas complexas, as quais podem ser descritas com base no uso  
470 das duas mãos em ações coordenadas (MacNeilage *et al.* 1987; Hopkins 1995; Llorente  
471 *et al.* 2009), no número de etapas necessárias para a sua execução (Marchant & McGrew  
472 1991), no nível de precisão requerido da ação motora (Morris *et al.* 1993), no uso de  
473 orientação visual (MacNeilage *et al.* 1987; Fagot & Vauclair 1988; Hook & Rogers 2008)  
474 ou em uma combinação desses critérios (Fagot & Vauclair 1991).

475         Apesar de haver uma vasta literatura sobre a lateralidade manual em primatas não-  
476 humanos, a maioria dos estudos foi conduzida em cativeiro com uma abordagem  
477 experimental (Fagot & Vauclair 1991; Marchant & McGrew 1991; Garber *et al.* 2008;  
478 Hopkins *et al.* 2011). Algumas condições do cativeiro, como a restrição de espaço,  
479 inserção de elementos artificiais e interação com o homem, podem induzir os primatas a  
480 realizarem ações que raramente ou nunca são manifestadas na natureza. Essas condições  
481 podem favorecer uma maior manifestação da preferência manual em primatas cativos do  
482 que o observado em indivíduos de vida livre das mesmas espécies (Marchant & McGrew  
483 1996; McGrew & Marchant 1997a; Garber *et al.* 2008). Portanto, estudos com populações  
484 de primatas de vida livre podem ajudar a compreender como o ambiente natural,  
485 bidimensional (terrestre) ou tridimensional (arbóreo), pode influenciar na manifestação  
486 da lateralidade (Marchant & McGrew 1996; Miller & Paciulli 2002; Talebi & Ades 2004;  
487 Hopkins 2007).

488         Há uma necessidade da ampliação de estudos sobre lateralidade, incluindo um  
489 maior número de espécies e populações de primatas não-humanos para averiguar quais  
490 fatores afetam o padrão geral da lateralidade manual (Hook-Costigan & Rogers 1996;  
491 Papademetriou *et al.* 2005). Por exemplo, os primatas neotropicais, que têm hábitos  
492 arborícolas, seriam canhotos para atividades visualmente guiadas (MacNeilage *et al.*  
493 1987). Entretanto, a preferência manual nos primatas neotropicais não segue um padrão  
494 e varia conforme as estratégias de forrageio de cada espécie (Hook-Costigan & Rogers  
495 1996; Singer & Schwibbe 1999). Os resultados em primatas neotropicais em relação à  
496 complexidade da tarefa indicam ausência de preferência manual em tarefas de baixa  
497 complexidade (Papademetriou *et al.* 2005) e um aumento da lateralidade à medida que  
498 aumenta a complexidade das tarefas (Diamond & McGrew 1994; McGrew & Marchant  
499 1997a; Ades & Diego 2004; Hook & Rogers 2008). Alguns estudos apontam resultados  
500 contraditórios ao esperado pelo TCT por não encontrarem diferenças entre as atividades

501 de simples apanhar e tarefas mais complexas (Hook-Costigan & Rogers 1996; Singer &  
502 Schwibbe 1999).

503 Poucos estudos foram conduzidos com ênfase na lateralidade manual em primatas  
504 neotropicais da família Atelidae (Tabela 1). Os atelídeos possuem hábitos arborícolas e  
505 raramente utilizam o chão para forragear (Rosenberger & Strier 1989; Mourthé *et al.*  
506 2007). Possuem adaptações morfológicas pós-cranianas para a escalada, locomoção e  
507 comportamento suspensório que permitem uma ampla exploração dos recursos  
508 alimentares distribuídos na copa das árvores (Hershkovitz, 1977; Rosenberger & Strier  
509 1989; Iurck *et al.* 2013). Entre as adaptações pós-cranianas se destaca a cauda preênsil,  
510 que propicia aos indivíduos suporte extra na estabilidade dentro do estrato arbóreo  
511 (Rosenberger & Strier 1989) e a liberação de ambas as mãos para o forrageio (Nishimura  
512 *et al.* 1988; Iurck *et al.* 2013). A capacidade de manipulação de objetos pelos atelídeos é  
513 limitada (Laska 1996; Rossi *et al.* 2007; de Moraes & Mendes 2011; Nelson & Boeving  
514 2015; Nelson *et al.* 2015), sendo o uso de ferramentas um comportamento raro em *Ateles*  
515 spp. (de Moraes & Mendes 2011) e não relatado para as espécies de *Lagothrix*, *Alouatta*  
516 e *Brachyteles*.

517 Em relação à lateralidade manual, os estudos indicam uma prevalência de  
518 manifestação da preferência manual em atelídeos. Em geral, não há influência do sexo ou  
519 da idade na lateralidade dos atelídeos (Laska 1996; Rossi *et al.* 2007; Nelson & Boeving  
520 2015; Nelson *et al.* 2015). Em relação à TCT, alguns estudos indicam ausência de  
521 lateralidade manual em tarefas de baixa complexidade (Tutsch 1998; Rossi *et al.* 2007).  
522 Contudo, a maioria dos estudos indica a manifestação da preferência manual tanto em  
523 tarefas de baixa quanto de alta complexidade relacionadas à postura corporal (Laska  
524 1996; Sfar *et al.* 2014) e à manipulação de objetos (Tutsch 1998; de Moraes & Mendes  
525 2009; Nelson & Boeving 2015; Nelson *et al.* 2015). Já em relação à TOP, não foi  
526 observado padrão de preferência manual na família, embora os resultados obtidos com  
527 *Ateles* spp. pareçam corroborar o previsto na TOP com indivíduos preferindo o uso da  
528 mão esquerda na execução das atividades de alimentação (Hook-Costigan & Rogers  
529 1996; Laska 1996; Nelson & Boeving 2015). Já em *Brachyteles arachnoides* foi  
530 identificada uma preferência manual populacional desviada para a direita e em desacordo  
531 com a TOP (Talebi & Ades 2004).

532 Nesse estudo conduzimos a primeira investigação sobre a manifestação de  
533 lateralidade manual durante a alimentação em muriquis-do-norte, *Brachyteles*  
534 *hypoxanthus*. A espécie caracteriza-se por ser arborícola, folívoro-frugívora, pesando de

535 12 kg a 15 kg, não apresentar dimorfismo sexual e ocupar, preferencialmente, o estrato  
536 médio e superior da floresta (Aguirre 1971; Nishimura *et al.* 1988; Strier 1991; Almeida-  
537 Silva *et al.* 2005; Strier & Boubli 2006). Possui mãos com metacarpos alongados e  
538 polegar vestigial que trabalham como um gancho durante a locomoção por braquiação  
539 (Rosenberger & Strier 1989). Embora a morfologia das mãos favoreça a locomoção dos  
540 indivíduos por braquiação, ela pode limitar atividades manipulativas que requerem maior  
541 precisão em agarrar objetos, como observado em *Ateles* spp. (Laska 1996; Nelson *et al.*  
542 2015; Nelson & Boeving 2015). A cauda preênsil no miqui funciona como um quinto  
543 membro e auxilia na manutenção do equilíbrio, no comportamento postural de  
544 alimentação e na suspensão com os membros posteriores para manutenção de postura  
545 ereta (Rosenberger & Strier 1989; Iurck *et al.* 2013; Machnicki *et al.* 2016). A postura  
546 suspensa pela cauda é muito utilizada pelo miqui-do-norte e representa cerca de 2/3 do  
547 comportamento postural durante a alimentação (Nishimura *et al.* 1988; Iurck *et al.* 2013).  
548 Além disso, a cauda é capaz de suportar o peso corporal do miqui, possibilitando a  
549 liberação das mãos para o forrageio (Nishimura *et al.* 1988; Iurck *et al.* 2013). Logo, a  
550 cauda preênsil é uma importante adaptação pós-craniana que pode influenciar na  
551 preferência manual dos indivíduos no ambiente florestal.

552         Esse trabalho visou avaliar a preferência manual de miquis-do-norte em tarefas  
553 de coleta de alimento de baixa complexidade em um ambiente arbóreo tridimensional  
554 complexo com galhos de diâmetro, flexibilidade, distância e orientação variados.  
555 Conforme as características apresentadas pela espécie e os fatores que potencialmente  
556 influenciam a lateralidade, definimos três objetivos específicos:

557 (1) avaliar se o padrão de preferência manual tem manifestação individual ou  
558 populacional e se a variável sexo tem efeito na lateralidade manual. Nossa hipótese é de  
559 que há manifestação populacional de lateralidade manual com ausência de efeito do sexo.  
560 Essa hipótese se baseia num pressuposto de conservadorismo filogenético, pela qual o  
561 miqui-do-norte se enquadra no padrão descrito para outras espécies de atelíneos;  
562 (2) comparar a preferência manual na execução de atividade de coleta de alimento de  
563 baixa complexidade unimanual e bimanual. O miqui-do-norte apresenta adaptações  
564 pós-cranianas que podem interferir em seu equilíbrio no ambiente arbóreo e na  
565 capacidade de agarrar objetos com precisão. As atividades unimanuais e bimanuais  
566 apresentam diferenças de execução referentes à estabilidade individual no substrato.  
567 Nossa hipótese é de que o miqui-do-norte trata de forma semelhante as atividades  
568 unimanuais e bimanuais quando ambas são de baixa complexidade;

569 (3) averiguar se o padrão de preferência manual dos muriquis-do-norte corrobora uma das  
570 teorias sobre a manifestação e a evolução da lateralidade manual nos primatas. A TOP  
571 será corroborada se o murequi-do-norte apresentar preferência pelo uso da mão esquerda  
572 para alimentação e da mão direita para o suporte postural no ambiente arbóreo como  
573 observado em outros primatas neotropicais (MacNeilage *et al.* 1987). Por outro lado, a  
574 TCT será corroborada se o murequi-do-norte não demonstrar preferência manual na  
575 execução da tarefa de baixa complexidade de alcançar o alimento na copa das árvores  
576 como previsto para atividades pouco complexas em primatas não-humanos (Fagot &  
577 Vauclair 1991).

578

## 579 **MÉTODOS**

580

581 O presente estudo foi conduzido entre outubro de 2008 e julho de 2009 em um  
582 fragmento de Mata Atlântica (957 ha) na Reserva Particular do Patrimônio Natural  
583 Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA)/Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais,  
584 Brasil (19°43'55"S, 41°49'03"O) (Nery & Tabacow 2012). A vegetação do fragmento se  
585 enquadra na formação floresta pluvial atlântica baixo-montana com características de  
586 semidecídua a decídua. A área de estudo situa-se na faixa de 300 m a 700 m de altitude  
587 em região sob o domínio morfoclimático tropical. O clima é caracterizado por um padrão  
588 de precipitação fortemente sazonal com chuvas ocorrendo principalmente nos meses de  
589 novembro a abril e uma estação seca de maio a outubro. A floresta apresenta uma  
590 diversidade de habitats, incluindo floresta primária perturbada, mata secundária com  
591 dossel parcialmente contínuo e árvores emergentes com até 35 m de altura, e mata  
592 arbustiva em diversos estágios de regeneração (Strier *et al.* 2001; Strier & Boubli 2006;  
593 Boubli *et al.* 2011).

