



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL



TAINÁ DE ABREU

**DESCRIÇÃO ANATÔMICA MACROSCÓPICA DO ENCÉFALO DE PRIMATAS  
NEOTROPICAIS E CITOARQUITETURA NEOCORTICAL DE *Sapajus libidinosus*  
(Primatas: Cebidae)**

Brasília, 2017

TAINÁ DE ABREU

**DESCRIÇÃO ANATÔMICA MACROSCÓPICA DO ENCÉFALO DE PRIMATAS  
NEOTROPICAIS E CITOARQUITETURA NEOCORTICAL DE *Sapajus libidinosus*  
(Primatas: Cebidae)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília, como requisito final à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Área de concentração: Neurociências e comportamento.

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dra. Maria Clotilde Henriques Tavares

Brasília, 2017



*Ao meu esposo, Ademar Paulo Junior, pelo companheirismo e amor incondicional.*

Use as pequeninas células cinzentas do cérebro. Você saberá tudo!

(Agatha Christie)

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, pela força, coragem e proteção ao longo da execução deste trabalho.

À minha orientadora, profa Dra. Maria Clotilde Henriques Tavares, pela confiança, dedicação, orientação e por todos os conhecimentos compartilhados ao longo desses anos.

À família Aversi-Ferreira, pelo apoio incondicional, força e amizade. Agradeço em especial ao prof. Dr. Tales Alexandre Aversi Ferreira, que tenho como pai científico, agradeço a Deus a cada dia por tê-lo em nossas vidas, agradeço por todas as oportunidades de trabalho, ensinamentos compartilhados e pela sua amizade.

Ao professor Virgílio Guedes, que com toda sua generosidade abriu as portas do seu laboratório de patologia permitindo a realização de vários experimentos desse trabalho e de toda a equipe do Centro Diagnóstico em Anatomia (CDA) de Palmas, em especial ao Hallyson Ribeiro de Sousa, referido técnico do laboratório, por todo auxílio nos processamentos.

Ao Centro de Primatologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, em especial à Cecília Azevedo e Antonizete dos Reis Souza por auxiliar na preparação dos animais, preservação das peças e no empenho para conseguir as licenças de transporte para os animais.

À equipe do Centro de Primatologia do Rio de Janeiro, pela maravilhosa recepção e oportunidade de descrever o encéfalo de um primata tão incrível como o muriqui. Em especial à Sônia Maria de França e ao Dr. Alcides Pissinatti, que desempenham um trabalho maravilhoso no Centro de Primatologia.

Ao Centro de Triagem de Animais Silvestres de Goiânia (CETAS/GO), em especial ao Luiz Alfredo Lopes e à Mariana Pastori, que disponibilizaram várias carcaças de primatas

para a execução deste trabalho. Já antecipo agradecimentos para vários outros trabalhos que serão possíveis aos animais que serviram como fonte de estudo dessa tese.

Ao Departamento de Anatomia da UNIFAL, em especial à professora Alessandra Esteves, pelo auxílio nas imagens da parte histológica deste trabalho.

À professora Carolina Madeira Lucci pela cessão de seu laboratório para fins de parte do processamento histológico.

Agradeço aos primatas, que foram fonte de inspiração para a realização para a realização deste trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pelos ensinamentos passados ao longo das disciplinas.

Aos funcionários (zeladores, seguranças e secretários) do Instituto de Biologia- IB agradeço por zelarem tão bem deste espaço.

Ao Hotel de trânsito da UnB (Colina) e seu responsável Raimundo Nonato de Araújo, pela excelente recepção e hospedagem. Esse espaço faz a diferença em termos de custo-benefício para quem mora longe e estuda na UnB.

Aos queridos amigos do Laboratório de Neurociência e Comportamento, Roqueline A.G.M.F Aversi Ferreira, Rosângela Correa Rodrigues, Soraya Lage de Sá Canabarro e Isa Risolandia Bezerra de Mela, pelo auxílio, conversas, compreensão, pelo alojamento e por todas as experiências divididas ao longo deste trabalho.

Às amigas de pesquisa e de trabalho, Ediana, Sylla Figueredo, Giovanna Felipe, Sarah Lima e Juliana Simões, pelas palavras amigas, pelas caronas de madrugada ao aeroporto para cursar as disciplinas, pelas trocas de aulas para suprir as ausências no trabalho. O apoio de todas foi fundamental para conseguir concluir essa etapa. Às amigas Ludmilla Dias e Márcia Giovânia, que me auxiliaram na fase inicial, dando o suporte emocional e físico quando concorri a uma vaga na Pós-Graduação. Esse auxílio inicial fez toda a diferença. E aos amigos Juliana Castilho e Weimar Castilho pelo apoio na fase

final.

Aos amigos da faculdade, João Paulo Brito, Raíssa Furtado, Sabrina Santos, Marina Moreira Fernanda Fernandes, Cellini Castro pelo encorajamento e por todas as conversas.

Aos meus alunos, pela paciência das trocas de horário das disciplinas e incontáveis reposições de aulas.

À Universidade Federal do Tocantins e Universidade Paulista, agradeço às Instituições por possibilitarem conciliar o trabalho com a elaboração da tese.

Aos meus familiares, por toda a paciência e força. Porque mesmo sem compreenderem o motivo de tanta ausência e de tanto estudo, respeitaram as minhas escolhas. Em especial aos meus pais e irmãos (Misley Abreu, Fernando de Abreu, Ana Luisa de Abreu e Lucas de Abreu) e aos tios José Carlos e Neide por todo o carinho, a confiança de vocês sempre me deram muita força desde a graduação para continuar estudando.

Ao meu esposo Ademar Paulo Junior, pelo amor incondicional, pelo colo nos momentos de desespero, pelo companheirismo em todas as viagens para coletar dados, pela paciência em todas as ausências e por tudo que compartilhamos ao longo desses anos. Sei que a alegria da finalização desse trabalho também é sua.

A todos que se envolveram de alguma maneira me auxiliaram até aqui, meus sinceros agradecimentos.

## RESUMO

O encéfalo humano é mais sofisticado instrumento de cognição e, supostamente, o material mais complexo já conhecido, provavelmente por causa disso, o sistema neural é amplamente estudado em termos multidisciplinares, mas muitas questões ainda necessitam ser respondidas e várias dúvidas sobre as funções cerebrais ainda precisam de respostas. Um dos caminhos para compreender essa história evolutiva é o estudo do encéfalo de primatas não-humanos. Muito se sabe sobre a anatomia macroscópica de primatas do Velho Mundo e humanos, entretanto, esses dados e aqueles relacionados à anatomia microscópica são escassos em relação aos neotropicais, que tem sido amplamente utilizado em pesquisas biomédicas e comportamentais. Dessa forma, a proposta desse trabalho foi estudar a anatomia macroscópica do encéfalo obtido diretamente dos primatas neotropicais como *Callithrix penicillata*, *Saimiri ustus*, *Sapajus libidinosus* e *Brachyteles arachnoides* e da literatura de *Galago*, *Macaca*, *Papio*, *Pan* and *Homo*, em termos comparativos. Além de realizar um estudo preliminar acerca da citoarquitetura neocortical de *Sapajus libidinosus*. Na análise macroscópicas foram utilizados 2 encéfalos de *Callithrix penicillata*, 1 de *Saimiri ustus*, 7 de *Sapajus libidinosus* e 1 *Brachyteles arachnoides*, que tiveram seus sulcos e giros descritos, mensurados, além de mensurações das dimensões gerais do encéfalo e índice de encefalização. Para a análise microscópica foram utilizados 5 encéfalos de *Sapajus libidinosus*, sendo 4 na técnica de Golgi-Cox e 1 na técnica HE, que foram avaliados em termos de organização citoarquitetônica, número de células neurais e classificação do córtex conforme o tipo e prevalência celular nas camadas corticais, dos lobos frontal, área pré-frontal, parietal, temporal e occipital. Nesse trabalho observou-se que anatomia do telencéfalo de *Callithrix* e *Saimiri* possuem poucos sulcos, giros quando comparados com o de *Sapajus* e *Brachyteles* e os dois últimos são mais semelhantes aos primatas do Velho Mundo, do que dos demais primatas neotropicais investigados. Dentre todos os primatas analisados e comparados, os sulcos que se repetem são o longitudinal, lateral, calcarino, hipocampo, rinal e o temporal superior. Os sulcos do lobo frontal e parietal, aparecem somente em encéfalos mais complexos e de animais que possuem maior tamanho corporal. As demais

estruturas localizadas na região medial do telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, ponte, bulbo e ventrículos encefálicos, estão dispostas de forma semelhante com variações no grau de desenvolvimento e tamanho. Os dados preliminares da arquitetura neocortical de *Sapajus* mostram maior quantidade de neurônios nos lobos occipital, seguidos do parietal e temporal. A parte caudal do lobo frontal possui características de área motora primária com grandes neurônios piramidais e a área pré-frontal possui prevalência de neurônios granulares. Os lobos parietal e temporal possuem as camadas mais heterogêneas e com maior separação entre as camadas corticais. A técnica de Golgi-Cox permitiu estudar a organização estrutural, conexões entre células neurais e a formas das células neurais. Já a técnica de HE permitiu inferências quantitativas e também a caracterização dos tipos de células neurais e desenvolvimento das camadas corticais. As análises histológicas do neocórtex das principais áreas do telencéfalo de *Sapajus libidinosus*, mesmo que com um baixo número de espécimes foi uma caracterização geral e o primeiro passo para estudos futuros e comparações mais abrangentes. São necessários estudos histológicos mais detalhados das principais áreas do encéfalo, assim como a associação dos possíveis resultados a outras técnicas de investigações são necessários para uma melhor caracterização das funcionalidades das áreas corticais.

**Palavras-chave:** *Callithrix penicillata*; *Saimiri ustus*; *Sapajus libidinosus*; *Brachyteles arachnoides*; Platyrrhini; anatomia microscópica; método de Golgi-Cox.

## ABSTRACT

The human brain is the most sophisticated instrument of cognition and, putatively, the most complex material structure ever known, probably because that, the neural system is largely studied in multidisciplinary terms, but many questions still need to be answered and various doubts rest to be solved about the brain functions. Among the ways to understand this evolutionary history is the study of the non-human primate encephalon. Much is known about the gross anatomy of Old World Primates and humans, however, these data and those related to the microscopic anatomy are scarce compared to the neotropical, which has been widely used in biomedical and behavioral research. In order, the purpose of this work was to study the gross anatomy of the brain obtained from neotropical primates as *Callithrix penicillata*, *Saimiri ustus*, *Sapajus libidinosus* e *Brachyteles arachnoides* and from literature from *Galago*, *Macaca*, *Papio*, *Pan* and *Homo*, in comparative terms. In addition to conducting a preliminary study on the neocortical cytoarchitecture of *Sapajus libidinosus*. In gross anatomy were used 2 brains of *Callithrix penicillata*, 1 of *Saimirus ustus*, 7 of *Sapajus libidinosus* and 1 *Brachyteles arachnoides*, which have their sulcus and gyri described, measured, as well as measurements of the general dimensions of the encephalon and encephalization index. For the microscopic analysis, 5 brains of *Sapajus libidinosus* were used, 4 in the Golgi-Cox method and 1 in the HE method, which were evaluated in terms of cytoarchitectonic organization, number of neural cells and classification of the cortex according to type and cell prevalence in cortical layers, frontal, prefrontal area, parietal, temporal and occipital areas. In this study, it was observed that the gross anatomy telencephalon of *Callithrix* and *Saimiri* have few sulcus and gyri when compared to *Sapajus* and *Brachyteles*, and the latter two are more similar to the Old-World primates than of the other neotropical primates investigated. Among all the primates analyzed and compared, the repeats sulcus are the longitudinal, lateral, calcarino, hippocampus, rinal and superior temporal sulci. The sulci of the frontal lobe and parietal lobe appear only in more complex brains and animals that have larger body size. The other structures located in the medial region of the telencephalon, diencephalon, midbrain, pons, bulb and encephalic ventricles are similarly arranged with variations in the degree of development and size. Preliminary data from *Sapajus*



neocortical architecture show higher numbers of neurons in the occipital lobes, followed by the parietal and temporal lobes. The caudal part of the frontal lobe has features of primary motor area with large pyramidal neurons and the prefrontal area has a prevalence of granular neurons. The parietal and temporal lobes have the most heterogeneous layers and with greater separation between the cortical layers. The Golgi-Cox method allowed the study of the structural organization, connections between neural cells and neural cell forms, and the HE method allowed quantitative inferences and also the characterization of neural cell types and development of the cortical layers. The histological analyzes of the neocortex of the main areas of the *Sapajus libidinosus* telencephalon, even with a low number of specimens, was a general characterization and the first step for future studies and more comprehensive comparisons. More detailed histological studies of the main areas are necessary as well the association of these possible results with other investigative techniques for a better characterization of the functionalities of the cortical areas.

**Keywords:** *Callithrix penicillata*; *Saimiri ustus*; *Sapajus libidinosus*; *Brachyteles arachnoides*; Platyrrhini; microscopic anatomy; Golgi-Cox method.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - Classificação dos primatas baseado nas relações filogenéticas. Fonte: Adaptado de Squire et al. (2008). ..... 20
- Figura 2 - Distribuição das espécies do gênero *Cebus* (a) e *Sapajus* (b).Fonte: Adaptado de Alfaro et al. (2012a). ..... 22
- Figura 3 - Divisões básicas do encéfalo de vertebrado. CT: córtex cerebral, NB: núcleos da base, T: tálamo, H: hipotálamo, M: mesencéfalo, P: ponte, B: bulbo, C: cerebelo e ME: medula espinal. Fonte: Adaptado de Swanson (2000). ..... 35
- Figura 4 - Tipos de neurônios encontrados no córtex. A: axônio, DA: dendrito apical. Fonte: Adaptado de Kiernan (2003). ..... 40
- Figura 5 - A: Distribuição dos cinco principais tipos de córtex e B: os principais tipos celulares encontrados nas camadas corticais.. Fonte: Adaptado de Standring (2010). 41
- Figura 6 - Áreas citoarquitetônicas do cortex. Fonte: Adaptado de Brodmann (1909). A: Vista súpero lateral. B: Vista medial..... 42
- Figura 7 - Vista superior do telencéfalo de *Callithrix penicillata* (CP1). Número 1: lobo frontal, 2: lobo occipital, 3: fissura longitudinal, 4: lobo temporal, 5: sulco lateral. Fonte: Arquivo pessoal. .... 68
- Figura 8 - Vista lateral do hemisfério esquerdo do telencéfalo de *Callithrix penicillata* (CP2). Número 1: lobo frontal, 2: sulco lateral, 3: lobo parietal, 4: lobo occipital, 5: sulco temporal superior, 6: lobo temporal. Fonte: arquivo pessoal. .... 69

Figura 9 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo esquerdo de *Callithrix penicillata* (CP2). Número 1: sulco calcarino, 2: sulco do corpo caloso, 3: sulco do hipocampo, 4: sulco rinal. Fonte: arquivo pessoal. .... 70

Figura 10 - Vista medial do hemisfério direito do encéfalo de *Callithrix penicillata* (CP1). Número 1: joelho do corpo caloso, 2: tronco do corpo caloso, 3: esplênio do corpo caloso, 4: tálamo, 5: hipotálamo, 6: pedúnculo cerebral, 7: colículo superior, 8: colículo inferior, 9: ponte, 10: bulbo, 11: cerebelo e 12: IV ventrículo, 13: septo pelúcido, \* fórnix. Fonte arquivo pessoal. .... 71

Figura 11 - Vista superior dos sulcos do telencéfalo de *Saimiri ustus* (SU1). Número 1: fissura longitudinal, 2: sulco central, 3: sulco lateral, 4: sulco temporal superior e asterisco: sulco lunatus. Fonte: arquivo pessoal. .... 73

Figura 12 - Vista lateral do hemisfério esquerdo do encéfalo *Saimiri ustus* (SU1). Número 1: sulco central, 2: sulco lateral, 3: sulco temporal superior, asterisco: sulco lunatus, A: lobo frontal, B: giro parietal rostral, C giro parietal caudal, D: giro temporal superior, E: giro temporal inferior e F: Lobo occipital. Fonte: arquivo pessoal. .... 74

Figura 13 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Saimiri ustus* (SU1). Número 1: sulco do cíngulo, 2: sulco do corpo caloso, 3: sulco subparietal, 4: sulco parieto-occipital, A: giro frontal medial, B: giro do cíngulo, C: istmo do giro do cíngulo, D: pré-cúneo e E: cúneo. Fonte: arquivo pessoal. .... 75

Figura 14 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Saimiri ustus* (SU1). Número 1: sulco calcarino, 2: ramo superior do sulco calcarino, 3: ramo inferior do sulco calcarino, 4: sulco colateral, 5: sulco do hipocampo, A: giro occipital, B: giro fusiforme, C: giro lingual, D: giro para-hipocampal, asterisco: úncus. Fonte: arquivo pessoal. .... 76

Figura 15 - Vista medial do hemisfério direito do encéfalo de *Saimiri ustus* (SU1). Fonte: arquivo pessoal. 1: rostro do corpo caloso, 2: joelho do corpo caloso, 3: tronco do corpo

caloso, 4: esplênio do corpo caloso, 5: septo pelúcido, 6: comissura anterior, 7: tálamo, 8: hipotálamo, 9: pedúnculo cerebral, 10: colículo superior, 11: colículo inferior, 12: ponte, 13: bulbo e 14: centro medular branco do cerebelo, asterisco: fórnix. Fonte: arquivo pessoal. .... 78

Figura 16 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo direito de *Sapajus libidinosus* (SP1). Número 1: sulco rostral, 2: sulco do cíngulo, 3: ramo marginal, 4: sulco do corpo caloso, A: giro frontal medial, B: giro do cíngulo e C: istmo do giro do cíngulo. Fonte: arquivo pessoal. .... 80

Figura 17- Vista medial do hemisfério esquerdo do lobo esquerdo do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP4). Número 1: sulco subparietal, 2: sulco parieto-ocipital, 3: ramo superior, 4: ramo inferior, 5: sulco calcarino, A: istmo do giro do cíngulo, B: pré-cúneo e C: cúneo. Fonte arquivo pessoal. .... 81

Figura 18 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP1). Número 1: sulco calcarino, 2: sulco colateral 3: sulco occipitotemporal, 4: sulco rinal, 5: sulco do hipocampo, 6: sulco occipital inferior, A: giro occipital, B: giro fusiforme, C: giro lingual, D: giro parahipocampal, \*: úncus. Fonte: arquivo pessoal. .... 82

Figura 19 - Vista lateral do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP2). Número 1: sulco lunatus, 2: sulco occipital inferior, A: lobo occipital. As demais numerações indicam os sulcos já descritos por Pereira-de-Paula (2010), 3: sulco longitudinal inferior, 4: sulco longitudinal superior, 5: sulco vertical, 6: sulco central, 7: sulco pós-central, 8: sulco lateral e 9: sulco temporal superior. Fonte: arquivo pessoal. .... 84

Figura 20 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP4). Número 1: forame interventricular, 2: tálamo, 3: estria medular do tálamo, 4: glândula pineal, 5: colículo superior, 6: aqueduto cerebral, 7: pedúnculo cerebral, 8: septo pelúcido,

9: hipotálamo, 10: quiasma óptico, 11: joelho do corpo caloso, 12: tronco do corpo caloso, 13: esplênio do corpo caloso, asterisco: comissura posterior. Fonte: arquivo pessoal. 85

Figura 21 - Vista medial do hemisfério direito do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP3). Número: 1: comissura anterior, 2: fórnix, 3: tálamo, 4: estria medular do tálamo, 5: glândula pineal, 6: pedúnculo cerebral, 7: colículo superior, 8: colículo inferior, 9: aqueduto cerebral, 10: rostro do corpo caloso, 11: joelho do corpo caloso, 12: tronco do corpo caloso, 13: esplênio do corpo caloso, 14: quiasma óptico, 15: hipotálamo. Fonte: arquivo pessoal. .... 86

Figura 22 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP6). Número 1: quiasma óptico, 2: hipotálamo, 3: corpo mamilar, 4: Nervo oculomotor, 5: colículo superior, 6: colículo inferior, 7: pedúnculo cerebral, 8: ponte, 9: IV ventrículo, 10: cerebelo, 11: bulbo. Fonte: arquivo pessoal. .... 87

Figura 23 - Vista superior do hemisfério direito do encéfalo de *Brachyteles arachnoides* (BA1). Número 1: sulco pré-central superior, 2: sulco pré-central inferior, 3: sulco frontal inferior, 4: sulco central, 5: sulco pós-central. Fonte: acervo fotográfico CPRJ. .... 89

Figura 24 - Vista lateral do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Brachyteles arachnoides* (BA1). Número 1: sulco lateral, 2: sulco temporal superior, 3: sulco lunatus, 4: sulco occipital inferior, 5: sulco central, 6: sulco pré-central inferior, 7: sulco frontal inferior. Fonte: acervo fotográfico CPRJ. .... 90

Figura 25 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Brachyteles arachnoides* (BA1). Número 1: sulco do cíngulo, 2: sulco rostral, 3: sulco parieto-occipital, 4: sulco do corpo caloso, 5: sulco calcarino, 6: ramo superior, 7: ramo inferior, 8: sulco do hipocampo, 9: sulco rinal. Fonte: acervo fotográfico CPRJ. .... 93

Figura 26 - Vista medial do hemisfério direito do encéfalo de *Brachyteles arachnoides* (BA1). Letra A: sulco parieto-occipital, 1: rostro, 2: joelho, 3: tronco, 4: esplênio do corpo caloso, 5: comissura anterior, 6: tálamo, 7: hipotálamo, 8: quiasma óptico, 9: pedúnculo

cerebral, 10: colículo superior, 11: colículo inferior, 12: pedúnculo cerebelar superior, 13: cerebelo, 14: IV ventrículo, 15: ponte, 16: bulbo, 17: septo pelúcido, asterisco: fórnix. Fonte: acervo fotográfico CPRJ. .... 94

Figura 27 - Representação histológica do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP5). A: camadas I, II, III e IV, objetiva 10X. B: camadas III, IV, V e VI, técnica histológica HE, objetiva 10x. Fonte: arquivo pessoal. .... 95

Figura 28 - Representação histológica da camada V do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP5). A e B: camada V evidenciando as células piramidais grandes e gigantes (células de Betz), técnica histológica HE. Objetiva 40x. Fonte: arquivo pessoal. .... 96

Figura 29 - Representação histológica do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP3). A: seta mostra conexão entre dois neurônios. B: a seta evidencia um ramo colateral do dendrito apical. A e B: Objetiva 40x e técnica de Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal. .. 96

Figura 30 - Representação histológica da área pré-frontal de *Sapajus libidinosus* (SP5). A: camadas I, II, III, IV, V, VI e MA (massa branca). Objetiva 2,5x. B: camadas I, II, III, IV. A e B: Objetiva 10x e técnica de HE. Fonte: arquivo pessoal. .... 97

Figura 31 - Representação histológica do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP3). A: camadas I, II, III (presença de muitos neurônios piramidais), objetiva 10x. B: camadas IV, V e VI, objetiva 10x. C: camada V, a seta evidencia o axônio do neurônio piramidal. D: camada V e as setas marcam o dendrito apical do neurônio piramidal. A e B: objetiva 10x, C e D: objetiva 20x. A, B, C e D: técnica Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal. .... 98

Figura 32 - Representação histológica da área pré-frontal de *Sapajus libidinosus* (SP3). A: camada I, com baixa densidade celular, camada II, III e IV, com predominância de neurônios granulares. A seta evidencia o axônio de um neurônio granular da parte superior da camada II chegando a outro neurônio granular da parte inferior da camada II, objetiva 5x. B: neurônio granular e suas ramificações, objetiva 40x. A e B: técnica de Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal. .... 99

Figura 33 - Representação histológica da área pré-frontal de *Sapajus libidinosus* (SP3). A: camadas I a VI e inferiormente está a massa branca, objetiva de 2,5x. B: camadas II a V, objetiva 10x. A e B: técnica de Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal. .... 100

Figura 34 – Representação histológica do lobo parietal de *Sapajus libidinosus* (SP5). A: camadas I a VI, MA: massa branca, objetiva: 2,5x. B: camadas II a V, na camada III há presença de neurônios piramidais médios, camada IV: aglomerado de neurônios granulares, objetiva 10x. A e B: técnica HE. .... 100

Figura 35 – Representação histológica do lobo parietal de *Sapajus libidinosus* (SP4). A: camadas I a VI e massa branca na parte inferior da imagem, objetiva: 2,5x. B: camadas II a V, observa-se neurônios granulares na parte inferior da camada II, na camada III há presença de neurônios piramidais médios, camada IV: aglomerado de neurônios granulares, e estrias de Baillarger externa, objetiva 10x. A e B: técnica Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal. .... 101

Figura 36 - Representação histológica do lobo parietal de *Sapajus libidinosus* (SP4). A: camadas I a III, as setas vermelhas indicam as conexões entre os neurônios, por meio dos dendritos laterais, as setas azuis indicam os dendritos apicais dos neurônios piramidais da camada III seguindo para as camadas superiores, objetiva: 10x. B: camada II com um neurônio granular grande (seta roxa) recebendo o dendrito apical (seta azul) do neurônio piramidal médio da III camada. Seta vermelha: axônio, objetiva: 40x. A e B: técnica de Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal..... 101

Figura 37 – Representação histológica do lobo temporal de *Sapajus libidinosus* (SP5). A: camadas II a VI, MA: massa branca, objetiva: 2,5x. B: camadas I a IV, na camada II há muitos neurônios granulares e maior proximidade entre as células, na camada III há presença de neurônios piramidais pequenos e as células estão mais distantes entre si, objetiva 10x. A e B: técnica HE. Fonte: arquivo pessoal..... 102

Figura 38 - Representação histológica do lobo temporal de *Sapajus libidinosus* (SP4). A: camadas I a VI, objetiva: 2,5x. B: camadas II a IV, objetiva 10x. A e B: técnica Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal. .... 102

Figura 39 - Representação histológica do lobo occipital de *Sapajus libidinosus* (SP5). A: camadas I a VI, MA: massa branca, a camada II é muito espessa com muitos neurônios granulares, as camadas III e V são pouco desenvolvidas, objetiva: 2,5x. B: camadas II, III e IV, objetiva 10x. A e B: técnica HE. Fonte: arquivo pessoal. .... 104

Figura 40 – Representação histológica do lobo occipital de *Sapajus libidinosus* (SP4). A: camadas I a VI e massa branca na parte inferior da imagem, objetiva: 2,5x. B: camadas IV evidenciando as estrias de Baillarger externa, bem densa de células e fibras na parte inferior a camada V com as estrias de Baillarger interna bem menos desenvolvida, objetiva 10x. A e B: técnica Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal..... 104

Figura 41 - Comparação entre a média do número de células neurais e respectivo desvio padrão em *Sapajus libidinosus* (n=1 animal) ..... 105

Figura 42 - Representação histológica da parte caudal do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP5) e representam a área motora, coloração HE. A: massa cinzenta e inferiormente, massa branca, objetiva 2,5x. B: camadas IV e V (com presença de células piramidais gigantes), objetiva 10x. C: camada V evidenciando os neurônios piramidais gigantes e as células da glia, objetiva: 40x. Fonte: arquivo pessoal..... 106

Figura 43 - Representação histológica da área pré-frontal de *Sapajus libidinosus* (SP5) em coloração HE. A: massa cinzenta e inferiormente, massa branca, objetiva 2,5x. B: camadas I, II, III e IV, objetiva 10x. C: camada II, objetiva: 40x. Fonte: arquivo pessoal. .... 106

Figura 44 - Representação histológica do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP3) em coloração Golgi-Cox. A: massa cinzenta e na parte inferiormente, massa branca, objetiva



2,5x. B: camadas III e IV, objetiva 10x. C: camadas III e IV, objetiva: 40x. Fonte: arquivo pessoal. .... 107

Figura 45 - Representação histológica do lobo parietal de *Sapajus libidinosus* (SP5) em coloração HE. A: massa cinzenta e inferiormente está a massa branca, objetiva 2,5x. B: camadas I, II, III e IV, objetiva 10x. C: camada II e III, objetiva: 40x. Fonte: arquivo pessoal. .... 107

Figura 46 - Representação histológica do lobo parietal de *Sapajus libidinosus* (SP4) em coloração Golgi-Cox. A: massa cinzenta e inferiormente, está a massa branca, objetiva 2,5x. B: camadas II e III, objetiva 10x. C: camada V, VI e massa branca (inferiormente), objetiva 10x. D: camadas I, II, III e IV, objetiva 10x. E e F: camada V, objetiva: 40x. Fonte: arquivo pessoal. .... 108

Figura 47 - Representação histológica do lobo temporal de *Sapajus libidinosus* (SP5) em coloração HE. A: massa cinzenta e branca, inferiormente, objetiva 2,5x. B: camadas II, III e IV, objetiva 10x. C: camada III, objetiva: 40x. Fonte: arquivo pessoal. .... 109

Figura 48 - Representação histológica do lobo occipital de *Sapajus libidinosus* (SP5). Em coloração HE. A: massa cinzenta e branca (inferiormente), objetiva 2,5x. B: camadas III, IV e V, objetiva 10x. C: camada IV, objetiva: 40x. Fonte: arquivo pessoal. .... 109

Figura 49 - Representação histológica do lobo occipital de *Sapajus libidinosus* (SP4) em coloração Golgi-Cox. A: massa cinzenta e branca (inferiormente), objetiva 5x. B: camadas III, IV, V e VI, objetiva 10x. C: camada IV e V (mostrando as estrias de Baillarger externa e interna, respectivamente), objetiva 20x. D: camadas V e VI, objetiva 40x. Fonte: arquivo pessoal. .... 110

Figura 50 – Sulcos presentes na região convexa (vista lateral) dos primatas descritos neste trabalho. A: *Callithrix penicillata*, B: *Saimiri ustus*, C: *Sapajus libidinosus* e D: *Brachyteles arachnoides*. .... 125

Figura 51 - Sulcos presentes na região medial dos primatas descritos neste trabalho. A: *Callithrix penicillata*, B: *Saimiri ustus*, C: *Sapajus libidinosus* e D: *Brachyteles arachnoides*. ..... 126

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Informações sobre os sujeitos da pesquisa. ....	63
Tabela 2- Medidas retas e sinuosas dos sulcos de <i>Callithrix penicillata</i> (n=2) .....	70
Tabela 3 - Medidas retas e sinuosas dos sulcos da região medial de <i>Sapajus libidinosus</i> (n=7) .....	83
Tabela 4- Principais sulcos encefálicos presentes nos gêneros: <i>Galagos, Callithrix, Saimiri, Sapajus, Alouatta, Ateles, Brachyteles, Macaca, Papio, Pan, Homo</i> .....	113
Tabela 5 - Comparação do grau de sinuosidade dos sulcos entre primatas. ....	115
Tabela 6 - Dados de massa do encéfalo, índice de encefalização e dimensões gerais do encéfalo de primatas. ....	124
Tabela 7 - Comparação do número de células neurais e espessura do córtex por lobo. ....	128

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO .....	19
1.1 Filogenia dos Primatas .....	19
1.2 <i>Callithrix penicillata</i> .....	23
1.3 <i>Saimiri ustus</i> .....	24
1.4 <i>Sapajus libidinosus</i> .....	25
1.5 <i>Brachyteles arachnoides</i> .....	29
1.6 Sistema Neural: Organização Anatômica .....	31
1.6.1 Evolução do Sistema Neural nos Primatas .....	33
1.7 Citoarquitetura do Neocórtex .....	38
1.7.1 Técnica de Golgi-Cox para o estudo do SN .....	43
1.7.2 Córtex Frontal .....	44
1.7.3 Córtex Parietal .....	52
1.7.4 Córtex Temporal .....	55
1.7.5 Córtex Occipital .....	57
2 OBJETIVOS .....	60
2.1 Objetivo Geral .....	60
2.2 Objetivos Específicos .....	60
3 MATERIAIS E MÉTODOS .....	61
3.1 Aspectos Éticos .....	61
3.2 Sujeitos .....	61
3.3 Procedimento .....	61
3.3.1 Aquisição, Preparação dos Encéfalos e Coleta de Dados .....	61
3.3.2 Medidas .....	64
3.4 Citoarquitetura do Neocórtex de <i>Sapajus libidinosus</i> .....	64
3.4.1 Técnica de Golgi-Cox .....	64
3.4.2 Técnica Histológica Hematoxilina e Eosina (HE): .....	66
3.5 Análise de dados .....	67
4 RESULTADOS .....	68
4.1 Descrição Encefálica Macroscópica de <i>Callithrix penicillata</i> .....	68
4.2 Descrição Encefálica Macroscópica de <i>Saimiri ustus</i> .....	72
4.3 Descrição Encefálica Macroscópica da Região Medial de <i>Sapajus libidinosus</i> .....	79
4.4 Descrição Encefálica Macroscópica de <i>Brachyteles arachnoides</i> .....	88
4.5 Citoarquitetura do Neocórtex de <i>Sapajus libidinosus</i> .....	94
4.5.1 Córtex Frontal .....	95
4.5.2 Córtex Pré-Frontal .....	97
4.5.3 Córtex Parietal .....	98
4.5.4 Córtex Temporal .....	99
4.5.5 Córtex Occipital .....	103
4.6 Análise estatística entre lobos .....	105
5 DISCUSSÃO .....	111
6 CONCLUSÃO .....	132
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	134

# 1 INTRODUÇÃO

Para fins de fundamentação do conteúdo tratado no presente estudo, a introdução será apresentada em termos de revisão bibliográfica referente: a) à filogenia da Ordem dos Primatas; b) à descrição das características gerais das quatro espécies utilizadas para fins do presente estudo (*Callithrix penicillata*, *Saimiri ustus*, *Sapajus libidinosus* e *Brachyteles arachnoides*); c) ao que se conhece sobre o sistema neural e a citoarquitetura do neocórtex para as respectivas espécies.

## 1.1 Filogenia dos Primatas

Os primatas divergiram dos demais mamíferos há cerca de 78,2 milhões de anos de acordo com dados moleculares (JAMESON et al., 2011) e definem uma ordem que se distingue, dentre outros aspectos, pela grande flexibilidade de comportamento entre os indivíduos (BYRNE, 2000). É a maior radiação dos mamíferos, com uma rica diversidade morfológica, comportamental e adaptações ecológicas (POZZI et al., 2014).

Da ordem dos primatas são derivadas duas linhagens que compõem as subordens: Strepsirrhini e Haplorrhini (Figura 1), que se diferenciam principalmente quanto aos caracteres morfológicos e comportamentais (JAMESON et al., 2011; MILLER; GUNNELL; MARTIN, 2005; SQUIRE et al., 2008).

Os strepsirrhini são compostos pelos lemuriformes e lorisiformes, que são primatas de pequeno porte, a maioria possui hábitos noturnos, locomoção saltatória, cauda longa e possuem o nariz conectado diretamente ao lábio superior (JAMESON et al., 2011; POUGH; JANIS; HEISER, 2008).

A subordem Haplorrhini é composta pelos antropoides, subdivididos nas infraordens Catarrhini e Platyrrhini, que são geograficamente separadas em primatas do Velho Mundo e do Novo Mundo (ou neotropicais), respectivamente (ANKEL-SIMONS, 2007; KAAS, 2006; LAITMAN, 2011; POUGH; JANIS; HEISER, 2008; SQUIRE et al., 2008).

Os Catarrinos possuem asas nasais e narinas próximas, que se abrem inferiormente, um estreito septo nasal (ANKEL-SIMONS, 2007; LAITMAN, 2011) e a cauda, quando presente, é reduzida (DEFLER, 2009; POUGH; JANIS; HEISER, 2008; SQUIRE et al., 2008).

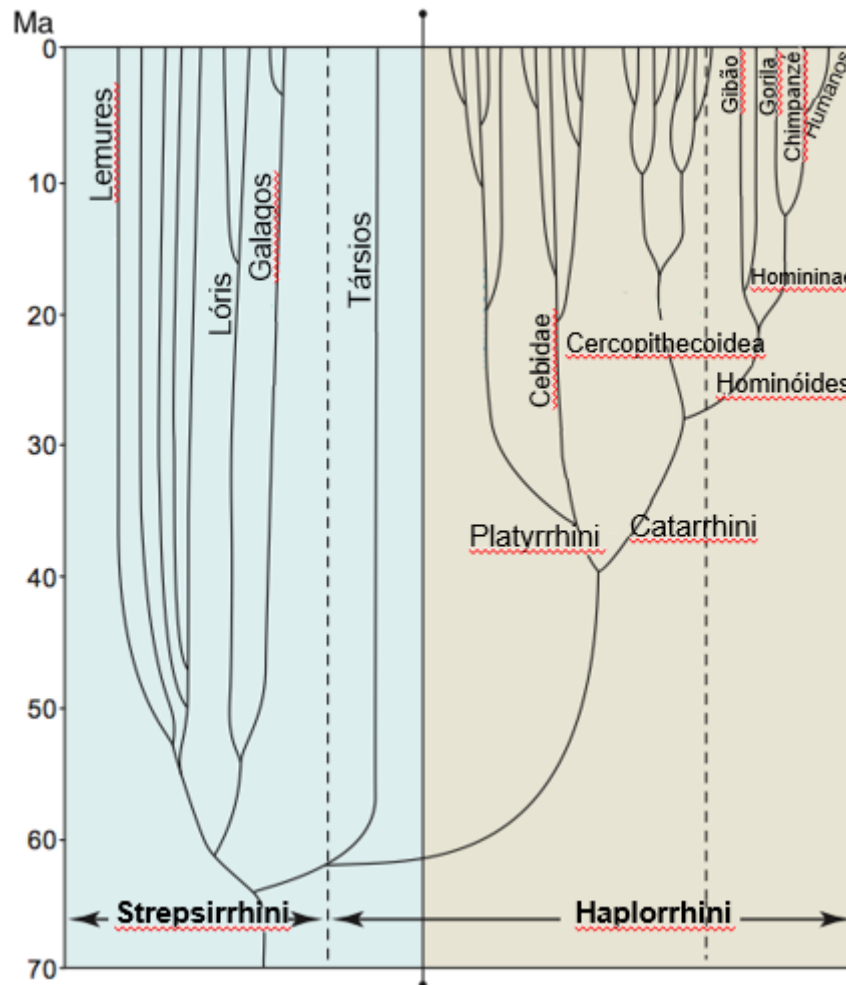


Figura 1 - Classificação dos primatas baseado nas relações filogenéticas.  
 Fonte: Adaptado de Squire et al. (2008).

Dentre os Catarrinos há duas superfamílias, a Cercopithecoidea e Hominoidea (na qual estão os gêneros: *Hylobates*, *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* e *Homo* (ANKEL-SIMONS, 2007; SCHMITZ; ROOS; ZISCHLER, 2005).

Os Platyrrinos surgiram no Oligoceno como parte de uma radiação exclusiva do Novo Mundo, mas não possuem suas origens nas Américas (MILLER; GUNNELL; MARTIN, 2005; POUGH; JANIS; HEISER, 2008). Indícios morfológicos sugerem que eles

sejam oriundos da África, mas a forma com a qual esses animais chegaram às Américas ainda é desconhecida (DEFLER, 2009).

As principais características dos Platyrrinos que os distinguem dos demais primatas são a fórmula dentária, com a retenção de três pré-molares, largas cartilagens e septo nasal, presença de cauda preênsil nos grupos de grande porte (nas subfamílias Atelinae e Cebinae), possuem poucos representantes terrestres, pois a maioria vive no dossel das árvores (DEANE et al., 2014; DEFLER, 2009; POUGH; JANIS; HEISER, 2008; RUSSO; YOUNG, 2011; SQUIRE, 2008).

Estudos taxonômicos de primatas não-humanos indicam aproximadamente 695 espécies e subespécies, 76 gêneros e 17 famílias. Destas, 5 famílias, 19 gêneros e 211 espécies e subespécies corresponde aos primatas neotropicais (IUCN/SSC, 2014). Dentre os Platyrrinos há as famílias Callitrichidae, Cebidae, Aotidae, Pitheciidae e Atelidae (IUCN/SSC, 2014; RYLANDS; COIMBRA-FILHO; MITTERMEIER, 2009; RYLANDS; MITTERMEIER, 2009).

Os Callitrichidae, são os menores primatas neotropicais e possuem ampla distribuição na América do Sul (BUCKNER, et al 2015). A família Cebidae se ramifica em 2 subfamílias, Saimiriinae e Cebinae (RYLANDS; COIMBRA-FILHO; MITTERMEIER, 2009; RYLANDS; MITTERMEIER, 2009), que parecem ter divergido entre si cerca de 12,5 a 19,6 milhões de anos (ALFARO et al., 2012a). De modo geral, esses dois grupos apresentam grandes diferenças morfológicas e comportamentais como aumento do tamanho corporal, cauda semi-prênsil, grande índice de encefalização, aumento de destreza manual no processamento de alimentos dos Cebinae quando comparado aos Saimiriinae (ALFARO et al., 2012a; ALFARO; SILVA; RYLANDS, 2012b; DEANE et al., 2014; FRAGASZY; VISALBERGHI; FEDIGAN, 2004).

Os Cebinae se ramificam nos gêneros, *Cebus* e *Sapajus* (ALFARO; SILVA; RYLANDS, 2012b; GARBER et al., 2009). Essa divisão consiste em diferenças morfológicas, biogeográficas, ecológicas e comportamentais, que foram propostas por Alfaro, Silva e Rylands (2012b) e por Rylands et al. (2009).

A classificação das espécies do atual gênero *Sapajus* é bastante confusa e sofreu várias modificações ao longo do tempo (ALFARO; SILVA; RYLANDS, 2012b; HILL, 1970; RYLANDS et al., 2000). Uma classificação inicial foi realizada por Elliot (1913) e adotada

por Hershkovitz (1949) e Hill (1970), que organizaram as espécies em dois grupos, que pertenciam ao mesmo gênero, separados em “tufados” e “sem tufos” de acordo com a presença ou ausência de pelagem na cabeça que formavam “tufos” ou cristas. Dessa forma, os “tufados” foram alocados em uma única espécie, denominada de *Cebus apella*, que são animais mais robustos e maiores do que aqueles “sem tufos”. Os animais “sem tufos” são menores, mais esguios e foram organizados nas espécies *Cebus capucinus*, *Cebus albifrons*, e *Cebus nigrivittatus*. Grooves (2001) reorganizou as espécies de acordo com a cor da pelagem dos animais e Silva Jr. (2001) analisou a morfologia do crânio para a categorização das espécies. Esses dois autores elevaram várias subespécies à categoria de espécie, sendo que o último autor propôs a criação dos subgêneros *Sapajus* que correspondia às formas “tufadas” e *Cebus* para os “sem tufos”. Alfaro et al. (2012a) corroboram e defendem a separação do grupo de macacos-prego em dois gêneros, *Sapajus* e *Cebus*, baseando-se em análises morfológicas, comportamentais, moleculares e principalmente na distribuição geográfica, como pode ser observada na Figura 2. A nomenclatura utilizada nesse estudo segue aquela proposta por Alfaro, Silva e Rylands (2012b), na qual os macacos-prego pertencem ao gênero *Sapajus*.

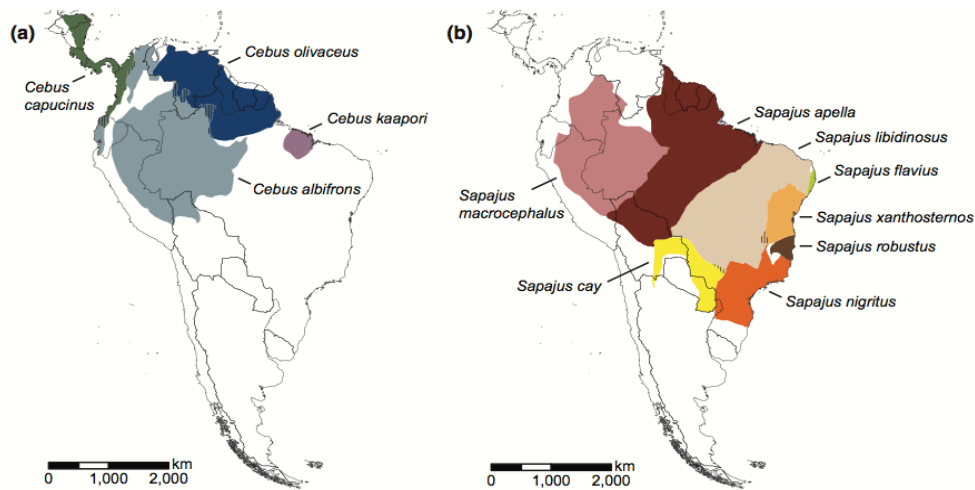


Figura 2 - Distribuição das espécies do gênero *Cebus* (a) e *Sapajus* (b). Fonte: Adaptado de Alfaro et al. (2012a).

A família Atelidae é composta pelos gêneros *Alouatta*, *Ateles*, *Lagothrix*, *Oreonax* e *Brachyetes*, que são caracterizados, dentre os primatas neotropicais, pelo grande porte e cauda prênsil (ROSENBERGER; STRIER, 1989).



Devido às características morfológicas, organização comportamental e semelhanças fisiológicas e filogenéticas com os humanos, os primatas não-humanos, em especial os neotropicais têm sido bastante utilizados como modelo animal nas investigações científicas. Além disso, esses primatas apresentam facilidade de reprodução em cativeiro, o que lhes confere mais uma vantagem no que diz respeito à sua utilização como modelo (MANSFIELD, 2003; MELO, MATI, MARTINS, 2012).

No presente estudo foram utilizadas 4 espécies de primatas neotropicais, sobre as quais apresentaremos uma breve descrição a seguir.

### **1.2 *Callithrix penicillata***

O primata *Callithrix penicillata*, popularmente conhecido como sagui-de-tufo-preto, pertence à família Callitrichidae e possui ampla distribuição geográfica no Brasil, que abrange os estados da Bahia, Minas Gerais, Goiás, Tocantins, Piauí, Maranhão e norte de São Paulo (RYLANDS; COIMBRA-FILHO; MITTERMEIER, 2009; RYLANDS; MENDES, 2008).

É considerado um dos menores primatas neotropicais, possuindo cerca de 20 centímetros de altura e peso variando entre 350 a 500 gramas (VILELA; FARIA, 2004). Distinguem-se dos demais primatas do Novo Mundo pelo seu tamanho, garras modificadas ao invés de unhas e a presença de dois molares (RYLANDS; MENDES, 2008).

A dieta desses animais consiste de frutas, insetos, néctar e vegetais. Quanto maior a disponibilidade e distribuição de frutos nas áreas, maior a locomoção dos grupos. Quando ocorre a diminuição das chuvas e conseqüentemente, a disponibilidade de frutos esses animais aumentam a ingestão de insetos (VILELA; FARIA, 2004).

Em relação à organização social, esses animais vivem em grupos de até 13 indivíduos (VILELA; FARIA, 2004), são monogâmicos, exibem alta tolerância social e cooperação, tanto em cativeiro quanto os selvagens. Compartilham alimentos entre os indivíduos do grupo, mais frequentemente dos adultos para os membros mais jovens (MUSTOE, et al., 2015).

Nas pesquisas biomédicas o *Callithrix penicillata* é o primata mais utilizado como

modelo animal (BOERE, et al., 2005), sendo bastante viável em investigações virais, tais como a dengue e herpes, o que facilita os estudos das patogêneses virais e a descoberta de medicamentos (FERREIRA et al, 2014; MANSFIELD, 2003). É modelo para estudos neuro-comportamentais, que investigam as características psicobiológicas do medo e da ansiedade devido às suas semelhanças aos humanos em relação as respostas fisiológicas e comportamentais (BARROS; TOMAZ, 2002; SILVA et al., 2007), para investigações toxicológicas, como por exemplo, as investigações sobre os efeitos da cocaína no comportamento desses animais (SILVA et al., 2006) e sobre estrogiloidiase (MELO, MATI, MARTINS, 2012), dentre outros.

Considera-se que o índice de encefalização, que é a relação entre o peso do encéfalo e o peso do corpo (JERISON, 1977) desses primatas, segundo Roth e Dicke (2005) é de 1,7. Outros trabalhos realizados com *Callithrix* e relacionados ao sistema neural associaram parâmetros comportamentais a assimetrias neuroquímicas inter-hemisféricas e encontraram indicadores de especializações hemisféricas funcionais, do lado direito para expressões emocionais negativas e vocalizações, e no esquerdo para a comunicação de contato social (SILVA et al, 2007). Há pesquisas sobre o desenvolvimento do sistema neural, que investigaram o desenvolvimento dos sulcos e giros ao longo do desenvolvimento embrionário, por meio de imagens de ressonância magnética (SAWADA, et al 2014).

Apesar de ser o primata mais utilizado como modelo animal em pesquisas, os estudos acerca da morfologia desse animal, particularmente o sistema neural são bastante limitados e carecem de maiores investigações.

### **1.3 *Saimiri ustus***

Os Saimiriinae são os únicos primatas neotropicais universalmente distribuídos por toda a Amazônia (ALFARO, et al., 2015). Conhecidos popularmente como macaco-de-cheiro se distribuem pela Bolívia e Brasil nos estados do Amazonas, Pará, Rondônia e norte do Mato Grosso (HERSHKOVITZ, 1984; RYLANDS et al., 2000; RYLANDS; COIMBRA-FILHO; MITTERMEIER, 2009).

Esses primatas forrageiam no dossel das árvores, se locomovem na forma quadrupedal e executam saltos (OLIVEIRA; BOUBLI, 2008). A média do peso corporal dos machos é de 910 gramas e das fêmeas 795 gramas (OLIVEIRA; BOUBLI, 2008). A cauda é longa, mas não possui característica prênscil (JANSON; BOINSKY, 1992). Os dentes de *Saimiri* possuem maior densidade na face lingual e mandíbula mais finas em relação ao tamanho corporal. Essas características provavelmente estão associadas à preferência alimentar. Em relação à habilidade motora, os dedos de *Saimiri* não se movimentam de forma independente e nem geram muita pressão entre o polegar e os demais dedos (JANSON; BOINSKY, 1992). Essa espécie apresenta dimorfismo sexual em relação ao peso corporal (GOLDSCHMIDT et al., 2009).

Esses primatas se alimentam de insetos, preferencialmente, frutos e pequenos vertebrados. Utilizam mais os lábios do que as mãos para arrancar os frutos das árvores (JANSON; BOINSKY, 1992; OLIVEIRA; BOUBLI, 2008).

Nas pesquisas biomédicas são bons modelos para investigações de doenças, tratamentos experimentais e estratégias de prevenção devido à similaridade do sistema imunológico desses primatas com os humanos. São utilizados em estudos virais, neuroendocrinologia, doenças infecciosas, tratamentos contra câncer, desenvolvimento de vacinas, expressão gênica e fisiologia reprodutiva (GOLDSCHMIDT et al., 2009; ROGERS et al., 2015). Muito pouco se conhece sobre a anatomia desse primatas, especialmente o sistema neural.

#### **1.4 *Sapajus libidinosus***

São animais de grande flexibilidade comportamental e que se adaptam bem aos diversos ambientes, o que lhes permite uma ampla distribuição geográfica (Figura 2) nas florestas tropicais e subtropicais. Habitam a Colômbia, Venezuela e os principais biomas brasileiros, como Amazônia, Cerrado, Caatinga, Mata Atlântica e Manguezais (FRAGASZY; VISALBERGHI; FEDIGAN, 2004).

São popularmente conhecidos como macacos-prego devido à forma de sua genitália externa (FRAGASZY; VISALBERGHI; FEDIGAN, 2004). Possuem cauda preênscil que é utilizada no suporte postural durante a locomoção que é na maior parte do

tempo do tipo quadrupedal (DEANE et al., 2014; FRAGASZY; VISALBERGHI; FEDIGAN, 2004; RUSSO; YOUNG, 2011). Além dessa modalidade, eles realizam bipedalismo intermitente que está associado ao transporte e ao uso de ferramentas na manipulação de alimentos (DEMES, 2011; DUARTE et al., 2012; FRAGASZY; VISALBERGHI; FEDIGAN, 2004; RUSSO; YOUNG, 2011). A facilidade com que estes animais alteram entre as posições quadrúpede e bípede os tornam bons modelos para estudos sobre evolução do comportamento locomotor entre os primatas (AVERSI-FERREIRA et al., 2013; DEANE et al., 2014a; DEMES, 2011; DUARTE et al., 2012; RUSSO; YOUNG, 2011).

Os padrões comportamentais relacionados ao uso de ferramentas na obtenção de alimentos são raros na natureza (WAGA et al., 2006) e indicam diferenças entre os *Sapajus* e os demais gêneros de primatas neotropicais (ALFARO; SILVA; RYLANDS, 2012b; OTTONI; IZAR, 2008) e semelhanças aos chimpanzés que pertencem ao gênero *Pan* (BOESCH; BOESCH, 1990). Os *Sapajus* executam tarefas manuais e cognitivas exigentes por meio da pinça lateral, na qual envolve movimentos que utilizam o polegar e a superfície lateral da falange distal do II dedo, como descrito recentemente por Aversi-Ferreira et al. (2014a) sugerindo que provavelmente há um maior desenvolvimento cognitivo e motor do sistema neural desses animais para explicar a grande habilidade manual (AVERSI-FERREIRA, 2014a).

O uso de ferramentas é uma complexa forma de processar os alimentos, que está relacionado com a escolha de uma ferramenta ideal na execução de uma tarefa específica (BROSNAN, 2008; MORAES; SOUTO; SCHIEL, 2014). Os *Sapajus* utilizam o martelo, que correspondem a fragmentos de rochas de tamanhos e pesos variados, podendo chegar até a metade de seu peso corporal, assim como objetos que servem como bigorna, que são rochas, grandes galhos ou troncos de árvores (DUARTE et al., 2012; FRAGASZY et al., 2010; FRAGASZY; VISALBERGHI; FEDIGAN, 2004; LIU et al., 2009). São hábeis em selecionar adequadamente os martelos (quanto à rigidez e ao peso) e as bigornas (que melhor suportam os golpes e que se ajustam a forma das sementes e frutos) além de ajustar a velocidade do golpe e a postura corporal para cada tipo de alimento a ser processado (FRAGASZY et al., 2010; FRAGASZY et al., 2013; MORAES; SOUTO; SCHIEL, 2014; VISALBERGHI et al., 2007; VISALBERGHI et al.,

2009). Esses animais também utilizam partes de plantas como sondas em buracos no solo, cascas de árvores e rochas em busca de artrópodes e pequenos vertebrados e ninhos de animais (MANNU; OTTONI, 2009). Além disso, os macacos-prego também modificam as ferramentas ajustando o tamanho dos galhos e retirando as folhas, de forma semelhante como fazem os chimpanzés, o que demonstra uma maior complexidade no comportamento desses animais (OTTONI; IZAR, 2008).

O uso de ferramentas permite que explorem alimentos de difícil acesso a outros animais (como sementes envolvidas em casca dura), principalmente na época da seca em que há menor disponibilidade de frutos (MELIN et al., 2014). Essa complexa habilidade manipulativa associada às características morfológicas como mandíbulas e dentes mais fortes, permite que esses animais utilizem de maneira eficiente os recursos disponíveis no ambiente e amplie as opções alimentares (FRAGASZY; VISALBERGHI; FEDIGAN, 2004; MELIN et al., 2014).

As épocas secas dos diversos ambientes parecem ter favorecido o aumento do cérebro em alguns primatas devido a maior ingestão de alimentos altamente proteicos, que são importantes no desenvolvimento deste órgão (MELIN, et al. 2014). De fato, os *Sapajus* possuem grandes cérebros dentre os primatas neotropicais (HARTWIG et al., 2011) com o índice de encefalização variando de 2.12 segundo Pereira-de-Paula et al. (2010) e de 2.54 segundo Fragaszy, Visalberghi e Fedigan. (2004). Esses dados estão próximos aos encontrados em chimpanzés (2.2 - 2.5) (ROTH; DICKE, 2005).

Os *Sapajus* adultos são muito tolerantes quanto à proximidade de jovens enquanto estão se alimentando (IZAR et al., 2012; SCHAIK; DEANER; MERRILL, 1999). Os jovens escolhem de forma ativa, e não ao acaso, os membros mais experientes do grupo (preferem os machos adultos e raramente escolhem a mãe) para aprenderem como manipular ferramentas e também para se alimentarem dos restos que caem próximos a eles. Essa alimentação funciona como um sistema de recompensa facilitando dessa maneira o aprendizado social (OTTONI; IZAR, 2008).

A tolerância social nesses animais é semelhante àquela observada em chimpanzés (ADDESSI; PAGLIERI; FOCAROLLI, 2011), mas nesse último, a mãe é o modelo primário de observação dos jovens (BIRO et al., 2003). Os animais que apresentam maior tolerância com outros indivíduos dos grupos são mais propensos a

aprender e a criar novas ferramentas (SCHAIK; DEANER; MERRILL, 1999).

Philips e Sherwood (2005), descreveram uma possível relação entre as variações comportamentais lateralizadas e assimetrias neuroanatômicas entre várias espécies de primatas tendo como sujeito o *Sapajus*. De forma análoga ao que ocorre com outros primatas do Velho Mundo, foram observadas para o *Sapajus* a assimetria cortical morfológica e funcional. Tais fatos estão associados com aspectos evolutivos convergentes no clado dos primatas e com as áreas recentes associadas à construção do neocórtex, mais precisamente a região pré-frontal e a junção têmporo-parieto-occipital (LURIA, 1976).

Os estudos da anatomia dos *Sapajus* geram dados que auxiliam diversas áreas do conhecimento. Na medicina veterinária, pode orientar os médicos veterinários em procedimentos cirúrgicos e clínicos (ALVES et al., 2012), justificando-se dessa forma a importância de se gerar mais informações desses primatas, tendo em vista que eles também estão presentes nos ambientes urbanos. Tais estudos auxiliam na compreensão de certos aspectos comportamentais e evita que se gerem erros de hipótese. Alguns dos trabalhos realizados por Aversi-Ferreira et al., (2010, 2011b, 2014a) comprovaram que ao contrário do que se pensava, os *Sapajus* não possuem aparato anatômico necessário para executar o movimento definido como oponência, devido principalmente às limitações da rotação medial do I metacarpo e a posição do polegar em relação aos outros dedos (AVERSI-FERREIRA et al., 2014a). Além disso, contribui no conhecimento de uma determinada espécie e também permite inferências comparativas e evolutivas entre os animais. De acordo com a literatura, os *Sapajus* possuem a anatomia dos membros superiores e inferiores (ABREU et al., 2012; 2017; AVERSI-FERREIRA et al., 2005a; 2005b; 2006; 2007a; 2007b; 2007c; 2010; 2011a; 2013) mais semelhante aos dos babuínos que pertencem à superfamília Cercopithecoidea, e em termos comportamentais, como uso de ferramentas e tolerância social são semelhantes aos chimpanzés (BIRO et al., 2003; BOESCH; BOESCH, 1990; FRAGASZY; VISALBERGHI; FEDIGAN, 2004; OTTONI; IZAR, 2008). Logo, uma das perguntas associadas ao comportamento dos *Sapajus* é se a arquitetura do neocórtex (anatomia microscópica) é semelhante à dos chimpanzés, já que estudos recentes (BUSH E ALLMAN, 2004; PEREIRA-DE-PAULA et al., 2010) sugerem uma anatomia

macroscópica do encéfalo distinta nesses primatas.

Há poucas informações anatômicas disponíveis na literatura sobre *Sapajus* e muitas áreas ainda não foram contempladas ou necessitam de um maior aprofundamento, como o sistema neural, por exemplo. Na literatura há trabalhos sobre os principais sulcos e giros do encéfalo (PEREIRA-DE-PAULA et al., 2010), sobre as estruturas internas do tronco encefálico; (MARQUES et al., 2010), e descrições gerais sobre o encéfalo e cerebelo (WATANABE; MADEIRA, 1982; WATANABE, 1982). Entretanto os detalhes dos sulcos e giros da região medial do encéfalo e as relações de tamanho e grau de curvatura ainda não foram realizados. Tais informações são importantes nos estudos comparativos para caracterizar a complexidade das espécies e fornecem base para futuros estudos de arquitetura das áreas do córtex cerebral.

### **1.5 *Brachyteles arachnoides***

Popularmente conhecido como muriqui-do-sul, os *Brachyteles arachnoides*, são endêmicos na Mata Atlântica, que é um dos biomas mais ameaçados do mundo devido ao desmatamento, expansão urbana, construção de rodovias e indústrias (INGBERMAN; FUSCO-COSTA; MONTEIRO-FILHO, 2016). A degradação do hábitat contribuiu na redução populacional dos muriquis, que ainda estão na lista dos os primatas mais ameaçados de extinção (MENDES et al., 2008). Atualmente se distribuem em fragmentos florestais bem preservados em São Paulo, Rio de Janeiro e Paraná (INGBERMAN; FUSCO-COSTA; MONTEIRO-FILHO, 2016; MENDES et al., 2008).

Eles são os maiores primatas neotropicais, com massa corporal que pode atingir 15 quilos em indivíduos adultos (MENDES et al., 2008; STRIER, 1990). São monomórficos sexualmente, ou seja, macho e fêmea são muito semelhantes na aparência física e ambos possuem pelos claros (STRIER, 1990). Assim como os *Ateles*, que também integram a família Atelidae, os muriquis possuem o polegar muito reduzido (ANKEL-SIMONS, 2007; MILTON, 1984; NAPIER, 1993; ROSENBERGER; STRIER, 1989).

Esses animais são muito ágeis quando se locomovem no dossel das árvores, e capazes de executar performances acrobáticas por meio da braquiação, que é um tipo

de oscilação dos grandes membros superiores com o auxílio de ombros flexíveis. Também exibem saltos, andar quadrupedal arbóreo e suspensão pelos membros superiores, inferiores ou cauda (ANKEL-SIMONS, 2007; ROSENBERGER, STRIER, 1989). A cauda possui no terço distal com um coxim adiposo, recoberto por pele glabra que é bastante sensível à fricção. É bastante utilizada como quinto membro durante a locomoção e também nas atividades alimentares (ROSENBERGER; STRIER, 1989).

Os miquis vivem em grandes grupos, que se locomovem em conjunto e quando estão visualmente afastados eles mantem contato entre si por vocalização (STRIER, 1990; 1997). Uma característica marcante do comportamento da espécie é a grande dispersão das fêmeas, enquanto os machos geralmente permanecem nos grupos natais (ROSENBERGER; STRIER, 1989).

Há baixos níveis de agressão entre os machos e ausência de dominância nos grupos. As fêmeas evitam confrontos competitivos durante a alimentação, que é preferencialmente baseado em folhas e flores (CARVALHO JR; FERRARI; STRIER, 2004), aumentando a distância delas em relação aos demais membros do grupo (STRIER, 1990; 1997).

Os perfis hormonais extraídos de fezes de miqui fêmeas indicam que o comprimento médio do ciclo ovariano e da gestação são de aproximadamente de 21,0 e 216,40 dias, respectivamente (STRIER; ZIEGLER, 1997). O ciclo ovariano e os padrões reprodutivos de miquis sofrem grande influência sazonal das chuvas. Registros de cópulas e nascimentos se concentram no final dos períodos de chuva e de seca. As fêmeas copulam com múltiplos parceiros para aumentar a probabilidade de fertilização (STRIER; ZIEGLER, 1997).

Por ser um animal em risco de extinção, as doenças que mais acometem os *Brachyteles arachnoides* são investigadas com o intuito de evitar grandes surtos que dizem ainda mais esse grupo de primatas (MENDES et al., 2008; SANTOS et al., 2014). Os miquis são sensíveis à taxoplasmose (SANTOS et al., 2014) e ao vírus sincicial respiratório (RSV), que pode evoluir para angústia fatal respiratória (SANTOS et al., 2012).

Pouco se conhece acerca da anatomia desse primata. As poucas áreas descritas referem-se ao genital masculino (Dixson; Pissinatti; Anderson, 2004), relatos superficiais



sobre os ossos do membro superior (STRIER; ZIEGLER, 1997); dentes (ANKEL-SIMONS, 2007; STRIER; ZIEGLER, 1997), vértebras e articulação da pelve (ANKEL-SIMONS, 2007). Para fins do nosso conhecimento, não há descrições anatômicas do sistema neural desse primata.

### **1.6 Sistema Neural: Organização Anatômica**

A função primordial do Sistema Neural (SN) é relacionar o animal com o ambiente, permitir detecção das alterações do meio externo e interno e gerando repostas apropriadas nos diversos órgãos (CROSSMAN; NEARY, 2011; MACHADO, 2003).

O desenvolvimento do SN em humanos se inicia no final da terceira semana de gestação, originando-se de um dos folhetos embrionários, o ectoderma (MACHADO, 2003; MOORE; PERSAUD, 2008).

O primeiro indício da formação do SN é o espessamento do ectoderma dorsal, que ocorre sob indução da notocorda e do mesoderma paraxial, formando a placa neural, que cresce progressivamente, se torna mais espessa e adquire um sulco longitudinal, o sulco neural. Este se aprofunda gerando a goteira neural, na qual os lábios se unirão formando o tubo neural e uma outra parte se ligará ao ectoderma indiferenciado formando lâminas longitudinais denominadas de crista neural (KIERNAN, 2003; MOORE; PERSAUD, 2008; SNELL, 2011).

O tubo neural se diferenciará no Sistema Neural Central (SNC), que consiste em encéfalo e medula espinal (CROSSMAN; NEARY, 2011; KIERNAN, 2003). A crista neural originará células que formarão grande parte do Sistema Nervoso Periférico e Autônomo, além de outras estruturas que não fazem parte do SN, como por exemplo, a medula das suprarrenais (MOORE; PERSAUD, 2008; SNELL, 2011).

O conhecimento das estruturas embriológicas facilita a compreensão e a organização das descrições anatômicas do encéfalo. A porção do SN que possui relevância para fins de descrição do presente estudo é aquela que se origina do tubo neural, mas especificamente, as estruturas que formam o encéfalo. O encéfalo se diferencia a partir da porção cranial do tubo neural que passa a ser denominado de arquencéfalo (MACHADO, 2003; MOORE; PERSAUD, 2008).

Inicialmente o arquencéfalo se diferenciará em três vesículas encefálicas primordiais, o prosencéfalo, mesencéfalo e rombencéfalo (MACHADO, 2003; SNELL, 2011). Na quinta semana de gestação, o prosencéfalo dividirá em telencéfalo e diencéfalo (a união dessas estruturas forma o que se denomina popularmente de cérebro), o mesencéfalo continua o seu desenvolvimento, e o rombencéfalo se dividirá em metencéfalo e o mielencéfalo (CROSSMAN; NEARY, 2011; MOORE; PERSAUD, 2008). Essas cinco vesículas encefálicas embrionárias correspondem às cinco maiores divisões dos encéfalos de mamíferos adultos (ANKEL-SIMONS, 2007).

O telencéfalo é composto por dois hemisférios que são marcados em sua superfície por depressões que são os sulcos (quando rasos) e fissuras (quando profundos), que delimitam áreas denominadas de giros ou circunvoluções cerebrais que possuem importantes áreas funcionais (CROSSMAN; NEARY, 2011; MACHADO, 2003; STANDRING, 2010). As áreas dos hemisférios cerebrais marcadas por vários sulcos e giros são denominadas de giroencéfalas, como por exemplo, o cérebro humano (MACHADO, 2003; STANDRING, 2010) as que possuem a superfície lisa são denominadas de lisencéfalas (ANKEL-SIMONS, 2007), como vê-se por exemplo, na maior parte do encéfalo de *Callithrix* (SAWADA et al., 2014).

O diencéfalo é composto por 4 pequenos divertículos que são as vesículas ópticas, que formarão as retinas, um dorsal que formará a glândula pineal e um ventral, que formará o infundíbulo (MOORE; PERSAUD, 2008). O diencéfalo já formado é anatomicamente dividido em 4 regiões: tálamo, hipotálamo, subtálamo e epitálamo (MACHADO, 2003; SNELL, 2011; STANDRING, 2010).

O mesencéfalo é uma porção que sofre poucas alterações morfológicas ao longo do seu desenvolvimento (MACHADO, 2003). Na maioria dos primatas, os hemisférios cerebrais cobrem grande parte dessa região, de forma que apenas os pedúnculos cerebrais são visíveis na região anterior (ANKEL-SIMONS, 2007).

O metencéfalo originará duas estruturas, uma anterior, a ponte, e outra posterior, o cerebelo. O mielencéfalo formará o bulbo ou medula oblonga que é uma estrutura ímpar e mediana. O mesencéfalo, a ponte e o bulbo formam o tronco encefálico (MACHADO, 2003; SNELL, 2011; STANDRING, 2010).

As cavidades das vesículas encefálicas embrionárias persistem no encéfalo e possibilitam a circulação do líquido cerebrospinal. Na luz das vesículas telencefálicas laterais formam-se de cada lado os ventrículos laterais. A cavidade do diencéfalo e a parte mediana do telencéfalo compõem o III ventrículo, que é uma estrutura mediana que se comunica com os ventrículos laterais por meio dos forames interventriculares. Na luz do mesencéfalo há um estreito canal denominado de aqueduto cerebral, este canal conecta o III ventrículo com o próximo espaço formado pela dilatação do rombencéfalo, que é o IV ventrículo (CROSSMA; NEARY, 2011; MOORE; PERSAUD, 2008; STANDRING, 2010).

Em função das características celulares, o córtex cerebral é composto por massa cinzenta (neuroglia, dendritos, corpos celulares dos neurônios e fibras predominantemente amielínicas). Internamente à esta camada está o centro medular branco do cérebro formado por massa branca (neuroglia, fibras predominantemente mielínicas e também amielínicas) (KIERNAN, 2003; MACHADO, 2003; SNELL, 2011).

Baseado em critérios filogenéticos e histológicos, o córtex pode ser dividido em três principais regiões, o arquicórtex, o paleocórtex e o neocórtex. O arquicórtex é a região mais simples e primitiva com 3 camadas de células, está presente nos peixes, nos ciclóstomos e nos mamíferos, localizando-se no hipocampo. O paleocórtex possui entre 3 a 5 camadas, aparece em anfíbios e compõe o úncus e a parte do giro para-hipocampal nos mamíferos. Juntos o arquicórtex e o paleocórtex formam o allocórtex, que é um tipo de córtex que em nenhuma fase de seu desenvolvimento apresenta 6 camadas celulares e que estão relacionados à olfação e ao comportamento emocional. O neocórtex (neopálio) surge em répteis (como um fino córtex dorsal e com baixa densidade de neurônios) e continua nos mamíferos (com maior complexidade e organização). Este contém 6 camadas diferenciadas, por esse motivo também é chamado de isocórtex. Essa porção filogeneticamente recente ocupa cerca de 90% da área cortical em humanos (KIERNAN, 2003; MACHADO, 2003; SQUIRE et al., 2008).

### **1.6.1 Evolução do Sistema Neural nos Primatas**

O desenvolvimento do encéfalo é reflexo da diversidade de nichos ocupados pelas diferentes espécies (BUTLER, 2009). Todos os *taxa* tiveram suas próprias especializações, formando um mosaico evolutivo de características ancestrais e derivadas (BARTON; HARVEY, 2000; BUTLER, 2009; SQUIRE et al., 2008). Dentro de cada radiação, algumas espécies tiveram um aumento de complexidade e do tamanho de seus encéfalos principalmente em relação ao telencéfalo (BUTLER, 2009; NORTHCUTT, 2002).

É importante destacar que o aparecimento das funções cognitivas e o aumento do encéfalo não podem ser organizados hierarquicamente e linearmente de invertebrados para vertebrados. Porém, o aumento relativo não linear do encéfalo pode ser observado na medida em que os primeiros mamíferos apareceram no registro fóssil (BUTLER, 2009; SHIMIZU, 2004).

Todos os vertebrados apresentam o mesmo desenho básico do encéfalo, no qual divisões se repetem (Figura 3) (KIERNAN, 2003; NORTHCUTT, 2002; SWANSON, 2000). O grau do desenvolvimento de cada estrutura, tanto em tamanho quanto em aumento do número de células e conexões neurais é o que torna as habilidades e comportamento animal tão diverso (NORTHCUTT, 2002; SHIMIZU, 2004; SQUIRE et al., 2008; STRIDTER, 2006; SWANSON, 2000).

Uma das características da evolução dos mamíferos é o desenvolvimento do neocórtex com múltiplas camadas, diferenciação de tipos celulares e alta densidade celular. Evidências indicam que o neocórtex é homólogo ao córtex dorsal dos répteis, que possuem menor quantidade de células, camadas e diferenciação celular (BUTLER, 2009; KAAS, 2006; SQUIRE et al., 2008; STRIDTER, 2006). Assim, o neocórtex dos diversos mamíferos é consideravelmente variável em tamanho e na organização das áreas corticais, o que permite as diferenças de comportamento e habilidades (SQUIRE et al., 2008).

A história evolutiva humana está diretamente associada com o desenvolvimento cerebral, ao considerar que a construção da sociedade é dependente da alta cognição humana. De fato, o encéfalo humano é mais sofisticado instrumento de cognição e, supostamente, o material mais complexo já conhecido (SHERWOOD, SUBIALU; ZAWIDZKI, 2008), razão provavelmente pela qual, incontáveis estudos são realizados

em termos multidisciplinares, mas ainda assim, muitas questões necessitam ser respondidas e várias dúvidas sobre as funções cerebrais ainda precisam de respostas (SPORNS, 2014).

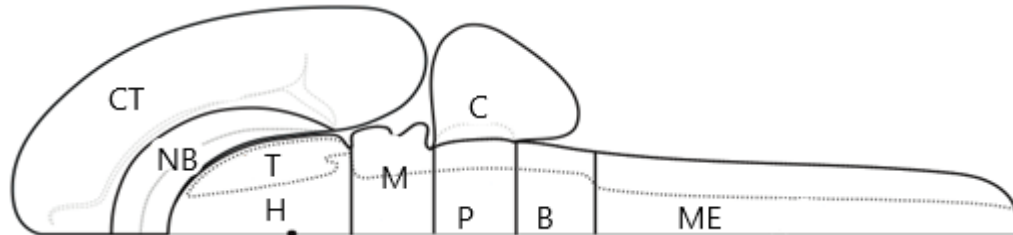


Figura 3 - Divisões básicas do encéfalo de vertebrado. CT: córtex cerebral, NB: núcleos da base, T: tálamo, H: hipotálamo, M: mesencéfalo, P: ponte, B: bulbo, C: cerebelo e ME: medula espinal. Fonte: Adaptado de Swanson (2000).

Um dos caminhos para compreender a fisiologia cerebral são as investigações de dados históricos-arqueológicos de humanos primitivos e a observação e o uso de modelos evolutivos atuais, como de outros primatas. Aí reside a tentativa de compreensão das bases anatômicas que tornam os humanos como a espécie altamente intelectualizada e que demonstra características únicas SHERWOOD, SUBIALU; ZAWIDZKI, 2008).

Entretanto, o uso de ancestrais fósseis para estudos do encéfalo é limitado, devido principalmente à não conservação dos tecidos moles. Nesse sentido, apenas as impressões ósseas do encéfalo permanecem, o que são dados insuficientes para um estudo da história anatômica.

No presente estudo, chimpanzés e bonobos são os modelos mais estudados para evolução humana, cognição social, habilidades manuais, flexibilidade de comportamento, uso de ferramentas, certamente, porque eles são os primatas não-humanos com maior cognição e próximos aos humanos em termos de filogenia, tamanho cerebral (ADDESSI; PAGLIERI; FOCAROLLI, 2011; BOESCH; BOESCH, 1990; SHERWOOD, SUBIALU; ZAWIDZKI, 2008) e também, de acordo com similaridades do DNA (WILDMAN et al., 2003), seguidos, em termos de proximidade filogenética, o gorila e orangotango, depois dos chimpanzés e bonobos, como os principais modelos para estudar tal estudo (ROBSON; WOOD, 2008).

Apesar do grande desenvolvimento cerebral dos primatas, estes não possuem os maiores encéfalos do que alguns cetáceos e elefantídeos quando se consideram os seus valores absolutos (ANKEL-SIMONS, 2007; KAAS, 2006). O tamanho do encéfalo aumenta com a expansão do tamanho do corpo, mas essa medida não é proporcional (NORTHCUTT, 2002; ROTH; DICKE, 2005; SERENO; TOOTELL, 2005; STRIDTER, 2006). Isso significa que com relação ao aumento do tamanho do corpo, o encéfalo se torna absolutamente maior, mas relativamente menor. Portanto para se fazer estudos comparativos sobre o tamanho de estruturas encefálicas é imprescindível utilizar-se de medidas relativas (PEREIRA-DE-PAULA et al., 2010; ROTH; DICKE, 2005; SERENO; TOOTELL, 2005; STRIDTER, 2006).

Os encéfalos dos primatas variam amplamente no tamanho e no padrão de fissuras e conseqüentemente na girencefalia (KAAS, 2008; SQUIRE et al., 2008). A maioria dos primatas possuem pelo menos três sulcos em comum, o calcarino, o lateral, temporal e central. Os demais sulcos são muito variáveis no córtex cerebral (SQUIRE et al., 2008).

Apesar dos grandes benefícios gerados com o aumento do encéfalo, o tecido que o compõe é energeticamente caro em relação às demais estruturas somáticas (ISLER; SCHAİK, 2009; ROTH; DICKE, 2005). Em chimpanzés e humanos, esse órgão consome em média de 13% e 20% do metabolismo total do corpo, respectivamente (AIELLO; WHEELER, 1995; ISLER; SCHAİK, 2006; SQUIRE et al., 2008). Dessa forma, a proporção energética requerida para a manutenção das funções metabólicas impõe várias restrições em sua derivação evolutiva (ISLER; SCHAİK, 2009; ROTH; DICKE, 2005).

Isler e Schaik (2009), sugerem duas maneiras para atender os custos do tamanho cerebral. A primeira, está relacionada com a mudança na dieta alimentar com a ingestão de alimentos de maior valor nutricional e relacionado a isso se observa o aumento de complexidade do forrageamento (NORTHCUTT, 2002; STRIDTER, 2006). A segunda maneira está relacionada com as mudanças na alocação energética para reprodução, digestão e locomoção. Na reprodução ocorreu redução na taxa anual de fertilidade que pode ser compensada de duas maneiras, pelo aumento da expectativa de vida e produção de prole mais vulnerável e dependente dos pais (ISLER e SCHAİK, 2009). Os

animais que melhoram a qualidade nutricional da dieta com inclusão de produtos de origem animal, sementes oleaginosas e raízes subterrâneas apresentam redução do tamanho e dos custos energéticos do trato gastrointestinal, em especial o intestino (AIELLO; WHEELER, 1995). Os músculos esqueléticos podem alocar energia para o cérebro durante o repouso e também na forma de locomoção. Os humanos dispõem de menor valor energético durante a locomoção do que chimpanzés de tamanho semelhante (ANKEL-SIMONS, 2007; ISLER; SCHAIK, 2006, 2009; PONTZER; STEUDEL-NUMBER, 2003; WRANGHAM, 2004).

O aumento do tamanho cerebral muda a sua organização interna, devido ao aumento da quantidade de neurônios e suas interconexões. Para solucionar problemas na conectividade interna, as áreas cerebrais se tornaram mais modulares e com áreas funcionais menores para reduzir as necessidades de grandes conexões (STRIDTER, 2006). Dessa forma, houve o aumento do número dessas áreas funcionais e aumento de especialização em cada hemisfério cerebral (NORTHCUTT, 2002; SQUIRE et al., 2008). Essas áreas, por sua vez são subdivididas e possuem neurônios funcionalmente relacionados de modo que as zonas individuais podem mediar várias funções distintas (KAAS, 2006).

Bush e Allman (2004), estudaram os tamanhos relativos dos córtices frontais de primatas não-humanos comparados com humanos e carnívoros, em relação ao tamanho total do córtex, e não encontraram diferenças significativas desta relação entre os primatas, inclusive humanos. Isto indica que o aspecto métrico e anatômico macroscópico do sistema neural não determina a associação entre o tamanho do córtex frontal com a cognição. No entanto, o ser humano tem maior desenvolvimento cognitivo em relação aos outros primatas, e tal fato deve ser justificado, entre outros aspectos, por fatores morfofisiológicos microscópicos que se referem à arquitetura cortical e não por análise macroscópica somente. Outra possibilidade para explicar tal fato refere-se ao aumento da massa branca do córtex pré-frontal em humanos em relação aos outros primatas, indicando um aumento da conectividade desta área (SHERWOOD, 2005). O tamanho da massa branca é proporcional ao número de neurônios que se encontram na massa cinzenta, pois essa é formada pelos prolongamentos desses neurônios (BORGES, 2015; MACHADO, 2003).

## 1.7 Citoarquitetura do Neocórtex

O tecido neural é composto por dois componentes principais, os neurônios que são responsáveis pela recepção, transmissão e processamento de estímulos e as células da neuroglia que sustentam, protegem e nutrem os neurônios (JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2013).

A citoarquitetura do córtex é uma boa ferramenta para compreender a organização e as propriedades funcionais das diversas áreas corticais (AVERSI-FERREIRA, 2014b; AMUNTS; SCHLEICHER; ZILLES, 2007). A organização microscópica do córtex cerebral é uma intrincada combinação de neurônios, que são classificados de acordo com a sua forma, tamanho, direção do axônio, fibras neurais, células da neuroglia e vasos sanguíneos (Figura 4) (AMUNTS; SCHLEICHER; ZILLES, 2007; AVERSI-FERREIRA, 2014b; STANDRING, 2010).

As células granulares ou estelares (Figura 4) são relativamente pequenas, com 4 a 10  $\mu\text{m}$  de diâmetro em humanos. Possuem dendritos que se ramificam próximo ao corpo celular e axônios, que normalmente, estabelecem contato com as camadas mais próximas. São neurônios predominantemente associativos e os que mais aumentaram em quantidade durante a evolução do encéfalo. São células que recebem as fibras aferentes que chegam ao córtex (AVERSI-FERREIRA, 2014a; MACHADO, 2003; STANDRING, 2010).

As células piramidais recebem esse nome devido à forma do seu corpo celular, o ápice sempre se volta para a superfície do córtex e dele emerge um proeminente dendrito apical (Figura 4). Os dendritos basais são mais curtos do que os apicais e se distribuem próximo ao corpo celular. Possuem um axônio que se origina na base do corpo celular ou em algum dendrito que se dirige para fora do córtex em sentido descendente. Esses axônios formam a maior parte do trato corticoespinal. Esses neurônios têm altura entre 10 a 50  $\mu\text{m}$  em humanos e podem ser classificadas como pequenas, médias, grandes ou gigantes. As maiores são denominadas de células de Betz, cuja a altura do corpo celular varia entre 80 a 150  $\mu\text{m}$  e estão presentes, predominantemente nas áreas do lobo frontal relacionadas com a atividade motora (AVERSI-FERREIRA, 2014b; KIERNAN, 2003; MACHADO, 2003; STANDRING, 2010).



As células fusiformes (Figura 4) são pequenas, com forma alongada ou de charuto com seu maior eixo em ângulo reto com a superfície do córtex. Além disso, possuem um longo dendrito apical que pode chegar à superfície cortical e um axônio que se origina da parte inferior do corpo celular que se direciona até a massa branca. São consideradas células piramidais modificadas. São células efetadoras, portanto, com axônios centrífugos (AVERSI-FERREIRA, 2014b; MACHADO, 2003; STANDRING, 2010).

São encontradas ainda no córtex as células de Martinotti, que são neurônios multipolares com dendritos curtos e que se ramificam nas proximidades do corpo celular e um axônio que segue em direção ascendente que se ramifica nas camadas mais superficiais. Por último, observam-se as células horizontais ou células de Cajal-Retzius (Figura 4), que são pequenas, fusiformes com dendritos e axônios de direção horizontal e que se limitam à camada I (AVERSI-FERREIRA, 2014b; MACHADO, 2003; STANDRING, 2010).

A distribuição dos diversos tipos celulares combinadas com padrões horizontais de fibras e axônios no córtex geram camadas horizontais que são denominadas de camadas de Brodmann (MARÍN-PADILLA, 1992). As camadas são numeradas de I a VI (Figura 5) conforme a espessura e o tipo predominante de células. Assim a camada I (camada molecular) é constituída principalmente de terminações nervosas e poucas células horizontais. A camada II (camada granular externa) é composta principalmente por células granulares densamente dispostas, além disso é demarcada com uma condensação superficial de pequenas células piriformes. A camada III (camada piramidal externa) possui predominância de células piramidais, que são organizadas de forma que as menores estão próximas à camada II e as maiores são mais profundas. Nessa camada, também há um estrato de fibras tangenciais. A camada IV (camada granular interna) é considerada a estação receptora do córtex, caracterizada pela presença de células granulares, sendo que a quantidade celular e a espessura da camada são variáveis entre as áreas corticais. Possui também a estria de Baillarger externa, que consiste em uma faixa de fibras laterais. A camada V (piramidal interna) há predominância de grandes células piramidais (células de Betz) com poucos neurônios granulares espalhados e contém parte da estria de Baillarger interna. Finalmente, a última camada é a VI (camada fusiforme ou multiforme) formada principalmente pelas células

de Martinotti e pelas células fusiformes (AVERSI-FERREIRA, 2014b; BRODMANN, 1909; CARPENTER, 1978; MACHADO, 2003; STANDRING et al., 2010).

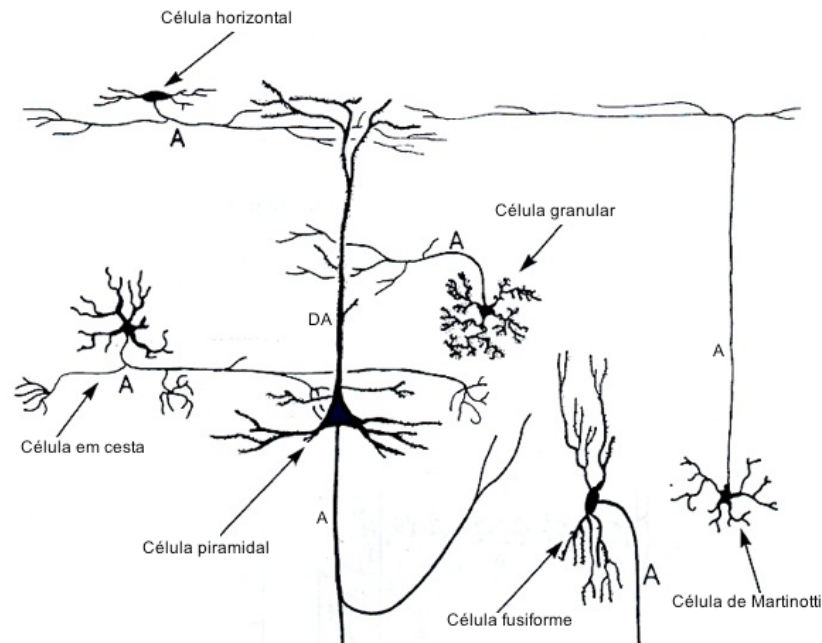


Figura 4 - Tipos de neurônios encontrados no córtex. A: axônio, DA: dendrito apical. Fonte: Adaptado de Kiernan (2003).

Essas seis camadas estão presentes em todo isocórtex, mas variam de acordo com a distribuição celular e a espessura cortical nele presentes. Dessa forma, pode-se classificar o isocórtex em cinco tipos principais (Figura 5) conforme o tamanho, tipo e a quantidade das células (STANDRING, 2010).

Em termos do tipo granular-piramidal (frontal) as seis camadas são bem diferenciadas, com grandes células piramidais nas camadas III e V e muitas células granulares na camada IV. Esse tipo é encontrado no lobo frontal e está associado às áreas motoras primária e suplementar (AVERSI-FERREIRA, 2014b; STANDRING, 2010).

Em termos do tipo granular-parietal (parietal) as células piramidais são de pequeno e médio tamanho e há presença de células granulares em todas as camadas, sendo as camadas II e IV mais proeminentes. Essas células são encontradas no lobo parietal inferior e giro temporal superior (AVERSI-FERREIRA, 2014b; STANDRING, 2010).

O tipo polar possui finas camadas corticais, com muitas células granulares e poucas células piramidais, como por exemplo os polos pré-frontal e occipital (AVERSI-FERREIRA, 2014b; STANDRING, 2010).

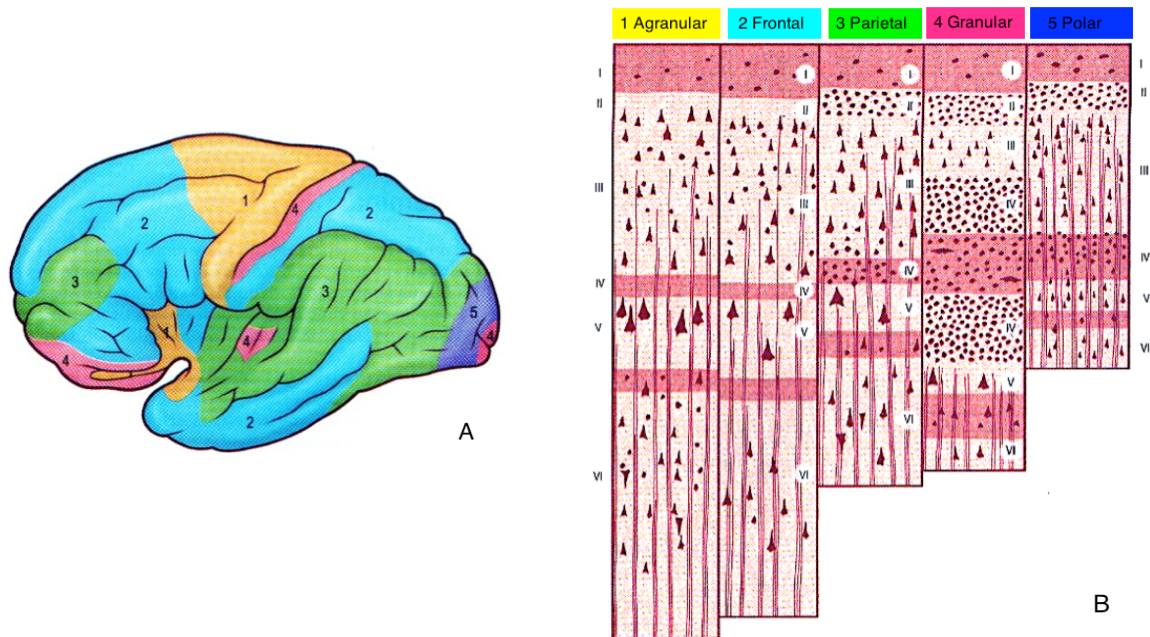


Figura 5 - A: Distribuição dos cinco principais tipos de córtex e B: os principais tipos celulares encontrados nas camadas corticais. Fonte: Adaptado de Standring (2010).

No tipo agranular-piramidal (agranular) há predominância de células piramidais, células de Betz e poucas células granulares em todas as camadas, o que resulta em camadas III e V muito espessas. Ela está localizada no giro pré-central, a área 4 de Brodman, que corresponde à área motora primária (AVERSI-FERREIRA, 2014b; STANDRING, 2010).

Por último, o tipo granular há predominância de células granulares em relação às piramidais em todas as camadas, com maior espessamento nas camadas II e IV e pouco desenvolvimento das camadas III e V com exclusão quase completa de neurônios piramidais. Ela está presente no giro pós-central (áreas 1, 2 e 3 de Brodman), que corresponde à área sensitiva primária ou somestésica (AVERSI-FERREIRA, 2014b; STANDRING, 2010).

Os três primeiros tipos possuem como característica básica a clara diferenciação entre as camadas, sendo do tipo isocórtex homotípico. As duas últimas são altamente especializadas para executarem funções específicas e como não há uma clara diferenciação entre as camadas, são denominadas de heterotípicas (CARPENTER, 1978; MACHADO, 2003 STANDRING et al., 2010).

Há outros subtipos de organização cortical que possuem propriedades anatômicas, fisiológicas e funcionais próprias. Essas especificidades levaram a organização de vários mapas corticais sendo que atualmente o mais utilizado foi elaborado por Brodmann, no qual o córtex foi dividido em mais de 50 áreas que são designadas por números como pode ser observado na Figura 6 (BRODMANN, 1909; CARPENTER, 1978; MACHADO, 2003).

De maneira geral, as áreas corticais apresentam especializações funcionais que podem ser classificadas em dois grandes grupos que são as áreas de projeção nas quais recebem ou dão origem a fibras relacionadas diretamente à motricidade e à sensibilidade, como por exemplo, as áreas somestésicas e motoras. O outro grupo se refere as áreas de associação que estão relacionadas a funções psíquicas complexas (MACHADO, 2003).

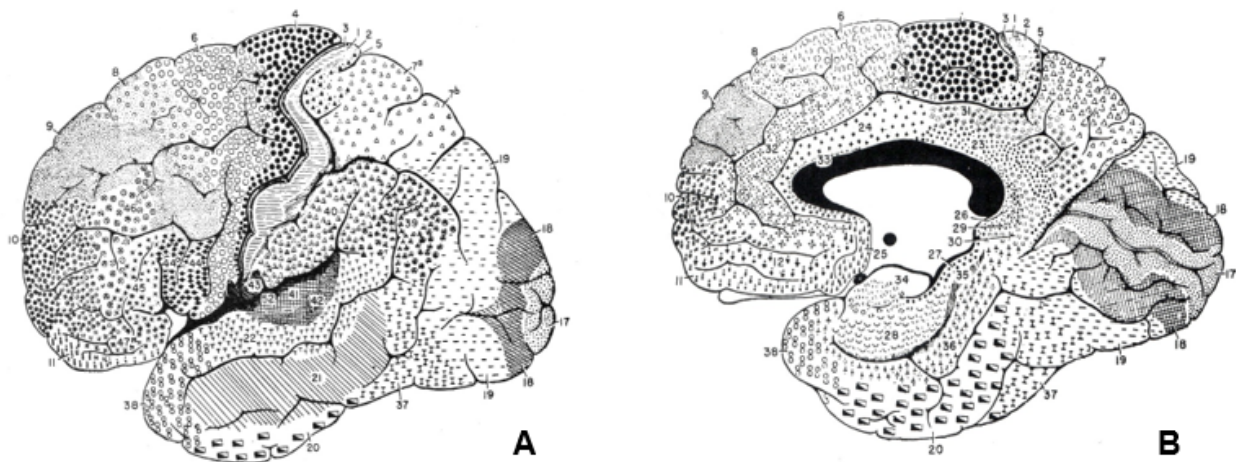


Figura 6 - Áreas citoarquitetônicas do córtex. Fonte: Adaptado de Brodmann (1909). A: Vista súpero lateral. B: Vista medial.

Luria (1976) observou que os processos mentais humanos estão relacionados ao trabalho em conjunto das várias áreas corticais que contribuem na organização do

sistema funcional. Assim, esse autor propôs uma divisão funcional do córtex em três unidades, que são as áreas primárias, relacionadas à somestesia e motricidade, consideradas como áreas de projeção. As áreas secundárias, também chamadas de unimodais, são regiões onde informações são processadas ou programas são preparados, portanto são áreas de projeção-associação, que estão relacionadas indiretamente com uma determinada modalidade sensorial ou com a motricidade. Por fim, as áreas terciárias (supramodais) que são de associação e estão envolvidas nos processos de ordem superior como por exemplo a memória e pensamento abstrato (LURIA, 1976; MACHADO, 2003).

### **1.7.1 Técnica de Golgi-Cox para o estudo do SN**

A técnica de Golgi-Cox é utilizada há mais de 100 anos e é ainda um dos poucos métodos que se obtém sucesso quando aplicado em tecidos fixados logo após o óbito e também naqueles que se encontram fixados em formalina por muitos anos (ROSOKLIJA et al., 2003).

É um método clássico para estudar a organização citoarquitetônica é o de Golgi-Cox, que foi introduzido em 1873 por Camillo Golgi, e que corresponde a um termo genérico para um grupo de métodos que utilizam impregnações de dicromato nas preparações histológicas de tecido neural. Dentre as variantes da técnica de Golgi, o Golgi-Cox, é caracterizado por excluir o nitrato de prata do procedimento original e adicionar o cloreto de mercúrio. Por ser uma técnica para marcação de neurônios, não radioativa, o Golgi-Cox apresenta mais versatilidade para a preparação histológica, pois evidencia em coloração marrom escuro o corpo celular e seus prolongamentos (PASTERNAK; WOOLSEY, 1975).

O uso da técnica de Golgi-Cox permite a realização de inferências quantitativas e qualitativas. As marcações se dão aparentemente ao acaso nas subpopulações de neurônios e estima-se que a porcentagem corada sejam menor do que 5% (PASTERNAK; WOOLSEY, 1975; SPACEK, 1989). Apesar da baixa marcação, essa técnica permite a contagem dos neurônios, verificação do tamanho do corpo celular e

seus prolongamentos e relações com as camadas corticais (PASTERNAK; WOOLSEY, 1975).

A baixa marcação mostra os neurônios afastados uns dos outros e quando são contrastados com o fundo claro possibilita a visualização de células individuais com grande riqueza de detalhes da forma do corpo celular, dimensões da árvore dendrítica, desenvolvimento de sinapses e a nítida separação entre as camadas corticais (ANGULO et al., 1996; PEREZ-COSTAS; MELENDEZ-FERRO; ROBERTS, 2007; ROSOKLIJA et al., 2003; ZHANG; WENG; HUTSLER, 2003).

Conforme exposto acima, o conhecimento da arquitetura cortical permite perceber as relações e conexões corticais e consiste em um dos mecanismos para compreender as funcionalidades do córtex e o comportamento derivado (AVERSI-FERREIRA, 2014b).

Grande parte dos trabalhos sobre citoarquitetura do córtex advém de estudos em primatas do Velho Mundo e humanos e muito pouco se sabe dessa organização nos primatas neotropicais (BURMAN et al., 2006; CASPERS et al., 2006; DUM; GEYER et al., 1996; STRICK, 2002). Isso se aplica ao macaco-prego, que possuem um comportamento tão complexo como uso de ferramentas, executado com um aparato anatômico bastante limitado dos membros superiores (AVERSI-FERREIRA et al., 2010; 2011b; 2014a). Nesse sentido, se insere a justificativa para a realização do presente estudo. Muito provavelmente o conhecimento citoarquitetônico dos principais lobos do telencéfalo de *Sapajus* contribuirão para a compreensão das funcionalidades do córtex e seu comportamento.

### **1.7.2 Córtex Frontal**

O lobo frontal é delimitado posteriormente pelo sulco central e pelo sulco lateral, inferiormente. (MACHADO, 2003; STANDRING, 2010). É composto por duas grandes áreas, que diferem na organização citoarquitetônica e na função, que são o córtex agranular, relacionado ao controle motor e a área pré-frontal que está relacionado às funções cognitivas (MENDONZA; MERCHANT, 2014; STANDRING, 2010). Esse lobo possui áreas primárias, secundárias e terciárias (LURIA, 1976).

Em humanos, as áreas de projeção correspondem a área motora primária (área 4 de Brodman), localizada no giro pré-central. Nessa região residem os neurônios que executam comandos motores e possui organização somatotópica (homúnculo motor). Em termos de organização citoarquitônica é classificada como isocórtex heterotípico agranular caracterizado por baixa densidade celular, fraca laminação, com camada II pouco desenvolvidas, camada IV ausente (ou muito pouco desenvolvida) e a camada V que possui grande densidade de células piramidais grandes e de Betz (GEYER, 2000; LURIA, 1976; MACHADO, 2003, MENDONZA; MERCHANT, 2014; STANDRING, 2010; TEITTI et al., 2008).