594 Quatro grupos de muriquis-do-norte habitam a RPPN-FMA: Matão, Matão 2, Jaó  
595 e Nadir. Os três últimos foram acompanhados durante esse estudo. Eles eram compostos  
596 por 48 a 71 indivíduos (total=185 indivíduos) em setembro de 2008. Todos os membros  
597 dos grupos estavam habituados à presença de observadores e eram identificados  
598 individualmente por características únicas da pigmentação facial, coloração da pelagem  
599 e sexo. A idade e filiação da maioria dos indivíduos também eram conhecidas em  
600 decorrência de estudo de longo prazo com a população (Strier & Mendes 2012).

601 No presente estudo os grupos foram acompanhados durante 173 dias (Nadir=66  
602 dias, Jaó=56, Matão II=51), totalizando 1097 horas de observação. A coleta de dados

603 comportamentais foi realizada pelo método de varredura instantânea (Altmann 1974).  
604 Unidades amostrais de 1 min foram realizadas a intervalos de 15 min, seguindo protocolos  
605 estabelecidos para estudos com muriquis do projeto de longo prazo (Strier 1987; Dias &  
606 Strier 2003; Tabacow *et al.* 2009). Um total de 3276 registros de alimentação foi obtido.

607 Apenas indivíduos com  $\geq 20$  registros de alimentação foram incluídos nas análises.  
608 Esse tamanho amostral individual mínimo foi baseado em protocolos de estudos com  
609 primatas não-humanos e humanos. Ele visa reduzir a probabilidade de erro de classificar  
610 um indivíduo ambidestro como lateralizado baseado na aproximação da distribuição  
611 normal de Fisher a uma distribuição binomial (Michel 1998; Hopkins *et al.* 2001, 2004;  
612 Papademetriou *et al.* 2005).

613 Devido à fraca manifestação da preferência manual populacional em primatas  
614 não-humanos (Hopkins & Cantalupo 2005), uma amostra com pelo menos 59 indivíduos  
615 é necessária para permitir uma comprovação estatística mais robusta (Hopkins 2006). O  
616 presente estudo está baseado em uma amostra composta por 73 indivíduos (29 machos e  
617 44 fêmeas, sendo 27 fêmeas sem filhote dependente e 17 fêmeas com filhote dependente)  
618 que atenderam ao critério acima. O número de registros de alimentação por indivíduo  
619 variou de 20 a 52 (média  $\pm$  DP=30  $\pm$  8; mediana=27, n=2169 registros).

620 Em cada evento de apanhar o alimento registrava-se a identidade do indivíduo e  
621 cinco variáveis: (1) mão dominante [direita (43%) ou esquerda (57%)]; (2) mão auxiliar  
622 [suporte (57%), atividade bimanual (29%) ou inativo (14%); segundo Miller & Paciulli  
623 2002]; (3) item alimentar [folha (65%), fruto (29%), flor (3%) ou outro item (3%)];  
624 (4) zona da árvore onde o indivíduo se alimentava [terminal (45%), intermediária (41%),  
625 principal (4%) ou tronco (10%); segundo Cant *et al.* 2003; Figura 1]; (5) altura na árvore  
626 com base na estimativa de altura em que o indivíduo se encontrava em relação ao chão  
627 [0=chão (<1%), 1=1-5 m (32%), 2=6-10 m (28%), 3=11-20 m (34%) ou 4=21-40 m  
628 (6%)].

629 Consideramos a mão dominante aquela utilizada para apanhar/coletar um item  
630 alimentar no substrato e conduzi-lo até a boca. A mão auxiliar era aquela que contribuía  
631 na obtenção do alimento sem conduzi-lo diretamente à boca. Na categoria suporte, a mão  
632 auxiliar era a que agarrava o substrato, propiciando apoio ao indivíduo na árvore. A  
633 categoria atividade bimanual era registrada quando ambas as mãos estavam engajadas na  
634 obtenção de alimento. Essa situação geralmente ocorria quando uma mão puxava um  
635 galho para junto do indivíduo (mão auxiliar), enquanto a outra apanhava o alimento do  
636 galho (mão dominante) ou quando ambas as mãos manipulavam o item alimentar, sendo

637 a mão dominante aquela que conduzia o alimento até a boca. Na categoria inativo, a mão  
638 auxiliar não estava engajada na atividade de alimentação.

639 Para determinar e classificar a preferência manual individual foram utilizados dois  
640 métodos. Primeiro foi calculado o grau de preferência da mão do indivíduo através do  
641 Índice de Lateralidade (IL), o qual é pouco afetado pelo tamanho amostral e possibilita  
642 obter valores contínuos de lateralização (-1 a +1) (Hopkins 1999). Esse índice é obtido  
643 pela fórmula

$$644 \quad IL = \frac{(D - E)}{(D + E)}$$

645 onde D=número de vezes em que o indivíduo usou a mão direita e E=número de vezes  
646 em que o indivíduo usou a mão esquerda. Indivíduos com IL variando de  $\geq 0,2$  a 1 são  
647 considerados destros, aqueles com IL entre 0,19 e -0,19 são considerados ambidestros e,  
648 por fim, aqueles com IL de  $\leq -0,2$  a -1 são considerados canhotos (Hopkins 2013b). O  
649 valor do Índice de Lateralidade Absoluto (IL-ABS) indica a expressão da força da  
650 preferência manual sem levar em conta a mão preferencial e serve para determinar o grau  
651 de lateralização dos indivíduos numa escala de zero a 1 (McGrew & Marchant 1997a;  
652 Hopkins 1999).

653 O segundo método foi utilizado para determinar a direção da preferência da mão  
654 para cada sujeito pela aproximação da distribuição binomial à distribuição normal através  
655 do cálculo do Z-escore, o qual é obtido pela fórmula

$$656 \quad Z = \frac{D - M}{\sqrt{Npq}}$$

657 onde D=número de vezes em que o indivíduo usou a mão direita, N=número de vezes em  
658 que o indivíduo usou qualquer mão,  $M=N/2$  e  $p=q=0,5$  (Hopkins 1999). A categorização  
659 da manifestação de preferência manual foi baseada nos valores de Z (Hopkins 2013a).  
660 Indivíduos com  $Z \geq 1,96$  apresentam desvio significativo ( $p < 0,05$ ) para uso da mão direita  
661 (destros). Indivíduos com  $Z \leq -1,96$  apresentam preferência significativa ( $p < 0,05$ ) para uso  
662 da mão esquerda (canhotos). Indivíduos com Z entre 1,0 e 1,95 são classificados como  
663 moderadamente destros, enquanto aqueles com Z entre -1,0 e -1,95 são classificados  
664 como moderadamente canhotos. Por fim, indivíduos com Z entre -0,9 e 0,9 são  
665 considerados ambidestros.

666 O número de registros por indivíduo, considerando todos os indivíduos com pelo  
667 menos 20 registros de coleta de alimento, não influenciou o valor de IL (Correlação de  
668 Spearman,  $r_s = -0,0255$ ,  $n = 73$ ,  $p = 0,8302$ ) e IL-ABS ( $r_s = -0,1061$ ,  $n = 73$ ,  $p = 0,3716$ ).

669 Conseqüentemente, utilizamos esses indivíduos para averiguar a preferência manual  
670 populacional, visto que a diferença no número de observações por indivíduo não  
671 apresentou correlação com os valores de IL e IL-ABS.

672 Avaliamos a existência de preferência manual populacional pelo teste *t* de Student  
673 para uma amostra verificando se a distribuição do IL dos indivíduos desvia da distribuição  
674 normal, considerando uma média esperada de 0; ou seja, uma população ambipreferente  
675 (Hopkins 1999; Meguerditchian *et al.* 2015; Zhao *et al.* 2015). Em seguida usamos o teste  
676 Qui-Quadrado ( $\chi^2$ ) com proporções esperadas iguais para verificar se a distribuição de  
677 canhotos, destros e ambidestros na população, segundo os valores de IL, difere do  
678 esperado ao acaso (Hopkins *et al.* 2011; Zhao *et al.* 2012; Meguerditchian *et al.* 2015).

679 O efeito do sexo na preferência manual foi avaliado por análise de variância  
680 (ANOVA) (*F*). Talebi & Ades (2004) detectaram um efeito do sexo na lateralidade dos  
681 muriquis-do-sul apenas ao compararem machos e fêmeas com filhote dependente.  
682 Entretanto, os dados de lateralidade das fêmeas de muriqui-do-sul não eram individuais,  
683 o que pode ter acarretado em um viés amostral decorrente da observação desigual dos  
684 indivíduos. A comparação do IL das fêmeas de muriqui-do-norte com filhote dependente  
685 quando carregando-o e quando não o estava carregando (n mínimo em cada situação=9  
686 registros) não apresentou diferença (Wilcoxon<sub>(7)</sub>  $Z_{pareado}=0,3381$ ,  $p=0,7353$ ).  
687 Conseqüentemente, comparamos os sexos considerando todas as fêmeas em conjunto.

688 A comparação dos indivíduos realizando atividades unimanuais e bimanuais foi  
689 realizada pela identificação de todos os indivíduos que obtiveram ao menos 10 eventos  
690 de coleta de alimento com a mão auxiliar na categoria atividade bimanual e ao menos 10  
691 eventos de coleta de alimento nas categorias suporte e inativo de mão auxiliar, as quais  
692 foram agrupadas na categoria atividade unimanual (n=20). Calculamos novos IL e IL-  
693 ABS considerando os registros de cada indivíduo por categoria. Avaliamos a significância  
694 da preferência manual em cada categoria pelo teste *t* de Student para uma amostra usando  
695 o IL dos indivíduos e considerando uma média esperada de 0; ou seja, sem preferência  
696 manual. Utilizamos o teste de Wilcoxon pareado ( $Z_{pareado}$ ) para comparar o IL-ABS dos  
697 indivíduos das duas categorias. Devido à redução no número de registros por indivíduo,  
698 avaliamos se os IL e IL-ABS nas atividades unimanuais e bimanuais estão  
699 correlacionados ao tamanho da amostra. Novamente, não houve correlação significativa  
700 entre o número de observações por indivíduo e os valores de IL e IL-ABS (IL unimanual:  
701  $r_s=-0,1802$ , n=20,  $p=0,4470$ ; IL bimanual:  $r_s=-0,2181$ , n=20,  $p=0,3555$ ; IL-ABS  
702 unimanual:  $r_s=-0,0606$ , n=20,  $p=0,7996$ ; IL-ABS bimanual:  $r_s=0,1440$ , n=20,  $p=0,5447$ ).

703 A normalidade dos dados de IL e IL-ABS foi avaliada pelo teste de Lilliefors  
704 (Ayres *et al.* 2007). Todos os testes estatísticos consideraram um nível de significância  
705 bicaudal de  $p \leq 0,05$ . As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa  
706 BioEstat 5.0 (Ayres *et al.* 2007).

707

## 708 **RESULTADOS**

709

710 A população de estudo apresenta um desvio significativo da curva de distribuição  
711 de IL para a esquerda ( $t_{72} = -5,0106$ ,  $p = 0,0001$ ; média IL  $\pm$  DP =  $-0,1262 \pm 0,2152$ ). A média  
712 da expressão da força da lateralidade (IL-ABS) na população foi 0,2029 (DP = 0,144). A  
713 maioria dos muriquis foi ambidestra ou canhota, tanto com base no IL ( $\chi^2_{(2,73)} = 26,493$ ,  
714  $p = 0,0001$ ; Figura 2) quanto no Z-escore ( $\chi^2_{(4,73)} = 53,507$ ,  $p = 0,0001$ ; Figura 3). Não houve  
715 efeito do sexo, com os muriquis machos e fêmeas apresentando padrão de lateralidade  
716 (IL:  $F_{1,71} = 0,0031$ ,  $p = 0,9543$ ; Figura 4) e de força da mão preferencial (IL-ABS:  
717  $F_{1,71} = 1,2069$ ,  $p = 0,2751$ ) semelhantes.

718 Os muriquis-do-norte apresentaram preferência pela mão esquerda quando em  
719 atividade bimanual (média IL  $\pm$  DP =  $-0,2626 \pm 0,2841$ ;  $t_{19} = -4,1334$ ,  $p = 0,0006$ ) e ausência  
720 de lateralidade quando em atividade unimanual (média IL  $\pm$  DP =  $-0,0307 \pm 0,1701$ ;  
721  $t_{19} = -0,808$ ,  $p = 0,4291$ ). Da mesma forma, houve uma maior manifestação da força da mão  
722 preferencial durante as atividades bimanuais do que unimanuais (Wilcoxon<sub>(20)</sub>  
723  $Z_{pareado} = 3,0426$ ;  $p = 0,0023$ ; Figura 5).

724

## 725 **DISCUSSÃO**

726

727 Os muriquis-do-norte (*B. hypoxanthus*) apresentaram uma preferência manual  
728 populacional desviada para a esquerda na execução da tarefa de baixa complexidade de  
729 apanhar alimento no ambiente arbóreo tridimensional e para a direita em prover suporte  
730 na árvore. Além disso, foi constatada uma maior expressão da força da lateralidade  
731 manual durante a execução de atividades bimanuais do que unimanuais. Portanto, o  
732 padrão de lateralidade manual dos muriquis-do-norte fornece suporte para a hipótese  
733 proposta pela Teoria da Origem Postural (TOP). Não houve diferença entre machos e  
734 fêmeas na mão preferencial nem na expressão da força da lateralidade.

735 A influência do sexo na lateralidade manual nas espécies de primatas não-  
736 humanos é um tema controverso. Embora a maioria dos estudos não tenha indicado uma

737 influência do sexo na lateralidade manual (McGrew & Marchant 1997a), alguns autores  
738 discutem que o desenvolvimento cerebral diferenciado entre os sexos seja o responsável  
739 pelo padrão de lateralidade encontrado em fêmeas mais destros que machos ou machos  
740 mais canhotos que fêmeas (*Lemur* spp., Ward *et al.* 1990; *Sapajus* sp., Spinozzi *et al.*  
741 1998; Phillips *et al.* 2007; *P. troglodytes schweinfurthii*, Corp & Byrne 2004; *Saimiri* sp.,  
742 Meguerditchian *et al.* 2012). Em muriquis-do-norte não houve diferença entre machos e  
743 fêmeas, o que concorda com o observado em outros atelíneos (Laska 1996; Talebi & Ades  
744 2004; Nelson *et al.* 2015; Nelson & Boeving 2015), assim como outros primatas não-  
745 humanos (McGrew & Marchant 1997a). Acreditamos que a ausência de dimorfismo  
746 sexual em muriquis-do-norte resulte em uma exploração semelhante do ambiente arbóreo  
747 por machos e fêmeas. Contudo, é interessante observar a ausência de machos destros na  
748 nossa amostra.

749         Conforme salientado acima, a preferência populacional pelo uso da mão esquerda  
750 concorda com o previsto pela TOP para primatas não-humanos arborícolas (MacNeilage  
751 *et al.* 1987; MacNeilage 2007; Hopkins *et al.* 2011; Meguerditchian *et al.* 2012, 2013). O  
752 ambiente arbóreo apresenta desafios que requerem um controle motor refinado,  
753 adaptações anatômicas especializadas, coordenação e orientação espacial para manter o  
754 equilíbrio em galhos de diâmetro, flexibilidade, distância e orientação variados  
755 (MacNeilage *et al.* 1987; Fleagle 1998; Peters & Rogers 2008). Frente a esses desafios, o  
756 muriqui-do-norte possui um repertório postural de uso múltiplo dos membros, no qual  
757 executa as atividades de alimentação frequentemente suspenso pela cauda com o auxílio  
758 dos membros posteriores ou de um membro anterior mais os membros posteriores. Essa  
759 postura permite ao indivíduo distribuir seu peso em vários pontos de equilíbrio no  
760 substrato (Iurck *et al.* 2013). Em geral os muriquis-do-norte se alimentaram nos ramos  
761 terminais e intermediários da árvore, que se caracterizam por apresentar galhos com  
762 diâmetros menores e conseqüentemente um substrato menos estável do que nos ramos  
763 principais ou no tronco. Além disso, a maior incidência de muriquis canhotos ou que  
764 apresentam uma tendência ao maior uso da mão esquerda pode estar associado às  
765 exigências de percepção espacial do hábito arborícola e refletir uma especialização do  
766 hemisfério cerebral direito, o qual está relacionado ao processamento de informações  
767 visuoespaciais em aves e mamíferos (Corballis 1983; MacNeilage *et al.* 1987; Olson *et*  
768 *al.* 1990; Vallortigara & Rogers 2005; MacNeilage 2007).

769         Assim como os muriquis-do-norte, outras espécies de primatas arborícolas  
770 adaptadas às restrições do ambiente arbóreo tridimensional tendem a utilizar os membros

771 para apoio e/ou equilíbrio do corpo em cima da árvore durante a alimentação (Miller &  
772 Paciulli 2002; Talebi & Ades 2004; Peters & Rogers 2008; Morino 2011; Meguerditchian  
773 *et al.* 2012). Coletar alimento numa postura pouco estável, como suspensa/pendurada,  
774 pode promover ou aumentar a lateralidade ao exigir que o indivíduo realize constantes  
775 ajustes posturais para manter o equilíbrio (Roney & King 1993; Hook-Costigan & Rogers  
776 1996; Scheumann *et al.* 2011). Dessa forma, primatas arborícolas que se alimentam numa  
777 postura suspensa, com uma das mãos provendo suporte postural, expressam lateralidade  
778 manual desviada para a esquerda (*Propithecus* spp. Milliken *et al.* 2005; *Symphalangus*  
779 *syndactylus* Morino 2011) ou direita (*B. arachnoides* Talebi & Ades 2004; *P. pygmaeus*  
780 *pygmaeus* Peters & Rogers 2008; *Saimiri* sp. Meguerditchian *et al.* 2012; *Rhinopithecus*  
781 *bieti* Pan *et al.* 2013). Assim sendo, não há um padrão homogêneo de lateralidade manual  
782 na postura suspensa entre os primatas arborícolas. Diferenças na ecologia alimentar, no  
783 tamanho do corpo e/ou nos repertórios comportamentais posturais de cada espécie talvez  
784 desempenhem um papel importante na manifestação da preferência manual desses  
785 primatas (Scheumann *et al.* 2011; Sfar *et al.* 2014).

786 Por exemplo, o miquiqui-do-sul (*B. arachnoides*) apresentou lateralidade manual  
787 desviada para a direita (Talebi & Ades 2004), um direcionamento oposto ao do miquiqui-  
788 do-norte. As duas espécies de miquiquis possuem semelhanças na morfologia corporal e  
789 nas estratégias de forrageio, apesar da distinção na composição da dieta (Strier 1986,  
790 1991; Groves 2001; Talebi *et al.* 2005). Logo, se esperaria que as espécies de miquiquis  
791 manifestassem preferência manual similar, uma vez que a ancestralidade comum ou as  
792 semelhanças morfológicas e de estratégias de forrageio entre espécies congêneras  
793 podem resultar na convergência da preferência manual (Ward *et al.* 1990; Singer &  
794 Schwibbe 1999; Ades & Diego 2004). Diferenças nos métodos e o fato de os estudos  
795 terem envolvido apenas uma população de cada espécie comprometem a avaliação da  
796 aparente discrepância na lateralidade manual entre as duas espécies de miquiquis, contudo  
797 pode haver uma potencial influência de diferenças na estrutura e composição florística  
798 entre as áreas de estudo.

799 O miquiqui-do-sul habita o Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), uma floresta  
800 primária de mata contínua com dossel interligado, na qual utiliza com maior frequência  
801 o estrato superior da floresta (de Moraes *et al.* 1998; Talebi & Ades 2004). Nesse  
802 ambiente os miquiquis-do-sul coletam alimento usando principalmente posturas mais  
803 estáveis, como sentado e em pé (Talebi & Ades 2004). Por outro lado, os miquiquis-do-  
804 norte do presente estudo vivem em um fragmento de floresta perturbada com mata

805 secundária de dossel parcialmente contínuo e árvores mais baixas e com copas menos  
806 volumosas do que as encontradas no PECB (de Moraes *et al.* 1998; Strier & Boubli 2006).  
807 Os muriquis-do-norte ocuparam com frequência semelhante os estratos da árvore entre 1  
808 m e 20 m, sugerindo um constante deslocamento vertical no estrato arbóreo para a  
809 atividade de alimentação. Assim, eles não se restringiram ao dossel e frequentemente  
810 acessaram o sub-bosque, onde as posturas suspensas pela cauda são mais comuns (Iurck  
811 *et al.* 2013). Logo, é possível que diferenças na estrutura da vegetação das áreas de estudo  
812 influenciem a frequência de uso das posturas alimentares e, conseqüentemente,  
813 promovam as diferenças na lateralidade manual entre as espécies. Essa hipótese está  
814 baseada na observação de que vieses na lateralidade manual estão mais associados a  
815 posturas suspensas, menos estáveis, do que a posturas estáveis, como sentado, em pé ou  
816 quadrúpede (Forsythe *et al.* 1988; Roney & King 1993; Blois-Heulin *et al.* 2007; Hook  
817 & Rogers 2008; Scheumann *et al.* 2011; Pan *et al.* 2013).

818 A atividade de coleta de alimento neste estudo, em geral, consistia no acesso ao  
819 alimento em um único ato motor e com pouca manipulação do alimento, sendo  
820 considerada uma tarefa de baixa complexidade. Essa baixa manipulação dos alimentos  
821 pelo muriqui-do-norte parece ser consequência da ausência do polegar, a qual dificulta as  
822 tarefas de agarrar e manipular objetos, assim como em *Ateles* spp. (Laska 1996; de  
823 Moraes & Mendes 2011; Nelson *et al.* 2015). Contudo, apesar das limitações  
824 manipulativas e da pouca complexidade da atividade, o muriqui-do-norte apresentou  
825 lateralidade mais acentuada quando realizava a coleta de alimento bimanual do que  
826 unimanual.