O córtex motor primário recebe importantes fibras de associação do lobo frontal, oriundas do córtex pré-motor, área motora suplementar, ínsula, tálamo e cerebelo. É provável que essas vias modulem a atividade cortical motora em relação à preparação e a orientação temporal dos movimentos. Também se conecta com áreas somestésicas (3a e 3b) no giro pós-central e que estão relacionadas com processamento tátil (MENDONZA; MERCHANT, 2014; STANDRING, 2010).

O córtex motor primário envia projeções para os núcleos subtalâmicos, estriados e do tronco encefálico, que originam as vias para a medula espinal, que darão origem à maior parte das fibras dos tratos corticospinal e corticobulbar, que são responsáveis pelo controle voluntário da motricidade (MACHADO, 2003, STANDRING, 2010).

Geyer e colaboradores (1996) sugerem que a área motora primária em humanos, também denominada de área F1 por Geyer et al. (2000), é subdividida com base em critérios anatômicos (citoarquitetura), neuroquímicos e funcionais em áreas 4a (4 anterior) e 4p (4 posterior). Cada subárea possui conexões com as áreas somatosensoriais e apresentam dupla representação do polegar, índice e terceiro dedo, para discriminações táteis, que é mais ativada na área 4p, que é mais densamente cheia de células piramidais (grandes e delgadas) na camada III, do que a condição controle de auto gerar movimentos verificado na subárea 4a. Esse aumento da representação das áreas corticais relacionadas à mão e aos movimentos individuais dos dedos parece ter surgido nos antropóides (MENDONZA; MERCHANT, 2014).

Watanabe-Sawaguchi, Kubota e Arikuni (1991) descreveram a organização cortical da área 4 em *Papio hamadryas*, baseando-se nas diferenças citoarquitônicas,

distinguindo em áreas 4a, 4b, 4c. A área 4a, na qual há presença de células piramidais gigantes na camada V, que estão dispostas em duas ou três fileiras e há ausência da camada IV. Além disso ela é caracterizado por ser um dos córtices mais espessos dentre os agranulares. A camada I é fina, a camada III é espessa e contém neurônios piramidais pequenos. As camadas V e VI são difíceis de delimitar, não obstante, há maior densidade celular na camada V. A área 4b possui a camada III mais fina, as células piramidais gigantes se encontram isoladas, são menores e em menor quantidade do que a camada 4a. A área 4c as células piramidais são menores e estão mais próximas uma das outras do que aquelas encontradas na área 4a e 4b, a camada III é densamente ocupada por pequenas células e é possível observar um pequeno desenvolvimento da camada IV.

As áreas secundárias estão relacionadas com o planejamento e na execução dos movimentos voluntários. São formadas principalmente pela área pré-motora e área motora suplementar, que se localizam anteriormente ao córtex motor primário no lobo frontal (MACHADO, 2003, STANDRING, 2010).

A área pré-motora (área 6 de Brodmann) está na face lateral do hemisfério, se estende na superfície medial, onde se torna contígua com a área 24 no giro do cíngulo, anterior e inferior ao lóbulo paracentral (MACHADO, 2003, STANDRING, 2010). De forma geral, em termos histológicos as áreas 4 e 6 de Brodmann possuem baixo desenvolvimento da camada IV (granular interna) e se diferenciam pela grande presença de células de Betz na camada V na área 4 e pela baixa densidade desses mesmos neurônios na área 6 (BRODMAN, 1909; MENDONZA; MERCHANT, 2014).

Em humanos, a área pré-motora é dividida em área pré-motora ventral (PMv) e dorsal (PMd), que diferem em termos funcionais e em suas conexões. A nomenclatura das sub-áreas pré-motoras variam bastante conforme a referência teórica seguida pelos autores. Esse trabalho seguirá preferencialmente a nomenclatura proposta por Brodmann (1909), que é clássica e ainda bem aceita pela comunidade acadêmica, associada a que foi compilada por Geyer e colaboradores (2000) que sistematizaram as principais subáreas encontradas no lobo frontal<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Nas referências que usarem outras nomenclaturas para subáreas da região pré-frontal serão acrescidos a designação compilada por Geyer et al. (2000) a fim de facilitar a leitura.



A PMv está relacionada à execução de movimentos orientados em relação a um estímulo externo específico, enquanto PMd está relacionada com o ajuste da intenção motora, o que contribui na preparação e seletividade de direção (STANDRING, 2010).

A área PMv é subdividida em áreas ventro-caudal (PMvc) e ventro-rostral (PMvr), definidas por Geyer e colaboradores (2000) como F4 e F5, respectivamente. A área F4 é pouco laminada, há um aumento do tamanho das células piramidais da parte superficial para profunda na camada III e há baixa densidade de neurônios piramidais grandes.

A área F5 é claramente laminada, com proeminente camada V e aumento da densidade celular quando comparado com F4. A área F5 possui um circuito de neurônios capazes de codificar as propriedades geométricas dos objetos e direcionar adequadamente os movimentos manuais ao objeto. As áreas F4 e F5 armazenam programas de atividade motora conhecidos em decorrência de experiência prévia, além de controles posturais grosseiros, organizados somatotopicamente, mas que necessitam de limiares maiores do que a área motora primária para gerar comandos.

A área PMd é subdividida nas áreas, uma caudal e outra rostral, PMdc (F2) e PMdr (F7), respectivamente (GEYER et al., 2000). Em termos histológicos, F2 é pouco laminada, há poucas células piramidais gigantes e estreita área de células piramidais médias nas camadas III e V. Essa camada está relacionada com o planejamento motor e controle de movimentos de braços e pernas. A área F7 é claramente laminada, a camada V bem desenvolvida. Essa área está relacionada com seleção de movimentos condicionado, para localização visual de um estímulo no espaço para origem de novos movimentos e com movimento rápido dos olhos durante o movimento da cabeça e do corpo (GEYER et al., 2000).

As principais conexões da área pré-motora são com córtex motor primário, tálamo, corpo estriado, núcleos pontinos, colículo superior, formação reticular, parietal superior e inferior e contribuem na formação do trato corticospinal. (DUM; STRICK, 2002; TEITTI et al., 2008; STANDRING, 2010).

A área pré-motora foi descrita em *Papio hamadryas* (babuíno-sagrado) possui 5 subdivisões, 6a $\alpha$  (F2), 6a $\beta$  (F6), 6a $\gamma$ , 6b $\alpha$  (F5) e 6b $\beta$ (F5) A área 6a $\alpha$  (F2) possui grande densidade de células e aumento na densidade de neurônios piramidais grandes na camada V. A camada IV é pouco desenvolvida e há delimitação perceptível entre as

camadas V e VI. A área 6a $\beta$  possui a camada IV modestamente desenvolvida com presença de células granulares e piramidais. A camada V possui células piramidais grandes (menores que 40 $\mu$ m) distribuídas esporadicamente. E por fim, temos a área 6a $\gamma$ , que apresenta células menores do que as demais áreas, camadada III com células piramidais pequenas uniformemente distribuídas, a camada IV é fina e descontínua com células granulares misturadas com células piramidais de médio tamanho das camadas III e V. A camada V possui neurônios um pouco maiores que os da camada III e VI e apresenta maior densidade celular que a camada VI. Essa camada não está presente em macacos rhesus (WATANABE-SAWAGUCHI; KUBOTA; ARIKUNI, 1991). As subdivisões 6b $\alpha$  (F5), possuem camadas I mais larga e camada III mais fina dos que as respectivas camadas na área 4c, a camada IV é fina contém numerosas células granulares e grandes piramidais e é menos densa que a camada V. A área 6b $\beta$  possui córtex fino, a camada III é mais fina do que a 6b $\alpha$ , a camada IV é mais densa e espessa e a camada V contém grandes células em sua parte superior e a camada VI possui menos células do que a camada V (WATANABE-SAWAGUCHI; KUBOTA; ARIKUNI, 1991).

Para macacos rhesus, Morecraft e colaboradores (2015) descreveram as áreas cerebrais pré-motoras ventrais, no qual, diferenciaram a a área pré-motora ventral em 6Va (F4) e 6Vb (F5). A área 6Va possui as camadas III e V mais proeminentes e desenvolvidas, com raras céls de Betz na camada V. Em 6Vb, há células piramidais pequenas e médias nas camadas III e V e camada IV muito pouco desenvolvida. A área pré-motora se assemelha às áreas ventrais e são subdivididas em em 6DC (F2) e 6DR (F7).

Em saguis, o córtex pré-motor se estende em uma larga faixa na superfície dorsolateral do frontal. É caracterizado por ter a camada IV ausente ou pouco delimitada e a camada V apresenta grandes células piramidais, bastante semelhante ao córtex motor primário. O córtex pré-motor é subdividido em 3 regiões, que são: 6m (F6), 6d (F2 e F7), e 6v (F4 e F5). A área 6d sobressai-se pela sua mielinização densa e homogênea, que obscurece as bandas de grande parte Baillarger. O principal critério para diferenciar a área 4 da 6 é a redução na densidade de neurônios na camada V e aumento do tamanho das células dessa mesma camada na área 4 (BURMAN, 2006).

Em primatas, o córtex motor suplementar (SMA) estende-se da parte mais súpero-lateral da área 6 e segue até a superfície medial do giro frontal superior (MACHADO, 2003, STANDRING, 2010). Ele recebe aferências do lobo parietal, da área motora primária, da área pré-motora dorsal, do tálamo, do globo pálido e do córtex pré-frontal. Sua principal via eferente é para o córtex motor e também enviam informações para o corpo estriado, núcleos subtalâmicos, núcleos pontinos, para a formação reticular do tronco encefálico e para o núcleo olivar inferior (STANDRING, 2010).

Este córtex possui uma completa representação motora do corpo e é separada em duas áreas que se distinguem em termos de citoarquitetura e função, que são os córtices motor suplementar (área F3) e a área pré-motora suplementar (pré-SMA ou área F6) (GEYER et al., 2000; STANDRING, 2010).

A área F3 se localiza rostral e medialmente à área F1 (área motora primária) e possui aproximadamente de 8 a 10 mm de extensão rostro-caudal. Anteriormente à F3 está a área F6, que se estende cerca de 5 a 6 mm até o córtex pré-frontal granular. Não há delimitações macroscópicas entre F1, F3 e F6, mas há modificações na organização citoarquitetônica microscópica (GEYER et al., 2000; STANDRING, 2010).

Em relação às características histológicas, a área F3 não é claramente laminada, há um aumento na densidade celular na porção final camada III e superior da camada V, células piramidais são muito escassas e visualizadas apenas na região de fronteira com F1. A área F6 é claramente laminada, com a camada V bem delimitada em relação às camadas III e VI. A camada IV torna-se mais evidente na borda rostral de F6, no ponto de encontro com a área pré-frontal (GEYER et al., 2000).

De forma geral, a área motora suplementar está relacionanda com o controle dos movimentos na execução de tarefas complexas que requerem a organização temporal dos movimentos sequenciais e na recuperação da memória motora (STANDRING, 2010).

A área F6 possui neurônios que respondem ao estímulo visual, enquanto F3 responde principalmente os estímulos somatosensoriais. A área F3 está envolvida com o planejamento e execução de movimentos voluntários, enquanto a F6 parece estar mais envolvida no planejamento de movimentos quando o sujeito precisa realizar uma tarefa motora incorporando uma exigência imposta por mudanças nas condições ambientais,

portanto ela é capaz de mudar ou atualizar os planos para o desempenho futuro de um comportamento motor (GEYER et al., 2000; TANJI, 1996).

Anteriormente à área pré-motora e ocupando o polo frontal está o córtex pré-frontal, que é classificado como córtex granular e é uma área de associação terciária do lobo frontal (MACHADO, 2003). Essa região sofreu grande expansão e desenvolvimento nos primatas e representa a parte mais recente da evolução do neocórtex (BLUDAU, 2014; LURIA, 1976; FUSTER, 2002). Devido à importância das funções cerebrais de ordem superior que são evolutivamente especializadas como a linguagem, a memória, tomadas de decisão complexas e à flexibilidade cognitiva, há grande interesse por parte dos pesquisadores em compreender a organização córtex pré-frontal (FUSTER, 2002; SMAERS, et al., 2017).

Em humanos, os neurônios da região pré-frontal são caracterizados por altas e complexas ramificações dendrítica e espinhas sinápticas quando comparado a outros primatas (SMAERS, 2017), que se distribuem pelas áreas 9, 10, 11, 44, 45 e 46 de Brodmann, que se diferenciam bastante das demais áreas frontais tanto nos aspectos funcionais quanto na organização citoarquitetônica. Essas áreas estão inseridas em grandes regiões denominadas de lateral, medial e polo frontal (FUSTER, 2001; 2002; STANDRING, 2010). Essas três regiões estão conectadas entre si e com os núcleos anterior e dorsal do tálamo (FUSTER, 2002)

A região lateral é subdividida nas áreas dorsolateral e ventrolateral, que recebem suas principais fibras aferentes do tálamo. A região dorsolateral inclui as áreas 9 e parte superior 46 de Brodmann e está conectada ao lobo temporal, parietal, polo frontal e córtex pré-frontal medial e projeta-se para a área motora suplementar, pré-motor dorsal e para o campo ocular dorsal (STANDRING, 2010). Funcionalmente, essa região compreende um complexo sistema de alto nível de monitoramento e manipulação das representações cognitivas na memória de trabalho (PETRIDES; PANDYA, 1999). Em humanos, a área 9 ocupa o giro frontal superior e parte do giro frontal médio. É espessa ( $2,45 \pm 0,28$  mm) e caracterizada por baixa densidade de neurônios ( $45,80 \pm 4,45$  neurônios/ $0,001$  mm<sup>3</sup>) quando comparada a outras áreas. A camada III é bem desenvolvida e subdividida em IIIa (possui pequenas células piramidais), IIIb (possui baixa densidade de células grandes) e IIIc (possuem grandes células piramidais). A camada IV possui predominância

de células granulares e é pouco desenvolvida. A camada V é subdividida em camadas Va (contém muitas células piramidais e Vb (poucas células piramidais). A camada VI, por sua vez é composta por células de diferentes formas e orientações e também é subdividida em VIa, maior densidade de neurônios do que a VIb que possui maior quantidade de glia (BRODMANN, 1909; PETRIDES; PANDYA, 1999; RAJKOWSKA; GOLDMAN-RAKIC, 1995). A área 46 ocupa o giro frontal médio é espessa ( $2.47 \pm 0.29$  mm) e possui um leve aumento na densidade de neurônios ( $55,38 \pm 7,26$  neurônios/ $0,001$  mm<sup>3</sup>). Há melhor distinção das camadas corticais nessa área, pois os corpos celulares dos neurônios se distribuem mais uniformemente. A camada IV é mais espessa, as camadas III, V e VI são subdivididas (FUSTER, 2015; PETRIDES; PANDYA, 1999; RAJKOWSKA; RAJKOWSKA; GOLDMAN-RAKIC, 1995).

A região ventro-lateral é formada pela parte inferior da área 46 e pela área 45 (STANDRING, 2010). A área 45 se localiza no giro frontal inferior e juntamente com a área 44 formam a área de Broca, que está relacionada com a programação da atividade motora relacionada com a expressão da linguagem (BRODMANN, 1909; STANDRING, 2010; MACHADO, 2003). A área 44 apresenta um delgado córtex, grandes células piramidais na parte inferior da camada III e na camada V e escassa camada IV. A área 45 apresenta claro desenvolvimento da camada IV (AMUNTS, et al., 1999; AMUNTS; ZILLES, 2012).

A região medial do córtex pré-frontal está conectada ao tálamo, hipotálamo, ao córtex orbitofrontal e com as áreas motoras mediais do córtex pré-frontal dorsolateral. Ela recebe fibras do córtex anterior do giro temporal superior (FUSTER, 2001, 2002; STANDRING, 2010). Essa área está relacionada com a motilidade geral, emoção (FUSTER, 2001) e participam na regulação dos processos de ativação que estão na base da atenção voluntária (LURIA, 1976). Lesões na parte medial levam à perda de espontaneidade e dificuldade na iniciação de movimentos e fala, desinteresse no meio ambiente e incapacidade de concentrar sua atenção em tarefas comportamentais ou cognitivas (FUSTER, 2001).

O polo frontal compreende a área 10 está conectada ao tálamo, córtex do polo temporal, orbitofrontal anterior, córtex pré-frontal dorsolateral, pré-frontal medial, pré-frontal ventrolateral, áreas motoras mediais (STANDRING, 2010). Brodmann (1909)

definiu a área 10, como uma região localizada no polo frontal, que inclui o sulco frontomarginal, parte rostral do giro frontal superior e pequena parte do giro médio, já Öngür, Ferry e Price (2003) além das considerações de Brodmann dividiram o polo frontal nas áreas 10p (região polar), 10m e 10r (que ocupam a parte inferior da superfície medial). Essas áreas possuem um padrão celular similar, mas variam quanto ao grau de granulação e desenvolvimento das camadas. A área 10m possui as camadas II e IV finas e uma proeminente camada V. A área 10r possui maior espessura na camada IV, maior proeminência na camada II e maior número e mais largas células piramidais na camada III. Já área 10p é um córtex altamente granular, no qual a camada III é mais desenvolvida do que a camada V (ÖNGÜR; FERRY; PRICE, 2003).

Bludau e colaboradores (2014), descreveram duas novas áreas do polo frontal em que foram denominadas de Fp1 e Fp2 e descreveram diferenças no padrão funcional e citoarquitetônico dessas regiões. A área Fp1 se localiza na parte rostral dos giros frontal superior e médio na face lateral e está envolvida na cognição, na memória funcional e na percepção, enquanto a área Fp2, localiza-se na parte rostral do giro frontal superior da face medial e faz parte de redes cerebrais subjacentes ao processamento afetivo e cognição social. Em termos citoarquitetônicos, Fp1 mostra alta densidade de células na camada II e nas partes inferiores da camada III e larga camada IV. Em Fp2, a parte superior da camada V possui células piramidais de médio tamanho.

De forma geral, a característica citoarquitetônica marcante do córtex do polo frontal é o grande desenvolvimento e alta densidade celular da camada IV e a prevalência de neurônios granulares em todas as camadas (BLUDAU et al., 2014).

### **1.7.3 Córtex Parietal**

Em humanos, o lobo parietal está localizado posteriormente ao sulco central, superiormente ao sulco lateral e anteriormente ao sulco parieto-occipital (CROSSMAN; NEARY, 2011; STANDRING et al., 2010).

O lobo parietal apresenta áreas corticais primárias, secundárias e terciárias. É considerado como parte da segunda unidade funcional do cérebro, responsável por

receber, analisar e armazenar informações, estando na base de todo o tipo de atividade cognitiva humana, como aprendizado, atenção, memória (LURIA, 1976).

O córtex parietal é subdividido em várias áreas citoarquiteticamente definidas e que desempenham um importante papel nas funções cognitivas superiores (CASPER et al., 2006). Os córtices somatossensorial primário e secundário de humanos correspondem às áreas 1, 2, 3 e 5 de Brodmann se localizam posteriormente ao sulco central. As áreas 1, 2 e 3 são somestésicas primárias, portanto receptivas para o tato, temperatura, pressão, dor e propriocepção consciente da metade contralateral do corpo. A área 5 é somestésica secundária, recebe aferências das áreas somestésicas primárias e repassa as informações a outras áreas do córtex, em especial, as supramodais (BRODMANN, 1909; MACHADO, 2003; TEIXEIRA et al., 2014).

O córtex parietal de humanos é dividido em duas regiões pelo sulco intra-parietal que são os córtices parietal superior e inferior. O primeiro, é uma área somestésica secundária que corresponde à área 7 de Brodmann. O córtex parietal inferior integra várias modalidades (somatossensorial, visual e auditiva) e desempenha um papel importante nas mais elevadas funções cognitivas (CASPER et al., 2006). Essa região é subdividida em sete áreas sendo cinco no giro supramarginal (PFop, PFt, PFm, PFcm, PF) e duas no giro angular (PGa e PGp), estando esses giros localizados, aproximadamente e, de forma respectiva, nas áreas 40 e 39 de Brodmann (CASPER et al., 2006; TEIXEIRA et al., 2014). Segundo Luria (1976), as áreas 39 e 40, situadas entre as regiões occipital, temporal e pós-central, onde as áreas das sensações visual, auditiva, vestibular, cutânea e proprioceptiva se superpõem, são terciárias do ponto de vista funcional. Apesar de possuírem as seis camadas bem definidas, consistem em células das camadas corticais superiores, com axônios curtos e funções predominantemente associativas.

Quanto à arquitetura cortical da região parietal inferior, Caspers et al. (2006) encontraram que na área PFop, a camada II possui densidade celular relativamente baixa e, as células piramidais da camada III são maiores que as da camada V. A área PFt, apresenta maior densidade na camada II do que PFop e, as células piramidais da camada III são bastante proeminentes. A área PFm possui a camada IV mais claramente separada das camadas III e V, A área, PFcm, possui densidade celular menor que PF e

PFm e, camada II claramente separada da camada III, a qual apresenta grandes células piramidais. A área PF possui uma densa quantidade de células, sendo que as granulares da camada II interpenetram nas pequenas células piramidais na porção superior da camada III e, esta última representa a maior parte da largura cortical, na camada IV apresenta interrupções verticalmente de células piramidais da camada III que se estendem até a porção superior da camada V. A subárea PGa tem a camada IV deslocada mais superficialmente e a PGp tem na camada II suas células granulares interpenetram nas pequenas células piramidais da porção superior da camada III, o que torna difícil a identificação do limite entre essas camadas.

As evidências de homologias potenciais entre primatas humanos e não-humanos são uma tentativa do mapeamento do córtex parietal humano (CULHAM; KANWISHER, 2001). Autores sugerem homologia das áreas intraparietal anterior (IPA), intraparietal medial (IPM), V6a (PITZALIS et al., 2006) e intraparietal lateral (IPL), nas quais se verificou ativação, de forma respectiva, durante realização de atividades que requeriam movimentos de manipulação e/ou apresentação de objetos visuais, em tarefas em que os dedos eram utilizados para apontar objetos, atividades visuoespaciais (olhar, atenção, apontar e pegar) e olhar (SIMON et al., 2002).

Na região IPL também foi observada a ativação dos neurônios com estímulos auditivos, tendo como resposta movimentos oculomotores (GRUNEWALD; LINDEN; ANDERSEN, 1999) o que é a ligação entre a audição e a modulação comportamental do movimento dos olhos.

A área PE, localizada no lóbulo parietal superior de macacos, é considerada uma região somatossensorial e, a maioria das células de sua porção caudal (PEc) é ativada por estimulação somatossensorial passiva e movimentos de alcance, como foi verificado por Brevegliere et al. (2006), e vale ressaltar que essa região não apresenta organização somatotópica.

Outros autores consideram que esta área possa estar envolvida na representação do corpo no espaço (SIMON et al., 2002). Cappe; Morel e Rouiller (2007) estudaram as projeções tálamo-corticais (TC) e córtico-talâmicas (CT) para as áreas PE e PEa em *Macaca mulata* e *Macaca fascicularis* e concluíram que tais áreas podem representar um possível substrato anatômico para os processos de integração transtalâmico,



multissensorial e sensoriomotor envolvendo a área 5 em primatas, que é relevante na orientação visual e movimentos de alcance.

A área 7a de primatas não-humanos, estudada do ponto de vista anatômico em macacos rhesus, localizada no lóbulo parietal superior, é alvo de estudo diversos, que observaram a modulação dessa região por condições envolvendo atenção espacial (QURASHI; HEIDER; SIEGEL, 2007), variância e seletividade da velocidade (PHINNEY; SIEGEL, 2000), combinação de informação do movimento dos olhos e mãos (BATTAGLIA-MAYER; MASCARO; CAMINITI, 2007) e, representação neural do espaço (CHAFEE et al., 2005; RAFFI; SIEGEL, 2005). Outros estudos, envolvendo o lóbulo parietal inferior de macaco reshus constataram a ativação do mesmo, além da região do córtex pré-frontal, com tarefas que demandavam memória de trabalho (FRIEDMAN; GOLDMAN-RAKIC, 1994).

Pitzalis et al. (2006) consideram que baseado na similaridade da posição, organização visuotópica e relação com áreas visuais vizinhas extraestriadas, possa haver homologia humana com a área V6 e, talvez a área medial e dorsomedial de primatas do Novo Mundo.

O conhecimento da citoarquitetura cortical consiste em grande auxílio no que se refere a compreensão das funcionalidades do córtex parietal e dos tipos celulares presentes nas diversas áreas.

#### **1.7.4 Córtex Temporal**

O lobo temporal está localizado inferiormente ao sulco lateral. Na face convexa desse lobo, em humanos, há o polo temporal, que corresponde à área 38 de Brodmann, giro temporal transversal anterior (área 41) e a divisão em três giros principais, que são o temporal superior (áreas 22 e 42), médio (área 21) e inferior (área 20) (MACHADO, 2003; STANDRING, 2010). Na região medial do lobo temporal encontram-se o hipocampo, úncus, córtex entorrinal, que pertencem ao sistema límbico (STANDRING, 2010).

O córtex temporal é conhecido pela proximidade e associação com as áreas sensoriais como visão (giro temporal inferior) e audição (giro temporal superior) (BAYLIS;

ROLLS; LEONARD, 1987). Inclui áreas auditivas primária, secundária e áreas associativas auditiva e visual (LURIA, 1976).

As áreas auditivas primárias são de projeção e recebem aferências (na camada IV) provenientes do órgão de Corti, localizado na orelha interna, órgão primário da audição. Essa área é organizada somatotopicamente, na qual as fibras que conduzem excitação produzida por tons agudos terminam na porção medial e os graves terminam nas porção lateral, ambas no giro transversal de Heschl (área 41) (LURIA, 1976; STANDRING, 2010).

As áreas 21 e 22 de Brodmann são secundárias. As camadas II e III são espessas, as células possuem axônios curtos e não exibem organização somatotópica. Estimulação dessas regiões evocam sensações auditivas mais localizadas, como por exemplo, sons musicais e vozes e são essenciais para a análise e a síntese de sons da fala, que representam a qualidade que diferencia a audição humana daquela dos animais.

O córtex temporal médio é polissensorial, pois se conecta a vias de associação cortical, somatossensoriais e visuais. Nessa região as respostas fisiológicas mostram convergência de diferentes modalidades sensoriais e também uma área relacionada ao reconhecimento de faces (STANDRING, 2010).

O córtex temporal inferior (área 20) recebe aferências das áreas visuais occipito-temporais (V4). A maioria das conexões dessa área são estabelecidas com a parte anterior do córtex temporal inferior, com o polo temporal, com áreas paralímbicas, tálamo, córtex temporal médio, superior e lobo frontal (MACHADO, 2003; STANDRING, 2010). As áreas inferotemporal e pósterolateral em *Macaca* e o giro fusiforme em humanos recebem aferências do lobo occipital e juntas são responsáveis por combinar características visuais para formar representações de formas complexas (SELTZER; PANDYA, 1978; STANDRING, 2010).

O córtex temporal de *Macaca* foi mapeado e descrito citoarqueteticamente por Seltzer e Pandya (1978), que definiram várias áreas como TAa, TPO, PGa, S3, TS2, TS1, paALt e Tpt, que se localizam no giro temporal superior, e as áreas TE<sub>1</sub>, TE<sub>2</sub>, TE<sub>3</sub>, TEa, TEm, no giro temporal inferior. Assim como em humanos, as áreas do giro temporal superior desempenham um papel na audição, pois recebem a maioria das aferências do córtex auditivo primário, enquanto que as áreas inferiores estão relacionadas com

funções visuais, pois recebem aferências do córtex visual primário (SELTZER; PANDYA, 1978).

De forma geral, a citoarquitetura do lobo temporal é caracterizada por aumento na espessura de todas as camadas, aumento na quantidade dos neurônios piramidais grandes na camada III, aglomeração celular na camada VI e presença de estrias de Baillarger (externa e interna) além de boa demarcação entre as camadas, principalmente entre as camadas IV, V e VI (BAYLIS; ROLLS; LEONARD, 1987; SELTZER; PANDYA, 1978).

### **1.7.5 Córtex Occipital**

Os aspectos que norteiam a evolução dos sentidos e encefalização de primatas indicam uma acentuada percepção visual em detrimento da olfação, cuja importância funcional foi diminuída com o desenvolvimento do SN. Esta ênfase é refletida nas mudanças filogenéticas do crânio, cérebro e olhos (JURMAIN; KILGORE; TREVATHAN, 2006).

O córtex occipital é a região cerebral correspondente à atividade visual e, em humanos, suas conexões com os córtices adjacentes (parietal e temporal) também estão relacionadas com a leitura, escrita e reconhecimento (LURIA, 1976; NEHMAD, 1998). Dessa forma, a região occipital é de extrema relevância, principalmente em primatas, que têm na visão o sentido mais utilizado para a sobrevivência e a sua vida de relação. A análise histológica dessa estrutura em *Sapajus libidinosus* é importante para verificar o tamanho relativo das áreas corticais em relação aos humanos, outros primatas e vertebrados, além de propiciar bases sólidas para os estudos etológicos e antropológicos e, possíveis correlações histológicas/anatômicas e comportamentais.

No córtex occipital estão as áreas corticais visuais primárias e secundárias, além de estruturas terciárias associadas às funções complexas. A organização histológica da área visual é do tipo cortical polar, com predominância de células granulares e estrias de Baillarger (externa e interna) nas camadas IV e V, respectivamente (LURIA, 1976). Nessa região contém às áreas 17 (V1), 18 (V2, V3 e V3a) e 19 (V4) de Brodmann (BRODMANN, 1909).

As áreas visuais primárias (área 17), são de projeção e recebem fibras aferentes que procedem da retina. As áreas secundárias (área 18), são responsáveis por sintetizar estímulos visuais, codificá-los e formá-los em sistemas complexos. A estimulação elétrica na área primária acarreta em alucinações visuais, lampejos de luz e manchas coloridas, já na área secundária, geram alucinações visuais identificáveis como imagens de flores, animais, pessoas familiares entre outros (LURIA, 1976).

Além da função, a organização citoarquitetônica entre as áreas primárias e secundárias também são diferentes. As características citoarquitetônicas do córtex visual primário são: maior quantidade de células e espessura na camada IV (aferente), as camadas II e III possuem axônios curtos e as estrias de Baillarger da camada IV são bem mais espessas do que na camada V. No córtex visual secundário, há maior densidade celular e espessura nas camadas associativas II e III, as estrias de Baillarger são reduzidas consideravelmente e há células piramidais grandes na camada III (LURIA, 1976; STANDRING, 2010; ZILLES; PALOMERO-GALLAGHER; AMUNTS; 2015).

As fibras derivadas de V1 seguem para a área 18, 19, áreas intraparietal, parietal-occipital, lobo temporal posterior, área temporal superior e média, colículo superior e formação reticular (STANDRING, 2010). A área V2 recebe a maioria das informações de V1 e tálamo. Envia informações para V3, V4, áreas de associação dos córtices de associação temporal e parietal e no campo ocular frontal. As eferências subcorticais se originam nas camadas V e VI. A área V4 está relacionada com discriminação de cores, orientação, forma e movimento. Recebe projeções de V2 e se conecta a outras áreas visuais no lobo temporal e parietal.

Em *Sapajus libidinosus*, o mapeamento da área visual V4, localizada no giro pré-lunatus, apontou a semelhança desta área com àquela de *Macaca* (PIÑON; GATTASS; AGLAI, 1998). Os autores atribuíram tal similaridade aos aspectos comportamentais de ambas as espécies como os hábitos diurnos e atividades manipulativas, sugeridos por trabalhos anteriores sobre o tamanho do cérebro e os padrões de distribuição dos sulcos.

Os lobos occipital e frontal de *Sapajus libidinosus* foram considerados lissencéfalos por Pereira-de-Paula et al. (2010). De acordo com Rilling e Insel (1999), o baixo grau de girencefalia dos cérebros de *Sapajus*, como um todo, pode ser devido a um crescimento reduzido das camadas corticais externas e baixa conectividade entre

áreas corticais, associado a um maior desenvolvimento de camadas internas e aumento de projeções córtico-espinhais.

Comparando primatas neotropicais com babuínos e reshus, Herculano-Houzel et al. (2008) encontraram as mais altas densidades neuronais em *Saimiri* spp., *Sapajus libidinosus* e *Callithrix* spp., em que a relação neurônio/área cortical pode ser elevada justamente por esta característica, e reforçaram a necessidade de uma análise comparativa sobre a composição celular cerebral para estas espécies.

Estudos que utilizam técnicas de imagem ou registros eletrofisiológicos em primatas não-humanos têm sido levados a termo (HERCULANO-HOUZEL et al., 2008; ROESCH; OLSON, 2003; ROTH; DICKE, 2005). Contudo, utilizando técnicas histológicas pós-mortem, que são por vezes negligenciadas, é possível prover caracterizações pormenorizadas dos tipos de córtex baseadas na organização das camadas e tipos celulares predominantes nas diversas áreas funcionais do cérebro.

Portanto, apesar das características anatômicas corticais, uma explicação para a maior capacidade cognitiva dos primatas seriam as possíveis diferenças nos fatores morfo-fisiológicos microscópicos da arquitetura cortical.

O estudo da citoarquitetura cortical humana, provenientes das descrições detalhadas de Brodman (1909), ainda hoje é utilizado como base para toda e qualquer análise eletrofisiológica e imagenologia de áreas corticais, sendo essencial na construção de mapas corticais. Não obstante, essas análises permitem correlacionar os aspectos evolutivos estruturais que norteiam o comportamento das espécies.

## 2 OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo Geral

Descrever a anatomia macroscópica dos encéfalos de primatas neotropicais e a anatomia microscópica do neocórtex de *Sapajus libidinosus*.

### 2.2 Objetivos Específicos

1. Descrever a anatomia encefálica de *Calithrix penicillata*, *Saimiri ustus*, *Sapajus libidinosus* e *Brachyteles arachnoides* e organizá-los em relação a sua complexidade.
2. Comparar os resultados obtidos com dados da literatura de primatas do Velho Mundo e humanos;
3. Descrever a organização geral citoarquitetônica neocortical telencefálica do *Sapajus libidinosus* por meio da técnica de Golgi-Cox;
4. Descrever a organização geral da citoarquitetônica neocortical e realizar análises quantitativas dos lobos de *Sapajus libidinosus* por meio da técnica de H&E;

### **3 MATERIAIS E MÉTODOS**

#### **3.1 Aspectos Éticos**

Este estudo seguiu os procedimentos éticos constantes da legislação vigente e foi devidamente aprovado por um Comitê de Ética Institucional da Universidade Federal do Tocantins, nº 23101.003220/2013-85 (vide anexo 1).

#### **3.2 Sujeitos**

Os materiais anatômicos utilizados no presente estudo foram procedentes de três fontes, a saber, animais que compunham o plantel do Centro de Primatologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília (*Callithrix penicillata*; *Saimiri ustus*; *Sapajus libidinosus*), animais doados pelo Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) (*Sapajus libidinosus*) e um espécime do Centro de Primatologia do Rio de Janeiro (CPRJ) (*Brachyteles arachnoides*). Os animais vieram a óbito por causas naturais, nos locais em que viviam, portanto nenhum animal foi eutanasiado para fins da execução deste estudo.

As demais informações sobre faixa etária, sexo, peso corporal, quantidade e procedência dos animais utilizados estão apresentados na tabela 1. É importante ressaltar que nenhum dos sujeitos utilizados nessa pesquisa apresentou alterações estruturais características de demência ou doenças neurológicas.

#### **3.3 Procedimento**

##### **3.3.1 Aquisição, Preparação dos Encéfalos e Coleta de Dados**

Para fins de obtenção de material para a realização do presente estudo, foi confeccionada uma carta devidamente protocolada no IBAMA, assinada pelos pesquisadores responsáveis pelo estudo, caracterizando a necessidade de material e a relevância do mesmo. Esta carta foi enviada a todos os Centros no país que mantinham

primatas em cativeiro ou eram criatórios autorizados pelo IBAMA para essa finalidade. Nela, era solicitado o informe da instituição aos pesquisadores em caso de ocorrência de óbitos naturais de animais de modo geral, e particularmente de *Sapajus libidinosus*. Apenas dois Centros de Triagem de Animais Silvestres (CETAS) fizeram contato com os responsáveis por este estudo, no caso, o CETAS do Espírito Santo e o de Goiânia para fins de doação dos animais que tinham sofrido óbito. Destes, apenas o CETAS de Goiânia tinham carcaças em estado de conservação que permitiam sua utilização, sendo utilizados 5 animais da espécie *Sapajus libidinosus* para fins deste estudo.

Desta forma, após o contato com as respectivas instituições e o informe sobre óbitos naturais sofridos pelos animais que fizeram parte do estudo, os encéfalos foram coletados por inteiro ou fragmentos do mesmo foram retirados nos locais do óbito, a saber, Centro de Primatologia da UnB, Centro de Primatologia do Rio de Janeiro, e no Centro de Triagem de Animais Silvestres de Goiânia – GO e transportados posteriormente com licença do IBAMA para Brasília. Para fins da retirada dos encéfalos, realizou-se dissecação da área, retirando-se pele, músculos e estruturas que se encontravam superficiais ao crânio e depois foi retirada a abóboda craniana para a exposição do encéfalo.

O processamento dos encéfalos por sua vez, ocorreu no Laboratório de Neurociência e Comportamento no período entre 2013 a 2016 e em junho de 2017 no Centro de Primatologia do Rio de Janeiro.

Após esse procedimento, os encéfalos foram fixados e conservados em solução de formalina a 10%, exceto 2 encéfalos de *Sapajus libidinosus*, que foram fixados e conservados com solução de etanol a 70% para os procedimentos histológicos. Utilizou-se duas soluções fixadoras e conservadoras distintas, para que fosse possível prosseguir com o processamento histológico em trabalhos posteriores. Os encéfalos foram armazenados em recipientes de vidros com tampa para minimizar a evaporação das soluções. É importante ressaltar que o encéfalo é um órgão de coleta difícil que deteriora muito rapidamente. Outros espécimes de *Callithrix penicillata* e *Sapajus libidinosus* vieram a óbito no período de realização deste trabalho, mas pela razão mencionada não foi possível utilizá-los devido ao estado de decomposição dos mesmos.



Tabela 1 - Informações sobre os sujeitos da pesquisa.

Sujeitos	Faixa etária	Sexo	Identificação do animal	Registro do Animal	Peso (g)	n	Procedência
<i>Callithrix penicillata</i>	Adulto	Fêmea	CP 1	9851410006 03011	410,58	2	Centro de Primatologia da Unb
		Macho	CP 2	9851410006 02928	451,35		
<i>Saimiri ustus</i>	Idoso	Macho	SU 1	F1	1.070	1	Centro de Primatologia da Unb
<i>Sapajus libidinosus</i>	Adulto	Fêmea	SP 1	9851410009 61333	2.400	2	Centro de Primatologia da Unb
		Macho	SP 2	9630070000 18551	3.200		
<i>Sapajus libidinosus</i>	Adulto	Macho	SP 3, SP4, SP 5, SP6, SP7	*	1.000 a 3.000	5	IBAMA-GO
<i>Brachyteles arachnoides</i>	Adulto	Macho	BA 1 (animal de Museu	Animal de Museu CP 2506	7.000	1	Centro de Primatologia do Rio de Janeiro
Total de animais						11	

\* A Identificação desses animais não foi informada pelo CETAS, o número da licença referente à doação desses animais é 31/2015, referente à solicitação 02001.000069/2015-43 do CETAS-GO (Centro de Triagem de Animais Silvestre, Goiânia, Goiás).

Após os procedimentos supracitados, a coleta de dados iniciou-se pelas estruturas superficiais dos encéfalos pela análise dos principais sulcos e giros localizados nessa região. Em seguida realizou-se secções no plano sagital mediano, para expor as estruturas telencefálicas da região medial. Sempre que possível e por analogia, as estruturas do encéfalo receberam os mesmos nomes daqueles descritos para humanos, de acordo com Nomina Anatômica Humana (2001) e quando não foi possível, utilizou-se a nomenclatura proposta para primatas não-humanos (CONOLLY, 1936; GEIST, 1930; SWINDLER E WOOD, 1973).

Para fins de descrição das estruturas, utilizou-se como padrão a posição anatômica para animais quadrúpedes, no qual o animal está com os quatro membros estendidos firmemente sobre o solo, narinas voltadas para a frente e olhar para o

horizonte. Os resultados foram comparados com os dados disponíveis na literatura de vários primatas.

### **3.3.2 Medidas**

Os sulcos dos encéfalos foram medidos de duas maneiras, primeiro em linha reta e depois considerou-se as sinuosidades. As medidas foram efetuadas seguindo a técnica descrita por Pereira-de-Paula (2010), em termos absolutos e relativos (considerando o valor da medida reta dividido pela medida curva). Se o valor encontrado para determinado sulco foi igual a 1 significa que o sulco é reto, portanto não apresenta curvaturas. Se o valor for próximo de zero, indica maior sinuosidade, portanto mais girencéfalo.

As medidas retas foram obtidas medindo-se as extremidades dos sulcos diretamente com o paquímetro digital da marca Niigata Seiki. As medidas sinuosas foram feitas com linha inextensível contornando todo o sulco e em seguida, a medida da linha foi obtida com um auxílio de um paquímetro.

## **3.4 Citoarquitetura do Neocórtex de *Sapajus libidinosus***

Para execução da etapa histológica utilizou-se quatro encéfalos de *Sapajus libidinosus* para o métodos de Golgi-Cox e um encéfalo para a técnica HE (Hematoxilina e Eosina), todos machos e adultos e provenientes do IBAMA, como observado na tabela 1.

As amostras dos principais lobos do neocórtex foram coletadas seguindo-se sempre o mesmo padrão. No lobo frontal, amostras retiradas do polo frontal que correspondem à área pré-frontal e amostras da parte caudal do lobo frontal, mais especificamente, da área anterior ao sulco central para análise da área motora. As amostras do lobo parietal foram retiradas após o sulco central), do lobo temporal foram retiradas acima do sulco temporal superior e as do lobo occipital foram retiradas posteriormente ao sulco lunatus).

### **3.4.1 Técnica de Golgi-Cox**

A solução de Golgi-Cox foi preparada com a associação de três soluções: (1) dicromato de potássio, solução aquosa, a 50°C; (2) cromato de potássio, preparado à temperatura ambiente; (3) cloreto de mercúrio, solução aquosa a 60°C. As soluções 1 e 3 foram misturadas na proporção 1:1, e a solução resultante foi misturada lentamente e sob agitação constante na proporção 4:10 com a solução 2. A solução final foi guardada em frascos âmbar por 5 dias, que é o tempo necessário para a precipitação e formação de uma camada superficial de material não dissolvido. Posteriormente essa solução, Golgi-Cox, foi filtrada e armazenada novamente em frascos âmbar para ser utilizada posteriormente.

As amostras foram cortadas em espessura de 5 a 7 mm, depois foram envolvidas em algodão e imersas em 100 ml da solução Golgi-Cox, sendo a solução trocada a cada cinco dias durante 3 semanas. Foi realizada secções de tecido neural extra para controle da contrastação. Após três semanas foi iniciada a verificação da contrastação das secções controle pela observação de cortes finos feitos com auxílio de lâminas cortantes. Os cortes foram umedecidos com hidróxido de amônia a 66% (diluídas 2:1 em água destilada) e colocados em uma lâmina e recobertos por uma lamínula. Após 5 minutos o tecido foi examinado com o auxílio de um microscópio de luz e se investigou se os prolongamentos mais finos dos neurônios estavam bem evidenciados e com granulações, dados que evidenciam o momento de iniciar a inclusão do material.

Procedeu-se a inclusão em parafina após a desidratação do material em álcool a 50%, 70% e 95% por uma hora em cada concentração, depois o material biológico foi imerso em solução de etanol-éter em proporções de 1:1, por 40 minutos, posteriormente foi imerso em solução de etanol-cetona em proporções de 1:1 por 40 minutos. Por fim, o material foi imerso em solução de Xilol em dois recipientes diferentes, por 10 minutos em cada recipiente. Após esses procedimentos os cortes foram imersos em parafina *overnight* para serem emblocados.

Foram analisados 4 encéfalos de *Sapajus libidinosus* todos machos e adultos pela técnica de Golgi-Cox. Os cortes foram feitos com auxílio de um micrótomo em espessuras de 50 a 150µm e analisados via sistema Analisador de Imagens Axiovision 4 Module Interactive Mensuerement da marca Carl Zeiss® acoplado a um microscópio Axio Scope

A1 da marca Carl Zeiss® e também pelo software ImageJ 1.40. Nessa técnica foram avaliados os seguintes aspectos: forma e localização dos tipos de neurônios nas camadas corticais. Com base nessas informações as camadas foram diferenciadas.

### **3.4.2 Técnica Histológica Hematoxilina e Eosina (HE):**

Após a fixação e conservação das amostras em formaldeído a 70%, iniciou-se a etapa de inclusão, com imersão da amostra nas seguintes sequências de solventes, etanol a 80% por 30 minutos, etanol a 80% por 30 minutos, etanol a 90% por 30 minutos, etanol a 100% por 30 minutos, etanol a 100% por 30 minutos, etanol a 100% por 1 hora, etanol a 100% por 1 hora, xilol por 1 hora, xilol por 1 hora, parafina I por 1:30 horas, parafina II por 2 horas. Todo o procedimento de inclusão foi feito por um processador automático de tecidos (marca Ancap e modelo 808). Em seguida, o material foi embocado em parafina com auxílio de formas de inclusão e depois seccionado em cortes de 4µm de espessura por um micrótomo.

Para fins de coloração das lâminas, utilizou-se as seguintes etapas, xilol por 2 minutos, xilol por 3 minutos, xilol por 3 minutos, 10 banhos em álcool absoluto, 10 banhos em álcool absoluto, 10 banhos em álcool absoluto, 10 banhos em álcool absoluto, água corrente por 5 minutos, hematoxilina 5 minutos, água corrente por 5 minutos, 2 banhos em ácido clorídrico, água corrente por 5 minutos, eosina por 5 minutos, 10 banhos em álcool absoluto, 10 banhos em álcool absoluto, 10 banhos em álcool absoluto, 10 banhos em álcool absoluto, estufa por 10 minutos, 10 banhos em xilol, 10 banhos em xilol e 10 banhos em xilol e por fim, as lâminas foram recobertas por lamínulas.

As imagens foram captadas e analisadas via sistema Analisador de Imagens Axiovision 4 Module Interactive Mensuerement da marca Carl Zeiss® acoplado a um microscópio Axio Scope A1 da marca Carl Zeiss® e também pelo software ImageJ 1.40.

Nessa técnica foram avaliados os seguintes aspectos: forma e localização dos tipos de neurônios nas camadas corticais. Com base nessas informações as camadas foram diferenciadas. As contagens de cada lobo foram realizadas em 288 imagens fotografadas em objetiva de 40x para melhor delimitação celular e a área de cada imagem investigada foi de 79,31 cm<sup>2</sup>. Outras imagens em diferentes aumentos foram geradas

para caracterizar melhor os tecidos, como por exemplo, com objetiva de 2,5 foi possível mensurar o córtex de cada área e averiguar as estratificações. Com a objetiva de 40x foi possível avaliar o tamanho das células piramidais gigantes (célula de Betz).

### **3.5 Análise de dados**

Em relação aos dados macroscópicos, foram realizadas análises estatísticas de tendência central (média e desvio-padrão) nas medidas obtidas. O programa utilizado foi o Stat Plus.

Em relação aos dados microscópicos após compilação das contagens foram realizadas análises estatísticas de tendência central (média e desvio-padrão), análise de variância para cada lobo e posteriormente, o teste t para comparação entre os lobos analisados.

## 4 RESULTADOS

### 4.1 Descrição Encefálica Macroscópica de *Callithrix penicillata*

Com base no estudo anatômico dos dois animais utilizados, especificamos que o encéfalo de *Callithrix penicillata* possui seguintes resultados em média, 18,08 mm de altura, 29,10 mm de comprimento, 21,43 mm de largura.

O telencéfalo do *Callithrix penicillata* é lisencéfalo nas regiões frontal, parietal e occipital, o que dificulta a delimitação precisa dos hemisférios cerebrais em lobos e giros. Na região convexa, separando os dois hemisférios telencefálicos está a fissura longitudinal (Figura 7). Além deste, nessa região há também os sulcos lateral e o temporal.

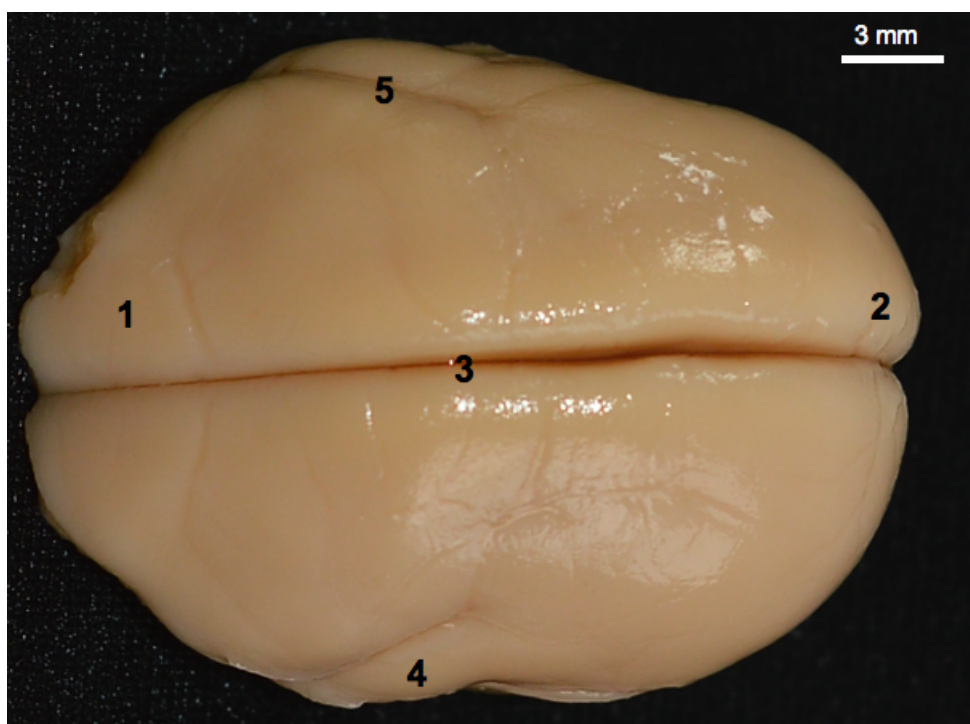


Figura 7 - Vista superior do telencéfalo de *Callithrix penicillata* (CP1). Número 1: lobo frontal, 2: lobo occipital, 3: fissura longitudinal, 4: lobo temporal, 5: sulco lateral. Fonte: Arquivo pessoal.

O sulco lateral (Figura 8) inicia-se próximo ao lobo temporal e segue superiormente em sentido caudal em trajetória levemente arqueada. Esse sulco está a 5,48 mm do polo frontal e a 11,32 mm do polo occipital.

No lobo temporal há apenas o sulco temporal superior (Figura 8), que possui trajetória levemente arqueada em direção caudal. Esse sulco está a 9,96 mm do polo frontal e a 12,62 mm do polo occipital.

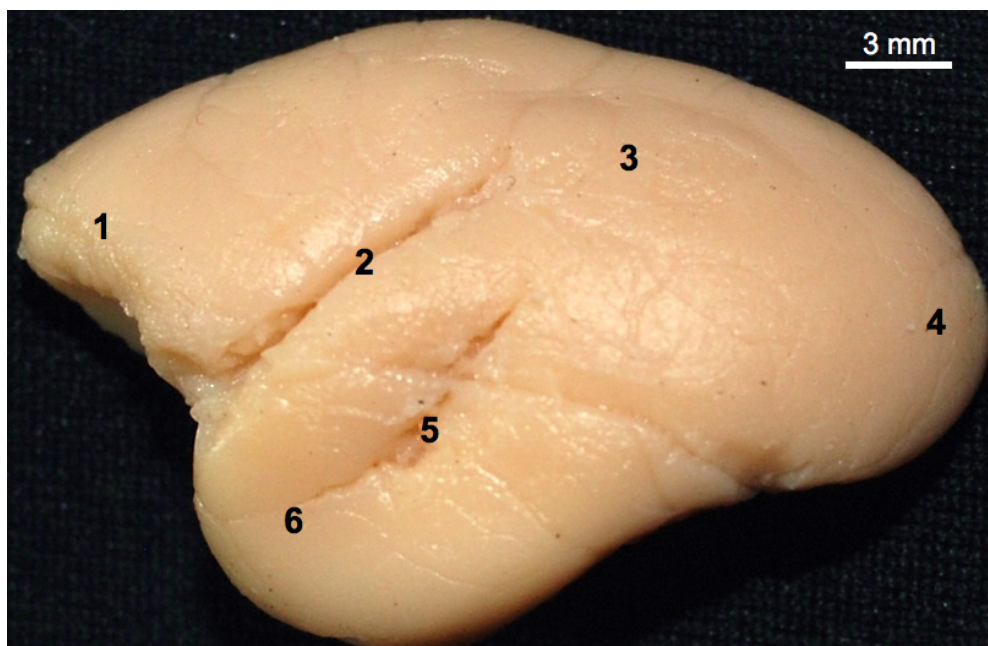


Figura 8 - Vista lateral do hemisfério esquerdo do telencéfalo de *Callithrix penicillata* (CP2). Número 1: lobo frontal, 2: sulco lateral, 3: lobo parietal, 4: lobo occipital, 5: sulco temporal superior, 6: lobo temporal. Fonte: arquivo pessoal.

Na região medial também há poucos sulcos, que são o do corpo caloso, calcarino, rinal e do hipocampo.

O sulco do corpo caloso (Figura 9) circunda todo o corpo caloso e segue em direção caudal até finalizar sua trajetória em um ponto de união com os sulcos calcarino e do hipocampo. Esse sulco está a 5,53 mm do polo frontal e a 10,97 mm do polo occipital.

No lobo occipital há apenas o sulco calcarino (Figura 9). Esse sulco segue caudalmente em trajetória arqueada e não apresenta divisões. Está a 19,75 mm do polo frontal e a 1,98 mm do polo occipital.

No lobo temporal, vista medial, há a presença dos sulcos rinal e do hipocampo (Figura 9). O sulco rinal é um curto, contorna cranialmente o lobo temporal e é pouco profundo. Está a 5,39 mm do polo frontal, 17,95 mm do polo occipital e possui 0,72 de

sinuosidade. O sulco do hipocampo se une posteriormente ao sulco calcarino e ao do corpo caloso, segue cranialmente delimitando o úncus e finaliza sua trajetória próximo ao sulco rinal. Ele está a 11,39 mm do polo frontal e a 9,19 mm do polo occipital.

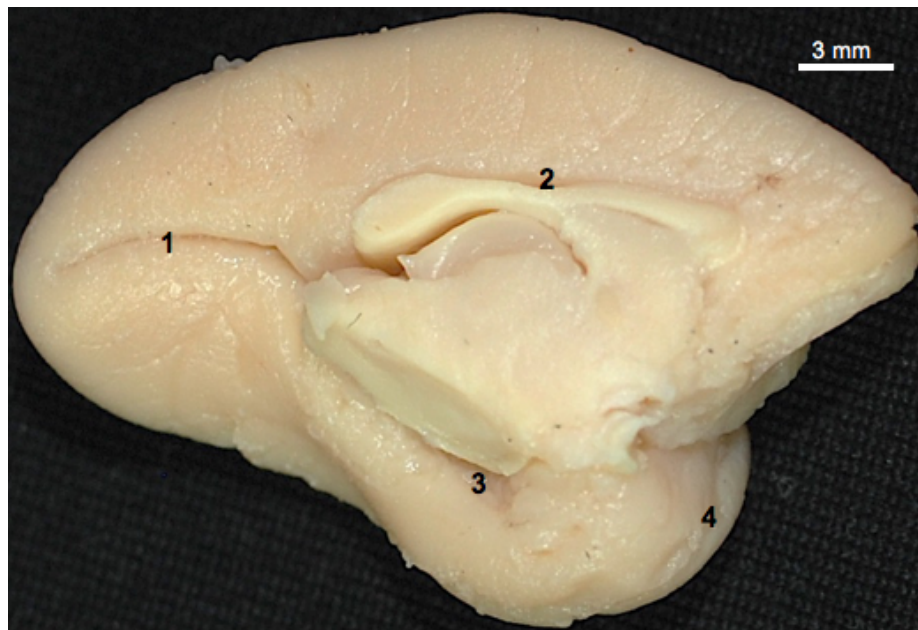


Figura 9 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo esquerdo de *Callithrix penicillata* (CP2). Número 1: sulco calcarino, 2: sulco do corpo caloso, 3: sulco do hipocampo, 4: sulco rinal. Fonte: arquivo pessoal.

Os valores referentes ao grau de sinuosidade dos sulcos de *Callithrix penicillata* estão apresentados na tabela 2.

Tabela 2- Medidas retas e sinuosas dos sulcos de *Callithrix penicillata* (n=2)

Sulco	Medida reta (mm) [1]				Medida curva (mm) [2]				[1]/[2]
	HD		HE		HD		HE		
	Média	Desvio Padrão	Média	Desvio Padrão	Média	Desvio Padrão	Média	Desvio Padrão	
S. lateral	10,695	0,13	10,955	0,94	11,625	0,53	12,46	2,89	0,89
S. temporal	6,81	1,35	5,61	0,55	7,025	1,32	6,835	0,00	0,89
S. do corpo caloso	13,91	0,22	13,465	0,23	15,05	7,01	19,72	0,94	0,76
S. calcarino	8,305	0,27	7,875	0,14	9,145	0,14	9,05	0,01	0,88
S. do hipocampo	11,005	1,03	8,135	1,37	11,975	1,87	9,36	1,73	0,89

S.: sulco, HD: hemisfério direito. HE: hemisfério esquerdo.



Na vista medial e inferiormente ao sulco do corpo caloso está o corpo caloso (Figura 10), que possui 12,4 mm de comprimento e está a 5,53 mm do polo frontal e a 11,70 mm do polo occipital. Circundando a porção ântero-inferior do corpo caloso encontra-se uma fina camada de tecido neural que forma o septo pelúcido. O corpo caloso é dividido em joelho, tronco e esplênio.

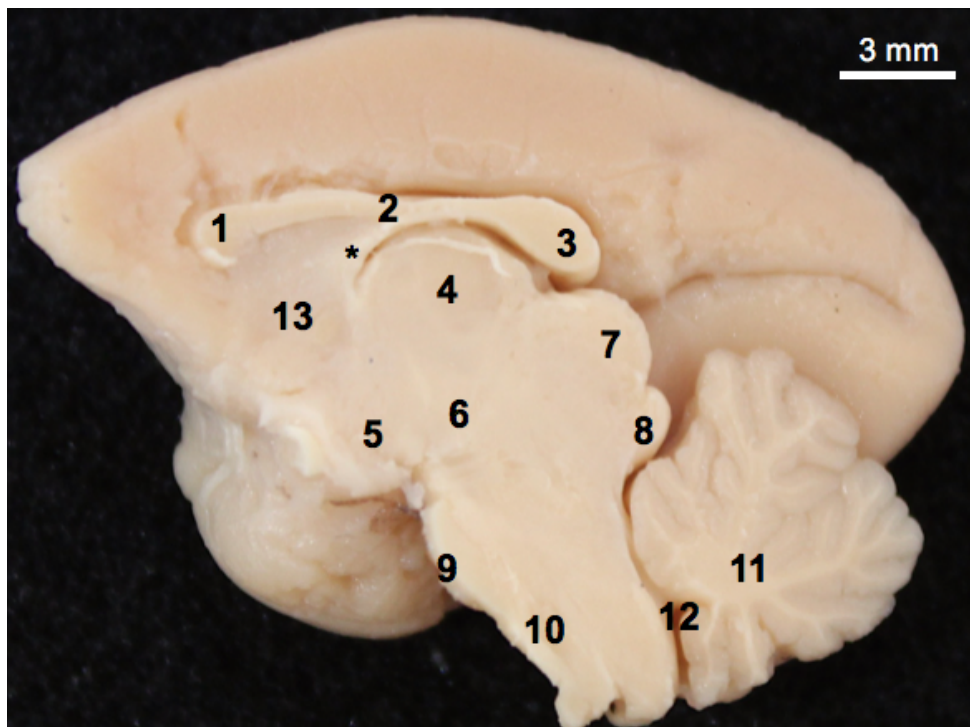


Figura 10 - Vista medial do hemisfério direito do encéfalo de *Callithrix penicillata* (CP1). Número 1: joelho do corpo caloso, 2: tronco do corpo caloso, 3: esplênio do corpo caloso, 4: tálamo, 5: hipotálamo, 6: pedúnculo cerebral, 7: colículo superior, 8: colículo inferior, 9: ponte, 10: bulbo, 11: cerebelo e 12: IV ventrículo, 13: septo pelúcido, \* fórnix. Fonte arquivo pessoal.

Inferiormente ao telencéfalo de *Callithrix penicillata* está o diencéfalo, no qual observa-se na região medial apenas o tálamo e hipotálamo (Figura 10). O tálamo possui 6,13 mm de comprimento e 2,81 mm de altura. Circundando superiormente o tálamo está a estria medular do tálamo e inferiormente temos o hipotálamo.

Abaixo do diencéfalo encontra-se o mesencéfalo (Figura 10), cuja altura é 5,42 mm. Na região dorsal do mesencéfalo observa-se um par de colículos superiores e outro de colículos inferiores, que formam o tecto do mesencefálico. Anteriormente aos

colículos há um canal que atravessa todo o mesencéfalo, o aqueduto cerebral. Anteriormente, o mesencéfalo é formado pelos pedúnculos cerebrais.

Inferiormente ao mesencéfalo e anteriormente ao cerebelo está a ponte (Figura 10), e abaixo desta, está o bulbo (Figura 10), que é separado da ponte pelo sulco bulbo-pontino. A ponte possui comprimento de 5,71 mm, largura de 8,98 mm e altura de 4,08 mm. Abaixo da ponte está o bulbo, que possui 4,08 mm de comprimento.

Posteriormente ao bulbo encontra-se o cerebelo (Figura 10), que possui o centro medular branco do cerebelo e vários sulcos e fissuras separando os lóbulos. O comprimento do cerebelo é de 9,51 mm, a largura é de 14,18 mm e a sua altura é de 10,96 mm.

#### **4.2 Descrição Encéfalica Macroscópica de *Saimiri ustus***

O encéfalo esgudado de *Saimiri ustus* possui 28,48 mm de altura, 44,38 mm de comprimento e 34,10 mm de largura. O índice de encefalização calculado para esse espécime foi de 2,25.

Na análise macroscópica do encéfalo de *Saimiri*, há uma profunda fissura denominada de longitudinal (Figura 11), que separa o telencéfalo em hemisférios direito e esquerdo. Na face convexa há poucos sulcos e giros e isso dificulta a delimitação precisa do telencéfalo em lobos. Nessa região há presença de um pequeno sulco retilíneo, denominado de central (Figuras 11 e 12), que mede aproximadamente 4,9 mm. Esse sulco marca apenas superiormente os limites entre os lobos frontal e parietal rostral. O lobo frontal é liso e a partir do sulco central foi possível estimar o seu comprimento 25,55mm. Posteriormente ao sulco central está o lobo parietal (Figura 12).

O sulco lateral (Figuras 11 e 12) é profundo, separa os lobos frontal e giro parietal rostral do lobo temporal e giro parietal posterior. Esse sulco se inicia na região cranial e ascende em sentido caudal para a margem superior do hemisfério em trajetória oblíqua. Em seguida, faz uma inflexão na direção cranial na parte superior do telencéfalo e divide o lobo parietal em duas porções, uma rostral e outra caudal (Figura 12). O grau de sinuosidade calculado foi de 0.77. A distância desse sulco ao

polo frontal é de 6,88 mm e ao polo occipital é de 10,14 mm. Esse sulco é contínuo na região medial e será descrito mais adiante.

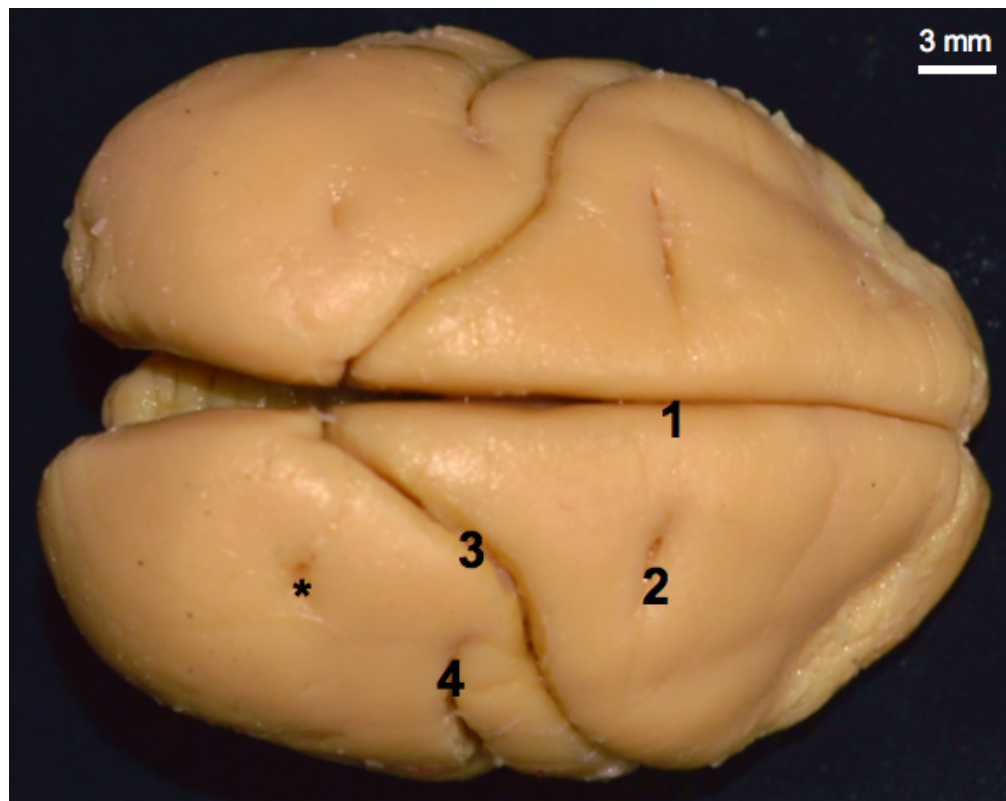


Figura 11 - Vista superior dos sulcos do telencéfalo de *Saimiri ustus* (SU1). Número 1: fissura longitudinal, 2: sulco central, 3: sulco lateral, 4: sulco temporal superior e asterisco: sulco lunatus. Fonte: arquivo pessoal.

No lobo temporal há a presença de um único sulco, o temporal superior (Figuras 11 e 12), separando esse lobo em giros temporal superior e inferior. O sulco temporal superior está a 10,45 mm do polo frontal e a 15,89 mm do polo occipital. Possui trajetória ascendente com leve inflexão na extremidade superior. Esse sulco não se une ao sulco lateral e finaliza a sua trajetória no giro parietal caudal. O grau de sinuosidade encontrado foi de 0,92.

No lobo occipital há uma pequena depressão denominada de sulco lunatus (Figuras 11 e 12). Esse sulco possui 1,85 mm de comprimento e está a 37,83 mm do polo frontal e a 4,39 mm do polo occipital. Na face convexa desse lobo não há presença de giros e nem delimitações precisas entre os lobos occipital, parietal e temporal.

A face medial possui mais sulcos do que a convexa, que são o do cíngulo, do corpo caloso, parieto-ocipital, rinal, hipocampo, colateral e o calcarino com seus ramos (Figuras 13 e 14).

O sulco do cíngulo se localiza na porção superior da região medial, está a 10,28 mm do polo frontal e a 18,88 mm do polo occipital. Esse sulco apresenta baixa sinuosidade 0,98 e segue da região frontal para a parietal com uma leve inclinação em sua porção final. Além disso, delimita superiormente o giro do cíngulo.

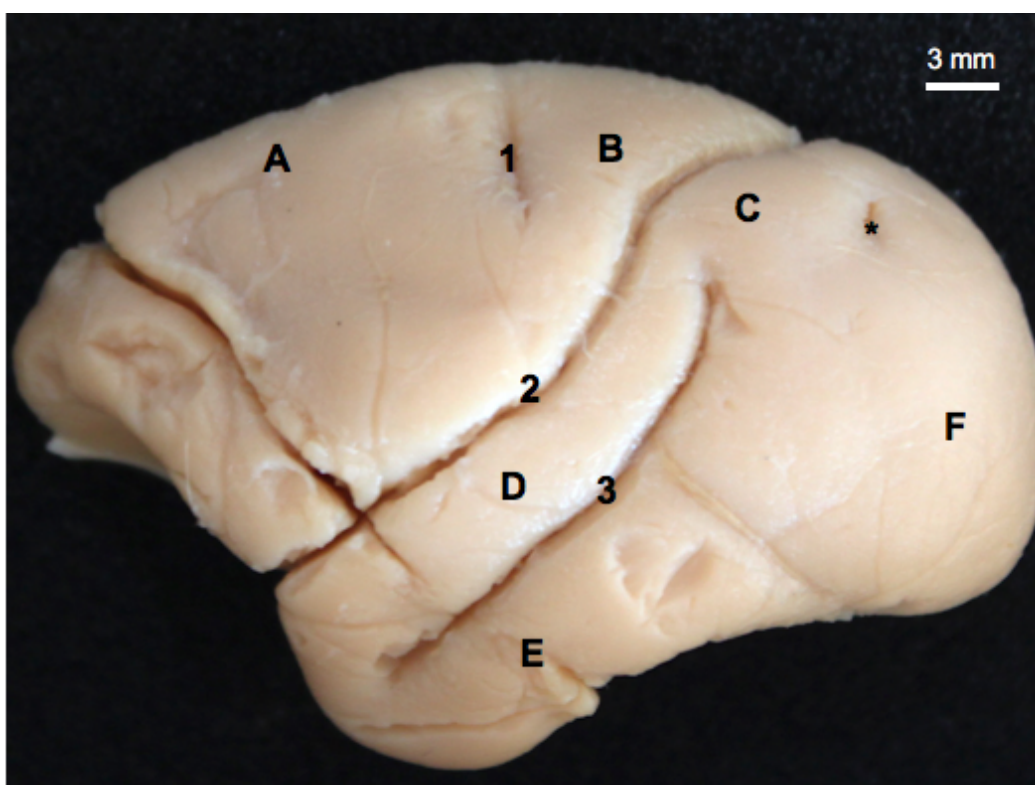


Figura 12 - Vista lateral do hemisfério esquerdo do encéfalo *Saimiri ustus* (SU1). Número 1: sulco central, 2: sulco lateral, 3: sulco temporal superior, asterisco: sulco lunatus, A: lobo frontal, B: giro parietal rostral, C: giro parietal caudal, D: giro temporal superior, E: giro temporal inferior e F: Lobo occipital. Fonte: arquivo pessoal.

Inferiormente ao sulco do cíngulo está o giro que recebe o mesmo nome. Esse giro é delimitado posteriormente pelo sulco subparietal (Figura 13) e inferiormente pelos sulcos do corpo caloso e calcarino (Figura 14). Na região posterior desse giro há uma área denominada de istmo do giro do cíngulo.

O sulco do corpo caloso (Figura 13) contorna o rostró, joelho, tronco e esplênio do corpo caloso (Figura 15) e se une, posteriormente, ao sulco calcarino (Figura 14). O sulco do corpo caloso está a 8,55 mm do polo frontal, a 18,68 mm do polo occipital e possui grau de sinuosidade de 0,56.

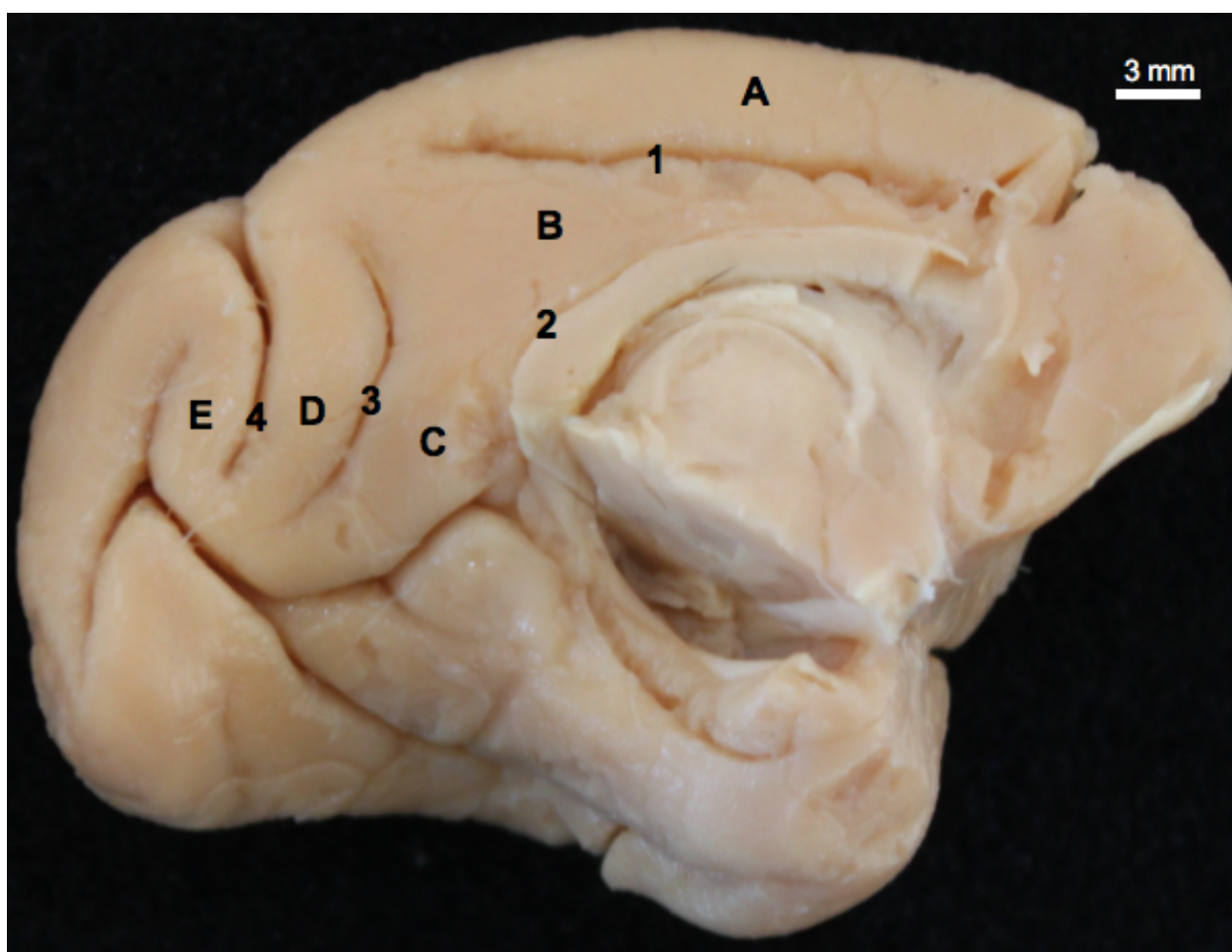


Figura 13 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Saimiri ustus* (SU1). Número 1: sulco do cíngulo, 2: sulco do corpo caloso, 3: sulco subparietal, 4: sulco parieto-occipital, A: giro frontal medial, B: giro do cíngulo, C: istmo do giro do cíngulo, D: pré-cúneo e E: cúneo. Fonte: arquivo pessoal.

O sulco parieto-occipital (Figura 13) separa o lobo parietal do occipital, na vista medial, e é contínuo, na vista convexa, com o sulco lateral. Esse sulco está a 35,93 mm do polo frontal e a 7,92 mm do polo occipital. O grau de sinuosidade é de 0,84. Anteriormente ao sulco parieto-occipital, está o sulco subparietal (Figura 13), que está a 30,27 mm do polo frontal e a 10,45 mm do polo occipital. Seu grau de sinuosidade



é de 0,85. O sulco subparietal delimita posteriormente, o istmo do giro do cíngulo e anteriormente, o giro denominado de pré-cúneo (Figura 13).

O sulco calcarino se inicia no lobo temporal e segue até o lobo occipital, onde se bifurca em ramos superior e inferior. Anteriormente, se une aos sulcos do corpo caloso e do hipocampo e então segue para o lobo occipital curvando-se em trajetória levemente ondulada antes de se ramificar (Figura 14). Este sulco está a 27,34 mm do polo frontal, a 4,47 mm do polo occipital e possui grau de sinuosidade 0,80.

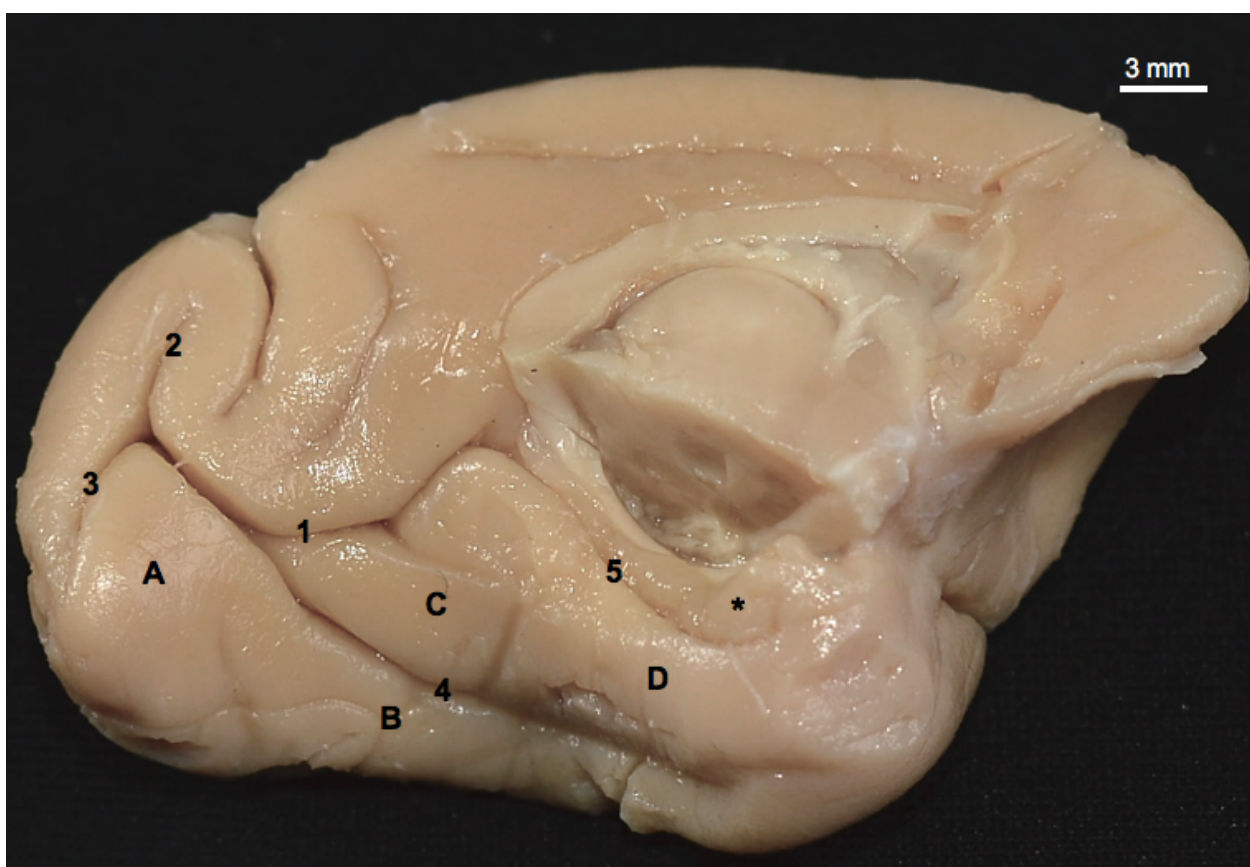


Figura 14 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Saimiri ustus* (SU1). Número 1: sulco calcarino, 2: ramo superior do sulco calcarino, 3: ramo inferior do sulco calcarino, 4: sulco colateral, 5: sulco do hipocampo, A: giro occipital, B: giro fusiforme, C: giro lingual, D: giro para-hipocampal, asterisco: úncus. Fonte: arquivo pessoal.

O sulco calcarino delimita inferiormente as áreas do istmo, pré-cúneo e cúneo (Figura 13). O giro do cúneo está entre os sulcos parieto-occipital e ramo superior do calcarino. Os ramos do sulco calcarino (Figura 14) se estendem pelo lobo occipital, em direção superior e inferior, e possuem pouca sinuosidade, 0,93.

O sulco colateral se inicia no terço caudal do sulco calcarino, no lobo occipital, e segue anteriormente até o lobo temporal. Está a 14,93 mm do polo frontal, a 8,85 mm do polo occipital e possui o valor de 0,82 de grau de sinuosidade. Esse sulco delimita inferiormente dois giros, o lingual (posteriormente), que possui como limite superior o sulco calcarino, e o giro para-hipocampal (anteriormente), que possui como limite superior o sulco do hipocampo. O sulco calcarino e o colateral delimitam superiormente os giros occipital e fusiforme.

Além do sulco colateral, na vista medial do lobo temporal há mais dois sulcos, o do hipocampo e o rinal (Figura 14). O sulco do hipocampo se une, posteriormente, aos sulcos do corpo caloso e calcarino, e segue em direção cranial até o úncus. Esse sulco delimita medialmente o giro para-hipocampal (Figura 14), está a 15,56 mm do polo frontal e a 18,10 mm do polo occipital. Seu grau de sinuosidade é de 0,77. O sulco rinal contorna o lobo temporal anteriormente e se une ao sulco colateral. Ele está a 14,84 mm do polo frontal, a 26,5 mm do polo occipital e seu grau de sinuosidade é de 0,79.

Ainda na região medial, observa-se o corpo caloso (Figura 15) logo abaixo do sulco do corpo caloso. É dividido em rostro, na extremidade cranial, joelho, porção que se curva para a região caudal, tronco, que é a maior parte do corpo caloso e por fim, o esplênio. O corpo caloso possui 19,43 mm de comprimento e está a 8,59 mm do polo frontal e a 18,61 mm do polo occipital.

Na vista medial também se observa a organização anatômica do diencefalo, tronco encefálico e cerebelo. No diencefalo há o tálamo (Figura 15), que possui forma arredondada, comprimento de 7,96 mm e a altura 6,11 mm. Circundando superiormente o tálamo está a estria medular do tálamo. Na porção anterior do tálamo há uma abertura denominada de forame interventricular e na região inferior temos o hipotálamo e quiasma óptico (Figura 15).

Inferiormente ao diencefalo está o mesencefalo (Figura 15), que é uma estrutura ímpar e mediana, cuja altura é de 5,11 mm. Na região dorsal encontram-se dois pares de colículos, um superior e outro inferior. Anteriormente aos colículos há um canal que atravessa todo o mesencefalo, o aqueduto cerebral. Na porção anterior, o mesencefalo é formado pelos pedúnculos cerebrais (Figura 15).

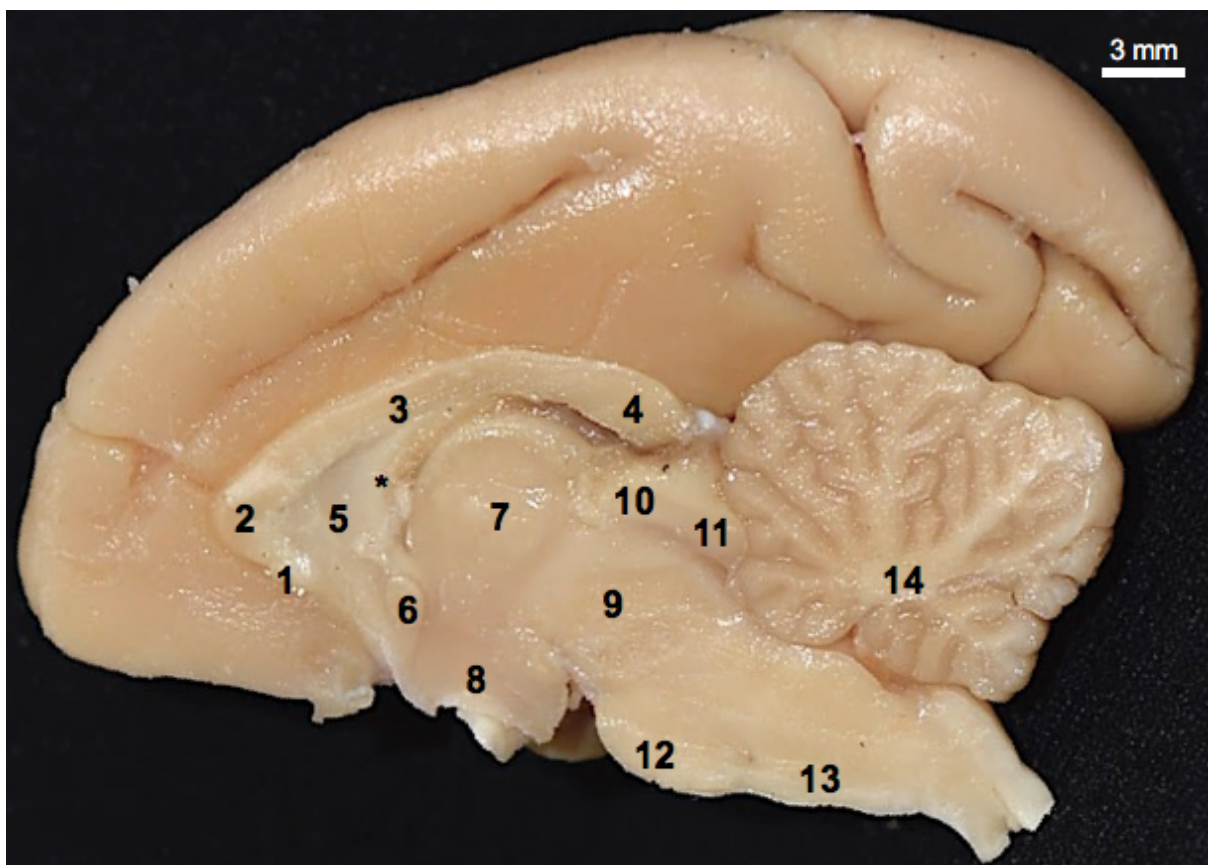


Figura 15 - Vista medial do hemisfério direito do encéfalo de *Saimiri ustus* (SU1). Fonte: arquivo pessoal. 1: rostro do corpo caloso, 2: joelho do corpo caloso, 3: tronco do corpo caloso, 4: esplênio do corpo caloso, 5: septo pelúcido, 6: comissura anterior, 7: tálamo, 8: hipotálamo, 9: pedúnculo cerebral, 10: colículo superior, 11: colículo inferior, 12: ponte, 13: bulbo e 14: centro medular branco do cerebelo, asterisco: fórnix. Fonte: arquivo pessoal.

Inferiormente ao mesencéfalo e anteriormente ao cerebelo está a ponte, e abaixo desta, está o bulbo, que é separado da ponte pelo sulco bulbo-pontino. A ponte possui comprimento de 7,63 mm, largura de 11,53 mm e altura de 5,47 mm.

O bulbo é contínuo com a medula espinal e não foi visualizado nenhuma separação entre essas estruturas na vista medial. Na porção inferior do bulbo há um estreito canal denominado de canal central do bulbo que se abre no IV ventrículo e é contínuo com o canal central da medula espinal. O comprimento do bulbo é de 7,16 mm.



Caudalmente ao bulbo está o cerebelo, que possui o centro medular branco do cerebelo e vários sulcos e fissuras separando os lóbulos. O comprimento do cerebelo é de 14,29 mm, a largura é de 22,69 mm e a altura é 15,88 mm.

### **4.3 Descrição Encefálica Macroscópica da Região Medial de *Sapajus libidinosus***

Tomando-se como base os encéfalos dos sete animais estudados, verificamos que o encéfalo de *Sapajus libidinosus* possui em média as seguintes dimensões, 36,13 mm de altura, 59,93 mm de comprimento e 45,70 mm de largura.

Na porção superior do telencéfalo encontra-se o giro e o sulco do cíngulo (Figura 16). O giro do cíngulo possui como limite inferior, o sulco do corpo caloso e como limite superior, o sulco do cíngulo. Superiormente ao sulco do cíngulo, encontra-se o giro frontal medial (Figura 16). O sulco do cíngulo inicia-se anterior ao joelho do corpo caloso e no terço posterior se torna oblíquo com direção ascendente, sendo denominado nesse ponto de ramo marginal, que termina sua trajetória antes de atingir a borda superior do hemisfério. Esse sulco está a 8,99 mm do polo frontal e a 21,29 mm do polo occipital.

Na vista medial do lobo frontal foi observado um pequeno sulco na altura do rostro do corpo caloso, denominado de sulco rostral (Figura 16). Por ser curto, este não delimita nenhum giro nessa região e também não está ligado a nenhum outro sulco adjacente. Esse sulco está a 3,82 mm do polo frontal e a 50,91 mm do polo occipital.

O sulco do corpo caloso (Figura 16) contorna ântero-superiormente todo o corpo caloso. Inicia-se próximo ao rostro do corpo caloso e termina sua trajetória abaixo do esplênio. Nesse local se une ao sulco calcarino e ao sulco do hipocampo (Figuras 17 e 18). Esse sulco delimita inferiormente, o corpo caloso e, posteriormente, uma área denominada de istmo do giro do cíngulo (Figura 16). Esse sulco está a 11,56 mm do polo frontal e a 21,93 mm do polo occipital.

O sulco calcarino (Figuras 17 e 18) inicia-se próximo ao esplênio do corpo caloso e segue em direção ao lobo occipital bifurcando-se em dois ramos, o superior e o inferior (Figura 17). Lateralmente e inferiormente a este sulco situa-se o giro lingual

(Figura 18). O sulco calcarino delimita inferiormente o cúneo e o istmo do giro do cíngulo. O ramo superior do sulco calcarino delimita posteriormente o cúneo e o separa do giro occipital. O sulco calcarino está a 39,10 mm do polo frontal e a 4,79 mm do polo occipital.

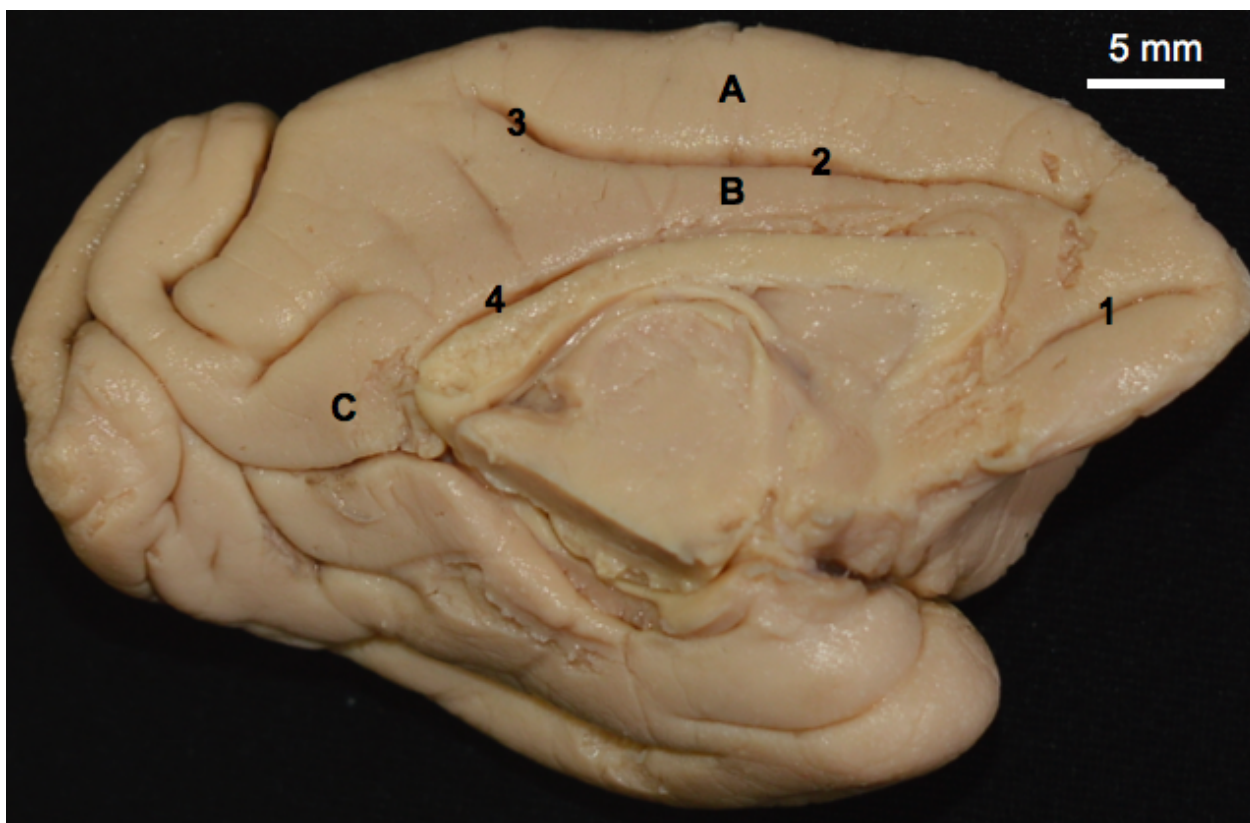


Figura 16 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo direito de *Sapajus libidinosus* (SP1). Número 1: sulco rostral, 2: sulco do cíngulo, 3: ramo marginal, 4: sulco do corpo caloso, A: giro frontal medial, B: giro do cíngulo e C: istmo do giro do cíngulo. Fonte: arquivo pessoal.

Inferiormente ao esplênio do corpo caloso e próximo à extremidade anterior do sulco calcarino, está o sulco do hipocampo (Figura 18). Este segue em direção ao lobo temporal e na região anterior separa o giro para-hipocampal de uma pequena porção denominada de úncus (Figura 18). O sulco do hipocampo está a 24,58 mm do polo frontal e a 21,56 mm do polo occipital.

O sulco colateral aparece segmentado em duas porções, uma conectada posteriormente ao sulco calcarino, e outra, que foi denominada de sulco occipitotemporal (Figura 18), que segue em direção ao polo temporal. O sulco colateral delimita inferiormente o giro lingual e superiormente junto com o sulco calcarino,

delimita o giro fusiforme (Figura 18). Esse sulco está a 41,79 mm do polo frontal e a 10,63 mm do polo occipital.

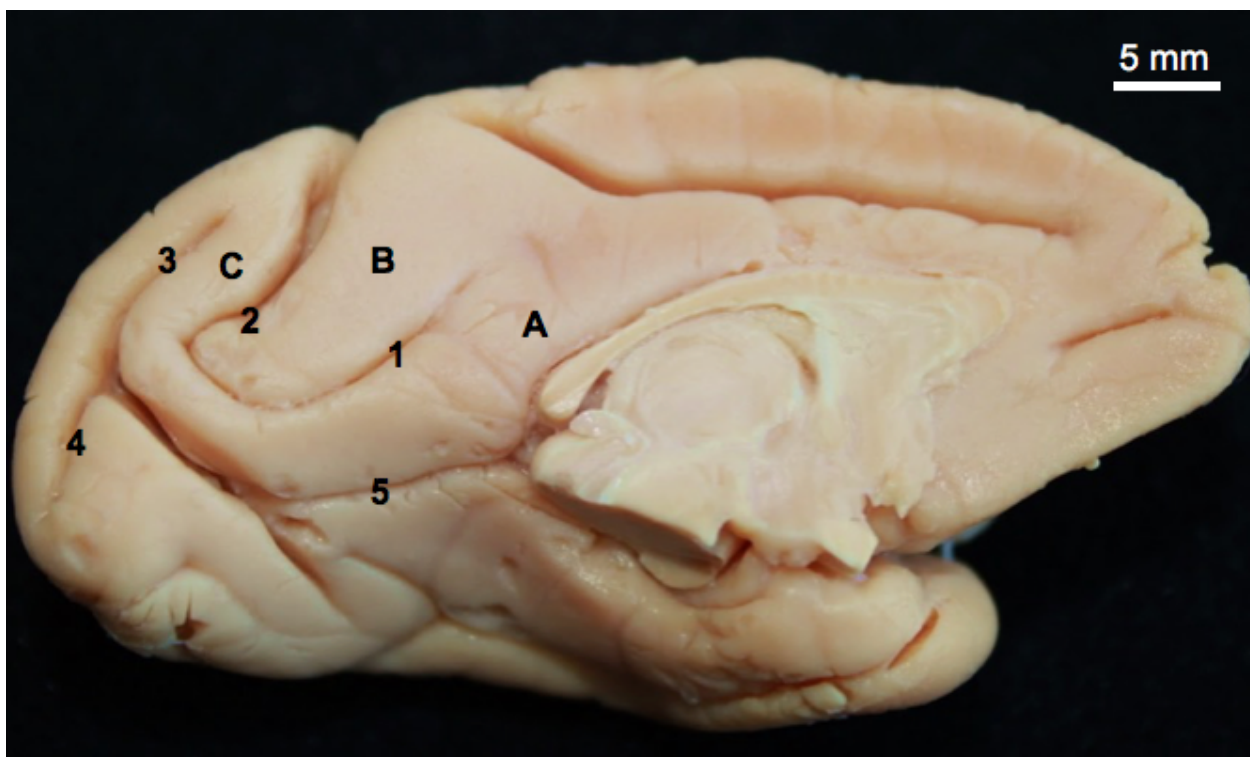


Figura 17- Vista medial do hemisfério esquerdo do lobo esquerdo do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP4). Número 1: sulco subparietal, 2: sulco parieto-occipital, 3: ramo superior, 4: ramo inferior, 5: sulco calcarino, A: istmo do giro do cíngulo, B: pré-cúneo e C: cúneo. Fonte arquivo pessoal.

Delimitando inferiormente o giro lingual está o sulco occipital inferior (Figuras 18 e 19). Na figura 19, observa-se esse sulco na face convexa do telencéfalo. É importante ressaltar que os demais sulcos dessa região convexa de *Sapajus libidinosus* já foram descritos por Pereira-de-Paula (2010), portanto não serão descritos nesse trabalho. Esse sulco inicia-se na face medial do lobo occipital e segue para a face lateral finalizando sua trajetória na maioria dos encéfalos em uma bifurcação na parte caudal do lobo temporal (Figura 19). Em 4 antímeros houve variação na trajetória, o sulco occipital inferior se uniu ao sulco lunatus na face convexa. Esse sulco possui 0,84 de grau de sinuosidade, está a 41,41 mm do polo frontal e a 5,2 mm do polo occipital.

O sulco occipitotemporal (Figura 18) delimita inferiormente o giro parahipocampal e o separa do giro temporal inferior. Esse sulco está a 26,82 mm do polo frontal e a 14,38 mm do polo occipital.

Anteriormente ao sulco colateral e occipitotemporal e contornando o lobo temporal está o sulco rinal (Figura 18), que delimita anteriormente o giro parahipocampal e em quatro antímeros este aparece contínuo ao occipitotemporal. O sulco rinal está a 14,64 mm do polo frontal e a 30,73 mm do polo occipital.