827 Estudos em ambiente natural têm demonstrado um aumento na manifestação da  
828 lateralidade em atividades bimanuais relacionado à experiência no uso de ferramentas  
829 (Boesch 1991), redução na estabilidade corporal (Peters & Rogers 2008) e necessidade  
830 de precisão na manipulação dos itens alimentares (Byrne & Byrne 1991; Harrison &  
831 Byrne 2000; Corp & Byrne 2004; Smith & Thompson 2011; Ahamed & Dharmaretnam  
832 2015). No caso dos muriquis-do-norte, o equilíbrio parece ser o fator limitante na  
833 manifestação da lateralidade manual, uma vez que a liberação de ambas as mãos para  
834 apanhar o alimento ocorreu quando o indivíduo assegurava uma posição estável na copa  
835 com o auxílio da cauda preênsil. Ou seja, quando confrontados com uma situação de  
836 instabilidade no substrato, os muriquis tenderam a restabelecer o equilíbrio postural com  
837 o auxílio da mão em suporte. Como a mão mais apropriada para desempenhar essa tarefa  
838 depende da localização do suporte adequado mais próximo, a intensidade da lateralidade

839 manual foi menor nas atividades unimanuais. Esse aumento da intensidade da lateralidade  
840 em decorrência do equilíbrio postural também foi observado em primatas arborícolas do  
841 Velho Mundo em ambiente natural (Harrison & Byrne 2000; Miller & Paciulli 2002;  
842 Ahamed & Dharmaretnabm 2015).

843 O aumento da lateralidade manual a partir da liberação de ambas as mãos da  
844 obrigação de estabelecer suporte postural nos muriquis-do-norte parece ser análoga à  
845 situação vivenciada pelos ancestrais da espécie humana no início da exploração do  
846 ambiente terrestre. Enquanto a liberação das mãos no muriqui ocorre via repertório  
847 postural, p. ex. uso da cauda preênsil, na evolução humana foi o bipedalismo e a adoção  
848 de uma postura ereta que possibilitaram a liberação dos membros superiores do  
849 compromisso de sustentar o corpo (MacNeilage *et al.* 1987; Corballis 1989). Dessa  
850 forma, a liberação das mãos nos primeiros hominídeos favoreceu a execução de atividades  
851 coordenadas bimanuais (e.g., manipulação de ferramentas) com o subsequente aumento  
852 da lateralidade manual desviada para a direita (Sanford *et al.* 1984; Wundrum 1986;  
853 MacNeilage *et al.* 1987; Corballis 1989; Westergaard *et al.* 1998; Meguerditchian *et al.*  
854 2013).

855 Evidências do aumento da preferência manual a partir da liberação de ambas as  
856 mãos da necessidade de manter o equilíbrio postural também foi observado em  
857 chimpanzés (*P. troglodytes*) e macacos-prego (*Sapajus* spp. e *Cebus* spp.) realizando  
858 tarefas de forrageio complexas. Chimpanzés e macacos-prego apresentam uma  
859 convergência comportamental no uso de ferramentas (McGrew & Marchant 1997b),  
860 tarefa complexa que pode promover a manifestação da lateralidade (Fagot & Vauclair  
861 1991). Enquanto os chimpanzés apresentam preferência manual no uso de ferramentas no  
862 chão, quando ambas as mãos estão livres das demandas posturais (Boesch 1991;  
863 Sugiyama *et al.* 1993; McGrew & Marchant 1996; McGrew & Marchant 1997b; McGrew  
864 *et al.* 1999; Lonsdorf & Hopkins 2005; Hopkins *et al.* 2011), essa preferência não é  
865 observada quando as mãos são necessárias para prover suporte postural nas árvores  
866 (Nishida & Hiraiwa 1982; Marchant & McGrew 2007; Humle & Matsuzawa 2009). Por  
867 outro lado, os macacos-prego apresentam preferência manual na utilização de ferramentas  
868 tanto em ambiente terrestre quanto arbóreo (McGrew & Marchant 1997b; Garber *et al.*  
869 2008; Souto *et al.* 2011; Moura 2015). A liberação das mãos das demandas posturais no  
870 ambiente arbóreo é obtida com a utilização da cauda como âncora para garantir a  
871 estabilidade postural (Garber & Rehg 1999; Souto *et al.* 2011).

872

873 Em suma, o repertório postural do muriqui-do-norte, que viabiliza a manutenção  
874 da estabilidade, pode ter possibilitado a redução dos riscos de queda inerentes ao estilo  
875 de vida arborícola e assim influenciado a manifestação da lateralidade manual na espécie.  
876 Pesquisas futuras com primatas deveriam investigar a influência do tipo de substrato  
877 (arbóreo versus terrestre) na lateralidade manual. Por exemplo, a recente expansão da  
878 utilização do chão pela população de muriquis-do-norte desse estudo (Tabacow *et al.*  
879 2009; Machnicki *et al.* 2016) viabiliza uma comparação do grau de lateralidade manual  
880 durante o forrageio no chão versus na copa das árvores e pode auxiliar a entender como  
881 a liberação das mãos das demandas de suporte postural pode ter influenciado a evolução  
882 da lateralidade nos primeiros homínídeos terrestres.

883

## 884 REFERÊNCIAS

885 Ades C, Diego VH. 2004. Postura e preferência manual em micos-leões-de-cara-dourada  
886 e micos-leões-pretos. In: Mendes LM, Chiarello AC (orgs.). A primatologia no Brasil  
887 volume 8. Vitória, ES: IPEMA/SBPr p 263–278.

888 Aguirre AC. 1971. O mono *Brachyteles arachnoides* (E. Geoffroy). Rio de Janeiro, RJ:  
889 Anais da Academia Brasileira de Ciência.

890 Ahamed AMR, Dharmaretnam M. 2015. Hand preference in wild hanuman langurs  
891 (*Presbytis entellus*). International Journal of Biological & Pharmaceutical Sciences  
892 2(2):40–46.

893 Almeida-Silva B, Cunha AA, Boubli JP, Mendes SL, Strier KB. 2005. Population density  
894 and vertical stratification of four primate species at the Estação Biológica de  
895 Caratinga/RPPN FMA, Minas Gerais, Brazil. Neotropical Primates 13(Suppl):25–29.

896 Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour  
897 49(3):227–266.

898 Annett M. 1985. Left, right, hand and brain: the right shift theory. London, UK: LEA  
899 Publishers.

900 Annett M. 2002. Handedness and brain asymmetry: The right shift theory. Hove, UK:  
901 Psychology Press.

902 Ayres M, Ayres Jr M, Ayres DL, Santos AS. 2007. BioEstat Version. 5. Belém, PA: Civil  
903 Society MCT Mamirauá–CNPq.

904 Bardo A, Pouydebat E, Meunier H. 2015. Do bimanual coordination, tool use, and body  
905 posture contribute equally to hand preferences in bonobos? Journal of Human Evolution  
906 82:159–169.

- 907 Blois-Heulin C, Bernard V, Bec P. 2007. Postural effects on manual laterality in different  
908 tasks in captive grey-cheeked mangabey (*Lophocebus albigena*). *Journal of Comparative*  
909 *Psychology* 12:205–213.
- 910 Boesch C. 1991. Handedness in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*  
911 12:541–558.
- 912 Boubli JP, Couto-Santos FR, Strier KB. 2011. Structure and floristic composition of one  
913 of the last forest fragments containing the critically endangered northern muriqui  
914 (*Brachyteles hypoxanthus*, Primates). *Ecotropica* 17:53–69.
- 915 Byrne RW, Byrne JM. 1991. Hand preferences in the skilled gathering tasks of mountain  
916 gorillas (*Gorilla g. berengei*). *Cortex* 27(4):521–546.
- 917 Cant JGH, Youlatos D, Rose MD. 2003. Suspensory locomotion of *Lagothrix lagothricha*  
918 and *Ateles belzebuth* in Yasuni National Park, Ecuador. *Journal of Human Evolution*  
919 44:685–699.
- 920 Cantalupo C, Bisazza A, Vallortigara G. 1995. Lateralization of predator-evasion  
921 response in a teleost fish (*Girardinus falcatus*). *Neuropsychologia* 33:1637–1646.
- 922 Corballis MC. 1983. *Human laterality*. New York, NY: Academic Press.
- 923 Corballis MC. 1989. Laterality and human evolution. *Psychological Review* 96:492–505.
- 924 Corballis MC. 2009. The evolution and genetics of cerebral asymmetry. *Philosophical*  
925 *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:867–879.
- 926 Corp N, Byrne RW. 2004. Sex difference in chimpanzee handedness. *American Journal*  
927 *of Physical Anthropology* 123(1):62–68.
- 928 Darwin C. 1859. *On the origin of species*. London, UK: John Murray.
- 929 de Moraes PLR, de Carvalho Jr O, Strier KB. 1998. Population variation in patch and  
930 party size in muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*  
931 19(2):325–337.
- 932 de Moraes PZPMR, Mendes FDC. 2009. Lateralidade manual no uso de ferramentas por  
933 macacos-aranha (*Ateles* spp.) no zoológico de Goiânia–GO. In: CD de resumos do XIII  
934 Congresso Brasileiro de Primatologia. Blumenau, SC: Sociedade Brasileira de  
935 Primatologia.
- 936 de Moraes PZPMR, Mendes FDC. 2011. Uso de ferramentas para beber água por  
937 macacos-aranha (*Ateles* spp.) cativos. In: Miranda JMD, Hirano ZMB (eds.). *A*  
938 *primatologia no Brasil* Volume 12. Curitiba, PR: Sociedade Brasileira de Primatologia p  
939 189–204.
- 940 Diamond AC, McGrew WC. 1994. True handedness in the cotton-top tamarin (*Saguinus*  
941 *oedipus*)? *Primates* 35(1):69–77.
- 942 Dias LG, Strier KB. 2003. Effects of group size on ranging patterns in *Brachyteles*  
943 *arachnoides hypoxanthus*. *International Journal of Primatology* 24(2):209–221.

- 944 Fagot J, Vauclair J. 1988. Handedness and manual specialization in the baboon.  
945 *Neuropsychologia* 26(6):795–804.
- 946 Fagot J, Vauclair J. 1991. Manual laterality in nonhuman primates: a distinction between  
947 handedness and manual specialization. *Psychological bulletin* 109(1):76–89.
- 948 Ferrari SF, Lobato TWR, Andrade MS. 2000. A comparative study of hand preferences  
949 in three species of the genus *Cebus*. In: Alonso C, Langguth A (eds.). *A primatologia no*  
950 *Brasil* volume 7. João Pessoa, PB: Editora Universitária/UFPB p 97–105.
- 951 Fleagle JG. 1998. *Primate adaptation and evolution*. New York, NY: Academic Press.
- 952 Forsythe C, Milliken GW, Stafford DK, Ward JP. 1988. Posturally related variations in  
953 the hand preferences of the ruffed lemur (*Varecia variegata variegata*). *Journal of*  
954 *Comparative Psychology* 102(3):248–250.
- 955 Garber PA, Gomes DF, Bicca-Marques JC. 2008. Experimental field study of hand  
956 preference in wild black-horned (*Cebus nigrinus*) and white-faced (*Cebus capucinus*):  
957 evidence for individual and species differences. *Animal Cognition* 11:401–411.
- 958 Garber PA, Rehg JA. 1999. The ecological role of the prehensile tail in white-faced  
959 capuchins (*Cebus capucinus*). *American journal of physical anthropology* 110(3):325–  
960 339.
- 961 Groves CP. 2001. *Primate taxonomy*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- 962 Harrison KE, Byrne RW. 2000. Hand preferences in unimanual and bimanual feeding by  
963 wild vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Journal of Comparative Psychology*  
964 114(1):13–21.
- 965 Hershkovitz P. 1977. *Living new world monkeys (Platyrrhini)*. Chicago, IL: University  
966 of Chicago Press.
- 967 Hook MA, Rogers LJ. 2008. Visuospatial reaching preferences of common marmosets  
968 (*Callithrix jacchus*): an assessment of individual biases across a variety of tasks. *Journal*  
969 *of Comparative Psychology* 122(1):41–51.
- 970 Hook-Costigan MA, Rogers LJ. 1996. Hand preferences in new world primates.  
971 *International Journal of Comparative Psychology* 9:173–207.
- 972 Hopkins WD. 1993. Posture and reaching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and  
973 orangutans (*Pongo pygmeus*). *Journal of Comparative Psychology* 17:162–168.
- 974 Hopkins WD. 1995. Hand preferences for a coordinated bimanual task in 110  
975 chimpanzees (*Pan troglodytes*): cross-sectional analysis. *Journal of Comparative*  
976 *Psychology* 109(3):291–297.
- 977 Hopkins WD. 1999. On the other hand: statistical issues in the assessment and  
978 interpretation of hand preference data in non-human primates. *International Journal of*  
979 *Primateology* 20:851–866.

- 980 Hopkins WD. 2006. Comparative and familial analysis of handedness in great apes.  
981 Psychological Bulletin 132(4):538–559.
- 982 Hopkins WD. 2007. The evolution of hemispheric specialization in primates. Oxford,  
983 UK: Elsevier.
- 984 Hopkins WD. 2013a. Comparing human and nonhuman primate handedness: challenges  
985 and a modest proposal for consensus. Developmental Psychobiology 55:621–636.
- 986 Hopkins WD. 2013b. Independence of data points in the measurement of hand  
987 preferences in primates: statistical problem or urban myth?. American Journal of Physical  
988 Anthropology 151:151–157.
- 989 Hopkins WD, Bales S, Bennett AJ. 1994. Heritability of hand preference in chimpanzees  
990 (*Pan troglodytes*). International Journal of Neuroscience 74:17–26.
- 991 Hopkins WD, Cantalupo C. 2005. Individual and setting differences in the hand  
992 preferences of chimpanzees (*Pan troglodytes*): a critical analysis and some alternative  
993 explanations. Laterality: Asymmetries of Body, Brain, and Cognition 10:65–80.
- 994 Hopkins WD, Dahl JF, Pilcher D. 2001. Genetic influence on the expression of hand  
995 preferences in chimpanzees (*Pan troglodytes*): evidence in support of the right-shift  
996 theory and developmental instability. Psychological Science 12:299–303.
- 997 Hopkins WD, Phillips KA, Bania A, Calcutt SE, Gardner M, Russell J, ... Schapiro SJ.  
998 2011. Hand preferences for coordinated bimanual actions in 777 great apes: implications  
999 for the evolution of handedness in hominins. Journal of Human Evolution 60(5):605–611.
- 1000 Hopkins WD, Reamer L, Mareno MC, Schapiro SJ. 2015. Genetic basis in motor skill  
1001 and hand preference for tool use in chimpanzees (*Pan troglodytes*). Proceedings of the  
1002 Royal Society of London B: Biological Sciences 282(1800):20141223.
- 1003 Hopkins WD, Wesley MJ, Izard MK, Hook M, Schapiro SJ. 2004. Chimpanzees (*Pan*  
1004 *troglodytes*) are predominantly right-handed: replication in three populations of apes.  
1005 Behavioral Neuroscience 118(3):659–663.
- 1006 Humle T, Matsuzawa T. 2009. Laterality in hand use across four tool-use behaviors  
1007 among the wild chimpanzees of Bossou, Guinea, West Africa. American Journal of  
1008 Primatology 71(1):40–48.
- 1009 Iurck MF, Nowak MG, Costa LCM, Mendes SL, Ford SM, Strier KB. 2013. Feeding and  
1010 resting postures of wild northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). American Journal  
1011 of Primatology 75:74–87.
- 1012 Laska M. 1996. Manual laterality in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) solving visually  
1013 and tactually guided food-reaching tasks. Cortex 32:717–726.
- 1014 Laurence A, Wallez C, Blois-Heulin C. 2011. Task complexity, posture, age, sex: which  
1015 is the main factor influencing manual laterality in captive *Cercocebus torquatus*  
1016 *torquatus*?. Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition 16(5):586–606.

- 1017 Lilak AL, Philips KA. 2008. Consistency of hand preference across low-level and high-  
 1018 level tasks in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*  
 1019 70(3):254–260.
- 1020 Llorente M, Mosquera M, Fabr e M. 2009. Manual laterality for simple reaching and  
 1021 bimanual coordinated task in naturalistic housed *Pan troglodytes*. *International Journal*  
 1022 *of Primatology* 30(1):183–197.
- 1023 Lonsdorf EV, Hopkins WD. 2005. Wild chimpanzees show population-level handedness  
 1024 for tool use. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of*  
 1025 *America* 102(35):12634–12638.
- 1026 Machnicki AL, Spurlock LB, Strier KB, Reno PL, Lovejoy CO. 2016. First steps of  
 1027 bipedality in hominids: evidence from the atelid and proconsulid pelvis. *PeerJ* 4:e1521.  
 1028
- 1029 MacNeilage PF. 2007. Present status of the postural origins theory. *Special Topics in*  
 1030 *Primatology* 5:58–91.  
 1031
- 1032 MacNeilage PF, Studdert-Kennedy MG, Lindblom B. 1987. Primate handedness  
 1033 reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences* 10:247–303.
- 1034 Mason AM, Wolfe LD, Johnson JC. 1995. Hand preference in the sifaka (*Propithecus*  
 1035 *verreauxi coquereli*) during feeding in captivity. *Primates* 36:275–280.
- 1036 Marchant LF, McGrew WC. 1991. Laterality of function in apes: a meta-analysis of  
 1037 methods. *Journal of Human Evolution* 21:425–438.
- 1038 Marchant LF, McGrew WC. 1996. Laterality of limb function in wild chimpanzees of  
 1039 Gombe National Park: comprehensive study of spontaneous activities. *Journal of Human*  
 1040 *Evolution* 30(5):427–443.
- 1041 Marchant LF, McGrew WC. 2007. Ant fishing by wild chimpanzees is not lateralised.  
 1042 *Primates* 48(1):22–26.
- 1043 McGrew WC, Marchant LF. 1996. On which side of the apes? In: McGrew WC,  
 1044 Marchant LF, Nishida T (eds.). *Great ape societies*. Cambridge, UK: Cambridge  
 1045 University Press pp 255–272.
- 1046 McGrew WC, Marchant LF. 1997a. On the other hand: current issues in and meta-  
 1047 analysis of the behavioral laterality of hand function in non-human primates. *American*  
 1048 *Journal of Physical Anthropology* 40:201–232.
- 1049 McGrew WC, Marchant LF. 1997b. Using the tools at hand: manual laterality and  
 1050 elementary technology in *Cebus* spp. and *Pan* spp. *International Journal of Primatology*  
 1051 18(5):787–810.
- 1052 McGrew WC, Marchant LF, Wrangham RW, Klein H. 1999. Manual laterality in anvil  
 1053 use: wild chimpanzees cracking *Strychnos* fruits. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain,*  
 1054 *and Cognition* 4(1):79–87.

- 1055 Meguerditchian A, Donnot J, Molesti S, Francioly R, Vauclair J. 2012. Sex difference in  
1056 squirrel monkeys' handedness for unimanual and bimanual tasks. *Animal Behaviour*  
1057 83:635–643.
- 1058 Meguerditchian A, Phillips KA, Chapelain A, Mahovetz LM, Milne S, Stoinski T, ...  
1059 Hopkins WD. 2015. Handedness for unimanual grasping in 564 great apes: the effect on  
1060 grip morphology and a comparison with hand use for a bimanual coordinated task.  
1061 *Frontiers in Psychology* 6:1794.
- 1062 Meguerditchian A, Vauclair J, Hopkins WD. 2013. On the origins of human handedness  
1063 and language: a comparative review of hand preferences for bimanual coordinated actions  
1064 and gestural communication in nonhuman primates. *Developmental Psychobiology*  
1065 55(6):637–650.
- 1066 Michel GF. 1998. A lateral bias in the neuropsychological functioning of human infants.  
1067 *Developmental Neuropsychology* 14:445–469.
- 1068 Miller CT, Paciulli LM. 2002. Patterns of lateralized hand use in an arboreal primate  
1069 *Simias concolor*. *American Journal of Primatology* 56:231–236.
- 1070 Milliken GW, Ferra G, Kraitler KS, Ross CL. 2005. Reach and posture hand preferences  
1071 during arboreal feeding in sifakas: a test of the postural origins theory of behavioral  
1072 lateralization. *Journal of Comparative Psychology* 119:430–439.
- 1073 Missitzi J, Gentner R, Misitzi A, Geladas N, Politis P, Klissouras V, Classen J. 2013.  
1074 Heritability of motor control and motor learning. *Physiological reports* 1(7):1–10.
- 1075 Morino L. 2011. Left-hand preference for a complex manual task in a population of wild  
1076 siamangs (*Symphalangus syndactylus*). *International Journal of Primatology* 32:793–800.
- 1077 Moura ADA. 2015. Hand preference during tool use in wild bearded capuchins. *Folia*  
1078 *Primatologica* 86(4):411–419.
- 1079 Mourthé ÍMC, Guedes D, Fidelis J, Boubli JP, Mendes SL, Strier KB. 2007. Ground use  
1080 by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*  
1081 69(6):706–712.
- 1082 Morris RD, Hopkins WD, Bolser-Gilmore L. 1993. Assessment of hand preference in two  
1083 language-trained chimpanzees (*Pan troglodytes*): a multimethod analysis. *Journal of*  
1084 *Clinical and Experimental Neuropsychology* 15(4):487–502.
- 1085 Nelson EL, Boeving ER. 2015. Precise digit use increases the expression of handedness  
1086 in Colombian spider monkeys (*Ateles fusciceps rufiventris*). *American Journal of*  
1087 *Primatology* 77(12):1253–1262.
- 1088 Nelson EL, Figueroa A, Albright SN, Gonzalez MF. 2015. Evaluating handedness  
1089 measures in spider monkeys. *Animal Cognition* 18(1):345–353.
- 1090 Nery M, Tabacow F. 2012. Plano de manejo da RPPN Feliciano Miguel Abdala.  
1091 Caratinga, MG: Sociedade para Preservação do Muriqui.