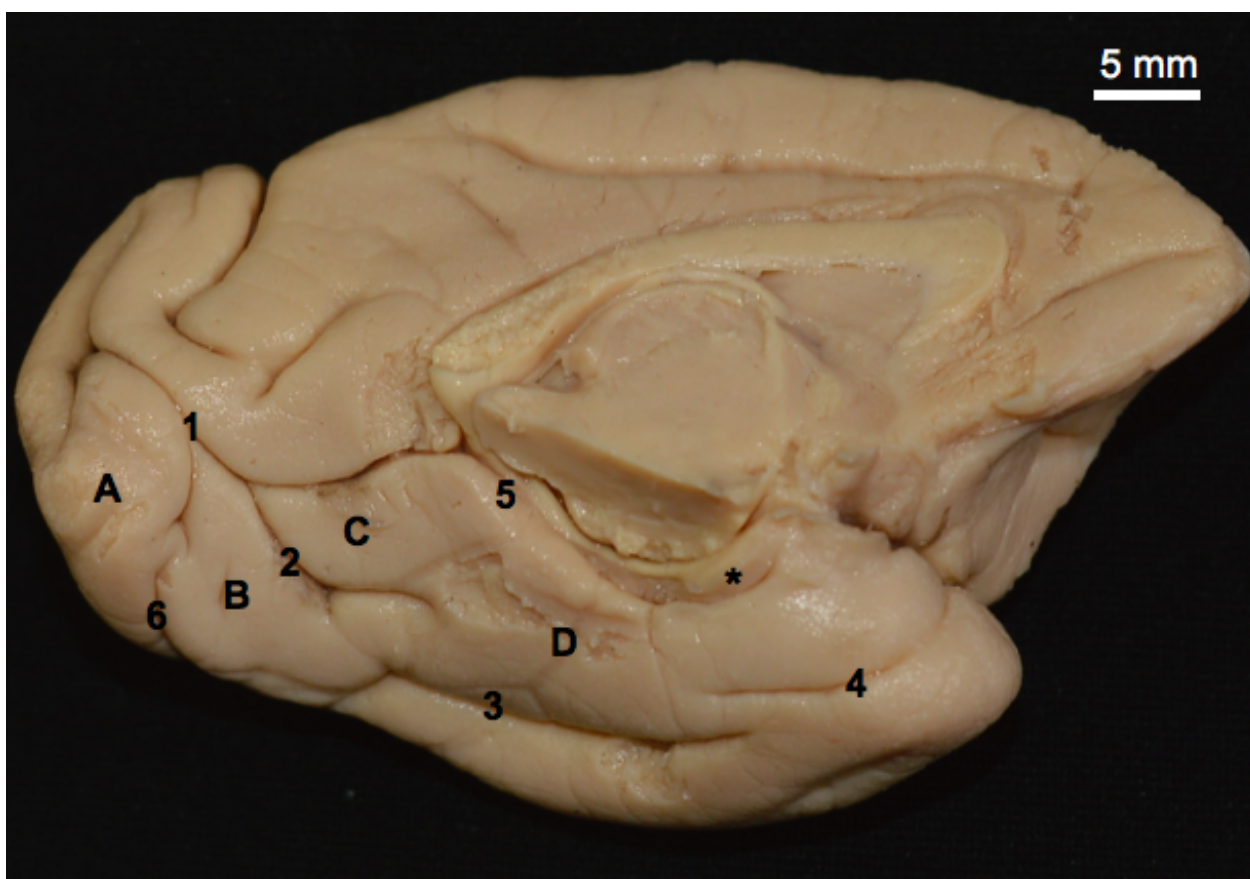


Figura 18 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP1). Número 1: sulco calcarino, 2: sulco colateral 3: sulco occipitotemporal, 4: sulco rinal, 5: sulco do hipocampo, 6: sulco occipital inferior, A: giro occipital, B: giro fusiforme, C: giro lingual, D: giro parahipocampal, \*: úncus. Fonte: arquivo pessoal.

O sulco parieto-occipital (Figura 17) separa medialmente o lobo occipital do parietal. Na maioria dos encéfalos estudados este sulco apareceu contínuo anteriormente ao sulco subparietal, apenas em 2 antímeros esses dois sulcos apareceram separadamente. Como na maioria dos antímeros esses dois sulcos são

contínuos ente si. Para gerar os dados morfométricos considerou-se como início, o sulco parieto-occipital e como final, o sulco subparietal. Assim, temos que, os sulcos parieto-occipital e subparietal estão a 40,20 mm do polo frontal, a 8,78 do polo occipital e possuem grau de sinuosidade de 0,47.

Os valores referentes ao grau de sinuosidade dos sulcos verificados nos encéfalos de *Sapajus libidinosus* estão apresentados na tabela 2.

Tabela 3 - Medidas retas e sinuosas dos sulcos da região medial de *Sapajus libidinosus* (n=7)

Sulco	Medida reta (mm) [1]				Medida curva (mm) [2]				[1]/[2]
	HD		HE		HD		HE		
	Média	Desvio- Padrão	Média	Desvio- Padrão	Média	Desvio- Padrão	Média	Desvio- Padrão	
S. do cíngulo	34,19	2,52	32,99	2,75	35,23	2,61	34,16	3,49	0,96
S. rostral	7,69	1,93	8,06	1,47	8,77	1,78	8,37	1,63	0,90
S. do corpo caloso	26,56	4,30	28,15	2,76	39,58	5,31	40,94	2,86	0,67
S. calcarino	18,41	1,30	18,01	1,32	21,95	1,40	22,33	1,81	0,82
S. do hipocampo	15,34	2,77	15,02	1,60	18,34	3,09	18,71	1,31	0,82
S. occipitotemporal	18,91	4,07	18,37	5,82	21,65	3,39	20,69	6,71	0,88
S. rinal	12,60	0,72	12,29	0,62	20,65	3,12	17,66	1,98	0,64
S. colateral	8,93	2,05	9,63	3,20	10,60	2,92	11,57	3,53	0,83
S. parieto-occipital + subparietal	14,11	0,80	13,50	0,86	30,23	4,18	28,28	4,89	0,47

HD: hemisfério direito, HE: hemisfério esquerdo.

Além dos sulcos e giros, há outras estruturas presentes na região medial do encéfalo, que serão descritos logo abaixo.

O corpo caloso (Figuras 20 e 21) é uma grande comissura que se curva dorsalmente, possui 25,9 mm de comprimento, está a 11,56 mm e a 22,18 mm do polo frontal e occipital, respectivamente. É dividido em regiões, sendo o rostro, a porção anterior. Superiormente ao rostro, o corpo caloso se curva sendo denominado nesse ponto de joelho, e segue posteriormente, em trajetória arqueada, sendo denominado de tronco. A porção final é marcada por uma dilatação, o esplênio. A face convexa do corpo caloso é delimitada pelo sulco do corpo caloso. Abaixo do joelho e posteriormente ao rostro do corpo caloso se encontra o septo pelúcido (Figura 20),



que é formado por tecido neural e separa os dois ventrículos laterais, que são espaços presentes no telencéfalo. Abaixo do esplênio do corpo caloso emerge o fórnix (Figura 21), que possui parte da sua estrutura visível na vista medial, sendo esta a porção que circunda superiormente e anteriormente o tálamo. Ao final da porção anterior do fórnix está a comissura anterior, que possui forma arredondada e conecta os dois hemisférios cerebrais.



Figura 19 - Vista lateral do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP2). Número 1: sulco lunatus, 2: sulco occipital inferior, A: lobo occipital. As demais numerações indicam os sulcos já descritos por Pereira-de-Paula (2010), 3: sulco longitudinal inferior, 4: sulco longitudinal superior, 5: sulco vertical, 6: sulco central, 7: sulco pós-central, 8: sulco lateral e 9: sulco temporal superior. Fonte: arquivo pessoal.

Grande parte das estruturas que compõem o diencefalo estão visíveis na região medial. Nessa região, há uma cavidade para a circulação do líquido cérebro-espinhal que é ímpar e mediana, sendo denominada de III ventrículo.

A maior porção do diencefalo é formada pelo tálamo (Figuras 20 e 21) que constitui duas grandes massas arredondadas de substância cinzenta. Possui 10,09 mm de comprimento e 7,34 mm de altura. Circundando dorsalmente o tálamo, seguindo da região anterior para a posterior, há a estria medular (Figura 20) do tálamo que consiste em feixes de fibras nervosas. A região posterior da estria medular do tálamo possui maior espessura do que as demais.

Na porção anterior do tálamo há uma abertura denominada de forame interventricular (Figura 20), que comunica a cavidade do diencefalo constituída pelo III ventrículo, com os ventrículos laterais.

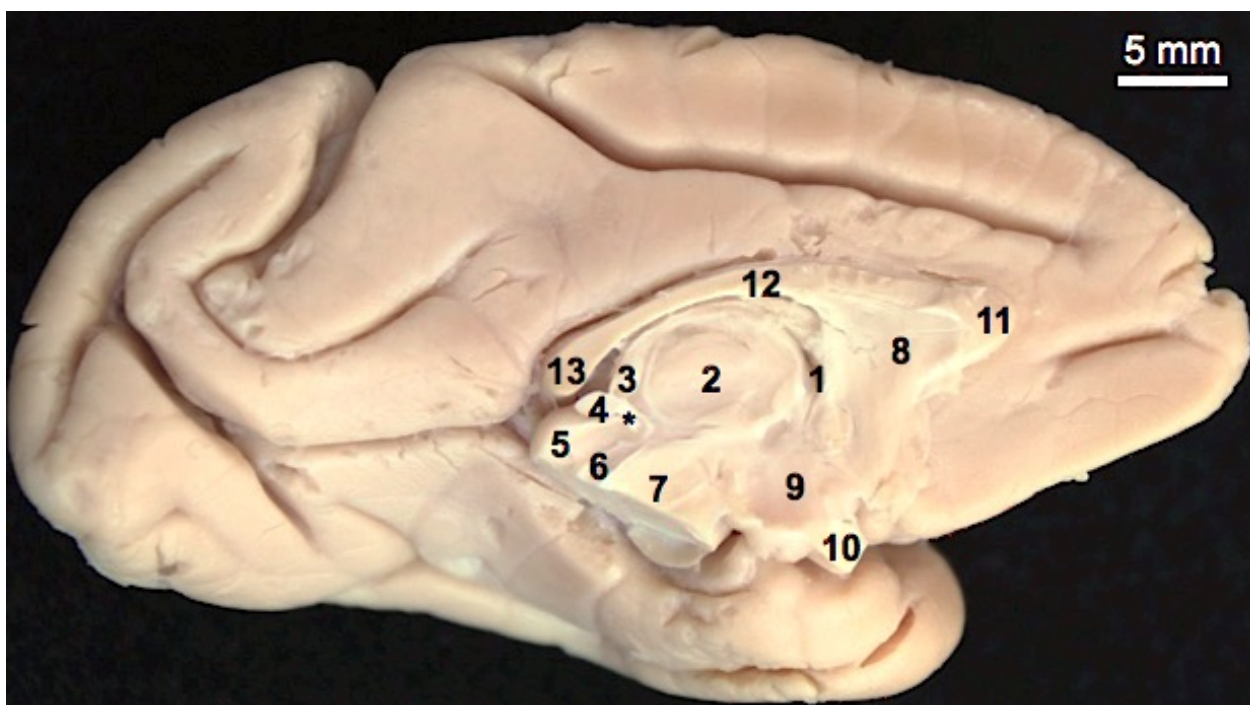


Figura 20 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP4). Número 1: forame interventricular, 2: tálamo, 3: estria medular do tálamo, 4: glândula pineal, 5: colículo superior, 6: aqueduto cerebral, 7: pedúnculo cerebral, 8: septo pelúcido, 9: hipotálamo, 10: quiasma óptico, 11: joelho do corpo caloso, 12: tronco do corpo caloso, 13: esplênio do corpo caloso, asterisco: comissura posterior. Fonte: arquivo pessoal.

Inferiormente ao diencefalo temos o hipotálamo (Figuras 20 e 21) e outras estruturas macroscópicas, como o quiasma óptico na região anterior, que é o local onde encontram-se as fibras do II par de nervo craniano, o nervo óptico. Na região

posterior do hipotálamo encontram-se os corpos mamilares que formam duas saliências arredondadas e bem discretas.

O epitálamo é formado pela glândula pineal (Figuras 20 e 21) e por dois feixes de fibras que se ligam a ela superiormente e inferiormente, denominadas de comissura das habênulas (contínua com as estrias medulares) e comissura posterior (Figura 20), respectivamente.

Localizado inferiormente ao diencéfalo está o mesencéfalo, sendo este uma estrutura ímpar e mediana (Figura 21). Na região medial do mesencéfalo observa-se dorsalmente um par de colículos superiores e outro de colículos inferiores que formam o teto do mesencéfalo.

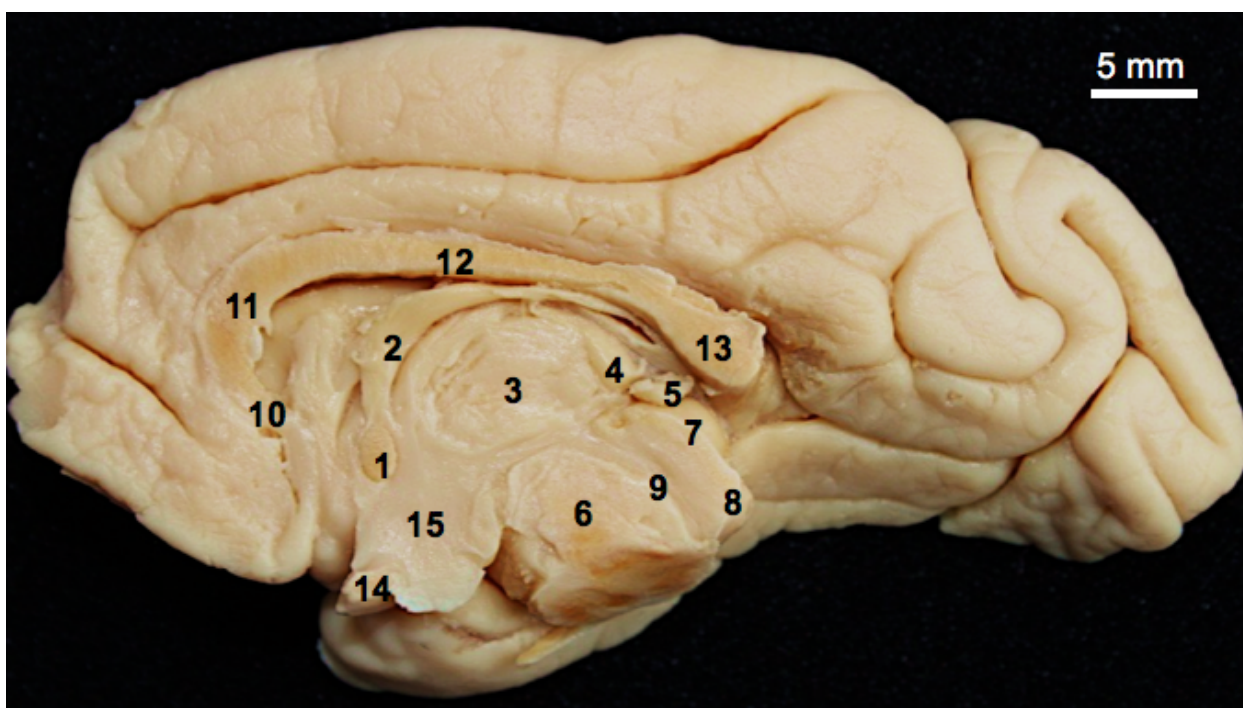


Figura 21 - Vista medial do hemisfério direito do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP3). Número: 1: comissura anterior, 2: fórnix, 3: tálamo, 4: estria medular do tálamo, 5: glândula pineal, 6: pedúnculo cerebral, 7: colículo superior, 8: colículo inferior, 9: aqueduto cerebral, 10: rostro do corpo caloso, 11: joelho do corpo caloso, 12: tronco do corpo caloso, 13: esplênio do corpo caloso, 14: quiasma óptico, 15: hipotálamo. Fonte: arquivo pessoal.

Anteriormente aos colículos há um canal que atravessa todo o mesencéfalo e une o III ao IV ventrículo, sendo este denominado de aqueduto cerebral (Figuras 20, 21e 22). Por esse canal o líquido cérebro-espinhal passa pelo mesencéfalo.



Anteriormente, o mesencéfalo é formado pelos pedúnculos cerebrais (Figura 22), que possuem altura de 5,75 mm.

Na região medial foi possível visualizar o III par de nervos cranianos (Figura 22), o nervo oculomotor, que emerge da fossa interpeduncular, ou seja, o espaço existente entre os dois pedúnculos cerebrais.

Abaixo do mesencéfalo e anteriormente ao cerebello (Figura 22) está a ponte (Figura 22) que é formada por fibras que interconectam as estruturas cerebrais. Pode-se delimitar anteriormente a transição entre a ponte e a estrutura que se situa inferiormente, o bulbo, pelo sulco bulbo-pontino. A ponte possui comprimento de 8,68 mm, largura de 16,06 mm e altura de 9,85mm.

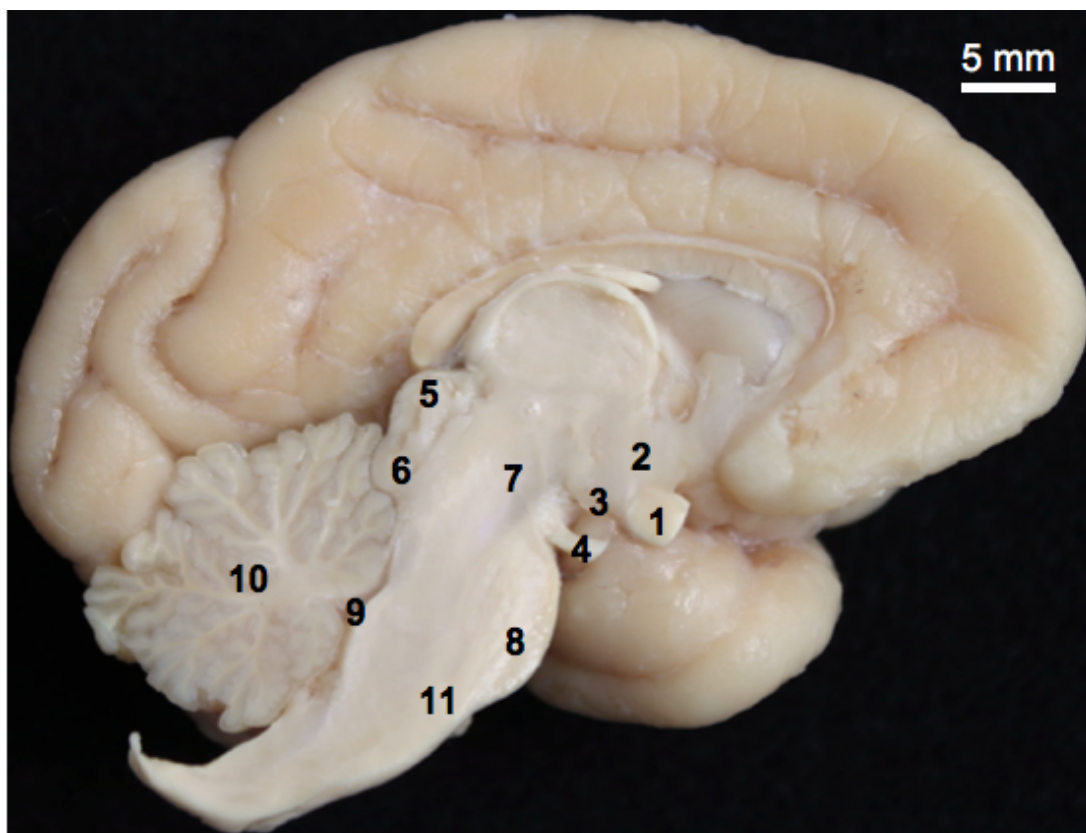


Figura 22 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Sapajus libidinosus* (SP6). Número 1: quiasma óptico, 2: hipotálamo, 3: corpo mamilar, 4: Nervo oculomotor, 5: colículo superior, 6: colículo inferior, 7: pedúnculo cerebral, 8: ponte, 9: IV ventrículo, 10: cerebello, 11: bulbo. Fonte: arquivo pessoal.

O bulbo ou medula oblonga (Figura 22) é contínuo com a medula espinhal inferiormente. Na porção inferior do bulbo, há um estreito canal denominado de canal central do bulbo que se abre no IV ventrículo e é contínuo com o canal central da medula espinhal. O comprimento do bulbo é de 6,81 mm.

O bulbo, ponte e mesencéfalo formam o tronco encefálico, que está interposto entre o diencéfalo e a medula espinhal.

O IV ventrículo é um espaço de circulação do líquido cérebro-espinhal que está entre o aqueduto cerebral e o canal central do bulbo. O assoalho é formado pela região dorsal da ponte e bulbo, e o teto é formado pelo véu medular superior e inferior que são finas lâminas de substância branca que unem o cerebelo ao tronco encefálico.

O cerebelo possui córtex cerebelar, formado por massa cinzenta e centro medular branco do cerebelo, formado por massa branca. As dimensões do cerebelo são: 17,73 mm de altura, 13,51 mm de comprimento e 34,11 mm de largura.

#### **4.4 Descrição Encefálica Macroscópica de *Brachyteles arachnoides***

O encéfalo de *Brachyteles arachnoides* possui 47,77 mm de altura, 79,51 mm de comprimento e 55,16 mm de largura. O índice de encefalização encontrado nesse espécime foi de 1,74.

Esse animal possui um longo sulco central (Figura 23), que separa o lobo frontal do parietal. A extremidade superior desse sulco se inicia abaixo da margem superior do encéfalo, possui trajetória levemente arqueada e não se une a nenhum outro sulco. O grau de sinuosidade é de 0,84. Este sulco está a 36,15 mm do polo occipital e delimita posteriormente o lobo frontal, que possui 39,45 mm de comprimento.

No lobo frontal há 3 sulcos bem distintos, que são os sulcos frontal inferior (ou sulco reto), pré-central superior e inferior (Figura 23). O primeiro sulco está a 5,12 mm do polo frontal e finaliza sua trajetória a 17,33 mm da inclinação anterior do sulco lateral. Possui 0,91 de sinuosidade e está a 53,31 mm do polo occipital. O sulco pré-central superior possui trajetória longitudinal, está próximo à margem superior e é pouco sinuoso, 0,98. O pré-central inferior possui trajetória oblíqua, está logo acima do sulco frontal e possui 0,92 de grau de sinuosidade.

Posteriormente ao sulco central, está o pequeno sulco pós-central (Figura 23), que inicia acima do sulco central e termina na parte superior do lobo parietal. Esse sulco possui 0,97 de sinuosidade e está a 38,26 mm do polo frontal e a 30,09 mm do polo occipital.

O sulco lateral (Figura 24) inicia-se inferiormente ao lobo frontal e finaliza sua trajetória em uma bifurcação em forma de Y no lobo occipital antes da margem superior do encéfalo e posteriormente ao sulco parieto-occipital. Esse sulco divide o lobo parietal em duas porções, sendo um cranial e outra caudal. Uma das ramificações da parte final desse sulco se une ao sulco lunatus. Além disso, ele possui uma marcante inflexão cranial e outra mais suave, denominada de inflexão caudal. Esse sulco separa os lobos frontal, parietal do lobo temporal, possui 0,76 de grau de sinuosidade, está a 21,52 mm do polo frontal e a 10,9 mm do polo occipital.

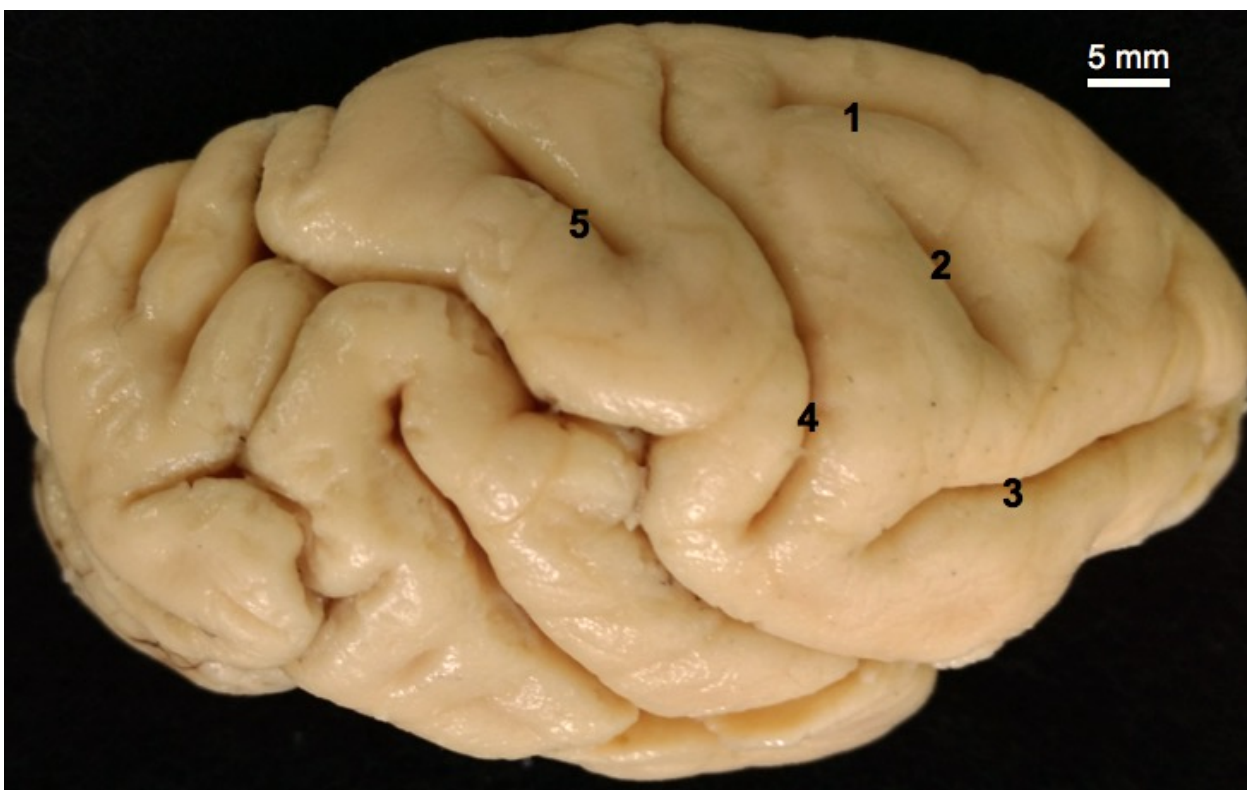


Figura 23 - Vista superior do hemisfério direito do encéfalo de *Brachyteles arachnoides* (BA1). Número 1: sulco pré-central superior, 2: sulco pré-central inferior, 3: sulco frontal inferior, 4: sulco central, 5: sulco pós-central. Fonte: acervo fotográfico CPRJ.

No lobo temporal há dois sulcos, o temporal superior e o inferior (Figura 23). O sulco temporal superior é maior e percorre quase todo o lobo temporal e o divide em giro temporal superior e médio. Finaliza sua trajetória sem se unir a outro sulco. Está a 31,32 mm do polo frontal, a 23,16 mm do polo occipital e possui 0,90 de grau de sinuosidade. O sulco temporal inferior é pequeno, raso e retilíneo (1,0 de grau de sinuosidade). Por ser curto não separa precisamente o giro temporal médio do inferior. Esse sulco está a 30,35 mm do polo frontal e a 39,85 mm do polo occipital.

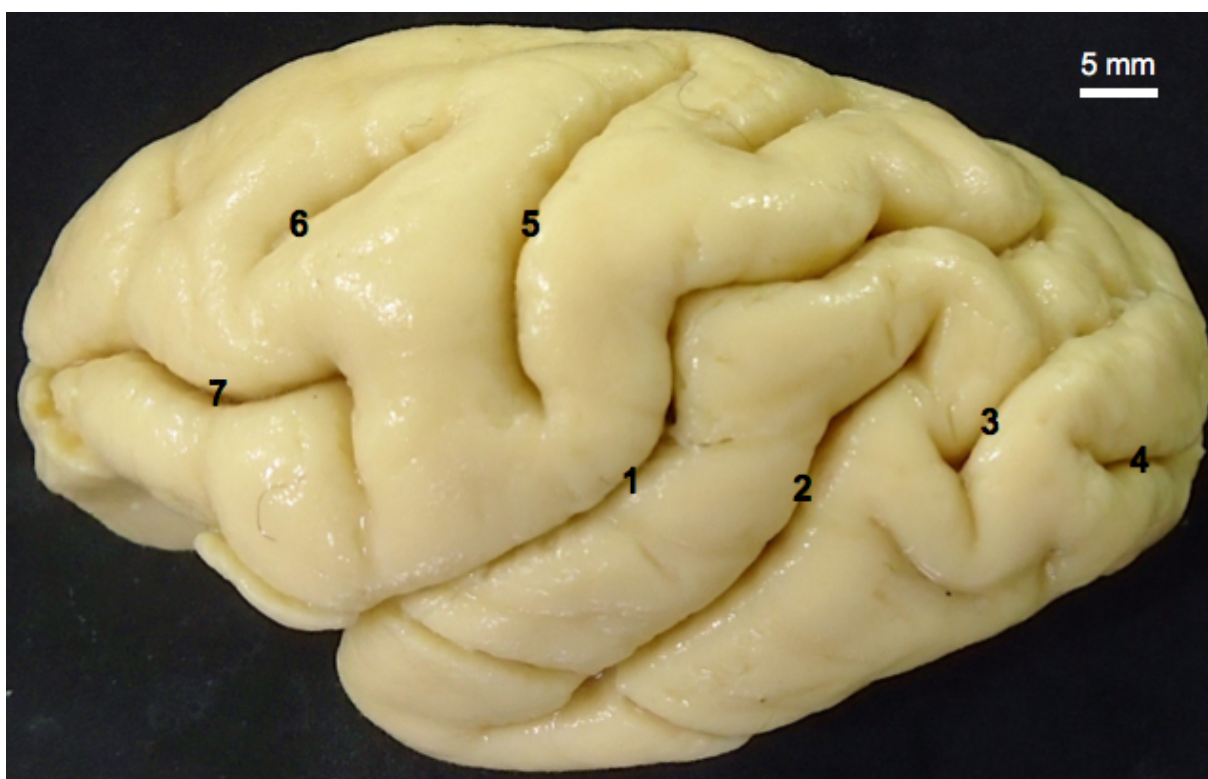


Figura 24 - Vista lateral do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Brachyteles arachnoides* (BA1). Número 1: sulco lateral, 2: sulco temporal superior, 3: sulco lunatus, 4: sulco occipital inferior, 5: sulco central, 6: sulco pré-central inferior, 7: sulco frontal inferior. Fonte: acervo fotográfico CPRJ.

Separando o lobo parietal do occipital na face lateral há o sulco lunatus (Figura 24), que inicia em uma pequena bifurcação no lobo temporal e ascende delimitando caudalmente o lobo parietal. Esse sulco difere na porção superior em relação aos hemisférios, sendo que no esquerdo ele é contínuo, apresenta uma inflexão caudal e se une ao sulco lateral, já no direito está fragmentado, a porção superior segue até a

face medial do encéfalo e a porção inferior se une ao sulco lateral. Esse sulco está a 60,37 mm do polo frontal, a 13,35 mm do polo frontal e possui 0,75 de sinuosidade.

Na vista lateral do lobo occipital apresenta sulcos bem definidos e que variam entre os hemisférios. Os dois antímeros apresentam o sulco occipital inferior (Figura 24), que é levemente arqueado, se localiza inferiormente ao sulco lunatus e possui 0,84 de grau de sinuosidade. Esse é o único sulco observado no lado direito e possui uma bifurcação na porção lateral. No lado esquerdo há também o sulco occipital superior, que é bem menor e que segue até a face medial do encéfalo.

Na face medial do encéfalo do espécime estudado de *Brachyteles arachnoides* há vários sulcos, giros e foi possível visualizar as estruturas do tronco encefálico. Iniciando pelo lobo frontal, nessa região há apenas curto o sulco rostral (Figura 25). Esse sulco é reto (grau de sinuosidade 1) e se encontra a 2,3 mm do polo frontal e a 66,08 mm do polo occipital.

O sulco do cíngulo se localiza na parte superior do encéfalo e delimita superiormente o giro do cíngulo e inferiormente o giro frontal medial. Esse sulco inicia-se um pouco à frente do joelho do corpo caloso e segue em direção caudal sem se ramificar ou se unir ao outro sulco e a sua porção final do sulco ascende levemente. Ele possui 0,86 de grau de sinuosidade, está a 10,67 mm do polo frontal e a 26,20 mm do polo occipital.

Posteriormente ao sulco do cíngulo e separando o lobo parietal do occipital está o sulco parieto-occipital (Figuras 25 e 26). Nos dois antímeros esse sulco inicia-se na margem superior do encéfalo e segue inferiormente até a altura do esplênio do corpo caloso. No hemisfério esquerdo (Figura 25), ele se ramifica e se curva em direção caudal e dando origem ao sulco parieto-occipital acessório. No hemisfério direito (Figura 26) há os dois sulcos, mas eles não se unem em nenhum ponto. O parieto-occipital possui grau de sinuosidade 0,81, está a 58,09 mm do polo frontal e a 20,95 mm do polo occipital.

Circundando todo o corpo caloso está o sulco que recebe o mesmo nome (Figura 25) que segue em direção caudal e finaliza sua trajetória em um ponto em

comum com os sulcos calcarino e do hipocampo. Esse sulco está a 16,35 mm do polo frontal, a 30,57 mm do polo occipital e possui 0,6 de sinuosidade.

Contínuo ao sulco do corpo caloso está o sulco do hipocampo (Figura 25), que delimita medialmente o giro parahipocampal e o separa do úncus. Esse sulco está a 33,7 mm do polo frontal, a 30,16 mm do polo occipital e possui 0,92 de grau de sinuosidade.

O sulco calcarino (Figura 25) se dirige ao lobo occipital em trajetória longitudinal e termina em uma bifurcação formando os ramos superior e inferior. Esse sulco está a 49,25 mm do polo frontal, a 3,30 mm do polo occipital e possui 0,94 de grau de sinuosidade.

Marcando a parte inferior do lobo temporal está o sulco colateral, que é contínuo e delimita inferiormente o giro para-hipocampal. Esse sulco possui 0,85 de sinuosidade, está a 50,24 mm do polo frontal e a 14,57 mm do polo occipital.

Na porções anteriores e laterais ao sulco do hipocampo está o sulco rinal (Figura 25) que circunda a extremidade anterior do lobo temporal. Esse sulco está 22,6 mm do polo frontal, a 39,85 mm do polo occipital e possui 0,81 de grau de sinuosidade.

Abaixo do sulco do corpo caloso há o próprio corpo caloso (Figura 26), que é uma grande comissura que se curva dorsalmente e possui 30,71 mm de comprimento. Ele situa-se a 16,17 mm e a 30,97 mm do polo frontal e occipital, respectivamente. Ele é dividido em rostro, joelho, tronco e esplênio.

Inferiormente ao corpo caloso está o diencéfalo, o qual observa-se o tálamo (Figura 26) que possui 12,37 mm de comprimento e 9,29 mm de altura. Circundando dorsalmente o tálamo, seguindo da região anterior para a posterior, há a estria medular do tálamo. Cranialmente ao tálamo há uma abertura denominada de forame interventricular que comunica a cavidade do diencéfalo que é o III ventrículo, com os ventrículos laterais. Inferiormente ao tálamo, observa-se o hipotálamo e posteriormente ao tálamo está o epitálamo, onde se encontra a glândula pineal (Figura 26).



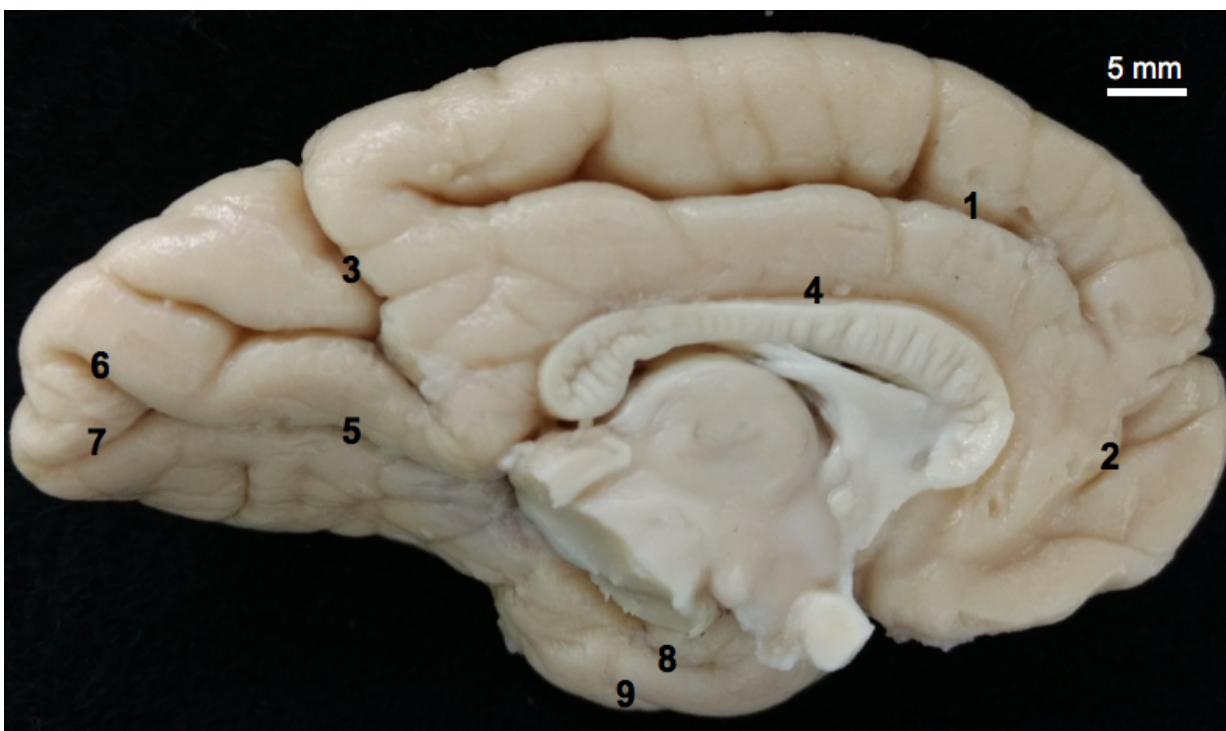


Figura 25 - Vista medial do hemisfério esquerdo do encéfalo de *Brachyteles arachnoides* (BA1). Número 1: sulco do cíngulo, 2: sulco rostral, 3: sulco parieto-occipital, 4: sulco do corpo caloso, 5: sulco calcarino, 6: ramo superior, 7: ramo inferior, 8: sulco do hipocampo, 9: sulco rinal. Fonte: acervo fotográfico CPRJ.

Localizado inferiormente ao diencéfalo está o mesencéfalo (Figura 26), uma estrutura ímpar e mediana, em cuja região caudal estão os pares de colículos superiores e colículos inferiores. Anteriormente aos colículos há um canal que atravessa todo o mesencéfalo e une o III ao IV ventrículo, sendo este denominado de aqueduto cerebral e anteriormente, o mesencéfalo é formado pelos pedúnculos cerebrais, que possuem altura de 11,05 mm.

Abaixo do mesencéfalo e anteriormente ao cerebelo temos a ponte (Figura 26), que é delimitada anteriormente pelo sulco bulbo-pontino, já na região posterior, há continuidade entre ambas as estruturas. A ponte possui comprimento de 13,18 mm, largura de 22,7 mm e altura de 13,73 mm. O bulbo ou medula oblonga é contínuo com a medula espinhal inferiormente. O comprimento do bulbo é de 11,53 mm e o IV ventrículo (Figura 26) ocupa um espaço que separa a ponte, e o bulbo do cerebelo.

O cerebelo (Figura 26) possui córtex cerebelar, formado por massa cinzenta e um centro medular branco, formado por massa branca. Nessa vista, é possível

observar uma extensa e espessa faixa de massa branca, que corresponde ao pedúnculo cerebelar superior, que conecta o cerebelo ao mesencéfalo. As dimensões do cerebelo foram: 19,93 mm de altura, 21,01 mm de comprimento e 48,71 mm de largura.

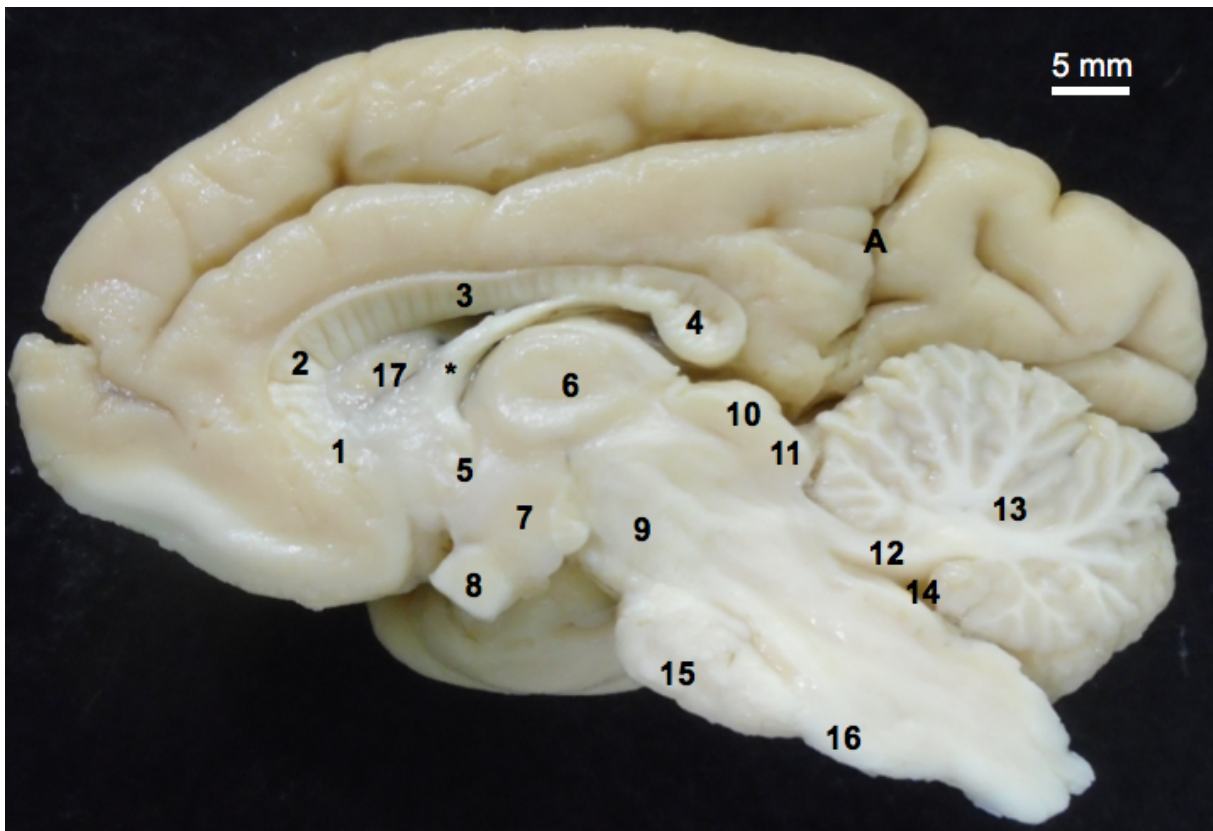


Figura 26 - Vista medial do hemisfério direito do encéfalo de *Brachyteles arachnoides* (BA1). Letra A: sulco parieto-occipital, 1: rostró, 2: joelho, 3: tronco, 4: esplênio do corpo caloso, 5: comissura anterior, 6: tálamo, 7: hipotálamo, 8: quiasma óptico, 9: pedúnculo cerebral, 10: colículo superior, 11: colículo inferior, 12: pedúnculo cerebelar superior, 13: cerebelo, 14: IV ventrículo, 15: ponte, 16: bulbo, 17: septo pelúcido, asterisco: fórnix. Fonte: acervo fotográfico CPRJ.

#### 4.5 Citoarquitetura do Neocórtex de *Sapajus libidinosus*

Para fins da caracterização da citoarquitetura neocortical dos *Sapajus libidinosus*, pela técnica HE foi utilizado apenas um encéfalo. Embora esta técnica tenha sido aplicada em outros dois encéfalos problemas operacionais durante o processamento das amostras impediram a sua inclusão nesse estudo.



### 4.5.1 Córtex Frontal

A área do córtex frontal mostrou prevalência de neurônios piramidais, exceto na camada IV. Essa área do animal estudado é classificada como córtex do tipo granular-piramidal. A camada I (molecular) (Figuras 27 e 41) possui poucas células e alta densidade de fibras que chegam das camadas inferiores. A camada II e IV (granular externa e interna, respectivamente) são reduzidas e com baixa densidade celular (Figura 27). A camada III (Figuras 27, 29 e 41) é espessa e com muitas células piramidais de pequeno e médio tamanho. A camada V é bem desenvolvida e há neurônios piramidais de vários tamanhos, prevalecendo os piramidais grandes e as células de Betz (Figuras 28 e 41), que possuem comprimento de  $25,76 \pm 6,02 \mu\text{m}$  e altura de aproximadamente  $48,20 \pm 8,49 \mu\text{m}$ . Os dendritos apicais dos neurônios piramidais chegam até as camadas superiores e apresentam muitas ramificações colaterais (Figura 29).

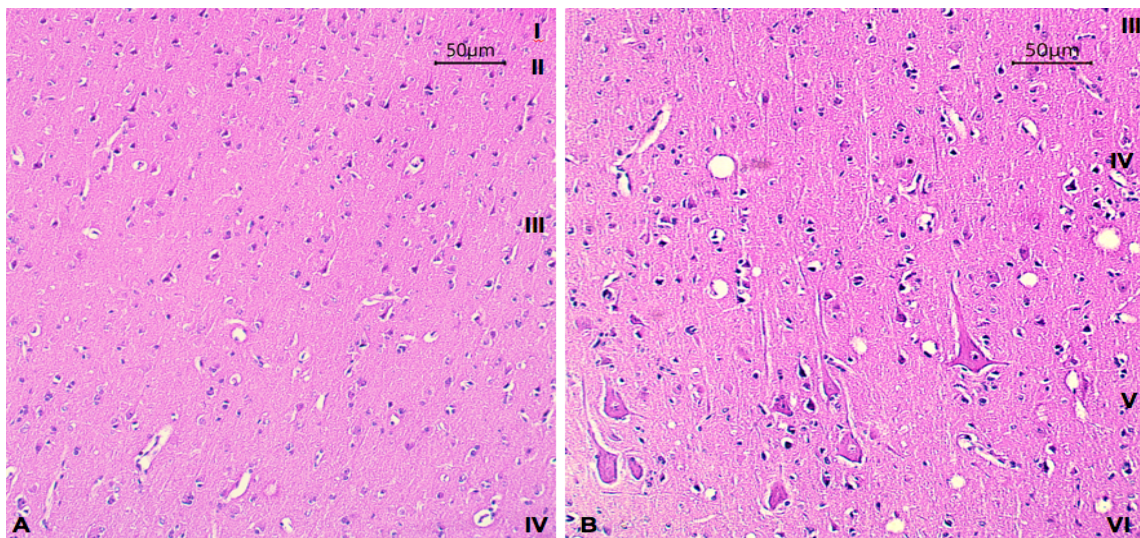


Figura 27 - Representação histológica do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP5). A: camadas I, II, III e IV, objetiva 10X. B: camadas III, IV, V e VI, técnica histológica HE, objetiva 10x. Fonte: arquivo pessoal.

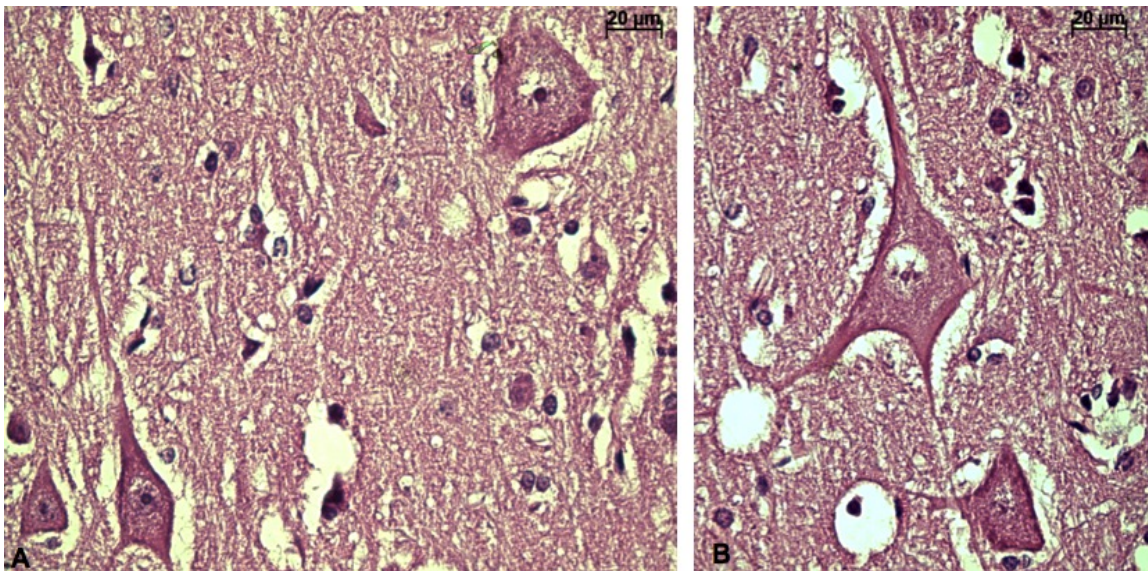


Figura 28 - Representação histológica da camada V do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP5). A e B: camada V evidenciando as células piramidais grandes e gigantes (células de Betz), técnica histológica HE. Objetiva 40x. Fonte: arquivo pessoal.

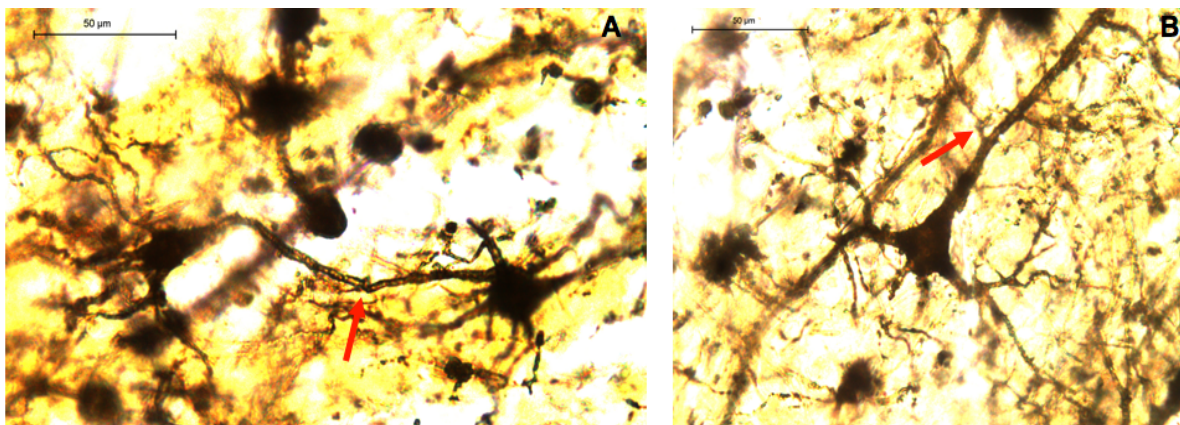


Figura 29 - Representação histológica do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP3). A: seta mostra conexão entre dois neurônios. B: a seta evidencia um ramo colateral do dendrito apical. A e B: Objetiva 40x e técnica de Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal.

A altura da massa cinzenta do lobo frontal é de aproximadamente 2666,68  $\mu\text{m}$  e a média do número de células neurais foi de  $98,51 \pm 16,65$ . Dentre o total de 288 contagens realizadas não ocorreu discrepância entre as variâncias na contagem [ $F_{\text{cal}}(3,80) > F_{\text{tab}}(1,82)$ ].



### 4.5.2 Córtex Pré-Frontal

As camadas da área pré-frontal são difíceis de separar como pode ser observado na figura 31, devido às poucas diferenças no desenvolvimento das camadas e prevalência de neurônios granulares. Assim, essa área classificada como córtex do tipo polar.

A camada I (Figuras 32, 33, 43) recebe fibras das demais estratificações e possui baixa densidade celular. As camadas II e IV (Figuras 29, 32, 33 e 42) são bem espessas e com predominância de neurônios granulares, sendo que os da camada II são menores que os da camada IV. As camadas III e V (Figuras 29, 43) são finas e possuem poucos neurônios piramidais pequenos e de médio tamanho. A camada VI possui neurônios piramidais pequenos e várias células granulares.

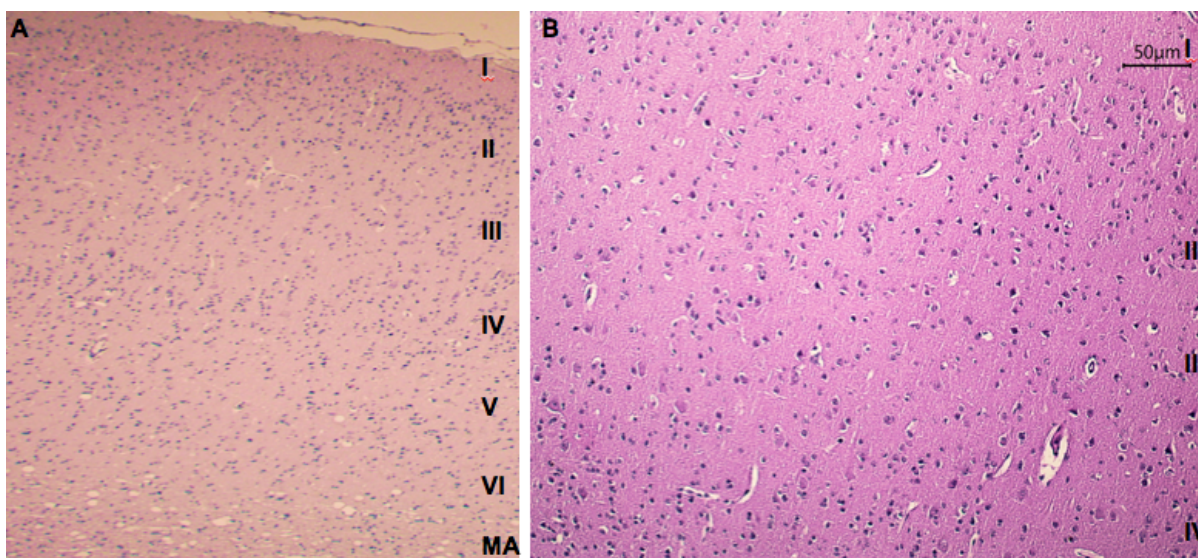


Figura 30 - Representação histológica da área pré-frontal de *Sapajus libidinosus* (SP5). A: camadas I, II, III, IV, V, VI e MA (massa branca). Objetiva 2,5x. B: camadas I, II, III, IV. A e B: Objetiva 10x e técnica de HE. Fonte: arquivo pessoal.

A altura do córtex pré-frontal é de aproximadamente 2468,39  $\mu\text{m}$ , a média do número absoluto de células neurais foi de  $98,42 \pm 14,74$ . Dentre o total de 288 contagens realizadas não ocorreu discrepância entre as variâncias na contagem [ $F_{\text{cal}}(4,37) > F_{\text{tab}}(1,82)$ ].

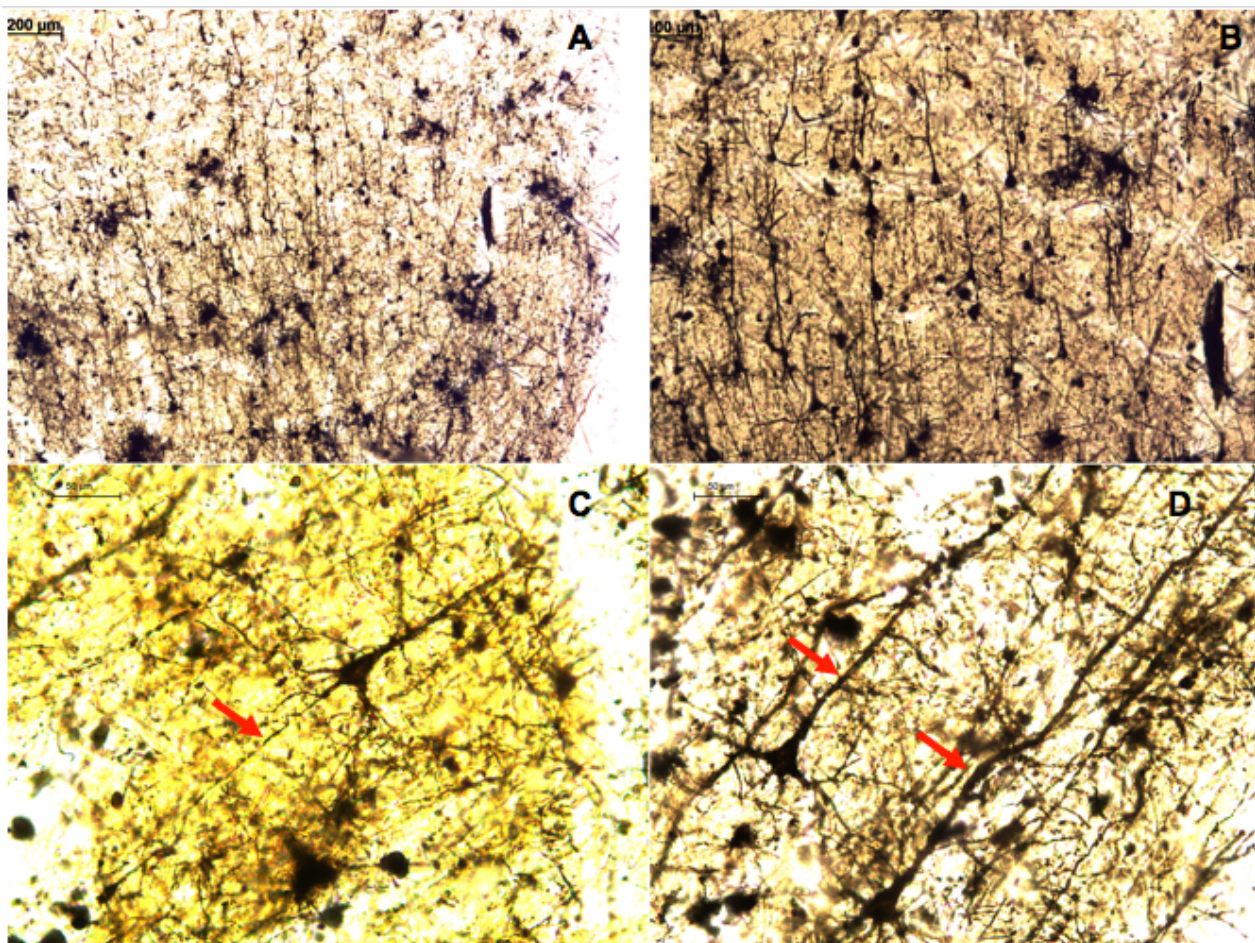


Figura 31 - Representação histológica do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP3). A: camadas I, II, III (presença de muitos neurônios piramidais), objetiva 10x. B: camadas IV, V e VI, objetiva 10x. C: camada V, a seta evidencia o axônio do neurônio piramidal. D: camada V e as setas marcam o dendrito apical do neurônio piramidal. A e B: objetiva 10x, C e D: objetiva 20x. A, B, C e D: técnica Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal.

#### 4.5.3 Córtex Parietal

Estruturalmente, a área parietal possui seis camadas evidentes (Figura 34) e de fácil distinção e com predominância de neurônios granulares em todas as camadas. É classificado como córtex do tipo granular-parietal.

A camada I (Figuras 34, 35 e 45) possui alta densidade de fibras e baixa de células. A camada II é espessa e os neurônios granulares se distribuem em maior quantidade na parte superior. A camada III (Figuras 34, 36, 44 e 45) possui a maioria dos neurônios piramidais pequenos e médios e há alguns de grande tamanho. O dendrito apical segue para as camadas superiores e o axônio segue inferiormente



(Figuras 36 e 45). Observa-se uma rica rede de prolongamentos de neurônios, principalmente granulares, na camada IV. A camada V (Figura 45), possui neurônios piramidais pequenos e médio e se concentram na parte inferior. O dendrito apical segue para as camadas superiores e o axônio segue para a camada VI e massa branca (Figura 45). As Camada III e V são espessas e possuem as células mais afastadas entre si. A camada VI é fina e com maioria de neurônios do tipo granular (Figuras 34, 44 e 45).

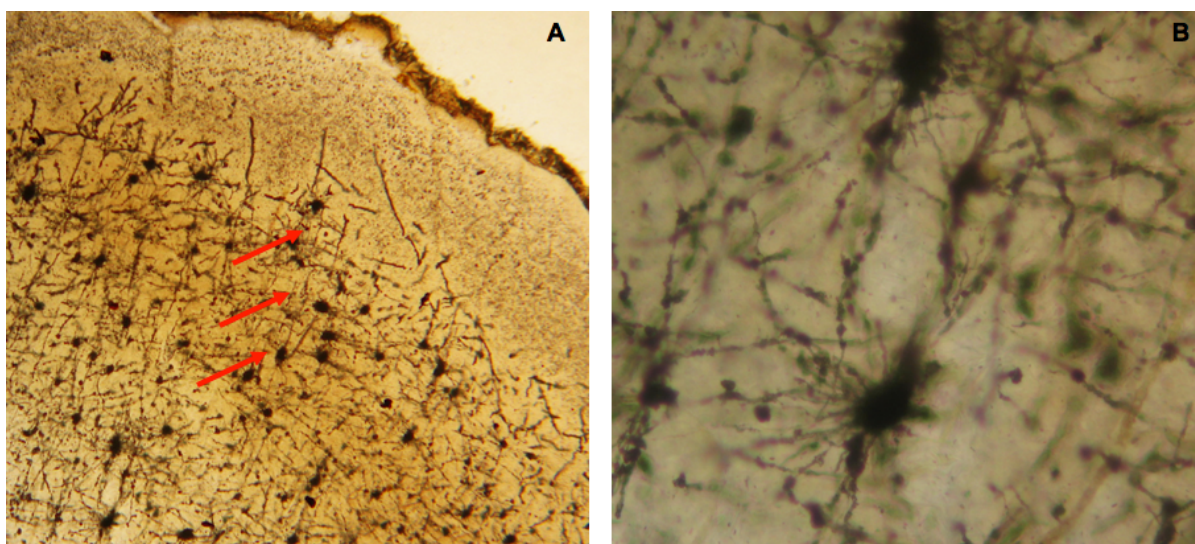


Figura 32 - Representação histológica da área pré-frontal de *Sapajus libidinosus* (SP3). A: camada I, com baixa densidade celular, camada II, III e IV, com predominância de neurônios granulares. A seta evidencia o axônio de um neurônio granular da parte superior da camada II chegando a outro neurônio granular da parte inferior da camada II, objetiva 5x. B: neurônio granular e suas ramificações, objetiva 40x. A e B: técnica de Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal.

A altura do córtex parietal é de aproximadamente 2104, 93  $\mu\text{m}$  e a média do número absoluto de células neurais  $146,67 \pm 24,97$ . Dentre o total de 288 contagens realizadas não ocorreu discrepância entre as variâncias na contagem [ $F_{\text{cal}}(2,04) > F_{\text{tab}}(1,82)$ ].

#### 4.5.4 Córtex Temporal

Nesse lobo há maior densidade de células nas camadas II e IV (Figuras 37, 38 e 46). Assim, a área é classificada como granular-parietal (parietal) devido às características histológicas, tais como, camada I que apresenta baixa densidade celular e é bem delimitada em relação à camada II, que por sua vez, possui maior



espessamento e grande quantidade de neurônios granulares. A camada III (Figura 37 e 46) é delgada, há predominância de neurônios granulares com algumas células piramidais pequenas. A camada IV é semelhante à camada II com alta densidade de neurônios granulares, que estão mais próximos entre si. A camada V (Figura 37) é larga, mas assim como na camada III as células estão mais afastadas. A camada VI é fina e se diferencia da camada V pela proximidade das células.

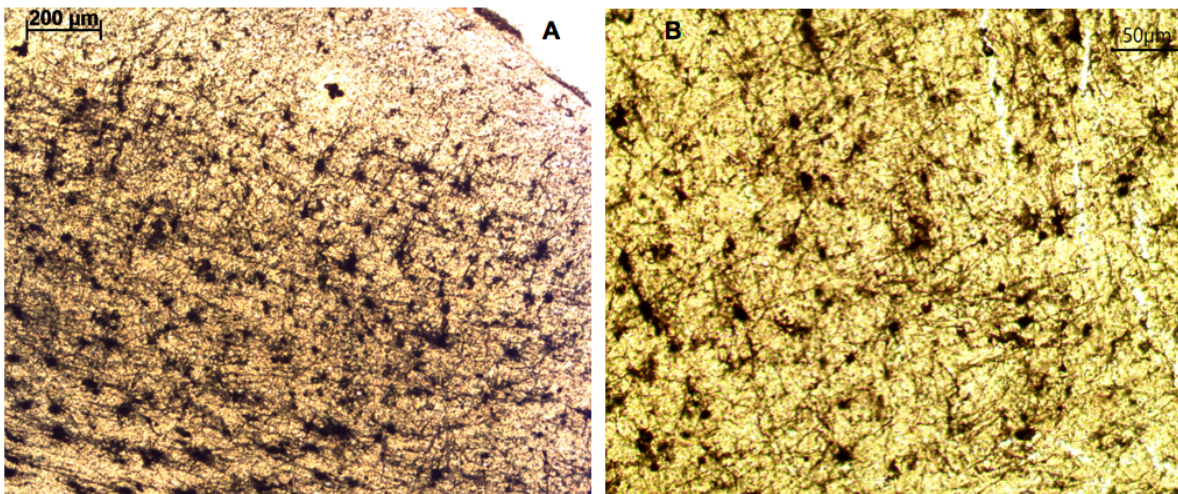


Figura 33 - Representação histológica da área pré-frontal de *Sapajus libidinosus* (SP3) A: camadas I a VI e inferiormente está a massa branca, objetiva de 2,5x. B: camadas II a V, objetiva 10x. A e B: técnica de Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal.

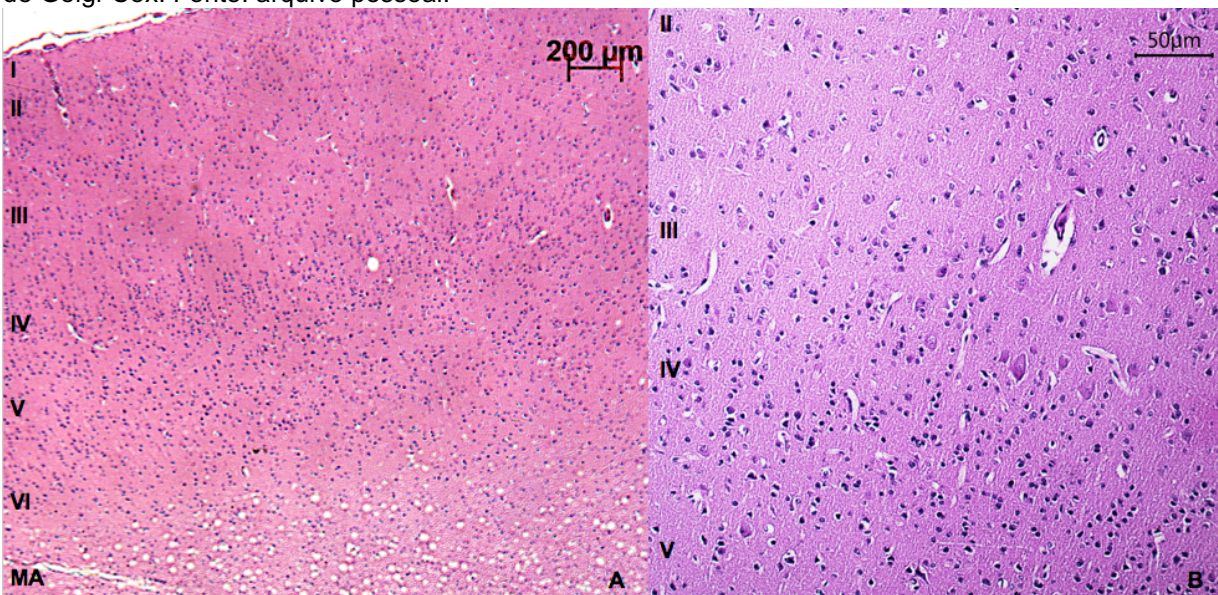


Figura 34 – Representação histológica do lobo parietal de *Sapajus libidinosus* (SP5). A: camadas I a VI, MA: massa branca, objetiva: 2,5x. B: camadas II a V, na camada III há presença de neurônios piramidais médios, camada IV: aglomerado de neurônios granulares, objetiva 10x. A e B: técnica HE.



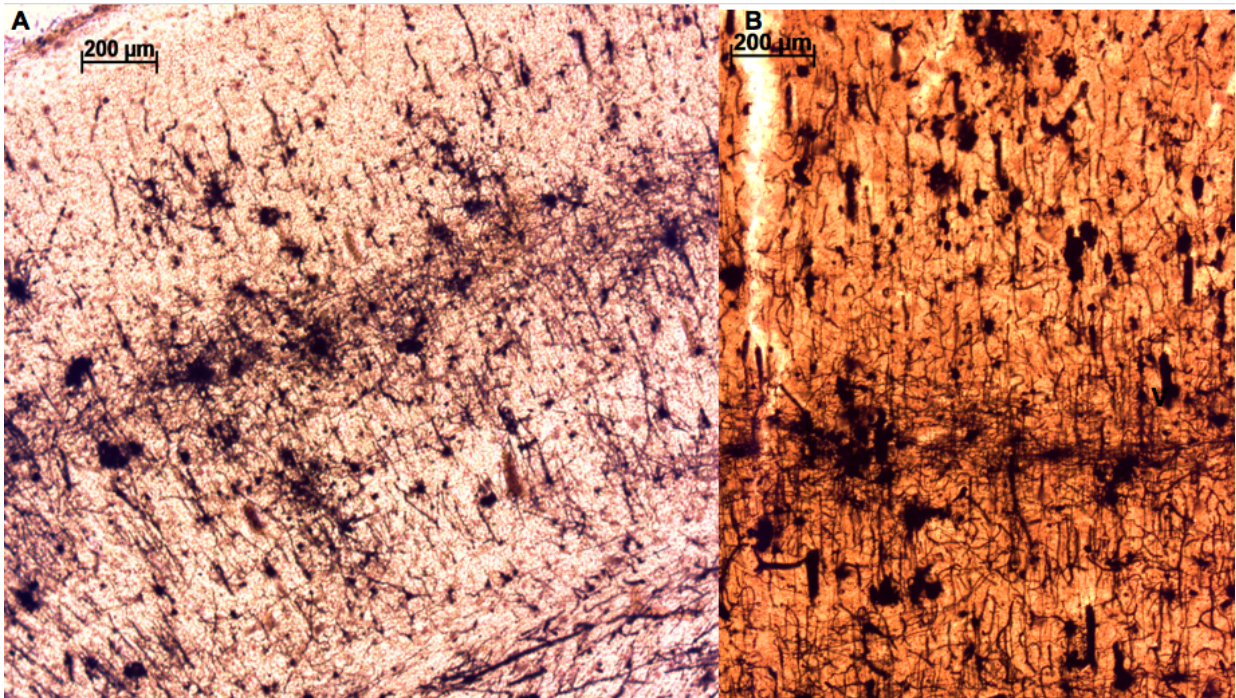


Figura 35 – Representação histológica do lobo parietal de *Sapajus libidinosus* (SP4). A: camadas I a VI e massa branca na parte inferior da imagem, objetiva: 2,5x. B: camadas II a V, observa-se neurônios granulares na parte inferior da camada II, na camada III há presença de neurônios piramidais médios, camada IV: aglomerado de neurônios granulares, e estrias de Baillarger externa, objetiva 10x. A e B: técnica Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal.

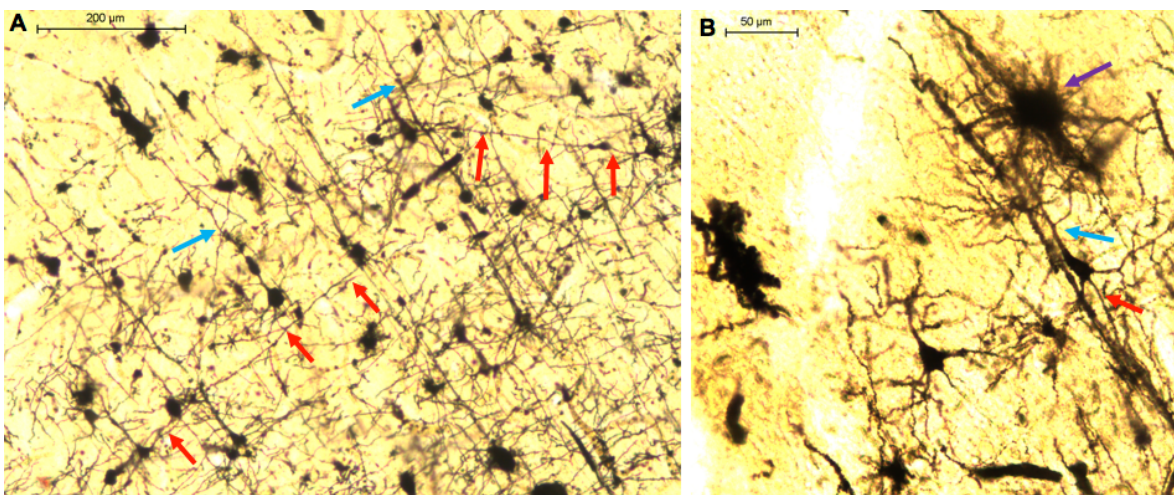


Figura 36 - Representação histológica do lobo parietal de *Sapajus libidinosus* (SP4). A: camadas I a III, as setas vermelhas indicam as conexões entre os neurônios por meio dos dendritos laterais, as setas azuis indicam os dendritos apicais dos neurônios piramidais da camada III seguindo para as camadas superiores, objetiva: 10x. B: camada II com um neurônio granular grande (seta roxa) recebendo o dendrito apical (seta azul) do neurônio piramidal médio da III camada. Seta vermelha: axônio, objetiva: 40x. A e B: técnica de Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal.



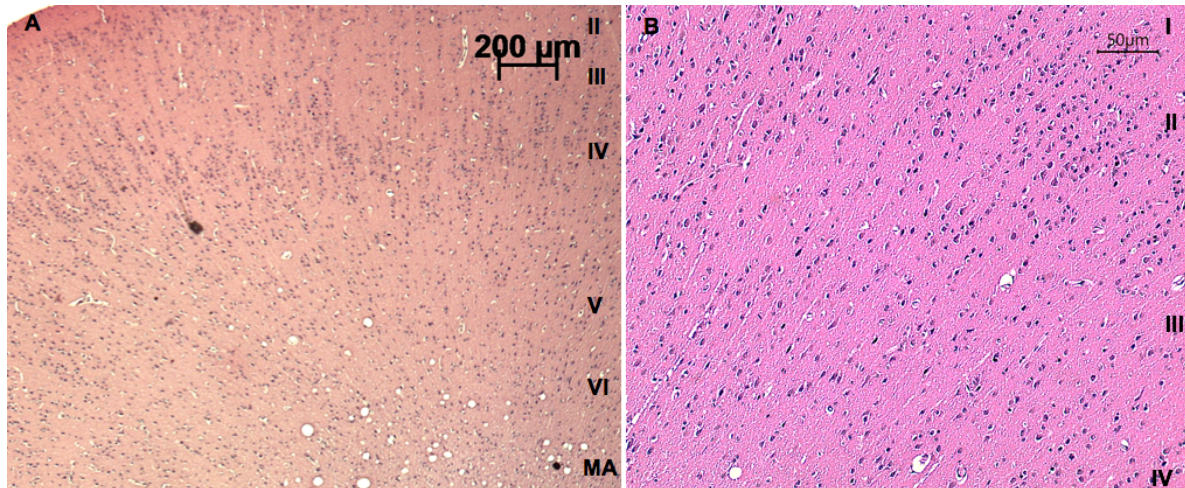


Figura 37 – Representação histológica do lobo temporal de *Sapajus libidinosus* (SP5). A: camadas II a VI, MA: massa branca, objetiva: 2,5x. B: camadas I a IV, na camada II há muitos neurônios granulares e maior proximidade entre as células, na camada III há presença de neurônios piramidais pequenos e as células estão mais distantes entre si, objetiva 10x. A e B: técnica HE. Fonte: arquivo pessoal.

A altura do córtex temporal é de aproximadamente 2022,19  $\mu\text{m}$  e a média do número absoluto de células neurais  $121,88 \pm 28,75$ . Dentre o total de 288 contagens realizadas não ocorreu discrepância entre as variâncias na contagem [ $F_{\text{cal}}(2,37) > F_{\text{tab}}(1,82)$ ].

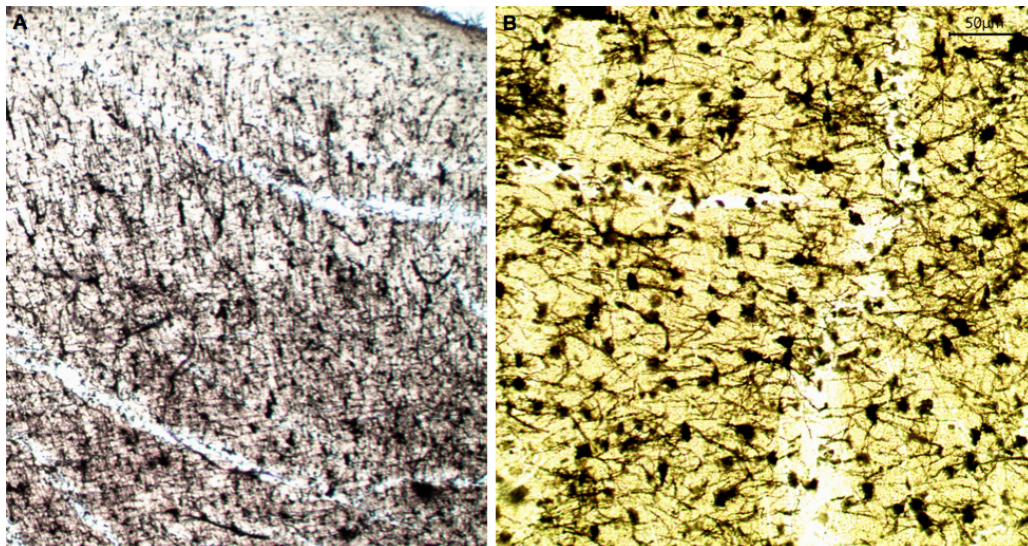


Figura 38 - Representação histológica do lobo temporal de *Sapajus libidinosus* (SP4). A: camadas I a VI, objetiva: 2,5x. B: camadas II a IV, objetiva 10x. A e B: técnica Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal.



#### 4.5.5 Córtex Occipital

O lobo occipital está localizado posteriormente ao sulco parieto-occipital. É classificado como córtex polar, pois sua organização e citoarquitetura cortical caracteriza-se pela organização em seis camadas não são muito distintas entre si e há predominância de neurônios granulares (Figuras 39, 40, 47 e 48).

A camada I (Figuras 39 e 40) possui baixa densidade celular, muitas terminações nervosas e há uma clara delimitação com a camada II. As camadas II e III, são de difícil delimitação pela técnica de Golgi-Cox (Figuras 40 e 48), há poucas células piramidais, e quando presentes são de pequeno e médio tamanho.

Pela técnica de HE observa-se melhor a delimitação entre as camadas II e III (Figuras 39 e 47) e a diferenças na densidade celular, sendo que a camada II mais densamente povoada (principalmente na região inferior dessa camada).

A camada IV (Figuras 39, 40, 47) é a mais delimitada e desenvolvida, possui abundância de neurônios com muitas terminações dendríticas e muitas fibras direcionadas transversalmente que formam as estrias de Baillarger externa, que são visualizadas nas figuras 40 e 48 pela técnica de Golgi-Cox. A camada V também apresenta muitas fibras direcionadas horizontalmente (observado com a técnica de Golgi-Cox), que forma a estria de Baillarger interna, mas apresenta menor desenvolvimento que a da camada IV e se concentram em sua parte inferior (Figuras 48). A camada VI é estreita e apresenta muitos neurônios granulares.

A altura do córtex occipital é de aproximadamente 1534,95  $\mu\text{m}$  e o número de células neurais  $121,88 \pm 28,75$  HE foi de  $247,58 \pm 29,96$ . Dentre o total de 288 contagens realizadas não ocorreu discrepância entre as variâncias na contagem [ $F_{\text{cal}}(2,19) > F_{\text{tab}}(1,82)$ ].

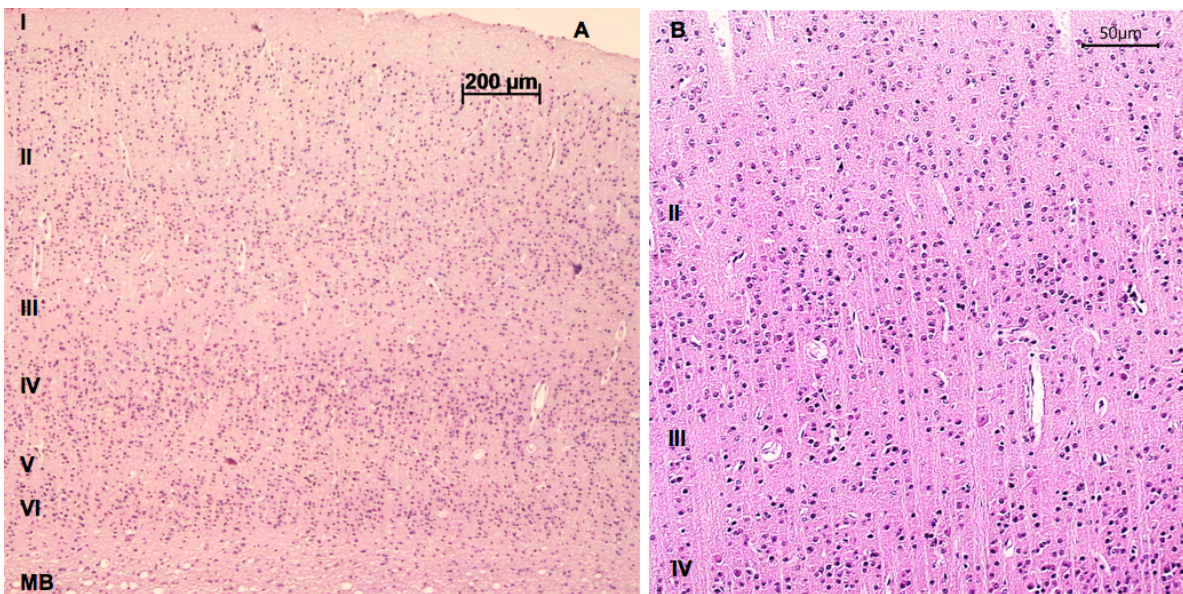


Figura 39 - Representação histológica do lobo occipital de *Sapajus libidinosus* (SP5). A: camadas I a VI, MA: massa branca, a camada II é muito espessa com muitos neurônios granulares, as camadas III e V são pouco desenvolvidas, objetiva: 2,5x. B: camadas II, III e IV, objetiva 10x. A e B: técnica HE. Fonte: arquivo pessoal.

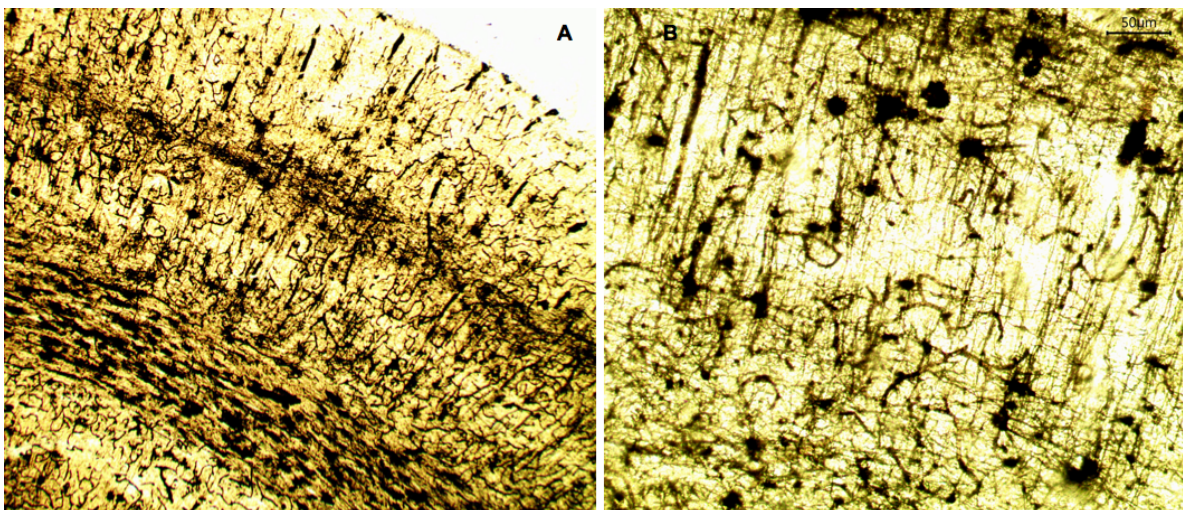


Figura 40 – Representação histológica do lobo occipital de *Sapajus libidinosus* (SP4). A: camadas I a VI e massa branca na parte inferior da imagem, objetiva: 2,5x. B: camadas IV evidenciando as estrias de Baillarger externa, bem densa de células e fibras na parte inferior a camada V com as estrias de Baillarger interna bem menos desenvolvida, objetiva 10x. A e B: técnica Golgi-Cox. Fonte: arquivo pessoal.

#### 4.6 Análise estatística entre lobos

O test t empregado para comparações entre as médias dos lobos analisado indicou que há diferença significativa no número de células entre todos os lobos estudados, exceto para as áreas pré-frontal e o restante do lobo frontal ( $p < 0,05$ ), como observado na figura 41.

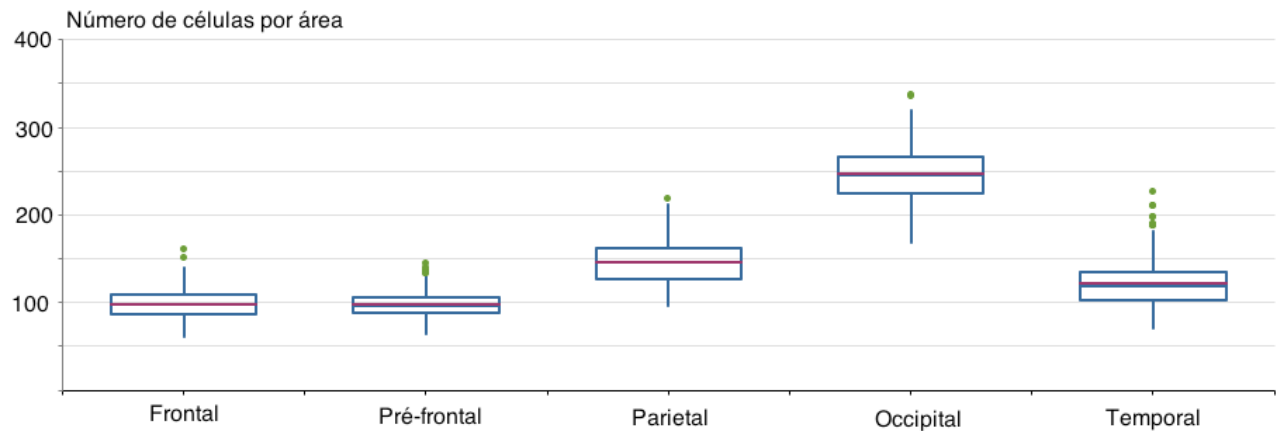


Figura 41 - Comparação entre a média do número de células neurais e respectivo desvio padrão em *Sapajus libidinosus* (n=1 animal)



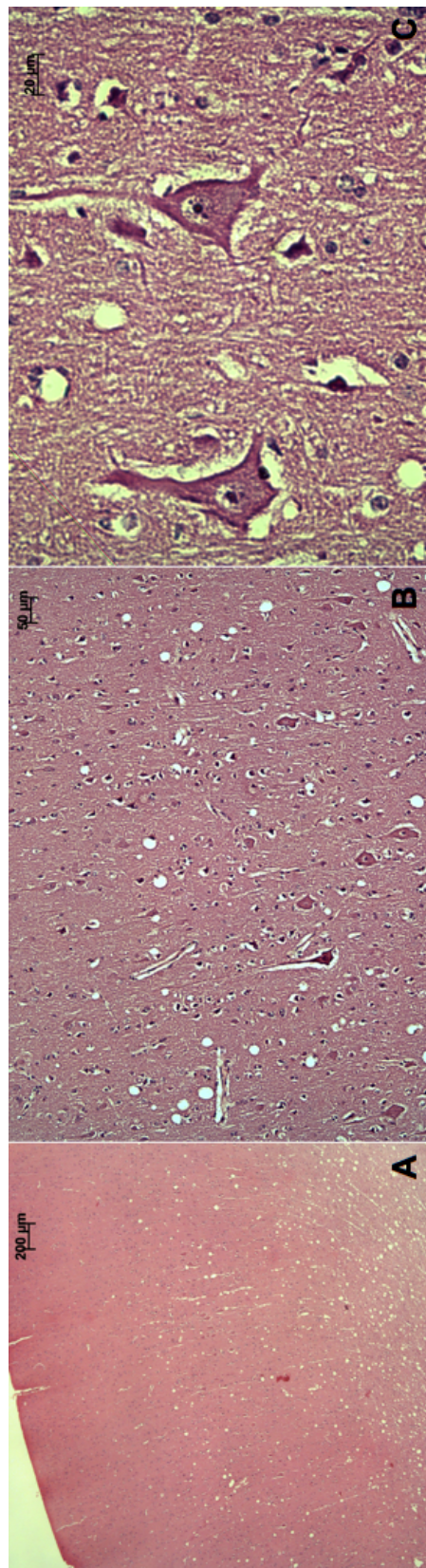


Figura 42 - Representação histológica da parte caudal do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP5) e representam a área motora, coloração HE. A: massa cinzenta e inferiormente, massa branca, objetiva 2,5x. B: camadas IV e V (com presença de células piramidais gigantes), objetiva 10x. C: camada V evidenciando os neurônios piramidais gigantes e as células da glia, objetiva: 40x. Fonte: arquivo pessoal.

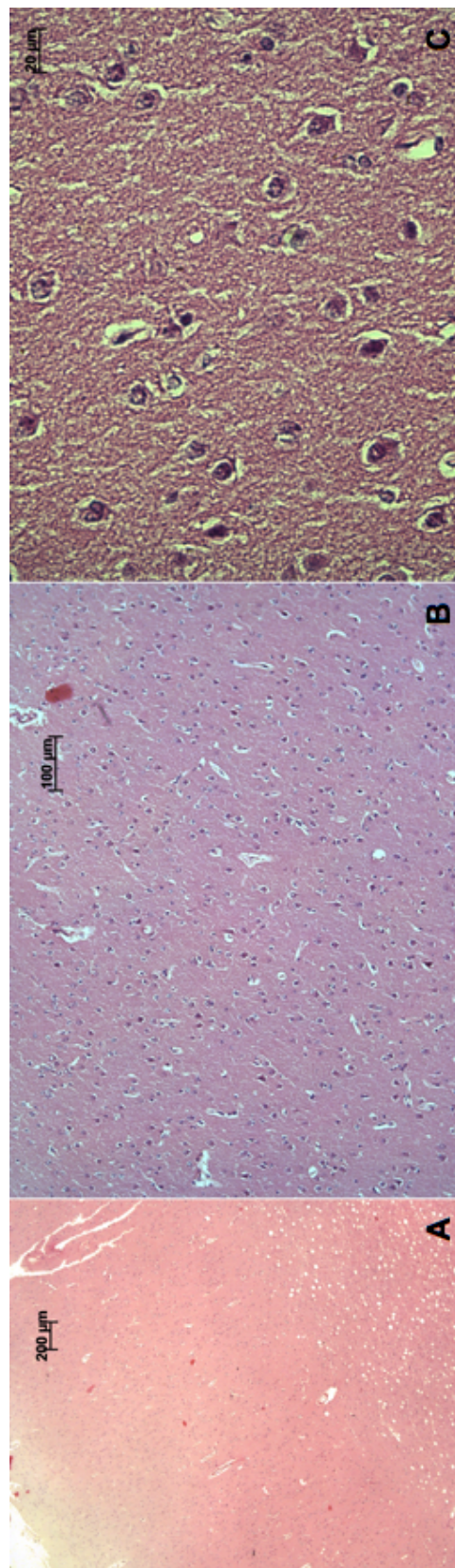


Figura 43 - Representação histológica da área pré-frontal de *Sapajus libidinosus* (SP5) em coloração HE. A: massa cinzenta e inferiormente, massa branca, objetiva 2,5x. B: camadas I, II, III e IV, objetiva 10x. C: camada II, objetiva: 40x. Fonte: arquivo pessoal.



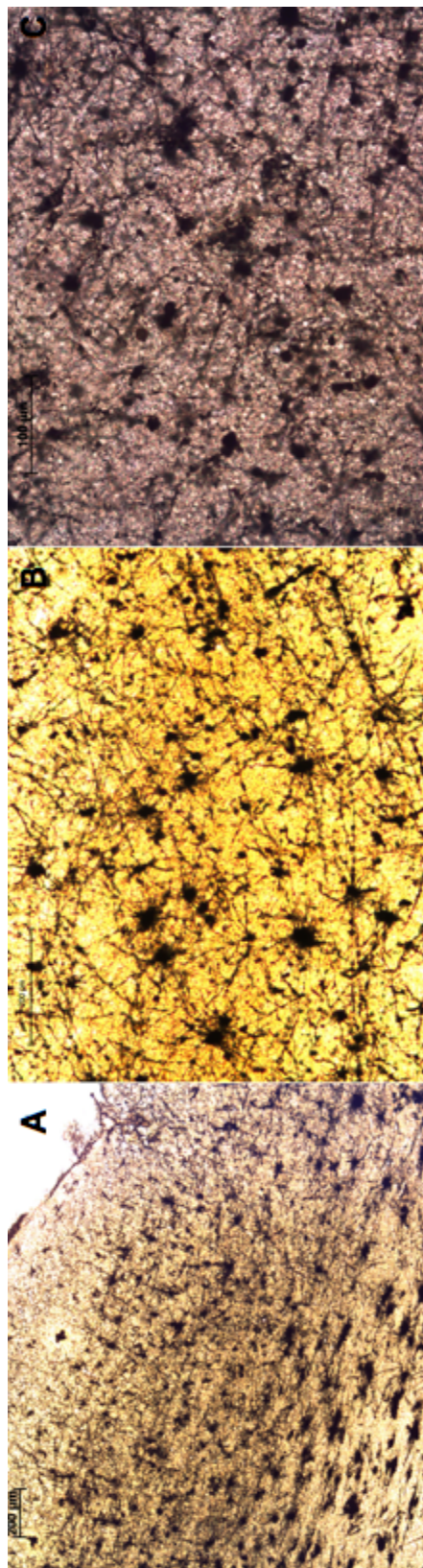


Figura 44 - Representação histológica do lobo frontal de *Sapajus libidinosus* (SP3) em coloração Golgi-Cox. A: massa cinzenta e na parte inferiormente, massa branca, objetiva 2,5x. B: camadas III e IV, objetiva 10x. C: camadas II e III, objetiva 40x. Fonte: arquivo pessoal.

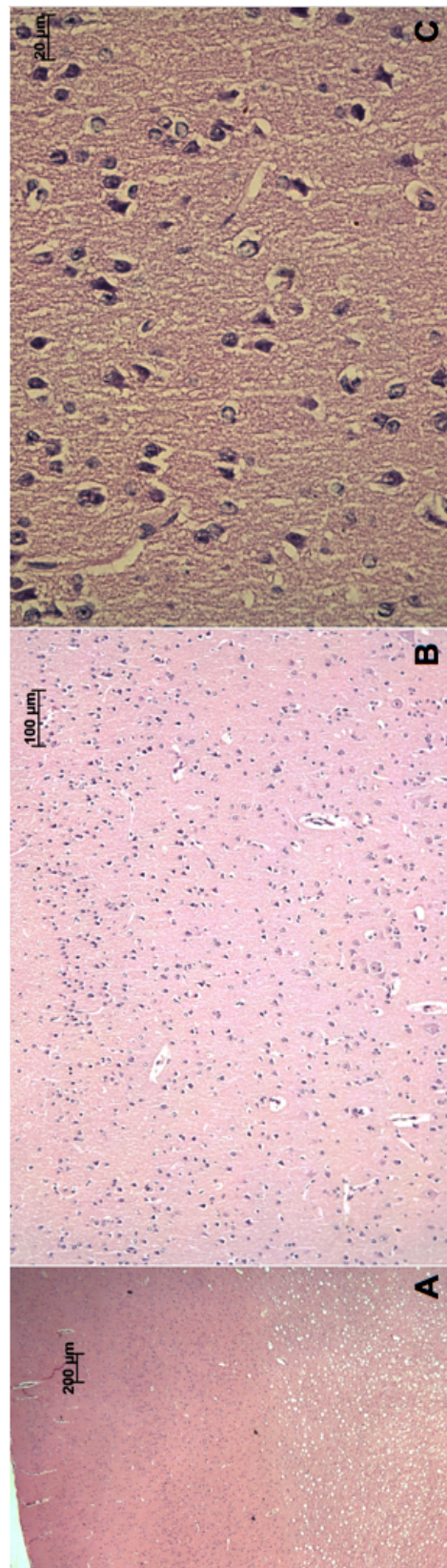


Figura 45 - Representação histológica do lobo parietal de *Sapajus libidinosus* (SP5) em coloração HE. A: massa cinzenta e inferiormente está a massa branca, objetiva 2,5x. B: camadas I, II, III e IV, objetiva 10x. C: camada II e III, objetiva 40x. Fonte: arquivo pessoal.