- 1092 Nishida T, Hiraiwa M. 1982. Natural history of a tool-using behavior by wild  
1093 chimpanzees in feeding upon wood-boring ants. *Journal of Human Evolution* 11(1):73–  
1094 99.
- 1095 Nishimura A, Fonseca GAB da, Mittermeier RA, Young AL, Strier KB, Valle CMC.  
1096 1988. The muriqui, genus *Brachyteles*. In: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho  
1097 AF, Fonseca GAB da (eds.). *Ecology and behavior of neotropical primates volume 2*.  
1098 Washington, DC: World Wildlife Fund p 577–610.
- 1099 Olson DA, Ellis JE, Nadler RD. 1990. Hand preferences in captive gorillas, orang-utans  
1100 and gibbons. *American Journal of Primatology* 20(2):83–94.
- 1101 Pan J, Xiao W, Talbert MH, Scott MB. 2013. Foot use and hand preference during feeding  
1102 in captive black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*). *Integrative*  
1103 *Zoology* 8(4):378–388.
- 1104 Papademetriou E, Sheu CF, Michel GF. 2005. A meta-analysis of primate hand  
1105 preferences for reaching and other hand-use measures. *Journal of Comparative*  
1106 *Psychology* 119:33–48.
- 1107 Peters HH, Rogers LJ. 2008. Limb use and preferences in wild orangutans during feeding  
1108 and locomotor behaviour. *American Journal of Primatology* 70:261–70.
- 1109 Phillips KA, Sherwood CC, Lilak AL. 2007. Corpus callosum morphology in capuchin  
1110 monkeys is influenced by sex and handedness. *PLoS ONE* 2(8):e792.  
1111 doi:10.1371/journal.pone.0000792.
- 1112 Rogers LJ. 2009. Hand and paw preferences in relation to the lateralized brain.  
1113 *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:943–954.
- 1114 Rogers LJ, Andrew RJ. 2002. *Comparative vertebrate lateralization*. Cambridge, UK:  
1115 Cambridge University Press.
- 1116 Roney LS, King JE. 1993. Postural effects on manual reaching laterality in squirrel  
1117 monkeys (*Saimiri sciureus*) and cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of*  
1118 *Comparative Psychology* 107(4):380–385.
- 1119 Rosenberger AL, Strier KB. 1989. Adaptive radiation of the ateline primates. *Journal of*  
1120 *Human Evolution* 18:717–750.
- 1121 Rossi MJ, Hirano ZMB, Oliveira DAG de. 2007. Lateralidade na coleta de alimentos em  
1122 *Alouatta guariba clamitans* cativos. In: Bicca-Marques JC (ed.). *A primatologia no Brasil*  
1123 volume 10. Porto Alegre, RS: Sociedade Brasileira de Primatologia p 387–399.
- 1124 Sanford C, Guin K, Ward JP. 1984. Posture and laterality in the bush baby (*Galago*  
1125 *senegalensis*). *Brain, Behavior and Evolution* 25:217–224.
- 1126 Schaafsma SM, Riedstra BJ, Pfannkuche KA, Bouma A, Groothuis TGG. 2009.  
1127 Epigenesis of behavioural lateralization in humans and other animals. *Philosophical*  
1128 *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:915–927.

- 1129 Scheumann M, Joly-Radko M, Leliveld L, Zimmermann E. 2011. Does body posture  
1130 influence hand preference in an ancestral primate model?. *BMC Evolutionary Biology*  
1131 11(1):52.
- 1132 Sfar N, Mangalam M, Kaumanns W, Singh M. 2014. A comparative assessment of hand  
1133 preference in captive red howler monkeys, *Alouatta seniculus* and yellow-breasted  
1134 capuchin monkeys, *Sapajus xanthosternos*. *PLoS ONE* 9(10):e107838.  
1135 doi:10.1371/journal.pone.0107838.
- 1136 Singer SS, Schwibbe MH. 1999. Right or left, hand or mouth: genera-specific preferences  
1137 in marmosets and tamarins. *Behaviour* 136(1):119–145.
- 1138 Smaers JB, Steele J, Case CR, Amunts K. 2013. Laterality and the evolution of the  
1139 prefronto-cerebellar system in antropoids. *Annals of the New York Academy of Sciences*  
1140 1288:59–69.
- 1141 Smith HM, Thompson CL 2011. Observations of hand preference in wild groups of white-  
1142 faced sakis (*Pithecia pithecia*) in Suriname. *American Journal of Primatology* 73(7):655–  
1143 664.
- 1144 Souto A, Bione CB, Bastos M, Bezerra BM, Fragaszy D, Schiel N. 2011. Critically  
1145 endangered blonde capuchins fish for termites and use new techniques to accomplish the  
1146 task. *Biology Letters* 7:532–535.
- 1147 Spinozzi G, Castorina MG, Truppa V. 1998. Hand preferences in unimanual and  
1148 coordinated-bimanual tasks by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of*  
1149 *Comparative Psychology* 112(2):183–191.
- 1150 Strier KB. 1986. The behavior and ecology of the woolly spider monkey, or muriqui  
1151 (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). PhD Thesis (Unpub.). Harvard University,  
1152 Cambridge.
- 1153 Strier KB. 1987. Activity budgets of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles*  
1154 *arachnoides*). *American Journal of Primatology* 13(4):385–395.
- 1155 Strier KB. 1991. Diet in one group of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles*  
1156 *arachnoides*). *American Journal of Primatology* 23(2):113–126.
- 1157 Strier KB, Boubli JP. 2006. A history of long-term research and conservation of northern  
1158 muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação Biológica de Caratinga/RPPN-FMA.  
1159 *Primate Conservation* 53–63.
- 1160 Strier KB, Mendes SL. 2012. The northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*): lessons  
1161 on behavioral plasticity and population dynamics from a critically endangered species.  
1162 In: Kappeler PM, Watts DP (eds.). *Long-term field studies of primates*. Heidelberg, BE:  
1163 Springer p 125–140.
- 1164 Strier KB, Mendes SL, Santos RR. 2001. Timing of births in sympatric brown howler  
1165 monkeys (*Alouatta fusca clamitans*) and northern muriquis (*Brachyteles arachnoides*  
1166 *hypoxanthus*). *American Journal of Primatology* 55(2):87–100.

- 1167 Sugiyama Y, Fushimi T, Sakura O, Matsuzawa T. 1993. Hand preference and tool use in  
1168 wild chimpanzees. *Primates* 34(2):151–159.
- 1169 Tabacow FP, Mendes SL, Strier KB. 2009. Spread of a terrestrial tradition in an arboreal  
1170 primate. *American Anthropologist* 111(2):238–249.
- 1171 Talebi M, Ades C. 2004. Um estudo naturalístico da preferência manual em muriquis  
1172 (*Brachyteles arachnoides*). In: Mendes LM, Chiarello AC (orgs.). *A primatologia no*  
1173 *Brasil volume 8*. Vitória, ES: IPEMA/SBPr p 251–262.
- 1174 Talebi M, Bastos A, Lee PC. 2005. Diet of southern muriquis in continuous Brazilian  
1175 Atlantic Forest. *International Journal of Primatology* 26(5):1175–1187.
- 1176 Tutsch M. 1998. Untersuchungen zu lateralisierten Verhalten an Brüllaffen (*Alouatta*  
1177 *Palliata*) - ein Vergleich zwischen Tieren in freier Wildbahn und im Gehege. Master Thesis  
1178 (Unpub.). Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- 1179 Vallortigara G, Rogers LJ. 2005. Survival with an asymmetrical brain: advantages and  
1180 disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences* 28:575–589.
- 1181 Vallortigara G, Rogers LJ, Bisazza A. 1999. Possible evolutionary origins of cognitive  
1182 brain lateralization. *Brain Research Reviews* 30(2):164–175.
- 1183 Ward JP, Milliken GW, Dodson DL, Stafford DK, Wallace M. 1990. Handedness as a  
1184 function of sex and age in a large population of *Lemur*. *Journal of Comparative*  
1185 *Psychology* 104:167–173.
- 1186 Watson SL, Hanbury DB. 2007. Prosimian primates as models of laterality. *Special*  
1187 *Topics in Primatology* 5:228–250.
- 1188 Westergaard GC, Suomi SJ. 1993. Hand preference in capuchin monkeys varies with age.  
1189 *Primates* 34:295–299.
- 1190 Westergaard GC, Suomi SJ. 1996. Hand preference for stone artefact production and tool-  
1191 use by monkeys: possible implications for the evolution of right-handedness in hominids.  
1192 *Journal of Human Evolution* 30:291–298.
- 1193 Westergaard GC, Kuhn HE, Suomi SJ. 1998. Bipedal posture and hand preference in  
1194 humans and other primates. *Journal of Comparative Psychology* 112:55–64.
- 1195 Wundrum IJ. 1986. Cortical motor asymmetries and Hominid feeding strategies. *Human*  
1196 *Evolution* 1:183–188.
- 1197 Zhao D, Hopkins WD, Li B. 2012. Handedness in nature: first evidence on manual  
1198 laterality on bimanual coordinated tube task in wild primates. *American Journal of*  
1199 *Physical Anthropology* 148(1):36–44.
- 1200 Zhao DP, Wang Y, Han KJ, Zhang HB, Li BG. 2015. Does target animacy influence  
1201 manual laterality of monkeys? First answer from northern pig-tailed macaques (*Macaca*  
1202 *leonina*). *Animal Cognition* 18:931–936.
- 1203

## TABELAS

1204

1205

1206

1207

1208

1209

1210 Tabela 1: Preferência manual em estudos conduzidos com atelídeos. N, número de  
 1211 indivíduos. Os valores médios do Índice de Lateralidade Absoluto (IL-ABS) foram  
 1212 estimados unicamente nas atividades consideradas de baixa complexidade obtidas a partir  
 1213 dos dados disponíveis nos estudos.

1214

<b>Espécie</b>	<b>Condição</b>	<b>N</b>	<b>IL-ABS</b>	<b>Preferência</b>	<b>Estudo</b>
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	Livre	73	0,2029	Esquerda	Este estudo (2016)
<i>Brachyteles arachnoides</i>	Livre	29 – 35	0,1654	Direita	Talebi & Ades (2004)
<i>Alouatta palliata</i>	Livre	21	0,0847	Ambidestro	Tutsch (1998)
<i>Alouatta palliata</i>	Cativeiro	6	0,0900	Ambidestro	Tutsch (1998)
<i>Alouatta guariba clamitans</i>	Cativeiro	25	0,3940	Ambidestro	Rossi <i>et al.</i> (2007)
<i>Alouatta seniculus</i>	Cativeiro	12	0,8474	Direita	Sfar <i>et al.</i> (2014)
<i>Ateles geoffroyi</i>	Cativeiro	13	0,7285	Esquerda	Laska (1996)
<i>Ateles fusciceps rufiventris</i>	Cativeiro	10	0,8030	Direita	Nelson <i>et al.</i> (2015)
<i>Ateles marginatus</i>	Cativeiro	2	0,6635	Direita	de Moraes & Mendes (2009)

1215

1216

1217

1218

1219

1220

1221

1222

1223

1224

1225

1226 Tabela 2: Dados de preferência manual em *Brachyteles hypoxanthus* para atividades de  
 1227 apanhar alimento. IL=Índice de Lateralidade, IL-ABS=Índice de Lateralidade Absoluto,  
 1228 Z=Z-escore, \*=fêmeas com filhote.  $p \leq 0,05$ .