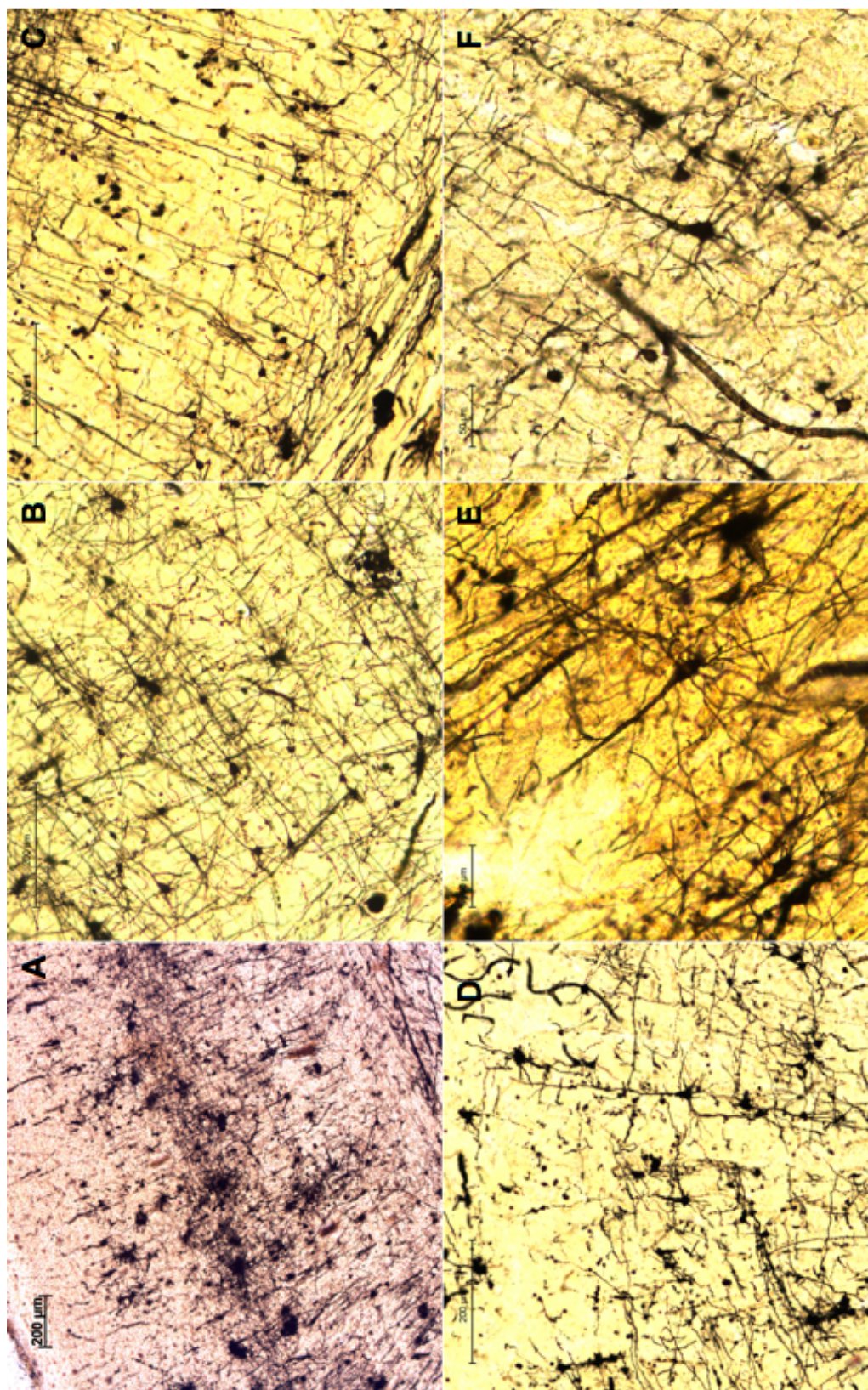


Figura 46 - Representação histológica do lobo parietal de *Sapajus libidinosus* (SP4) em coloração Golgi-Cox. A: massa cinzenta e inferiormente, está a massa branca, objetiva 2,5x. B: camadas II e III, objetiva 10x. C: camada V, VI e massa branca (inferiormente), objetiva 10x. D: camadas I, II, III e IV, objetiva 10x. E e F: camada V, objetiva: 40x. Fonte: arquivo pessoal.



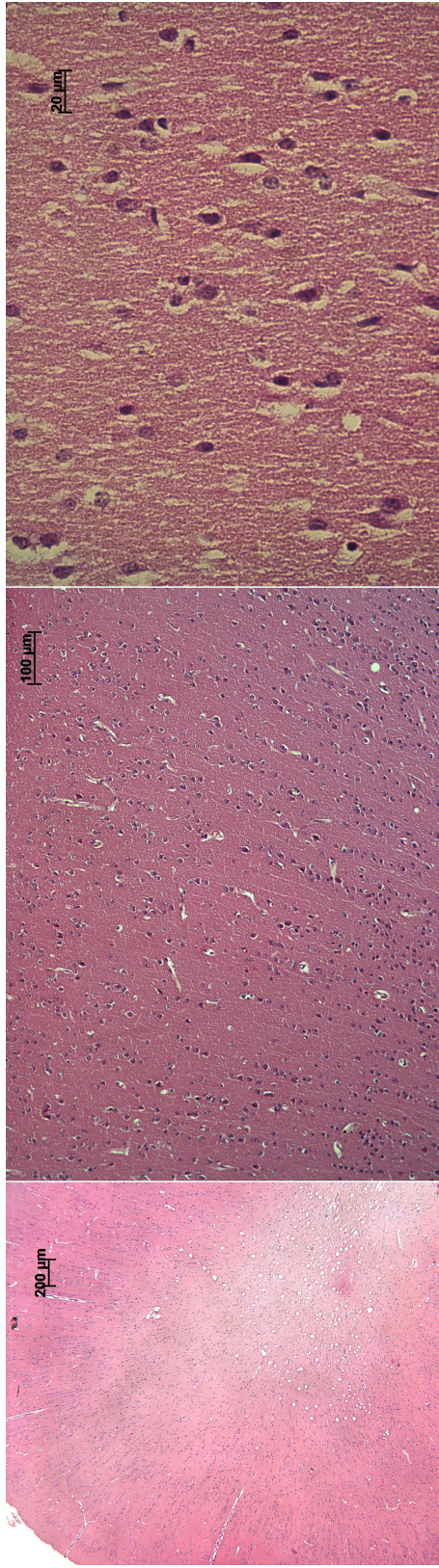


Figura 47 - Representação histológica do lobo temporal de *Sapajus libidinosus* (SP5) em coloração HE. A: massa cinzenta e branca, inferiormente, objetiva 2.5x. B: camadas II, III e IV, objetiva 10x. C: camadas II, III e IV, objetiva 10x. Fonte: arquivo pessoal.

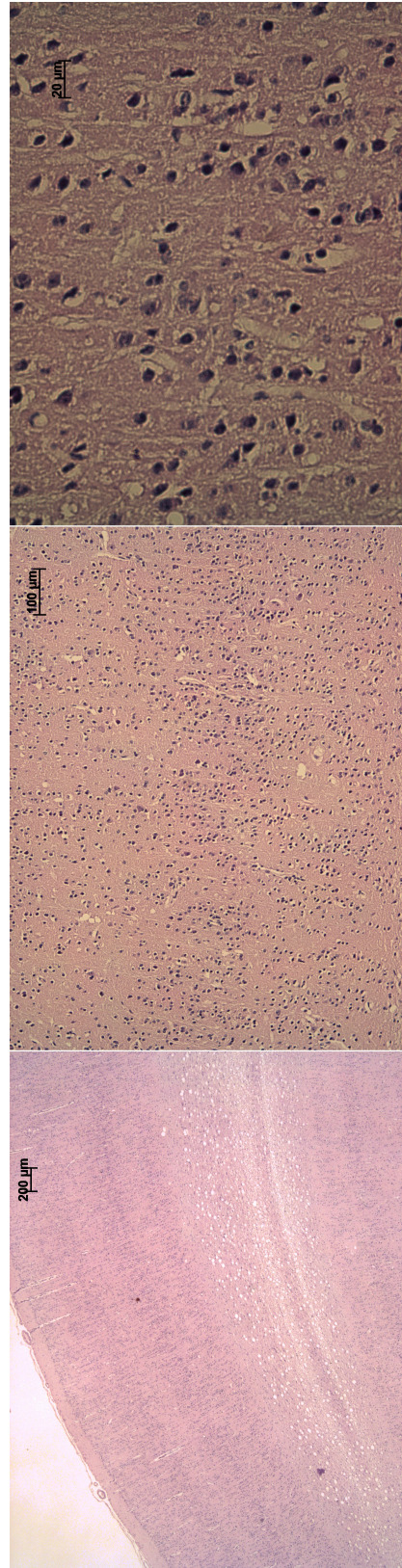


Figura 48 - Representação histológica do lobo occipital de *Sapajus libidinosus* (SP5). Em coloração HE. A: massa cinzenta e branca (inferiormente), objetiva 2.5x. B: camadas III, IV e V, objetiva 10x. C: camadas IV, objetiva 40x. Fonte: arquivo pessoal.



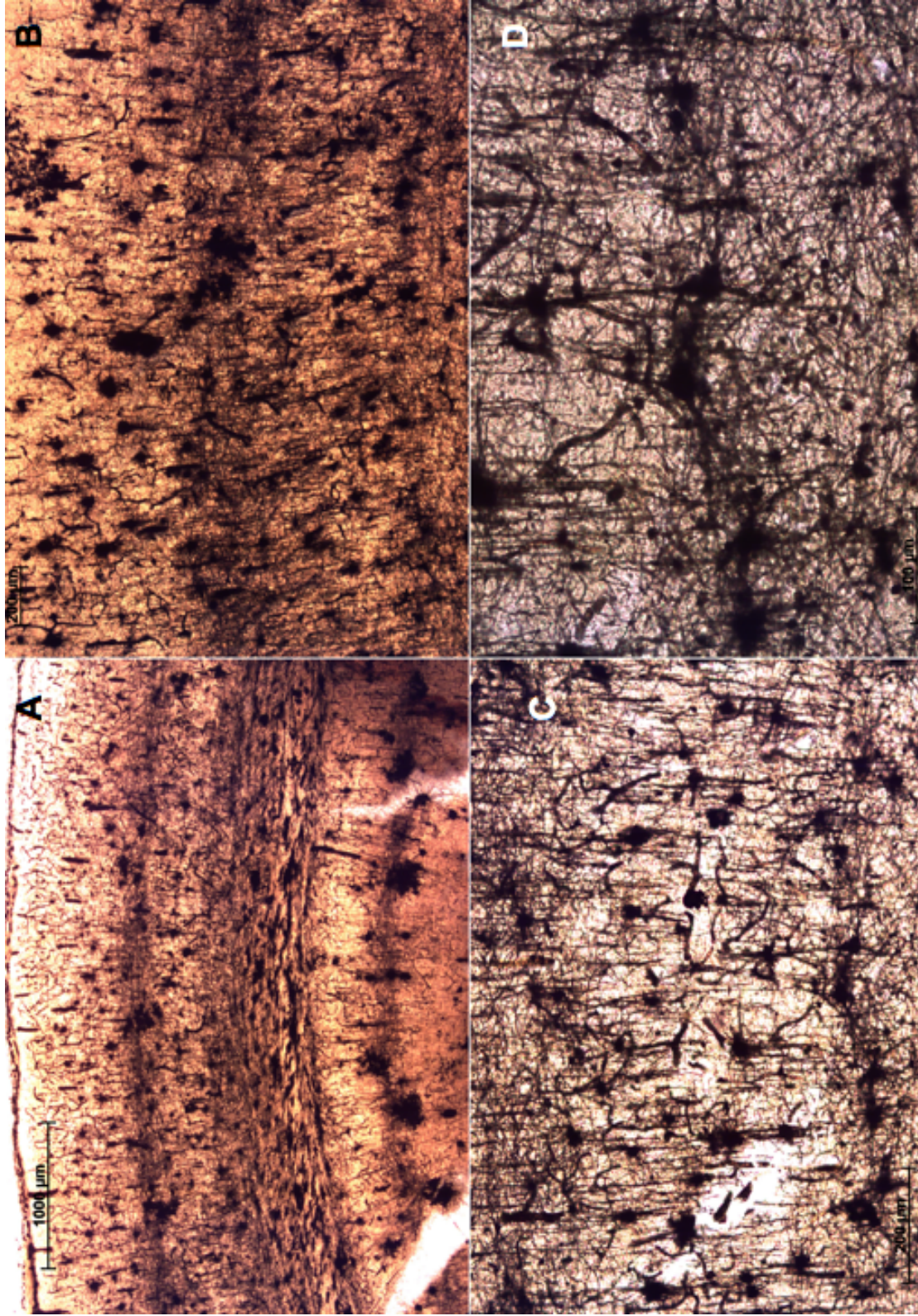


Figura 49 - Representação histológica do lobo occipital de *Sapajus libidinosus* (SP4) em coloração Golgi-Cox. A: massa cinzenta e branca (inferiormente), objetiva 5x. B: camadas III, IV, V e VI, objetiva 10x. C: camada IV e V (mostrando as estrias de Baillarger externa e interna, respectivamente), objetiva 20x. D: camadas V e VI, objetiva 40x. Fonte: arquivo pessoal.



## 5 DISCUSSÃO

De maneira geral, a análise morfológica macroscópica dos encéfalos de *Callithrix penicillata*, *Saimiri ustus*, *Sapajus libidinosus* e *Brachyteles arachnoides* não apresentaram grandes variações entre os antímeros, quando comparadas entre cada espécie. Os dados morfológicos foram comparados com a literatura referentes às espécies para as quais se tem descrição da anatomia do encéfalo de *Galago senegalensis senegalensis* da subordem Strepsirhini e *Callithrix jacchus (primata neotropical)*. Ambos os gêneros possuem menor complexidade na organização do encéfalo em relação aos demais primatas investigados no presente estudo. Comparou-se os resultados com as descrições dos encéfalos de *Alouatta seniculus* (bugio) e *Ateles geoffroyi* (macaco aranha), ambas as espécies pertencem ao Novo Mundo; *Macaca fascicularis*, *Macaca mulata* (rhesus) e *Papio cynocephalus* (babuínos), que são Primatas do Velho Mundo; *Pan troglodytes* (chimpanzés), que fazem o uso de ferramentas. E por fim, utilizou-se a descrição morfológica de encéfalos humanos (gênero *Homo*), que possuem maior complexidade no desenvolvimento dos sulcos e giros em relação aos demais primatas supracitados.

Para fins de facilitação da leitura, utilizar-se-á durante a discussão apenas o gênero para identificação dos primatas anteriormente mencionados, mas sempre que julgado necessário os nomes das espécies serão informados. A tabela 4 mostra os principais sulcos descritos para *Callithrix penicillata*, *Saimiri ustus*, *Sapajus libidinosus*, e *Brachyteles arachnoides* e compara aos outros primatas mencionados no parágrafo anterior.

A fissura longitudinal é bastante profunda se estendendo até o corpo caloso e divide o telencéfalo em dois hemisférios. Embora esta estrutura já tenha sido descrita para os primatas supracitados, tal estrutura também foi observada nas espécies investigadas, cuja descrição não havia sido realizada (CONNOLLY, 1936; STANDRING, 2010; TAMRAZ; COMAIR, 2000).

O sulco central está ausente em *Galago* (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960) e em *Callithrix penicillata*. Em *Callithrix jacchus*, Sawada et al. (2014) relata a presença de um curto sulco central que se desenvolve apenas no hemisfério direito. Em *Saimiri* esse sulco também é curto e com pouca inclinação, embora apareça nos dois hemisférios. Em *Sapajus*, observa-se um aumento no comprimento, forma arqueada, pouca inclinação e localização no

ponto médio do comprimento do telencéfalo, conforme relatado por Pereira-de-Paula e colaboradores (2010). Em *Macaca*, *Papio* e *Pan*, o sulco central segue em direção superior até a fissura longitudinal, mas não se estende para superfície medial e nem se encontra com o sulco lateral, inferiormente. Nesses primatas, o sulco central possui duas curvaturas, que são mais inclinadas em *Pan* (GEIST, 1930; CONNOLLY, 1936). Em *Homo*, o sulco central possui a maior inclinação, se inicia posteriormente ao ponto médio entre os polos frontal e occipital e termina antes do sulco lateral (PEREIRA-DE-PAULA. et al., 2010; STANDRING, 2010). Além disso, esse sulco delimita em humanos as áreas motoras e somatossensoriais primárias do córtex (MACHADO, 2003; STANDRING, 2010).

O sulco central demarca o final do lobo frontal e o início do lobo parietal. Devido a sua ausência em *Galago* e *Callithrix* e ao pouco desenvolvimento em *Saimiri*, não há como delimitar esses lobos e não há sulcos no lobo frontal, diferentemente dos demais primatas citados nesse trabalho. Em *Sapajus*, não há presença de sulcos pré-central superior (PEREIRA-DE-PAULA. et al., 2010), mas há no lobo frontal um sulco denominado de vertical e longitudinal superior que tem trajetória semelhante ao sulco pré-central inferior de *Alouatta* e *Ateles*, que foi descrito por Connolly (1936). Em *Alouatta*, *Ateles*, *Brachyteles* esses sulcos são orientados de forma semelhante (CONNOLLY, 1936), com a diferença que, o pré-central superior em *Ateles* é longo, arqueado, possui uma ramificação horizontal e termina muito próximo ao sulco central, posteriormente. Em *Macaca* há diferenças na nomenclatura conforme o autor, sendo denominado como pré-central superior e inferior (CONNOLLY, 1936; GEIST, 1930) ou como arqueado superior e inferior (KASHIMA et al., 2008; PREUSS; GOLDMAN-RAKIC, 1991; FUKUNISHI, et al., 2006). Em relação a orientação desses sulcos, a descrição dos autores são semelhantes, sendo que, o pré-central superior é curto e raso, já o pré-central inferior é arqueado, possui forma de “C”, com a concavidade direcionada cranialmente e com uma ramificação horizontal, semelhante ao encontrado em *Ateles* (CONNOLLY, 1936; GEIST, 1930; FUKUNISHI, 2006; KASHIMA et al., 2008; PREUSS; GOLDMAN-RAKIC, 1991). Em *Papio* e *Pan* esses dois sulcos são semelhantes ao descrito para *Macaca* (CONNOLLY, 1936), com a diferença de nomenclatura usada por Swindler e Wood (1973), como frontal inferior. Em *Homo* há presença do sulco pré-central que frequentemente aparece segmentado e delimita o giro pré-central, que está relacionado à motricidade (KIERNAN, 2003; MACHADO, 2003; STANDRING, 2010).





\*Variação encontrada no livro Tamraz e Comair, 2000

-Dados não

encontrados na literatura consultada.

Colateral	Ausente	Ausente	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Rinal	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Tabela 5 - Comparação do grau de sinuosidade dos sulcos entre primatas.

Sulco	<i>Callithrix</i>	<i>Saimiri</i>	<i>Sapajus</i>	<i>Brachyteles</i>
Central	-	1	0,97*	0,84
Pré-central superior	-	-	-	0,98
Pré-central inferior	-	-	0,92**	0,92
Frontal	-	-	0,86***	0,91
Pós-central	-	-	0,89	0,97
Lateral	0,89	0,77	0,76*	0,76
Temporal superior	0,89	0,92	0,86	0,9
Temporal inferior	-	-	0,95	1
Lunatus	-	-	0,91	0,75
Occipital inferior	-	-	0,84	0,84
Rostral	-	-	0,9	1
Cíngulo	-	0,98	0,96	0,86
Parieto-occipital	-	0,85	0,87*	0,81
Corpo caloso	0,76	0,56	0,67	0,6
Calcarino	0,88	0,8	0,82	0,94
Hipocampo	0,89	0,77	0,82	0,92
Rinal	0,72	0,79	0,64	0,81

- Sulco ausente

\*Dados de Pereira-de-Paula (2010).

\*\* Sulco equivalente ao sulco vertical e longitudinal superior descrito por Pereira-de-Paula (2010).

\*\*\* Sulco equivalente ao sulco longitudinal inferior descrito por Pereira-de-Paula (2010).

Ainda no lobo frontal há um sulco de disposição longitudinal, localizado na parte inferior do lobo frontal, que é bem delimitado nos encéfalos mais complexos. Esse sulco foi descrito e denominado de sulco longitudinal inferior em *Sapajus* por Pereira-de Paula e colaboradores (2010), em *Ateles* e *Alouatta* foi denominado de sulco reto (CONOLLY, 1936), em *Brachyteles* foi denominado como sulco frontal inferior para seguir a nomenclatura da Nomina Anatômica Humana. Em *Macaca* foi denominado de sulco frontal por Geist (1930) e de sulco principal por Fukunishi e colaboradores (2006); Kashima e colaboradores (2008). Já em *Papio* e *Pan* o referido sulco foi denominado de reto por Conolly (1936). Apesar das diferenças de nomenclaturas descritas na literatura, esse sulco possui trajetória semelhante entre os primatas supracitados. Em *Homo* há os sulcos frontal superior e inferior que delimitam e aumentam ainda mais a área de superfície cortical dessa região (KIERNAN, 2003; MACHADO, 2003; STANDRING, 2010).

O sulco pós-central descrito em *Sapajus* por Pereira-de-Paula (2010), delimita posteriormente o giro pós-central e se une caudalmente ao sulco lunatus. Em *Alouatta* e *Ateles* esse sulco é segmentado e dividido em sulco pós-central superior e inferior (CONOLLY, 1936). Em *Brachyteles* e *Macaca* esse sulco é curto e não se une a nenhum outro (GEIST, 1930; FUKUNISHI, 2006; KASHIMA et al., 2008). Em *Papio* e em *Pan* esse sulco também é segmentado e frequentemente se une ao sulco intraparietal (CONOLLY, 1936). Em *Homo* esse sulco é paralelo ao sulco central e frequentemente, se une ao sulco intraparietal (KIERNAN, 2003; MACHADO, 2003; STANDRING, 2010).

A superfície dorsolateral do telencéfalo de *Galago* é quase completamente lisencéfala, exceto pelo sulco lateral. Esse sulco começa na altura da estria olfatória, contorna o lobo temporal, ascende em direção posterior e termina na superfície dorsolateral (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960). Essa descrição é semelhante ao observado em *Callithrix* nos espécimes analisados neste trabalho e também ao que foi descrito para esse mesmo gênero por Sawada e colaboradores (2014). Diferentemente desses dois primatas, em *Saimiri* o sulco lateral percorre toda a superfície dorsolateral, possui uma inflexão cranial e termina na altura da fissura longitudinal, sem adentrar na face medial, que por sua vez difere dos *Sapajus*, para os quais esse sulco termina no lobo parietal (PEREIRA-de-PAULA, 2010). Em *Brachyteles*, o sulco se assemelha ao dos *Sapajus*,

com a diferença de que possui duas inflexões. Comparando-se o grau de sinuosidade desse sulco, temos que ele é mais sinuoso em *Saimiri*, *Sapajus* e *Brachyteles*, do que em *Callithrix*, conforme mostra a tabela 5. Em *Alouatta* e em *Ateles*, o sulco lateral é contínuo com o sulco intraparietal, no primeiro termina em uma bifurcação, no segundo termina próximo ao sulco lunatus (CONNOLLY, 1936). Em *Macaca*, *Papio* e *Pan*, o sulco lateral segue até o lobo parietal com variação no grau de curvatura, que aumenta respectivamente nesses primatas (GEIST, 1930; CONNOLLY, 1936; SWINDLER E WOOD, 1973; TURNER, 1890). Em *Homo*, há o maior desenvolvimento do sulco lateral, que é bem profundo e possui três ramificações, que são, a ascendente, anterior e posterior (MACHADO, 2003; STANDRING, 2010), diferentemente dos outros primatas. Swindler e Wood (1973) relatam que a configuração mais simples do sulco lateral nos primatas, expõe o lobo da ínsula, diferentemente do que acontece em humanos, nos quais esse sulco é mais profundo e desenvolvido (STANDRING, 2010). O sulco temporal superior está ausente em *Galago* (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960). Nos outros primatas, observa-se diferenças na trajetória e nas divisões desse sulco. *Callithrix* e *Saimiri* possuem apenas o sulco temporal superior. Embora não haja outro sulco temporal foi feita a distinção com o termo superior para seguir a nomenclatura padrão, que se baseia na terminologia anatômica humana e também porque esse sulco se assemelha em posição aos demais primatas. Em *Callithrix* ele é um pouco mais sinuoso (0,89) e curto do que em *Saimiri* (0,92), e em ambos, o sulco temporal superior não se encontra posteriormente com o sulco lateral. Em *Sapajus*, há presença de dois sulcos, o temporal superior, que em sua porção caudal se encontra com o sulco lateral, e o sulco temporal inferior que é curto (PEREIRA-DE-PAULA, 2010). Em *Alouatta* esse sulco é idêntico ao observado em *Saimiri*. Em *Ateles*, há presença do sulco temporal superior, que é idêntico ao de *Sapajus* e também há um sulco temporal inferior bem desenvolvido nesse primata (CONNOLLY, 1936). Assim como em *Sapajus* e *Ateles*, os *Brachyteles* também possuem dois sulcos temporal, sendo um superior e outro inferior, com a diferença que o sulco temporal superior não está ligado a nenhum outro sulco. Em *Macaca*, há o sulco temporal superior bem desenvolvido e que termina em uma bifurcação posterior e superior ao sulco lateral e esses dois sulcos não se cruzam (GEIST 1930; FUKUNISHI, et al. 2006).

Ainda no lobo temporal, Fukunishi e colaboradores (2006), descreveram a presença de um sulco temporal médio que é descontínuo e delimita inferiormente o giro temporal superior. Em *Papio*, o sulco temporal superior é idêntico ao de *Macaca* e há o sulco temporal inferior (GEIST, 1930; CONNOLLY, 1936). Em *Pan*, a parte posterior do sulco temporal superior se une ao sulco lunatus e o sulco temporal inferior também é bastante desenvolvido e frequentemente aparece segmentado (SWINDLER E WOOD, 1973). Em *Homo*, o sulco temporal superior segue paralelamente o sulco lateral e esses raramente se unem (MACHADO, 2003; RIBAS, 2010). O sulco temporal inferior geralmente é descontínuo devido há várias interrupções, de modo semelhante ao que aparece em *Pan* (KIERNAN, 2003; MACHADO, 2003).

O sulco lunatus está ausente em *Galagos* e *Callithrix*, e em *Saimiri* ele é bastante rudimentar. Caso fosse contínuo no hemisfério, separaria o lobo parietal do occipital. Nos *Sapajus* esse sulco é contínuo com o sulco pós-central (PEREIRA-de-PAULA, 2010), diferentemente do *Alouatta*, em que ele está inferiormente localizado em relação ao sulco lateral, não individualiza lobos e não se une a nenhum outro sulco (CONNOLLY, 1936). Em *Ateles*, esse sulco varia na forma de acordo com o espécime, podendo ter trajetória retilínea simples ou se arquear para se unir ao sulco intraparietal (CONNOLLY, 1936). Em *Brachyteles* há variações conforme o hemisfério e esse sulco se une ao sulco lateral. Em *Macaca*, esse sulco é contínuo com o parieto-occipital e delimita o giro angular juntamente com o sulco temporal superior (GEIST, 1930; FUKUSHINI et al, 2006). Já em *Papio* e em *Pan* o sulco lunatus se une ao intraparietal (CONNOLLY, 1936) e se localiza mais posteriormente, aumentando assim a extensão do lobo parietal (ARMSTRONG et al, 1991). E em *Homo*, por sua vez esse sulco está ausente na maioria dos casos, e quando presente está segmentado e deslocado posterior e ventralmente (CONNOLLY, 1950; HOLLOWAY 1966; SWINDLER; WOOD, 1973; TAMRAZ; COMAIR, 2000). Hipoteticamente, segundo Armstrong e colaboradores (1991) a diferença na posição do sulco lunatus nos primatas pode estar associada ao aumento do córtex associativo na parte caudal do lobo parietal e para Holloway (1966) essa expansão propiciou o avanço da comunicação, uso e criação de ferramentas, complexidade social e capacidade de memória de longo prazo. Além disso, observa-se que o córtex visual primário (área 17 de Brodman) e o periestriado (área 18 de Brodman) foram empurrados posteriormente e



levaram o sulco lunatus para uma posição mais caudal em *Homo* em relação ao observado em *Pan*.

Em *Galagos*, *Callithrix*, *Saimiri* o lobo occipital é liso, diferentemente dos *Sapajus* que possuem o sulco occipital inferior. Em *Alouatta* e *Ateles*, Connolly (1936) relata a presença do sulco occipital superior e inferior, sendo o último maior e mais profundo que o primeiro, a presença do sulco occipital superior é bem variável e ambos os sulcos são maiores em *Ateles*. Em *Brachyteles*, *Macaca* e *Papio* esses sulcos se dispõem de forma semelhante ao descrito para *Ateles* (FUKUNISHI, et al. 2006; KASHIMA et al., 2008). Em *Papio*, além desses sulcos, há outros menores nessa região denominados de calcarino lateral. Em *Pan*, o sulco occipital inferior é bastante variável quanto à trajetória, pois pode se unir ao sulco temporal médio, ao sulco occipito-temporal ou não se unir a nenhum outro sulco (CONNOLLY, 1936). A disposição dos sulcos e giros da face convexa do lobo occipital em *Homo* é a que mais varia quando comparado aos outros lobos (RIBAS, 2010). De maneira geral, os dois sulcos occipitais em *Homo* estão presentes e subdividem o lobo occipital em três giros, superior, médio e inferior (MACHADO, 2003; RIBAS, 2010; STANDRING, 2010).

Nos *Galagos*, a região medial é em sua maior parte lisencéfala, e possui alguns sulcos distintos como um pequeno sulco do cíngulo que inicia posteriormente ao joelho do corpo caloso e termina antes do esplênio sem originar um ramo marginal (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960; PREUSS; GOLDMAN-RAKI, 1991). Não se observou a presença desse sulco nos espécimes analisados de *Callithrix penicillata*, não obstante, tenha sido descrito em *Callithrix jacchus* como uma pequena depressão retilínea que se desenvolve depois do nascimento (SAWADA et al., 2014), mas essa análise foi realizada via ressonância magnética. Para essa mesma espécie, *Callithrix jacchus*, Reis e Erhart (1979) analisaram diretamente o encéfalo pós-mortem de 10 espécimes adultos e não relataram a presença do sulco do cíngulo. Em *Saimiri* há presença desse sulco bem definido na região medial, com a porção distal ascendendo levemente, diferente de *Sapajus*, *Alouatta* e *Ateles*, *Brachyteles*, *Macaca*, *Papio* e *Pan* em que esse sulco ascende para a porção superior do encefalo formando o ramo marginal (CONNOLLY, 1936; FUKUNISHI, et al. 2006; GEIST 1930; LÉON, 2009; KASHIMA et al., 2008; TURNER 1890; VOGT; VOGT; FARBER, 2005).

O sulco do cíngulo em *Homo* é curvo, possui forma aproximada de um 's' horizontal (TESTUT; LATARJET, 1958). Inicia-se abaixo do rostro do corpo caloso, em seguida, curva-se anteriormente e depois para cima e finalmente para trás. Na região posterior este sulco se divide em ramos paracentral e marginal, que são ascendentes, e no sulco subparietal, que é contínuo caudalmente (MACHADO, 2003; STANDRING et al., 2010; TESTUT; LATARJET, 1958). O ramo marginal em *Homo* termina seu percurso posterior ao sulco central cerca de 10 mm (MACHADO, 2003; PAUS et al., 1996; TAMRAZ; COMAIR, 2000). Paus (1996) e Tamraz e Comair (2000) descreveram sobre as variações anatômicas em relação a esse sulco, como por exemplo, duplicação, interrupções na sua trajetória e formações de novas ramificações no telencéfalo.

O sulco rostral está ausente em *Galagos* (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960; PREUSS; GOLDMAN-RAKIC, 1991), *Callithrix* (SAWADA et al., 2014) e *Saimiri*, presente e dispostos de forma semelhante em *Sapajus*, *Brachyteles*, *Alouatta*, *Ateles*, *Macaca* e *Papio* e *Pan*, de forma semelhante (CONNOLLY, 1936; GEIST, 1930; PREUSS; GOLDMAN-RAKIC, 1991; VOGT; VOGT; FARBER, 2005). Em *Homo*, Testut e Latarjet (1958), relatam que este sulco separa o giro frontal medialmente em porções superior e inferior. Em alguns telencéfalos esse sulco pode estar unido ao sulco do cíngulo (PAUS, 1996) ou aparecer duplicado, com a presença de sulco rostral acessório (TAMRAZ; COMAIR, 2000).

Observamos que o sulco do corpo caloso foi verificado nas quatro espécies estudadas (*Callithrix*, *Saimiri*, *Sapajus* e *Brachyteles*) e que se dispõe de forma semelhante em *Macaca* e *Homo* com variações na sinuosidade conforme a tabela 5. Na porção caudal esse sulco se une aos sulcos calcarino e do hipocampo (FUKUNISHI, 2006; MACHADO, 2003), exceto em *Homo*, no qual os sulcos do corpo caloso e do hipocampo são contínuos e estão separados do sulco calcarino (MACHADO, 2003; RIBAS, 2010; STANDRING, 2010). Vale ressaltar que este sulco não foi descrito na literatura para as demais espécies de primatas.

Em *Galagos*, há um sistema calcarino composto por três pequenos sulcos contínuos que são o pré, retro e pára-calcarino. O primeiro começa próximo ao sulco do hipocampo, no lobo temporal, o segundo é contínuo com o sulco do cíngulo e o terceiro segue até o polo occipital (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960; PREUSS;

GOLDMAN-RAKIC, 1991). Em *Callithrix* esse sulco segue até o polo occipital sem a divisão dos ramos superior e inferior (SAWADA et al., 2014). Em *Saimiri*, *Sapajus* e *Brachyteles*, o sulco calcarino se divide em ramos superior e inferior lobo occipital. Connolly (1936) descreveu o sulco calcarino em *Alouatta* e *Ateles*, como dois sulcos, o retrocalcarino, que se assemelha ao descrito para *Sapajus*, e o paracalcarino, que diferentemente do que se verifica em *Galago*, sua forma se assemelha a um gancho e se origina no lobo occipital, antes do sulco parieto-occipital. Em *Macaca*, *Papio* e *Pan*, esse sulco é semelhante ao descrito para *Sapajus* (GEIST, 1930; KASHIMA, et al 2008; CONNOLLY, 1936). O sulco calcarino em *Homo*, inicia-se abaixo do esplênio do corpo caloso e apresenta um trajeto arqueado em direção ao polo occipital (KIERNAN, 2003; MACHADO, 2003). Em alguns encéfalos, o sulco calcarino aparece bifurcado em ramos, calcarino anterior e posterior (TAMRAZ; COMAIR, 2000). Parte do córtex visual se localiza acima e abaixo do sulco calcarino (STANDRING, 2010).

O sulco parieto-occipital, quando presente, separa medialmente o lobo occipital do parietal. Em *Galago* e *Callithrix* não há vestígio desse sulco e nem do subparietal (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960; TURNER, 1890). Em *Saimiri* e *Sapajus*, esses dois sulcos estão presentes e dispostos de forma similar, sendo que o parieto-occipital não se une ao calcarino e o subparietal aparece sempre anterior ao sulco parieto-occipital ou então contínuo a ele como observado em *Sapajus*. Em *Alouatta* e *Ateles*, o sulco parieto-occipital está presente, mas não há menção acerca do sulco subparietal (CONNOLLY, 1936; LÉON et al, 2009). Além disso, em *Ateles* o sulco parieto-occipital se curva em direção caudal e há também um sulco parieto-occipital acessório, que parece ser característico de *Ateles* (CONNOLLY, 1936). Em *Brachyteles* os sulcos parieto-occipital, parieto-occipital acessório e a ausência do subparietal se assemelham mais ao descrito para *Ateles*. Em *Saimiri* e *Sapajus* o subparietal está localizado totalmente no lobo parietal. Esse critério foi utilizado para diferenciá-lo do sulco paracalcarino que está presente em outros primatas. Além disso, esse sulco é contínuo na face convexa do hemisfério cerebral sendo nessa região denominado de sulco lunatus (PEREIRA-de-PAULA, 2010). Em nenhum dos encéfalos analisados dos quatro espécimes investigados, o sulco parieto-occipital se uniu ao sulco calcarino. Em *Macaca* os dois sulcos se assemelham ao descrito para *Sapajus*. Geist (1930) evidencia que os sulcos

parieto-occipital e calcarino não se unem e que o subparietal é variável em sua trajetória, na maioria dos casos está ligado posteriormente ao sulco parieto-occipital. Outras possibilidades são a ausência desse sulco, ou de conexões com outros sulcos. Os dois sulcos estão presentes em *Papio* e *Pan* e se assemelham ao descrito para *Macaca* (CONNOLLY, 1936; SWINDLER; WOOD, 1973) Em *Homo* o parieto-occipital é delimitado apenas na região medial, é bastante profundo e termina formando um ângulo reto com o sulco calcarino (MACHADO, 2003). Apesar de parecerem contínuos, o sulco parieto-occipital é separado por um ou mais pequenos giros do sulco calcarino (RIBAS, 2010). O sulco subparietal é derivado do sulco do cíngulo e não é contínuo com o sulco parieto-occipital (MACHADO, 2003; STANDRING, 2010). Em *Saimiri* o sulco parieto-occipital na face medial é contínuo com o sulco lateral, em *Sapajus*, *Macaca*, *Papio*, ele é contínuo com o sulco lunatus (CONOLLY, 1936; GEIST, 1930; PEREIRA-DE PAULA, 2010).

Em *Galagos*, há presença do sulco do hipocampo, que segue da região posterior para a anterior do encéfalo e no lobo temporal esse sulco contorna o tubérculo do hipocampo, que é uma estrutura semelhante ao úncus dos humanos (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960). Em *Callithrix*, *Saimiri*, *Sapajus*, *Alouatta*, *Ateles*, *Brachyteles*, *Macaca*, *Papio* e *Pan* o sulco do hipocampo inicia-se próximo ao esplênio do corpo caloso, e se une caudalmente aos sulcos do corpo caloso e calcarino e, em seguida, se dirige ao polo temporal, onde termina separando o giro parahipocampal do úncus (CONNOLLY, 1936; LÉON et al, 2009; GEIST, 1930; SWINDLER; WOOD, 1973; TURNER, 1980). Em *Homo*, a trajetória é semelhante aos outros primatas, com a diferença que o sulco do hipocampo é contínuo apenas com o sulco do corpo caloso (MACHADO, 2003).

Inferiormente aos sulcos calcarino e do hipocampo, há um conjunto de sulcos, denominado de colateral, que delimitam giros nos lobos occipital e temporal na face medial do telencéfalo. O sulco colateral está ausente em *Galago* e *Callithrix* (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960). Connolly (1936) relata que esse sulco apresenta organização bem primitiva em *Nycticebus* (primata pertencente à família Lorisidae), no qual é raso e segmentado em duas porções, sendo uma posterior e próxima ao calcarino. Já em *Saimiri*, o sulco colateral e occipitotemporal são contínuos entre si, posteriormente está conectado ao sulco calcarino e termina sua trajetória

próximo ao polo temporal. Delimita inferiormente os giros lingual e parahipocampal e, superiormente, o giro fusiforme. Em *Sapajus*, esse sulco forma um sistema mais complexo, pois aparece segmentado em duas porções bem desenvolvidas, e seguindo o padrão de nomenclatura para outros primatas. A parte posterior que está unida ao sulco calcarino foi denominada de colateral, e a porção anterior a este como occipitotemporal. Esse padrão do sulco colateral em *Ateles* e *Brachyteles* é semelhante ao observado em *Saimiri*, com a diferença de que o colateral não se une ao calcarino e em *Alouatta*, *Macaca*, *Papio* e *Pan* é semelhante ao descrito para *Sapajus* (CONNOLLY, 1936; KASHIMA et al, 2008; GEIST, 1930; SWINDLER; WOOD, 1973; TURNER, 1980). Em *Homo* há um maior desenvolvimento do sulco colateral, este inicia-se próximo ao polo occipital e se dirige para frente, delimitando com o sulco calcarino e o sulco do hipocampo, respectivamente, o giro occipitotemporal medial (ou giro lingual) e o giro parahipocampal. O sulco occipitotemporal limita com o sulco temporal inferior o giro temporal inferior e medialmente, este sulco é limitado com o sulco colateral o giro occipitotemporal lateral (ou giro fusiforme) (MACHADO, 2003; RIBAS, 2010; STANDRING, 2010; TAMRAZ; COMAIR, 2000).

Em *Galago*, *Callithrix* e *Saimiri* há o sulco rinal que aparece como uma rasa depressão vascular, que separa o lobo piriforme do restante do lobo temporal (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960; PREUSS; GOLMAN-RAKIC, 1991; SAWADA et al., 2014). Em *Sapajus*, *Alouatta*, *Ateles*, *Macaca*, *Papio* e *Pan*, o sulco rinal é bem delimitado no lobo temporal e com trajetórias semelhantes. Em *Homo* assim como nos demais primatas, o sulco rinal também separa a parte anterior do giro parahipocampal do resto do lobo temporal (MACHADO, 2003; STANDRING, 2010) e marca o limite entre o paleocórtex e o neocórtex (RIBAS, 2010). Frequentemente este sulco se apresenta contínuo ao sulco colateral e essa condição também foi observada em quatro antímeros de *Sapajus*. Hipoteticamente esse sulco apareceu nos mamíferos após o deslocamento ventral do córtex piriforme, causado pelo desenvolvimento do neocórtex (RIBAS, 2010).

Pereira-de-Paula et al. (2010), descreveram os principais sulcos e giros do encéfalo de *Cebus libidinosus* (atualmente *Sapajus libidinosus*) com ênfase na parte convexa. Assim definiram que os *Sapajus* possuem os lobos occipital, e a ínsula lisencéfalos, e os lobos parietal e temporal são giroencéfalos. A região medial difere

daquela convexa, pois foi observado que o lobo occipital é girencéfalo e o parietal é quase lisencéfalo, com a presença apenas do sulco subparietal.

Morfologicamente, o desenvolvimento acentuado do córtex dos mamíferos ocorreu por meio de um extenso processo de dobramento do tecido neural, o que aumentou significativamente sua área de superfície sem um aumento proporcional de suas dimensões exteriores ou volume total (RIBAS, 2010). Os valores absolutos da massa do encéfalo, índice de encefalização e as dimensões gerais (altura, comprimento e largura) de *Galago*, *Callithrix*, *Saimiri*, *Sapajus*, *Macaca* e *Homo* estão na tabela 6, a qual mostra o aumento progressivo desses parâmetros de *Galago* até *Homo*.

Na tabela 6 observa-se a divergência entre os índices de encefalização entre os gêneros apresentados. *Saimiri* e *Sapajus* são mais próximos filogeneticamente e ambos são distantes de *Brachyteles*. De acordo com a tabela 6, a diferença entre os valores de encefalização entre esses grupos, mais especificamente entre *Sapajus* e *Brachyteles* se dá pela grande divergência entre as massas corporais observadas entre esses grupos. A proximidade desses valores entre *Sapajus* e *Saimiri* reforça a necessidade de investigações histológicas para tentar compreender as bases morfológicas que regem o comportamento tão diverso observado entre esses primatas.

Tabela 6 - Dados de massa do encéfalo, índice de encefalização e dimensões gerais do encéfalo de primatas.

Peso	Massa (g)	Índice de encefalização	Altura (mm)	Comprimento (mm)	Largura (mm)
<i>Galago</i>	4,7	-	15	27	21,66
<i>Callithrix</i>	7	1,7*	17,89	29,56	21,43
<i>Saimiri</i>	24,12	2,25	28,48	44,38	34,10
<i>Sapajus</i>	71,06	2,12 -2,4**	36,13	59,95	45,70
<i>Brachyteles</i>	122	1,74	47,77	79,51	55,16
<i>Macaca</i>	89	2,1*	44	72	58
<i>Homo</i>	1.317	7,4-7,8*	-	170-160	140-130

Dados de *Galago senegalensis senegalensis*: Kanagasutheram; Mahran (1960), *Macaca*: Geist (1930); *Homo*: (Kiernan, (2003), Leon et al (2009), Índice de encefalização: \*Routh; Dicke, (2005), \*\*Pereira-de-Paula, 2010)

O grau de girencefalia varia entre os primatas, sendo baixo entre os Strepsirrhini (como nos *Galagos*) e no *Callithrix* é aumentado na região posterior dos Catarrhini (*Macaca*, *Papio* e *Pan*). O desenvolvimento da girencefalia começou inicialmente próximo à região central, depois nos lobos temporal, parietal e occipital e por último no lobo frontal, como é observado em *Homo* (SAWADA et al., 2012). Nas figuras xx e xx, nas quais representam as vistas lateral e medial dos primatas estudados nesse trabalho, observa-se o progressivo aumento de complexidade em relação à presença e trajetória dos sulcos.

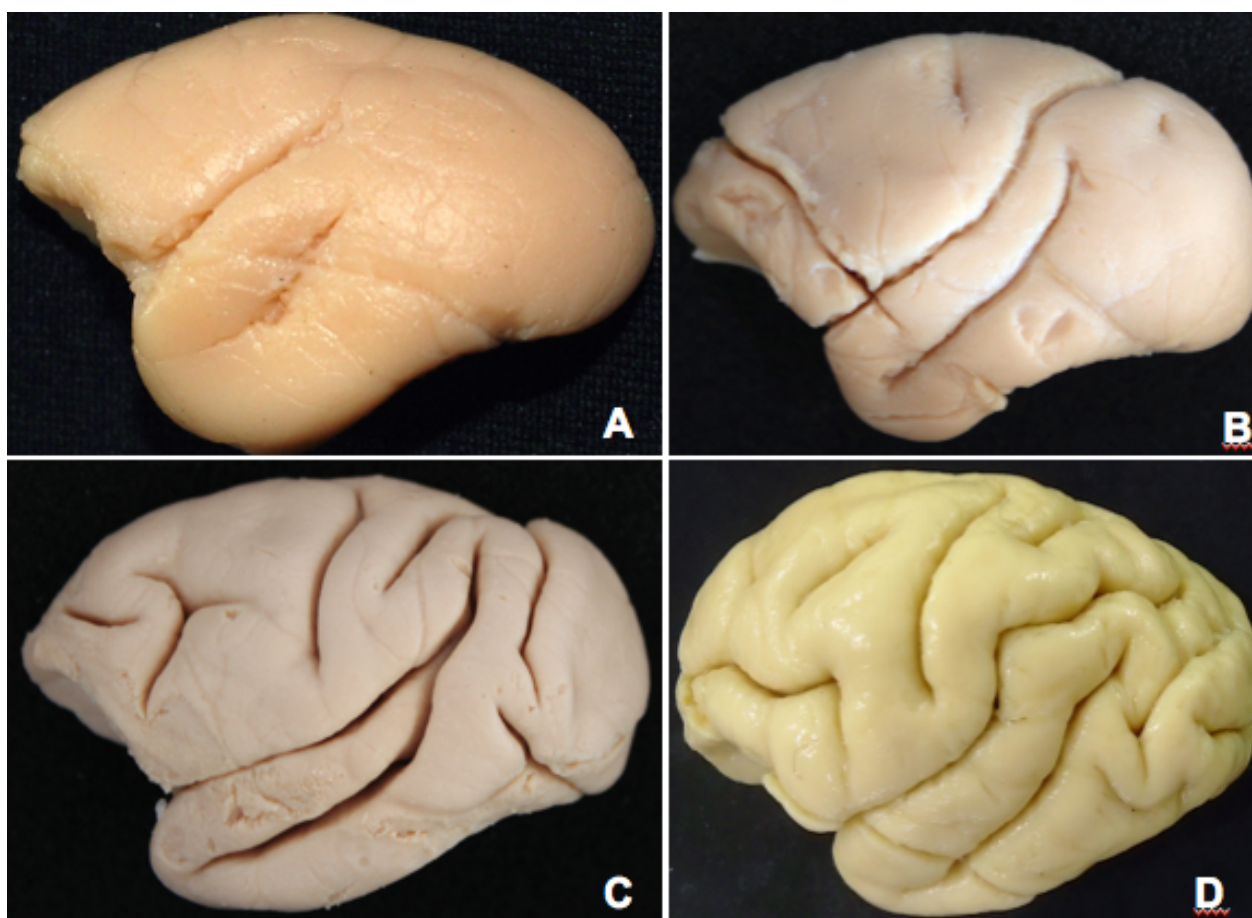


Figura 50 – Sulcos presentes na região convexa (vista lateral) dos primatas descritos neste trabalho. A: *Callithrix penicillata*, B: *Saimiri ustus*, C: *Sapajus libidinosus* e D: *Brachyteles arachnoides*.

Filogeneticamente, o primeiro sulco a aparecer foi o do hipocampo, o qual limita o arquicórtex, o segundo foi o sulco rinal que separa o paleocórtex do neocórtex (RIBAS, 2010). Esses dois sulcos estão presentes nos primatas quase lisencéfalos como nos

*Galagos* e *Callithrix* (KANAGASUTHERAM; MAHRAN, 1960; SAWADA et al., 2014) e persistem em encéfalos com maior grau de complexidade como em *Homo* (KIERNAN, 2003; MACHADO, 2003). Os sulcos altamente conservado nos primatas são o lateral, do cíngulo, calcarino, do hipocampo, rinal e a fissura longitudinal (KASHIMA et al., 2008) como pode ser observado na tabela 4, aparecendo em todos os primatas citados.

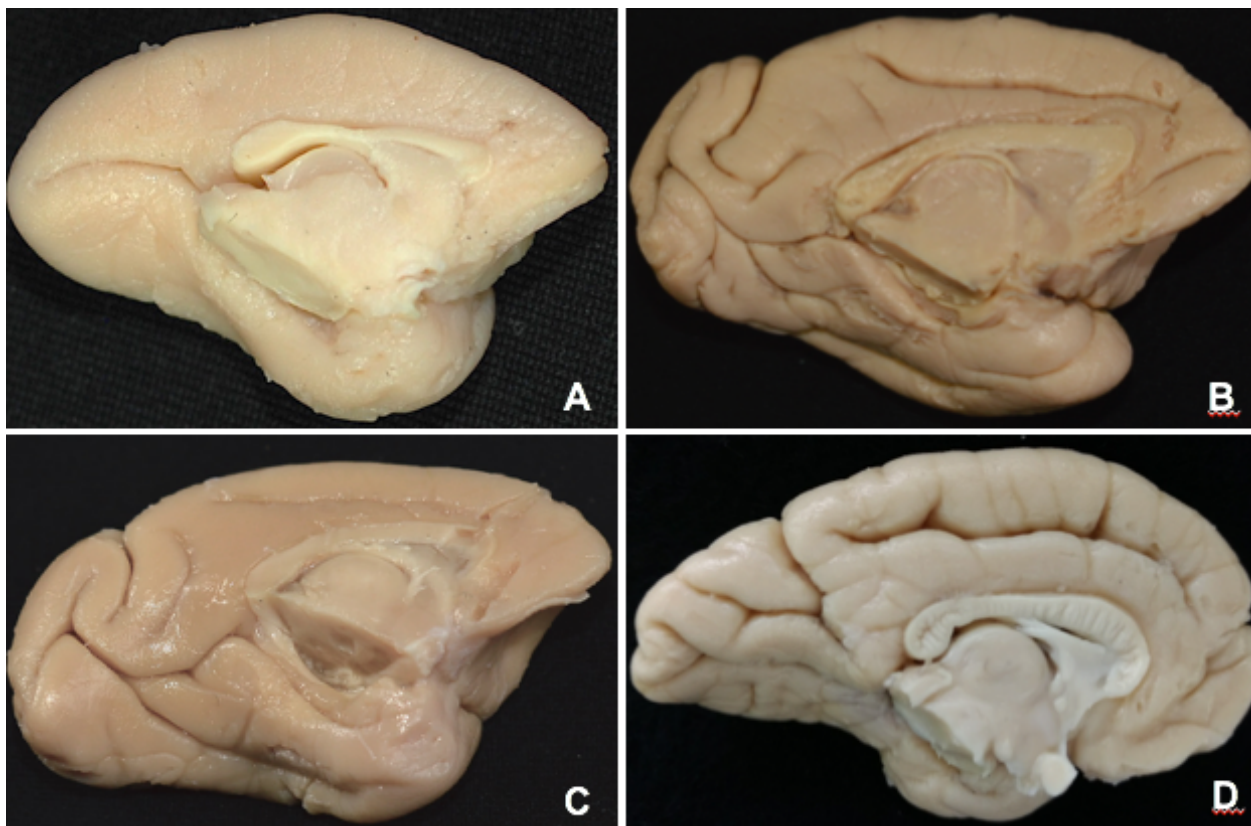


Figura 51 - Sulcos presentes na região medial dos primatas descritos neste trabalho. A: *Callithrix penicillata*, B: *Saimiri ustus*, C: *Sapajus libidinosus* e D: *Brachyteles arachnoides*.