Indivíduo	Grupo no Estudo	Sexo	Direita	Esquerda	Total	Z	IL	IL-ABS
THM-M2	M2	Fêmea	5	25	30	-3,6515	-0,6667	0,6667
INS	Matão	Fêmea	9	23	32	-2,4749	-0,4375	0,4375
RG-M2	M2	Fêmea	8	20	28	-2,2678	-0,4286	0,4286
FD	Matão	Fêmea	5	15	20	-2,2361	-0,5000	0,5000
RC*	Matão	Fêmea	8	19	27	-2,1170	-0,4074	0,4074
KR-N*	Nadir	Fêmea	8	18	26	-1,9612	-0,3846	0,3846
JJ-J	Jaó	Fêmea	7	16	23	-1,8766	-0,3913	0,3913
MA-N	Nadir	Fêmea	18	31	49	-1,8571	-0,2653	0,2653
EA-J*	Jaó	Fêmea	16	26	42	-1,5430	-0,2381	0,2381
PRI2	Matão	Fêmea	7	14	21	-1,5275	-0,3333	0,3333
LR-J*	Jaó	Fêmea	8	15	23	-1,4596	-0,3043	0,3043
EK-M2*	M2	Fêmea	21	31	52	-1,3868	-0,1923	0,1923
NTH-N	Nadir	Fêmea	7	13	20	-1,3416	-0,3000	0,3000
RS	Matão	Fêmea	7	13	20	-1,3416	-0,3000	0,3000
BRG2*	M2	Fêmea	14	22	36	-1,3333	-0,2222	0,2222
GLO-N*	Nadir	Fêmea	11	18	29	-1,2999	-0,2414	0,2414
IR-N	Nadir	Fêmea	8	14	22	-1,2792	-0,2727	0,2727

AD-M2*	M2	Fêmea	21	30	51	-1,2603	-0,1765	0,1765
OR*	M2	Fêmea	13	20	33	-1,2185	-0,2121	0,2121
MA	Matão	Fêmea	12	18	30	-1,0954	-0,2000	0,2000
NT*	Matão	Fêmea	13	19	32	-1,0607	-0,1875	0,1875
BIA2	Matão	Fêmea	14	20	34	-1,0290	-0,1765	0,1765
ZD-J*	M2	Fêmea	21	27	48	-0,8660	-0,1250	0,1250
CA*	Matão	Fêmea	20	24	44	-0,6030	-0,0909	0,0909
PD-M2	M2	Fêmea	11	14	25	-0,6000	-0,1200	0,1200
CR	Matão	Fêmea	10	12	22	-0,4264	-0,0909	0,0909
ON-M2	M2	Fêmea	12	14	26	-0,3922	-0,0769	0,0769
US-J	Jaó	Fêmea	12	14	26	-0,3922	-0,0769	0,0769
HL*	Matão	Fêmea	14	16	30	-0,3651	-0,0667	0,0667
DS-M2	M2	Fêmea	11	12	23	-0,2085	-0,0435	0,0435
RU-M2	M2	Fêmea	12	13	25	-0,2000	-0,0400	0,0400
AM-J	Jaó	Fêmea	19	20	39	-0,1601	-0,0256	0,0256
LM-M2*	M2	Fêmea	18	18	36	0,0	0,0	0,0
NEO	Matão	Fêmea	10	10	20	0,0	0,0	0,0
COL*	Matão	Fêmea	13	12	25	0,2000	0,0400	0,0400
DR-N	Nadir	Fêmea	17	15	32	0,3535	0,0625	0,0625
BRU-M2	M2	Fêmea	22	18	40	0,6325	0,1000	0,1000

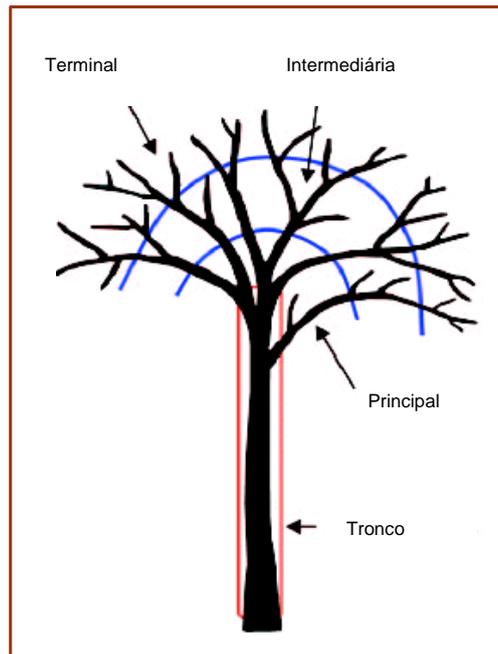
KL	Matão	Fêmea	18	14	32	0,7071	0,1250	0,1250
RF	Matão	Fêmea	15	11	26	0,7845	0,1538	0,1538
QU-J*	M2	Fêmea	20	14	34	1,0290	0,1765	0,1765
DE*	Matão	Fêmea	13	8	21	1,0911	0,2381	0,2381
BRAH	Matão	Fêmea	14	7	21	1,5275	0,3333	0,3333
OV-N	Nadir	Fêmea	16	8	24	1,6330	0,3333	0,3333
THA-M2	M2	Fêmea	15	6	21	1,9640	0,4286	0,4286
IT-M2	M2	Macho	10	30	40	-3,1623	-0,5000	0,5000
NM-N	Nadir	Macho	14	30	44	-2,4121	-0,3636	0,3636
GUI-N	Nadir	Macho	7	18	25	-2,2000	-0,4400	0,4400
FLC	M2	Macho	9	21	30	-2,1909	-0,4000	0,4000
BU-N	Nadir	Macho	10	21	31	-1,9757	-0,3548	0,3548
EM-J	Jaó	Macho	8	17	25	-1,8000	-0,3600	0,3600
UL-N	Nadir	Macho	12	19	31	-1,2572	-0,2258	0,2258
FS-N	Nadir	Macho	13	20	33	-1,2185	-0,2121	0,2121
DLM-M2	M2	Macho	10	15	25	-1,0000	-0,2000	0,2000
ED	M2	Macho	10	15	25	-1,0000	-0,2000	0,2000
JAO-J	Jaó	Macho	10	15	25	-1,0000	-0,2000	0,2000
SK-M2	M2	Macho	18	24	42	-0,9258	-0,1429	0,1429
FB-N	Nadir	Macho	8	12	20	-0,8944	-0,2000	0,2000

NB	M2	Macho	8	12	20	-0,8944	-0,2000	0,2000
DP-N	Nadir	Macho	13	17	30	-0,7303	-0,1333	0,1333
PI-N	Nadir	Macho	9	12	21	-0,6547	-0,1429	0,1429
THR-M2	M2	Macho	17	19	36	-0,3333	-0,0556	0,0556
EI-N	Nadir	Macho	10	11	21	-0,2182	-0,0476	0,0476
AI-M2	M2	Macho	13	14	27	-0,1925	-0,0370	0,0370
JP-M2	M2	Macho	10	10	20	0,0	0,0	0,0
BO-M2	M2	Macho	16	15	31	0,1796	0,0323	0,0323
ZN-J	Jaó	Macho	14	12	26	0,3922	0,0769	0,0769
KE-N	Nadir	Macho	13	11	24	0,4082	0,0833	0,0833
DA-N	Nadir	Macho	24	21	45	0,4472	0,0667	0,0667
LC-M2	M2	Macho	17	14	31	0,5388	0,0968	0,0968
RY-M2	M2	Macho	17	14	31	0,5388	0,0968	0,0968
WI-J	Jaó	Macho	14	11	25	0,6000	0,1200	0,1200
PN-M2	M2	Macho	24	20	44	0,6030	0,0909	0,0909
YG-J	Jaó	Macho	12	9	21	0,6546	0,1429	0,1429

1229  
1230  
1231  
1232  
1233  
1234  
1235  
1236  
1237  
1238  
1239  
1240

**FIGURAS**

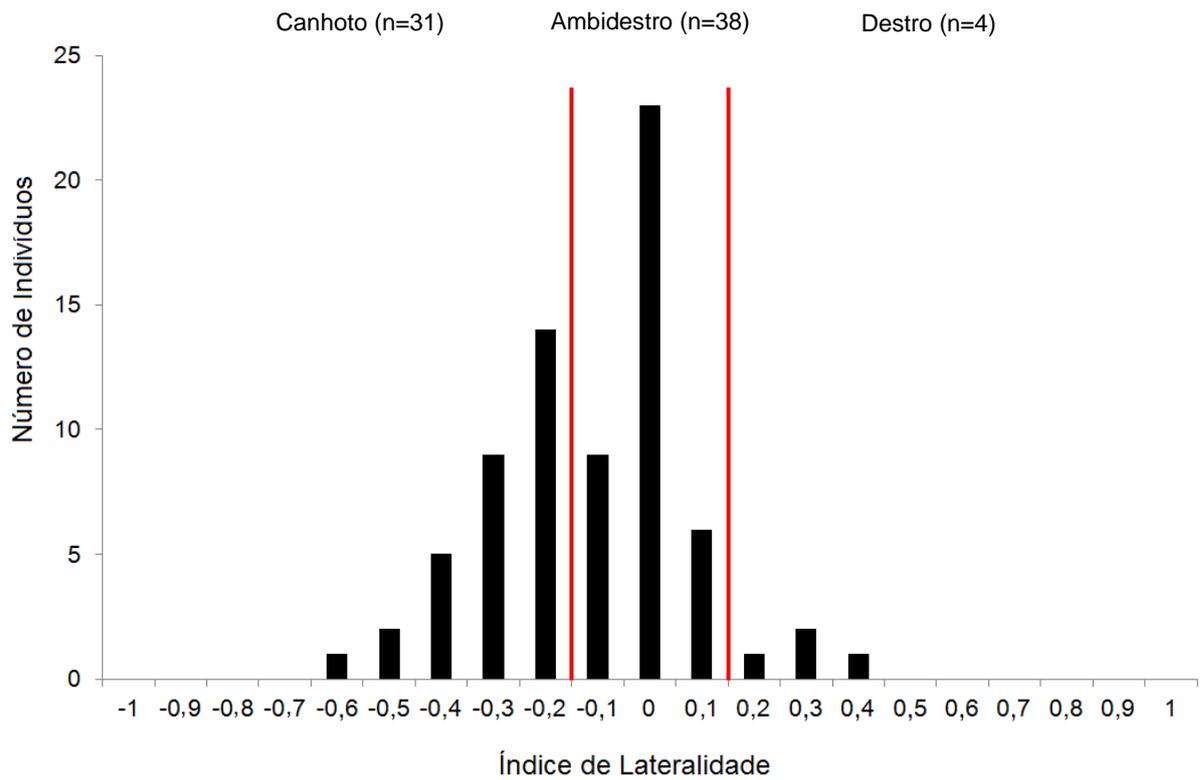
1241  
1242  
1243  
1244  
1245  
1246



1247  
1248  
1249  
1250  
1251  
1252  
1253  
1254  
1255  
1256  
1257  
1258  
1259

Figura 1: Zonas da árvore utilizadas para indicar a posição do indivíduo durante a alimentação (modificada de Cant *et al.* 2003).

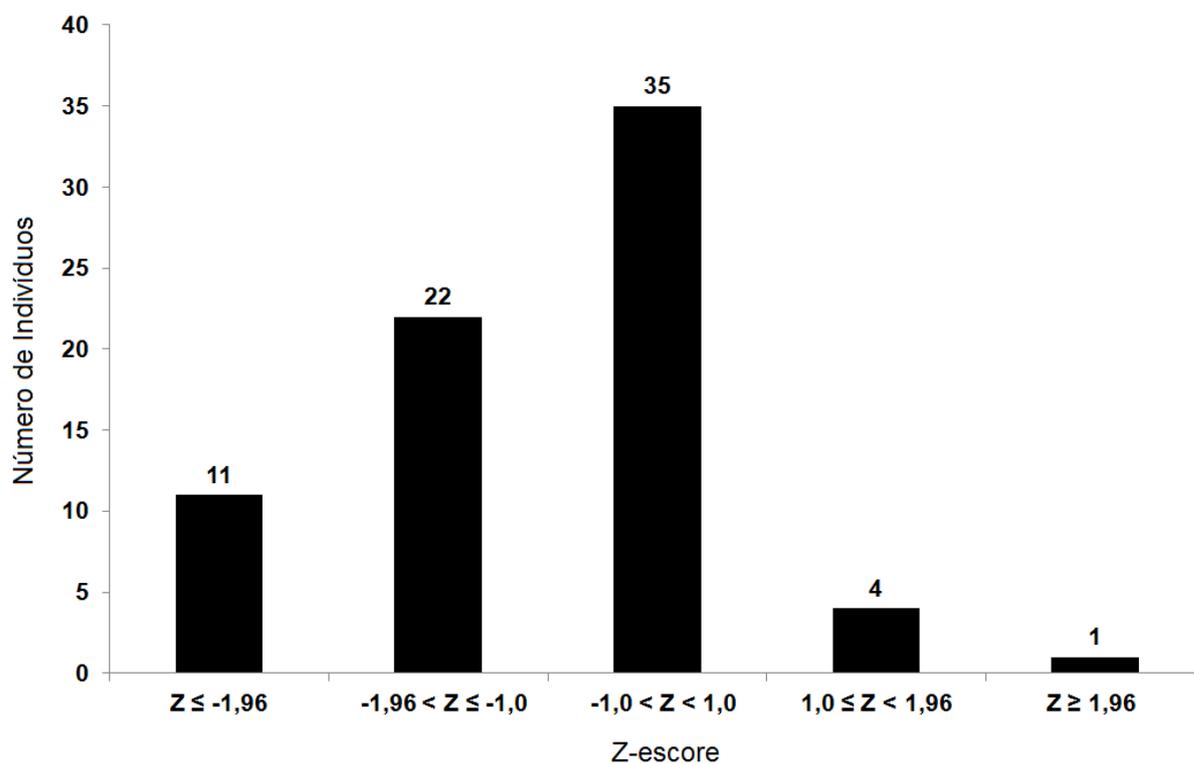
1260  
1261  
1262  
1263  
1264  
1265



1266  
1267  
1268  
1269  
1270  
1271  
1272  
1273  
1274  
1275  
1276

Figura 2: Distribuição dos muriquis-do-norte segundo o Índice de Lateralidade (IL). Cada intervalo do valor de IL corresponde à variação mínima e máxima possível dentro da casa decimal. A classificação segue os critérios de Hopkins (2013b).

1277  
1278  
1279  
1280  
1281  
1282



1283

1284 Figura 3: Distribuição dos muriquis-do-norte segundo classificação baseada no Z-escore  
1285 (Hopkins 2013a).  $Z \leq -1,96$  canhoto;  $-1,96 < Z \leq -1,0$  canhoto moderado;  $-1,0 < Z < 1,0$   
1286 ambidestro;  $1,0 \leq Z < 1,96$  destro moderado;  $Z \geq 1,96$  destro.

1287

1288

1289

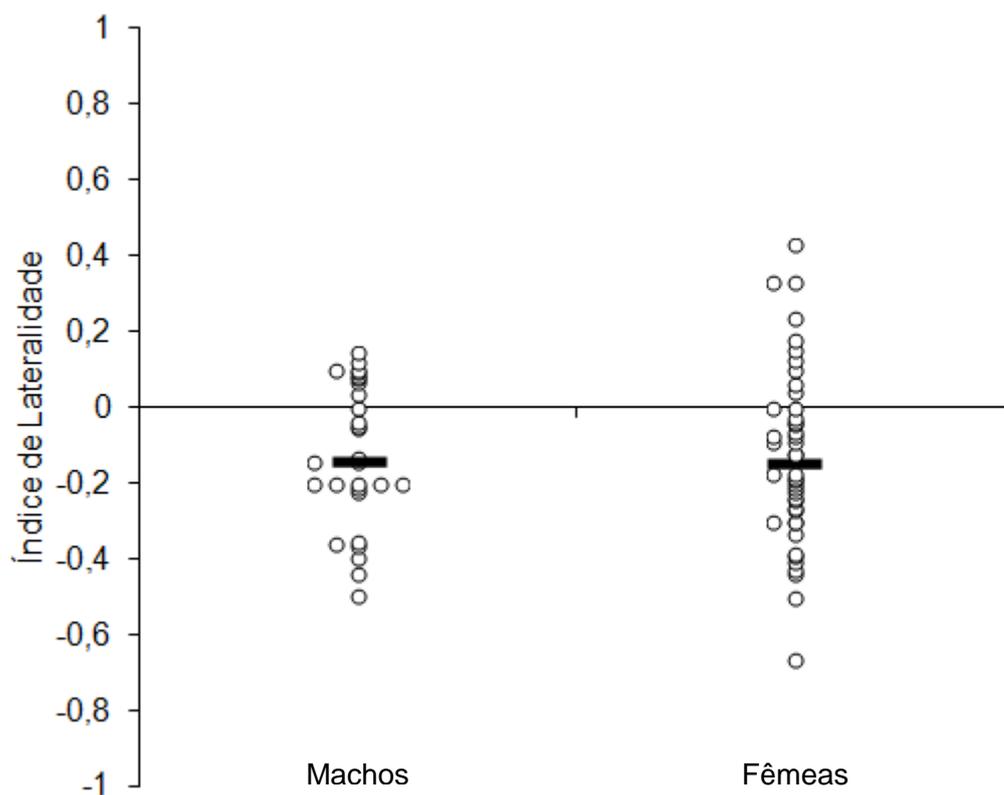
1290

1291

1292

1293

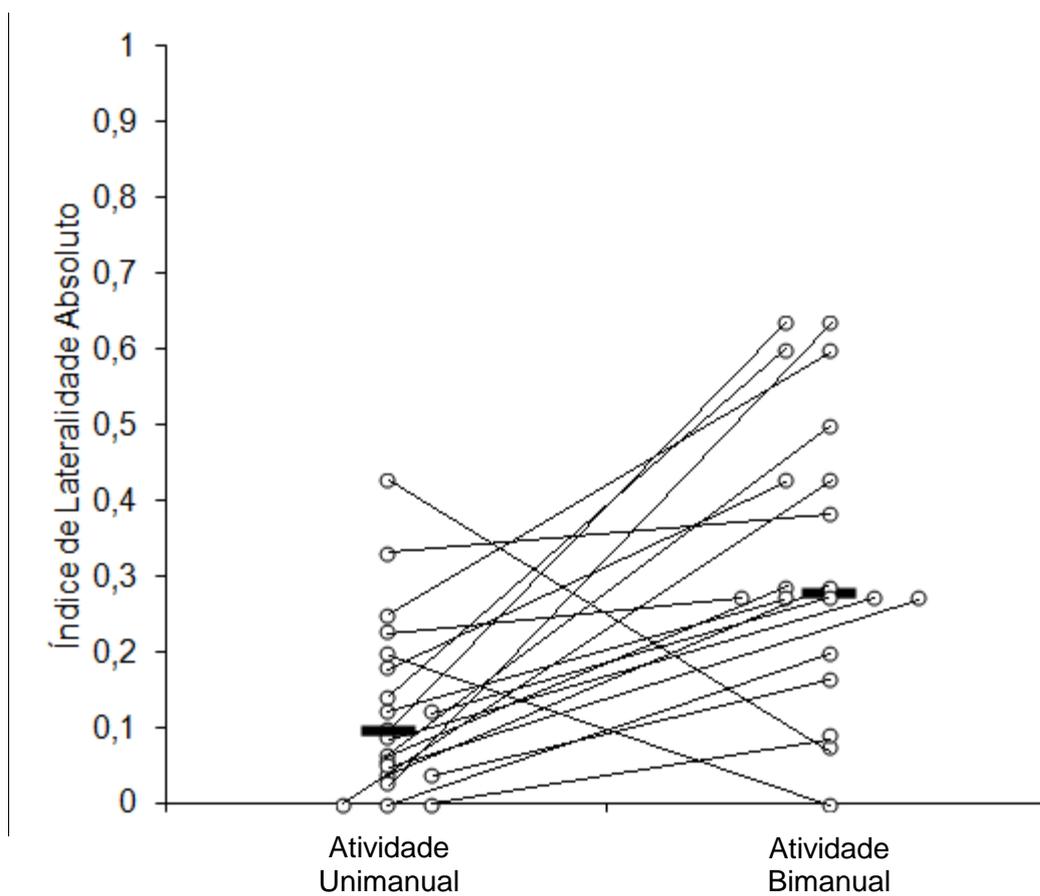
1294  
1295  
1296  
1297  
1298



1299  
1300  
1301  
1302  
1303  
1304  
1305  
1306  
1307  
1308  
1309

Figura 4: Índice de Lateralidade (IL) em muriquis-do-norte machos e fêmeas. As barras horizontais pretas indicam a mediana de cada sexo.

1310  
1311  
1312  
1313  
1314



1315  
1316  
1317  
1318  
1319  
1320  
1321  
1322

Figura 5: Índice de Lateralidade Absoluta (IL-ABS) em muriquis-do-norte durante atividade unimanual e bimanual. As barras horizontais pretas indicam a mediana de cada categoria.



Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul  
Pró-Reitoria Acadêmica  
Av. Ipiranga, 6681 - Prédio 1 - 3º. andar  
Porto Alegre - RS - Brasil  
Fone: (51) 3320-3500 - Fax: (51) 3339-1564  
E-mail: [proacad@pucrs.br](mailto:proacad@pucrs.br)  
Site: [www.pucrs.br/proacad](http://www.pucrs.br/proacad)