Quanto as demais estruturas da região medial do telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, ponte, bulbo e ventrículos encefálicos, estão dispostas de forma semelhante entre os primatas com variações no grau de desenvolvimento e tamanho (KIERNAN, 2003; NORTH CUTT, 2002; SWANSON, 2000). Como por exemplo nos tásios há pouco desenvolvimento da ponte, bulbo e cerebelo, o que condiz com uma organização motora simples e extremamente limitada, não obstante há um grande desenvolvimento dos colículos superiores e inferiores do mesencéfalo, indicando em termos comportamentais o quanto esses animais dependem de respostas reflexas



primitivas para estímulos visuais e auditivos (TILNEY, 1927). Em primatas do Novo Mundo (*Callithrix*, *Callicebus* e *Aotus*) os colículos superiores tem sua função diminuída sendo apenas uma estrutura visomotora, na medida que há o desenvolvimento do córtex visual primário no lobo occipital (COLLINS; LYON; KAAS, 2005). A ausência de medidas na literatura de uma forma geral impede maiores correlações entre essas estruturas nos diversos primatas. De forma geral, as estruturas do corpo caloso, diencéfalo, tronco encefálico e cerebelo quase não alteram sua forma e disposição em *Callithrix*, *Saimiri*, *Sapajus* e *Brachyteles*, a variação observada é em relação ao tamanho, que acompanha o aumento total do encéfalo observado nesses animais. Assim, observa-se que a maior diferença entre esses animais é o desenvolvimento do telencéfalo, com aumento tanto do tamanho quanto na complexidade dos sulcos e giros.

Os primatas possuem uma complexa morfologia cerebral do telencéfalo, que implicam em diferentes regiões funcionais que são delimitadas por meio dos sulcos e giros (FUKUNISHI et al., 2006). Nesse estudo, observou-se que a anatomia do telencéfalo de *Sapajus* e *Brachyteles* possui maior desenvolvimento dos hemisférios cerebrais, quando comparado ao *Callithrix* e *Saimiri* é mais semelhante ao *Aloatta*, *Ateles* e *Macaca*. A morfologia do encéfalo de *Callithrix* é mais semelhante à de *Galago*.

É importante que estudo macroscópico comparativo do encéfalo de primatas gera conhecimento da organização dos principais sulcos e giros, mas por si só não é capaz de explicar as diferenças cognitivas e comportamentais entre os primatas. Principalmente em relação à *Sapajus libidinosus*, que possuem aspectos interessantes e inesperados de memória, cognição, comportamento social e uso de ferramentas. (AVERSI-FERREIRA et al, 2011b; DEMES et al., 2013; TAVARES; TOMAZ, 2002; WAGA et al., 2006).

Em relação à última parte dos objetivos, que são referentes ao estudo microscópico do neocórtex por meio dos métodos Golgi-Cox e HE de *Sapajus libidinosus*, temos que por meio da técnica clássica HE foi possível estimar o número de células neurais, mensurar e identificar as laminações horizontais das camadas corticais, enquanto que a técnica de Golgi-Cox permitiu melhor compreensão da localização dos corpos celulares, suas ramificações dendríticas e axonais, bem como suas prováveis conexões entre lâminas. Marín-Padilla (1992) reforça essa necessidade de combinar técnicas histológicas e considera inadequado gerar uma teoria citoarquitetônica

baseando-se apenas na localização dos corpos celulares e ignorando a distribuição espacial dos dendritos e axônios.

Os dados comparativos por área em relação ao número de células neurais e espessura das áreas corticais constam na tabela 8. Assim, observa-se que o lobo occipital possui maior quantidade de células neurais enquanto que o lobo frontal possui maior espessura de massa cinzenta.

As duas técnicas histológicas mostraram que a camada I (molecular) de todos os lobos possui baixa densidade de neurônios. Além disso, a técnica de Golgi-Cox demonstrou a presença de fibras neurais que chegam das camadas inferiores. De acordo com Marín-Padilla (1992) e Standring (2010), nessa camada há células horizontais e prolongamentos embebidos em uma massa compacta de axônios e dendritos, que são aferentes e se originam de diversas fontes, como a talâmica, por exemplo, juntamente com fibras intrínsecas derivadas de interneurônios corticais, e com arborizações dendríticas apicais dos neurônios piramidais.

Tabela 7 - Comparação do número de células neurais e espessura do córtex por lobo.

Área	Número de células neurais		Espessura do córtex ( $\mu\text{m}$ )	
	Média	Desvio-padrão	Média	Desvio-padrão
Frontal	98,51	16,65	2666,68	208,17
Pré-Frontal	98,42	14,74	2468,39	87,6
Parietal	146,67	24,974	2104,93	130,39
Temporal	121,88	28,75	2022,19	240,6
Occipital	247,58	29,96	1534,95	105,49

Essa camada tem um papel fundamental na organização estrutural durante o desenvolvimento embrionário, pois todos os neurônios do neocórtex passam por um estágio de diferenciação que é dependente da camada I e sua transformação subsequente será reter ou perder sua conexão original com esta camada. Isto vale principalmente em relação aos neurônios piramidais, que necessitam dessa conexão para alongar e amadurecer funcionalmente o dendrito apical pela adição de ramos dendríticos colaterais e outros elementos pós-sinápticos. Qualquer neurônio neocortical

que perder sua conexão original com a camada I não poderá ser considerado como piramidal real (MARÍN-PADILLA, 1992).

Apesar dessa importante função durante o desenvolvimento embrionário, essa camada não tem sido muito estudada devido à escassez de células neurais e também pelo fato de que a maioria das colorações de rotina não marcam essas fibras (MARÍN-PADILLA, 1992). Esse fato reforça a necessidade de combinar duas técnicas para descrever citoarquiteticamente o córtex com maior riqueza de detalhes. As demais camadas, de acordo com o lobo, variaram muito conforme o tipo celular e o desenvolvimento de suas camadas, o que reflete em funções variadas.

Em termos do lobo frontal, este possui duas grandes áreas (pré-frontal e frontal) que são muito diferentes do ponto de vista citoarquitético, mas que compartilham semelhante número de células neurais e espessura do córtex conforme exposto na tabela 7.

A área pré-frontal apresenta predominância de neurônios granulares, camadas II e IV bastante espessas e neurônios piramidais de pequenos e médios. Essas características são semelhantes à citoarquitetura geral da área pré-frontal em humanos, especialmente em relação à área 10 de Brodmann (BRODMANN, 1909; BLUDAU et al., 2014; STANDRING, 2010) e 10p descrita por Öngür, Ferry e Price, (2003). A área pré-frontal é classificada como área terciária ou associativa, são as áreas mais recentes em termos evolutivos e as mais complexas funcionalmente (AVERSI-FERREIRA, 2014b).

A área localizada anteriormente ao sulco central em *Sapajus* possui características semelhantes às áreas de projeção de humanos (área 4 de Brodmann), pois há predominância de neurônios piramidais, camadas II e IV pouco desenvolvidas e neurônios piramidais grandes e gigantes (células de Betz) na camada V (GEYER, 2000; LURIA, 1976; MACHADO, 2003, MENDONZA; MERCHANT, 2014; STANDRING, 2010; TEITTI et al., 2008). Em *Sapajus* assim como em humanos essa área é classificada como agranular-piramidal (agranular) (GEYER, 2000; LURIA, 1976; STANDRING, 2010).

O neurônio piramidal do neocórtex dos mamíferos retém e expande suas conexões originais com a camada I e aumenta seu dendrito apical ao longo de sua diferenciação estrutural ontogênica e maturação funcional, bem como ao longo de sua evolução filogenética. Os neurônios piramidais em humanos podem ter mais de um

dendrito apical, mas invariavelmente e independentemente de sua profundidade, este se orienta perpendicularmente em relação à superfície pial (MARÍN-PADILLA, 1992). Essas características também foram observadas em *Sapajus*. A distribuição dos neurônios piramidais de *Sapajus* de acordo com o tamanho nas camadas corticais foi semelhante a descrita para humanos por Marín-Padilla (1992; 1990), em que os piramidais pequenos são característicos da camada II, os de tamanho médio são encontrados preferencialmente na camada III, os grandes estão presentes nas camadas III (porção inferior e camada V e por fim, os gigantes (células de Betz) que são encontrados apenas na camada V.

A altura das células de Betz encontrada em *Sapajus* foi semelhante ao valor encontrado em rhesus, 38 a 53  $\mu\text{m}$  (TIGGES; HERDON; PETERS, 1990) e dentro da classificação das células piramidais grandes para humanos, mas não das gigantes (células de Betz, que estão entre 80 a 150 $\mu\text{m}$ ) (AVERSI-FERREIRA, 2014b; KIERNAN, 2003; STANDRING, 2010). De forma geral, os neurônios piramidais são encontrados principalmente em áreas que estão associadas a funções cognitivas avançadas (SPRUSTON, 2008) e Marín-Padilla (1990) sugere que o aumento da destreza motora reflete a capacidade dos neurônios piramidais em aumentar progressivamente a sua superfície receptora principal para acomodar um número crescente de conexões.

A área parietal analisada de *Sapajus libidinosus* apresentou prevalência de neurônios granulares em todas as camadas, tendo maior densidade celular na camada II e células piramidais pequenas nas camadas III e V. Essas características, segundo Luria (1976) classificam essa área como zona terciária de associação, na qual as camadas II e III são responsáveis por integrar os estímulos. Além disso, há poucas células piramidais grandes da camada III e estas são maiores do que aquelas da camada V. Essa organização cortical é semelhante a que foi descrita em humanos por Caspers et al. (2006) para a região PFt.

Em humanos, as principais áreas terciárias do córtex parietal são as áreas 5, 7, 39 e 40 de Brodmann, que são regiões de grande complexidade, pois são responsáveis por integrar e organizar sínteses simultâneas (MACHADO, 2003; LURIA, 1976), como por exemplo, o reconhecimento perceptivo de objetos por meio de estímulos sinestésicos

e visuais, orientação visual-espacial do corpo e de suas partes no espaço e audição (CASPER et al., 2006; STANDRING, 2010).

A área temporal de *Sapajus* se assemelha ao que foi descrito para *Macaca* e *Homo* em termos de organização geral como aumento na espessura e boa delimitação das camadas corticais, aglomeração de células neurais na camada VI (BAYLIS; ROLLS; LEONARD, 1987; SELTZER; PANDYA, 1978; STANDRING, 2010). Na área analisada não foi observado estrias de Baillarger interna ou externa em nenhuma das duas técnicas histológicas.

Já em relação à área occipital de *Sapajus* assim como em humanos há prevalência de neurônios tipo granular e uma intrínseca rede de prolongamentos e conexões nas camadas IV e V, que correspondem são as estrias de Baillarger (externa e interna, respectivamente), são características desse tipo de córtex (NEHMAD, 1998).

Há várias outras técnicas para análise do córtex cerebral como por exemplo, a contagem de células pela técnica fracionador isotrópico (HERCULANO-HOUZEL, 2007; HERCULANO-HOUZEL; LENT, 2005), análises por ressonância magnética (AMUNTS; ZILLES, 2012; BLUDAU et al., 2014; DUM; STRICK, 2002), mas a análise microscópica das secções histológicas pós-mortem do cérebro continua a ser o padrão-ouro para verificar parcelas estruturais, o que permite o estudar os padrões laminares e distribuição celular. O ganho em resolução espacial e o nível de detalhamento abre novas perspectivas para estudar a estrutura intrínseca do córtex cerebral (AMUNTS; ZILLES, 2015).

Dessa forma, as análises histológicas do neocórtex das principais áreas do telencefálicas de *Sapajus libidinosus*, mesmo que com um baixo número de espécimes é um primeiro passo para estudos e comparações mais abrangentes. Ressalta-se aqui a originalidade deste estudo na medida em que os resultados aqui apresentados constituírem basicamente a primeira descrição na literatura sobre essa espécie de primata neotropical, que apresenta padrão comportamental bastante complexo em relação aos primatas do Novo Mundo.

## 6 CONCLUSÃO

Com base nos resultados obtidos neste estudo, verificamos que o telencéfalo foi a estrutura que mais variou em relação ao desenvolvimento dos sulcos e giros conforme o grupo analisado. Os *Callithrix penicillata* apresentaram a organização mais simples com poucos sulcos e giros. Os *Saimiri ustus* demonstraram maior complexidade e tamanho do encéfalo em relação ao *Callithrix penicillata*. Os *Sapajus libidinosus* e os *Brachyteles arachnoides* por sua vez, apresentaram maior complexidade, desenvolvimento dos sulcos e giros em relação aos demais primatas analisados e foram mais semelhantes entre si em termos de organização macroscópica.

Apesar de diferirem morfológicamente na organização anatômica do telencéfalo, quando comparamos os índices de encefalização, os *Sapajus libidinosus* e os *Saimiri ustus* apresentaram valores semelhantes, que foram maiores do que os encontrados para *Brachyteles arachnoides*. No entanto, morfológicamente os encéfalos de *Sapajus libidinosus* e os *Brachyteles arachnoides* apresentaram maior similaridade, já as características comportamentais são bem distintas entre esses três gêneros. Isso demonstra uma possível necessidade de verificação da posição ocupada pelos *Sapajus libidinosus* em relação aos *Brachyteles arachnoides* na classificação filogenética. Sugere-se que esta precisaria ser revisada, principalmente pelo fato de que vários gêneros dentro dos primatas já foram realocados devido às suas características morfológicas e comportamentais.

Dentre todos os primatas analisados e comparados, os sulcos que se repetiram em todos foram o longitudinal, lateral, calcarino, hipocampo e rinal. No lobo temporal, o sulco temporal superior apareceu na maioria dos primatas. Já os sulcos do lobo frontal, parietal apareceram somente em encéfalos mais complexos e de animais que possuíam maior tamanho corporal, como os *Sapajus libidinosus* e *Brachyteles arachnoides*.

As demais estruturas como o corpo caloso, diencéfalo, tronco encefálico e cerebelo quase não alteraram sua forma e disposição em *Callithrix*, *Saimiri*, *Sapajus* e *Brachyteles*, a variação observada é em relação ao tamanho, que acompanha o aumento total do encéfalo observado nesses animais.

Este estudo gerou informações sobre a organização encefálica de primatas

neotropicais, que até então não haviam sido descritas e muitas dessas informações geram subsídios para compreensão de outras áreas de investigação como comportamento, por exemplo.

Os dados preliminares da arquitetura neocortical de *Sapajus libidinosus* mostraram maior quantidade de neurônios nos lobos occipital, seguidos do parietal e temporal. Foram identificadas na parte caudal do lobo frontal características de área motora primária, com a presença de grandes neurônios piramidais e a prevalência de neurônios granulares na área pré-frontal. Os lobos parietal e temporal apresentaram as camadas mais heterogêneas e com maior separação entre as camadas corticais.

Conexões entre células neurais e o seu formato foram obtidas por meio da técnica de Golgi-Cox que permitiu estudar a organização estrutural, enquanto que a técnica de HE permitiu realizar inferências quantitativas e também a caracterização dos tipos de células neurais e desenvolvimento das camadas corticais.

Finalmente, podemos considerar que o estudo permitiu a caracterização da citoarquitetura neocortical das principais áreas do telencéfalo de *Sapajus libidinosus*, apesar do baixo número de espécimes. Deste modo, este estudo constitui uma contribuição original e pioneira para o desenvolvimento de estudos futuros e comparações mais abrangentes utilizando primatas neotropicais. Nesse sentido, cabe ressaltar a necessidade de realização de estudos histológicos futuros para a caracterização funcional das áreas corticais.

## 7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABREU, T. et al. Comparative anatomical study of the leg's nerves of *Cebus* (barbed capuchins) with baboons, chimpanzees and modern humans. **Pesquisa Veterinária Brasileira**, Rio de Janeiro, v. 32, supl.1, p. 113-117, Dec. 2012.
- ABREU, T. et al. Descrição anatômica comparativa das artérias da perna de *Sapajus libidinosus*. In: SILVA, V. L.; FERREIRA, R. G.; OLIVEIRA, A. M. B. livro **A Primatologia no Brasil XIV**. Recife: Sociedade Brasileira de Primatologia. ISBN 978-85-415-0909-1, 2017
- ADDESSI, E.; PAGLIERI, F.; FOCAROLLI, V. The ecological rationality of delay tolerance: Insights from capuchin monkeys. **Cognition**, v. 119, n. 1, p. 142–147, Apr. 2011.
- AIELLO, L. C.; WHEELER, P. The Extensive-Tissue Hypothesis. **Current Anthropology**, v. 36, n. 2, p. 198-221, Apr. 1995.
- ALFARO, J. W. L. et al. Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. **Journal of Biogeography**, v. 39, p. 272–288, Oct. 2012a.
- ALFARO, J. W. L.; SILVA, J.; RYLANDS, A. How Different Are Robust and Gracile Capuchin Monkeys? An Argument for the Use of *Sapajus* and *Cebus*. **American Journal of Primatology**, v. 74, p. 273–286, Feb. 2012b.
- ALFARO, J. W. L. et al. Biogeography of squirrel monkeys (genus *Saimiri*): South-central Amazon origin and rapid pan-Amazonian diversification of a lowland primate. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 82, p. 436–454, Jan. 2015.
- ALVES, F. R. et al. Anatomical and radiographic appearance of the capuchin monkey thoracic cavity (*Cebus apella*). **Pesquisa Veterinária Brasileira**, Rio de Janeiro, v. 32, n. 12, p. 1345-1350, Dec. 2012.
- AMUNTS, K. et al. Broca's Region Revisited: Cytoarchitecture and Intersubject Variability. **THE JOURNAL OF COMPARATIVE NEUROLOGY**, v. 412, p. 319–341, Aug. 1999.
- AMUNTS, K.; SCHLEICHER, A.; ZILLES K. Cytoarchitecture of the cerebral cortex-more than localization. **Nuerolmage**, v. 37, n. 4, p. 1061–1065, Oct. 2007.
- AMUNTS, K.; ZILLES, K. Architecture and Organizational Principles Of Broca's Region . **Trends in Cognitive Sciences**, vol. 16, n. 8, p. 418-426, Aug. 2012.
- AMUNTS, K.; ZILLES, K. Architectonic Mapping of the Human Brain beyond Brodmann. **Neuron**, v. 88, n.6, p. 1086-1107, Dec. 2015.
- ANGULO, A. et al. A reliable method for Golgi staining of retina and brain slices. **Journal of Neuroscience Methods**, v. 66, n. 1, p. 55-59, May.1996.
- ANKEL-SIMONS, F. **Primate Anatomy: An Introduction**. 2. ed. New York: Academic Press, 2007. 752 p.
- ARMSTRONG, E. ZILLES, K.; CURTIS, M.; SCHLEICHER, A. Cortical folding, the lunate sulcus and the evolution of the human brain\*. **Journal of Human Evolution**, v. 25, n. 5, p.341-348, Nov. 1991.
- AVERSI-FERREIRA, T. A. et al. Estudo anatômico de músculos profundos do antebraço de *Cebus apella* (Linnaeus, 1766). **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v. 27, n. 3, p. 297-301, July/Sept. 2005a.



- AVERSI-FERREIRA, T. A. et al. Anatomia comparativa dos nervos do braço de *Cebus apella*. Descrição do músculo dorsoepitrocLEAR. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v. 27, n. 3, p. 291-296, July/Sept. 2005b.
- AVERSI-FERREIRA, T. A. et al. Estudo anatomico dos musculos flexores superficiais do antebraço no macaco *Cebus apella*. **Bioscience Journal, Uberlândia**, v. 22, n. 1, p. 139-144, Jan./Abr. 2006.
- AVERSI-FERREIRA, T. A. et al. Anatomy of the arteries of the arm of *Cebus libidinosus* (Rylands et al., 2000) monkeys. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v. 29, n. 3, p. 247-254, 2007a.
- AVERSI-FERREIRA, T. A. et al. Anatomy of the shoulder and arm muscles of *Cebus libidinosus*. **Journal of Morphological Sciences**, v. 24, n. 2, p. 63-74, Apr./ June. 2007b.
- AVERSI-FERREIRA, T. A. et al. Estudo Anatômico das Artérias do Ombro de *Cebus libidinosus* (Rylands Et Al., 2000; Primates – Cebidae). **Ciência Animal Brasileira**, v. 8, n. 2, p. 273-284, Abr./Jun. 2007c.
- AVERSI-FERREIRA, T. A. et al. Comparative Anatomical Study of the Forearm Extensor Muscles of *Cebus libidinosus* (Rylands et al., 2000; Primates, Cebidae), Modern Humans, and Other Primates, With Comments on Primate Evolution, Phylogeny, and Manipulatory Behavior. **The Anatomical Record**, v. 293, n. 12, p. 2056–2070, Dec. 2010.
- AVERSI-FERREIRA, R. A. G. M. F. et al. Comparative anatomy of the thigh nerves of *Cebus libidinosus* (Rylands et al., 2000). **Pesquisa Veterinária Brasileira**, Rio de Janeiro, v. 31, n. 3, p. 261-266, Mar. 2011a.
- AVERSI-FERREIRA, T. A. et al. Comparative Anatomical Analyses of the Forearm Muscles of *Cebus libidinosus* (Rylands et al. 2000): Manipulatory Behavior and Tool Use. **Plos One**, v. 6, n. 7, p. 1-8, Jul. 2011b.
- AVERSI-FERREIRA, R. A. G. M. F. et al. Comparative Anatomy of the Hind Limb Vessels of the Bearded Capuchins (*Sapajus libidinosus*) with Apes, Baboons and *Cebus capuchinus*, and Some Comments of the Vessels Role on Bipedalism. **BioMed Research International**, v. 2013, p. 1-15, 2013.
- AVERSI-FERREIRA, R. A. G. M. F. et al. Anatomical Analysis of Thumb Opponency Movement in the Capuchin Monkey (*Sapajus* sp). **Plos One**, v. 9, n. 2, p. 1-8, Feb. 2014a.
- AVERSI-FERREIRA, T. A. Neuroarquitetura e Neuroconectividade nas Ciências Cognitivas e do Comportamento. In: Leonardo Caixeta. (Org.). **TRATADO DE NEUROPSIQUIATRIA - NEUROLOGIA COGNITIVA E DO COMPORTAMENTO E NEUROPSICOLOGIA**. 2ª ed. São Paulo: Atheneu, 2014b.1.000 p.
- BARROS, R. S.; GALVÃO, O. F.; MCILVANE, W. V. Generalized identity matching to sample in *Cebus apella*. **The Psychological Record**, Gambier, v. 52, p. 441-460, May. 2002.
- BARROS, M.; TOMAZ, C. Non-human primate models for investigating fear and anxiety. **Neuroscience and Biobehavioral Reviews**, v. 26, n.2, p. 187-201, Mar. 2002.
- BARTON, R. A.; HARVEY, P. H. Mosaic evolution of brain structure in mammals. **NATURE**, v. 405, n. 29, p. 1055-1058, Jun. 2000.
- BATTAGLIA-MAYER, A.; MASCARO, M.; CAMINITI, R. Temporal Evolution and Strength of Neural Activity in Parietal Cortex during Eye and Hand Movements. **Cerebral Cortex**, v. 17, n. 6, p. 1350-1363, Jun. 2007.

BAYLIS, G. C.; ROLLS, E. T.; LEONARD, C. M. Functional Subdivisions of the Temporal Lobe Neocortex. **The Journal of Neuroscience**, v. 7, n. 2, p. 330-342, Feb. 1987.

BIRO, D. et al. Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments. **Animal Cognition**, v. 6, n. 4 p. 213–223, Jul. 2003.

BOERE V., et al. Comparison between sex and age class on some physiological, thermal, and hematological indices of the cerrado's marmoset (*Callithrix penicillata*). **Journal of Medical Primatology**, v. 34, n.3, p. 156–162, 2005.

BOESCH, C.; BOESCH, H. Tool Use and Tool Making in Wild Chimpanzees. **Folia Primatologica**, v. 54, n.2, p. 86-99, 1990.

BORGES, K. C. M.; et al. Anatomical Study of Intrahemispheric Association Fibers in the Brains of Capuchin Monkeys (*Sapajus* sp.). **BIOMED RES INT**, v. 2015, p. 1-6, 2015.

BREVEGLIERI, R. et al. Somatosensory Cells in Area PEc of Macaque Posterior Parietal Cortex. **The Journal of Neuroscience**, v. 26, n. 14, p. 3679–3684, Apr. 2006.

BRODMANN, K. V. **Vergleichende Lokalisationslehre der Gro hirnrinde. Leipzig:** Joahnn Ambrosius Barth Verlag. 1909. Tradução em inglês de Garley, L. J. Brodmann's Localisation in the Cerebral Cortex. 3ª ed. London: Smith-Gordon, 1994. 307 p.

BROSNAN, S. Animal behavior: the right tool use for the job. **Current Biology**, v. 19, n. 3, p. 24-25, Feb. 2008.

BUCKNER, J. C., ALFARO, J. L., RYLANDS, A. B., ALFARO, M. E. Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.82, p. 413 -425, 2015.

BLUDAU, S. et al., Cytoarchitecture, probability maps and functions of the human frontal pole. **NeuroImage**, v. 93, n. 2, p. 260-275, June. 2014.

BURMAN, K. J. et al. Cytoarchitectonic Subdivisions of the Dorsolateral Frontal Cortex of the Marmoset Monkey (*Callithrix jacchus*), and Their Projections to Dorsal Visual Areas. **The Journal Of Comparative Neurology**, v. 495, n. 2, p. 149–172, Mar. 2006.

BUSH, E. C.; ALLMAN, J. M. The scaling of frontal cortex in primates and carnivores. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Melville, v. 101, n. 11, p. 3962- 3966, 2004.

BUTLER, A. B. Evolution of vertebrate brains. **Encyclopedia of Neuroscience**, v. 4, p. 57-66, 2009.

BYRNE, R. Evolution of primate cognition. **Cognitive Science**, Austin, v. 24, n. 3, p. 543-570, 2000.

CAPPE, C.; MOREL, A.; ROUILLER, E. M. Thalamocortical and the dual pattern of corticothalamic projections of the posterior parietal cortex in macaque mokeys. **Neuroscience**, v. 146, p. 1371–1387, 2007.

CARPENTER, M. B. **Neuroanatomia Humana**. 7. ed. Rio de Janeiro: Interamericana, 1978. 574 p.

CARVALHO JR, FERRARI, S. F., STRIER, O. K. B. Diet of a miquiqui group (*Brachyteles arachnoides*) in continuous primary forest. **Primates**, v. 45, n. 3, p. 201–204, July. 2004.

CASPERS, S. et al. The human inferior parietal cortex: Cytoarchitectonic parcellation and interindividual variability. **NeuroImage**, v. 33, n.2, p. 430–448, Sept. 2006.

- CHAFEE, M. V. et al. Neural Correlates of Spatial Judgement during Object Construction in Parietal Cortex. **Cerebral Cortex**, v. 15, n. 9, p. 1393-1413, Sept. 2005.
- COLLINS, C. E.; LYON, D. C.; KAAS, J. Distribution across cortical areas of neurons projecting to the superior colliculus in New World Monkeys. **The Anatomical Record**, v. 285, n. 1 p. 619–627, July. 2005.
- CONOLLY, C. J. The fissural pattern of the primate brain. **AMERICAN JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY**, v. XXI, n. 3, p. 301-422, July/Sept. 1936.
- CONNOLLY, C. J. **External morphology of the primate brain**. 1<sup>a</sup> ed. Springfield, Illinois: Charles Thomas Publisher, 1950, 386 p.
- CROSSMAN, R.; NEARY, D. **Neuroanatomia Illustrada**. 4. ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2011. 188 p.
- CULHAM, J. C.; KANWISHER, N. G. Neuroimaging of cognitive functions in human parietal cortex. **Current Opinion in Neurobiology**, v. 11, n. 2, p. 157-163, Apr. 2001.
- DEANE, A. S. et al. Caudal Vertebral Body Articular Surface Morphology Correlates with Functional Tail Use in Anthropoid Primates. **Journal of Morphology**, p. 1–12, June. 2014.
- DEFLER, R. Evolutionary Tendes of Neotropical Primates. **Acta Biológica Colombiana**, Bogotá, v. 14, p. 399-414, 2009.
- DEMES, B. Three-Dimensional Kinematics of Capuchin Monkey Bipedalism. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 145, n. 1, p.147–155, May. 2011.
- DIXSON, A. F.; PISSINATTI, A.; ANDERSON, M. J. Observations on Genital Morphology and Anatomy of a Hybrid Male Muriqui (Genus *Brachyteles*). **Folia Primatologica**, v. 75, n.2, p. 61-69, Mar/Apr. 2004.
- DUARTE, M. et al. Kinematics of bipedal locomotion while carrying a load in the arms in bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). **Journal of Human Evolution**, v. 63, n. 6, p. 851–858, Dec. 2012.
- DUM, R. P.; STRICK, P. L. Motor areas in the frontal lobe of the primate. **Physiology Behavior** v. 77, p. 677–682, Dec. 2002.
- ELLIOT, D. G. **A review of primates. [Monograph series]**. New York: American Museum of Natural History, 1913.
- FERREIRA, M. S., et al. *Callithrix penicillata*: A feasible experimental model for dengue virus infection. **Immunology Letters**, v. 158, n.1, p. 126–133, Mar./Apr. 2014.
- FRAGASZY, D. M.; VISALBERGHI, E.; FEDIGAN, L. M. **The Complete Capuchin- The Biology of the Genus Cebus**. 1<sup>a</sup>ed. New York: Cambridge University Press, 2004. 339 p.
- FRAGASZY, D. M. et al. Bearded capuchin monkeys' and a human's efficiency at cracking palm nuts with stone tools: field experiments. **Animal Behaviour**, v. 79, n. 2, p. 321– 332, Feb. 2010.
- FRAGASZY, D. M. et al. Wild Bearded Capuchin Monkeys (*Sapajus libidinosus*) Strategically Place Nuts in a Stable Position during Nut- Cracking. **Plos One**, v. 8, n. 2, p. 1-9, Feb. 2013.
- FRIEDMAN, H. R.; GOLDMAN-RAKIC, P. S. Coactivation of prefrontal cortex and inferior parietal cortex in working memory tasks revealed by 2DG functional mapping in the rhesus monkey. **The Journal of Neuroscience**, v. 14, n. 5, p. 2775-2788, May. 1994.
- FUKUNISHI, K. et al. Development of cerebral sulci and gyri in fetuses of cynomolgus monkeys (*Macaca*

- fascicularis*). **Anatomy and Embryology**, v. 211, n.6, p. 757-764, Oct. 2006.
- FUSTER, J. M. The Prefrontal Cortex—An Update: Time Is of the Essence. **Neuron**, v. 30, n. 2, p. 319-333, May. 2001.
- FUSTER, J. M. Frontal lobe and cognitive development. **Journal of Neurocytology**, v. 31, n. 3, p. 373–385, Mar./Jun. 2002.
- FUSTER, J. M. The Prefrontal Cortex. 5<sup>a</sup> ed. London: Academic Press 2015, 460 p.
- GALVÃO, O. F. et al. Escola experimental de primatas. **Estudos de Psicologia**, Natal, v. 7, n. 2, p. 361-370, 2002.
- GARBER, A. et al. **South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation**. 1<sup>a</sup> ed. Nova York: Springer, 2009. 531 p.
- GEIST, F. D. The brain of the Rhesus monkey. **Journal of Comparative Neurology**, v. 50, n. 2, p. 333-375, Aug. 1930.
- GEYER, S. et al. Two different areas within the primary motor cortex of man. **Nature**, vol., 382, n. 29, p. 805-807, Aug.1996.
- GEYER, S. et al. Functional neuroanatomy of the primate isocortical motor system. **Anatomy and Embryology**, v. 202, n.6, p. 443–474, Dec. 2000.
- GROVES, C.P. **Primate taxonomy**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2001. 350 p.
- GRUNEWALD, A.; LINDEN, J. F.; ANDERSEN, R. A. Responses to auditory stimuli in Macaque lateral intraparietal area I. Effects of Training. **Journal of Neurophysiology**, v. 1, n. 82, p. 330-342, Jul. 1999.
- HARTWIG, W. et al. Relative brain size, gut size, and evolution in New World monkeys. **The Anatomical Record**, v. 294, n. 12, p. 2207–2221, Dec. 2011.
- HERCULANO-HOUZEL, S.; LENT, R. Isotropic Fractionator: A Simple, Rapid Method for the Quantification of Total Cell and Neuron Numbers in the Brain. **The Journal of Neuroscience**, v.25, n.10, p. 2518-2521, March. 2005.
- HERCULANO-HOUZEL, S. et al. Cellular scaling rules for primate brains. **PNAS**, vol. 104, n. 9, p. 3562–3567, Feb. 2007.
- HERCULANO-HOUZEL, et al. The basic nonuniformity of the cerebral cortex. **PNAS**, v. 105, n. 34, p. 12593–12598, Aug. 2008.
- HERSHKOVITZ, P. Taxonomy of Squirrel Monkeys genus *Saimiri* (Cebidae, Platyrrhini): A Preliminary report with description of a hitherto unnamed form\*. **American Journal of Primatology**, v. 7, p. 155-210, Dec. 1984.
- HERSHKOVITZ, P. Mammals of northern Colombia. Preliminary report No. 4: Monkeys (primates), with taxonomic revisions of some forms. **Proceedings of the United States National Museum**, v. 98, p. 323–427, 1949.
- HILL, C. O. **Primates: comparative anatomy and taxonomy**. New York: Hardcover, 1970. 537 p.
- HOLLOWAY, R. L. Cranial Capacity, Neural Reorganization, and Hominid Evolution: A Search for More Suitable Parameters. **American Anthropologist**, v. 68, n. 1, p. 103–121. Feb. 1966

INGBERMAN B, FUSCO-COSTA R., MONTEIRO- FILHO E. L.A. A Current Perspective on the Historical Geographic Distribution of the Endangered Muriquis (*Brachyteles* spp.): Implications for Conservation. **PLOS ONE**, v. 11, n. 3, March. 2016.

ISLER, K.; SCHAIK, C. P. V. Metabolic costs of brain size evolution. **Biologist Letters**, v. 2, p. 557–560, Dec. 2006.

ISLER, K.; SCHAIK, C. P. V. The Expensive Brain: A framework for explaining evolutionary changes in brain size. **Journal of Human Evolution**, v. 57, n. 4 p. 392–400, Oct. 2009.

IUCN\SSC. International Union for Conservation of Nature\Species Survival Commission, sept. 2014. Disponível em < [http://www.primatesg.org/primates\\_diversity\\_by\\_region](http://www.primatesg.org/primates_diversity_by_region)>.

IZAR, P. et al. Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. **American Journal of Primatology**, v. 74, n. 4, p. 315–331, Apr. 2012.

JAMESON, N. M. et al. Genomic data reject the hypothesis of a prosimian primate clade. **Journal of Human Evolution**, v. 61, n. 3, p. 295–305, Sept. 2011.

JANSON, C. H.; BOINSKI, S. Morphological and Behavioral Adaptations for Foraging in Generalist Primates: The Case of the Cebines. **American Journal Of Physical Anthropology**, v. 88, p. 483- 498, Aug. 1992.

JERISON, H. J. The theory of encephalization. **Annals of the New York Academy of Sciences**, vol. 30, p. 146-160, sept. 1977.

JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. **Histologia básica**. 11. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013. 524p.

JURMAIN, R.; KILGORE, L.; TREVATHAN, R. **Essentials of Physical Anthropology**, 9<sup>a</sup> ed. Belmont: Wadsworth, 2006. 448 p.

KAAS, J. H. Evolution of the neocortex. **Current Biology**, v. 16, n. 21, p. 91-102, Nov. 2006.

KAAS, J. H. The evolution of the complex sensory and motor systems of the human brain. **Brain Res Bull**, v. 75, n. 2-4, p. 384–390, March. 2008.

KANAGASUTHERAM, R.; MAHRAN, Z. Y. Observations on the nervous system of the lesser bush baby (*Galago senegalensis*). **Journal of Anatomy**, v. 94, p. 512-528, Oct. 1960.

KASHIMA, M. et al. Development of cerebral sulci and gyri in fetuses of cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*). II. Gross observation of the medial surface. **Brain Structure and Function**, v. 212, n.6, p. 513–520, Oct. 2008.

KIERNAN, J. A. **Neuroanatomia Humana de Barr**. 7. ed. Barueri: Manole, 2003. 518 p.

LAITMAN, J. T. A (New World Monkey) Tree Grows in Brooklyn. **The Anatomical Record**, v. 294, n. 12, p. 1953–1954, Dec. 2011.

LEÓN, F. C. P. et al. Cerebral anatomy of the spider monkey *Ateles geoffroyi* studied using magnetic resonance imaging. First report: a comparative study with the human brain *Homo sapiens*. **Revista Ciencias de la Salud (Colombia)**, Bogotá, v. 7, n. 1, p. 10-27, Jan. 2009.

- LIU, Q. et al. Kinematics and energetics of nut-cracking in wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in Piauí, Brazil. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 138, n. 2, p. 210-220, Feb. 2009.
- LURIA, A. R. **The Working Brain: An introduction to neuropsychology**. New York: Penguin Books, 1976. 400 p.
- MACHADO, A. B. M. **Neuroanatomia Funcional**. 2a. ed. São Paulo: Atheneu, 2003. 363 p.
- MANNU, M.; OTTONI, E. B. The enhanced tool-kit of two groups of wild bearded capuchin monkeys in the Caatinga: tool making, associative use, and secondary tools. **American Journal of Primatology**, v. 71, n. 3, p. 242-251, March. 2009.
- MANSFIELD, K. Marmoset Models Commonly Used in Biomedical Research. **Comparative Medicine**, v. 53, n. 4, p. 383-92. Aug. 2003.
- MARIN-PADILLA, M. The Pyramidal Cell and its Local-Circuit Internemom: A Hypothetical Unit of the Mammalian Cerebral Cortex. **Journal of Cognitive Neuroscience**, v 2, n. 3, p.180-194, 1990.
- MARÍN-PADILLA, M. Ontogenesis of the Pyramidal Cell of the Mammalian Neocortex and Developmental Cytoarchitectonics: A Unifying Theory. **The Journal of Comparative Neurology**, v. 321, n. 2, p. 223-240, July. 1992.
- MARQUES, K. V. et al. Analysis of the brainstem internal morphology of the capuchin monkey (*Cebus apella*). **Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science**, São Paulo, v. 47, n. 2, p. 141-149, 2010.
- MELIN, A. et al. Seasonality, extractive foraging and the evolution of primate sensorimotor intelligence. **Journal of Human Evolution**, v. 71, p. 77–86, Jun. 2014.
- MELO, A. L.; MATI, V. L. T.; MARTINS, W. A. *Callithrix penicillata* as a nonhuman primate model for strongyloidiasis. **Primates**, v. 53, n. 3 p. 303–309, March. 2012.
- MILLER, E. R.; GUNNELL, G. F.; MARTIN, R. D. Deep time and the search for anthropoid origins. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 128, p. 60-95, Dec. 2005.
- MILTON, K. Habitat, Diet, and Activity Patterns of Free-Ranging Woolly Spider Monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). **International Journal of Primatology**, v. 5, n. 5, Oct.1984
- MENDES, S.L., et al. 2008. *Brachyteles arachnoides*. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2008.
- MENDOZA, G.; MERCHANT, H. Motor system evolution and the emergence of high cognitive functions. **Progress in Neurobiology**, v. 122, p. 73–93, Nov. 2014.
- MOORE, K. L.; PERSAUD, T. V. N. **Embriologia Clínica**. 8. ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2008. 552 p.
- MORECRAFT, R. J. et al. Cytoarchitecture and cortical connections of the anterior insula and adjacent frontal motor fields in the rhesus monkey. *Brain Res. Bull.*, v.119, p. 52-72. Oct. 2015.
- MORAES, B. L. C.; SOUTO, A. S.; SCHIEL, N. Adaptability in stone tool use by wild capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). **American Journal of Primatology**, v. 76, n. 10, p. 967-977, Apr. 2014.
- GOLDSCHMIDT, B. et al. Sexual dimorphism in the squirrel monkey, *Saimiri sciureus* (Linnaeus, 1758) and *Saimiri ustus* (l. Geoffroy, 1844) (Primates, Cebidae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 69, n.1, p. 171-174, Dec. 2009.

MUSTOE A.C. et al., Do marmosets care to share? Oxytocin treatment reduces prosocial behavior toward strangers. **Hormones Behavior**, v. 71, p. 83-90, May. 2015.

NAPIER, J. **Hands**. 5<sup>a</sup> ed. New Jersey: Princeton University Press, 1993. 182 p.

NEHMAD, L. The end in sight: a look at the occipital lobe. **Clinical Eye and Vision Care**, v. 10, n. 3, p. 125-133, Sept. 1998.

NORTHCUTT, R. G. Understanding Vertebrate Brain Evolution. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, n. 1, p. 743–756, Jan. 2002.

OLIVEIRA, M.M.; BOUBLI, J.-P. 2008. *Saimiri ustus*. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2008:

ÖNGÜR, D., FERRY, A. T., PRICE, J. L. Architectonic Subdivision of the Human Orbital and Medial Prefrontal Cortex. **The Journal of Comparative Neurology**, v. 460, n. 3, p. 425–449, June. 2003.

OTTONI, E.; IZAR, P. Capuchin Monkey Tool Use: Overview and Implications. **Evolutionary Anthropology**, v. 17, n. 4, p. 171–178, Aug. 2008.

PASTERNAK, J. F.; WOOLSEY, T. A. On the "selectivity" of the Golgi-Cox method. **Journal of Comparative Neurology**, v. 160, n. 3, p. 307-312, Apr. 1975.

PAUS, T. et al. Human cingulate and paracingulate sulci: pattern, variability, asymmetry, and probabilistic map. **Cerebral Cortex**, v. 6, n. 2 p. 207-214, Apr. 1996.

PEREIRA-DE-PAULA, J. et al. Anatomical study of the main sulci and gyri of the *Cebus libidinosus* brain (Rylands, 2000). **Neurobiologia**, v. 73, n. 2, p. 65-78, Abr./Jun. 2010.

PEREZ-COSTAS, E.; MELENDEZ-FERRO, ; ROBERTS, R. C. Microscopy techniques and the study of synapses. **Modern Research and Educational Topics in Microscopy**, p. 164-170, 2007.

PETRIDES, M.; PANDYA, D. N. Dorsolateral pré-frontal córtex: comparative cytoarchitectonic analysis in the human and macaque brain and cortical connection patterns. **European Journal of Neuroscience**, v. 11. p 1011-1036, April. 1999.

PHILLIPS, K. A. E.; SHERWOOD, C. C. Primary motor cortex asymmetry is correlated with handedness in capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Behavioral Neuroscience**, Washington, v. 119, n. 6, p. 1701-1704, Dec. 2005.

PHINNEY, R. E.; SIEGEL, R. M. Speed Selectivity for Optic Flow in Area 7a of the Behaving Macaque. **Cerebral Cortex**, v. 10, n. 4, p. 413–421, Apr. 2000.

PIÑÓN, M. C.; GATTASS, R.; SOUSA, A. P. Area V4 in *Cebus* monkey: extent and visuotopic organization. **Cerebral Cortex**, v. 8, n. 8, p. 685–701, Dec. 1998.

PITZALIS, S. et al. Wide-field retinotopy defines human cortical visual area V6. **The Journal of Neuroscience**, v. 26, n. 30, p. 7962–7973, Jul. 2006.

PONTZER, H.; WRANGHAM, R. W. Climbing and the daily energy cost of locomotion in wild chimpanzees: implications for hominoid locomotor evolution. **Journal of Human Evolution**, v. 46, n. 3, p. 317–333, March. 2004.

POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A Vida dos vertebrados**. 4. ed. São Paulo: Atheneu, 2008. 684 p.

- POZZI, L. et al. Primate phylogenetic relationships and divergence dates inferred from complete mitochondrial genomes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 75, p. 165–183, June. 2014.
- PREUSS, T. M.; GOLDMAN-RAKI, P. C. Architectonics of the parietal and temporal association cortex in the Strepsirhine primate *Galago* compared to the anthropoid primate *Macaca*. **Journal of Comparative Neurology**, v. 310, n. 4, p. 475–506, Aug. 1991.
- QURAIISHI, S.; HEIDER, B.; SIEGEL, R. M. Attentional Modulation of Receptive Field Structure in Area 7a of the Behaving Monkey. **Cerebral Cortex**, v. 17, n. 8, 1841–1857, Aug. 2007.
- RAFFI, M.; SIEGEL, R. M. Functional architecture of spatial attention in the parietal cortex of the behaving monkey. **Journal of Neuroscience**, v. 25, n. 21, p. 5171-5186, May. 2005.
- RAJKOWSKA, G.; GOLDMAN-RAKIC, S. Cytoarchitectonic Definition of Prefrontal Areas in the Normal Human Cortex: I. Remapping of Areas 9 and 46 using Quantitative Criteria. **Cerebral Cortex**, v. 5, n. 4, p. 307-322, July/Aug. 1995.
- REIS, F. P.; ERHART, E. A. The brain of the marmoset (*Callithrix jacchus*). **Acta Anatomica**, v. 103, p. 350-357, 1979.
- RIBAS, G. C. The cerebral sulci and gyri. **NEUROSURGICAL FOCUS**, v. 28, n. 2, p. 1- 24, Feb. 2010.
- RILLING, J. K.; INSEL, T. R. The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging. **Journal of Human Evolution**, v. 37, n. 2, p. 191-223, Aug. 1999.
- ROBSON, S. L.; WOOD, B. Hominin life history: reconstruction and evolution. *Journal of Anatomy*, v. 212, n. 4 p. 394-425, Apr. 2008.
- ROESCH, M. R.; OLSON, C. R. Impact of expected reward on neuronal activity in prefrontal cortex, frontal and supplementary eye fields and premotor cortex. **Journal of Neurophysiology**, v. 90, n. 3, p. 1766-1789, Sept. 2003.
- ROGERS, et al. Endemic Viruses of Squirrel Monkeys (*Saimiri* spp.). **Comparative Medicine**, v. 65, n. 3, p. 232-240, June. 2015.
- ROSENBERGER, A. L.; STRIER, K. B. Adaptive radiation of the *Ateline* primates. **Journal of Human Evolution**, v. 18, n. 7, p. 717-750, Nov.1989.
- ROSOKLIJA, G. et al. Optimization of Golgi methods for impregnation of brain tissue from humans and monkeys. **Journal of Neuroscience Methods**, v. 131, n. 1-2, p. 1–7. Dec. 2003.
- ROTH, G.; DICKE, U. Evolution of the brain and intelligence. **TRENDS in Cognitive Sciences**, v. 9, n. 5, p. 250-257, May. 2005.
- RUSSO, G. A.; YOUNG, J. Tail Growth Tracks the Ontogeny of Prehensile Tail Use in Capuchin Monkeys (*Cebus albifrons* and *C. apella*). **American Journal of Physical Anthropology**, v. 146, n. 3, p. 465–473, Nov. 2011.
- RYLANDS, A. et al. An assessment of the diversity of New World Primates. **Neotropical Primates**, v. 8, n. 2, p. 61-92, June. 2000.
- RYLANDS, A. B.; COIMBRA-FILHO, A. F.; MITTERMEIER, R. A. Cap. 2: The Systematics and Distributions of the Marmosets (*Callithrix*, *Callibella*, *Cebuella*, and *Mico*) and Callimico (*Callimico*) (Callitrichidae, Primates). In: Ford, S. M.; Porter, L. M.; Davis, L. C. **The Smallest Anthropoids**. 1<sup>ª</sup> ed.



Springer US, 2009.

RYLANDS, A.B.; MENDES, S.L. 2008. *Callithrix penicillata*. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2008:

RYLANDS, A. B.; MITTERMEIER, R. A. Cap. 2: The Diversity of the New World Primates (Platyrrhini): An Annotated Taxonomy. In: GARBER, P. A, et al. **South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology and Conservation**. 1<sup>a</sup> ed. New York: Springer, 2009.

SANTOS, S.V., et al. Respiratory syncytial virus (RSV) pneumonia in a southern muriqui (*Brachyteles arachnoides*). **Journal Medical. Primatology**, v. 41, n. 6, p. 403–406, Dec. 2012.

SANTOS, S.V. et al. Detection of *Toxoplasma gondii* in two southern Woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* – Geoffroy, 1806) from the Rio de Janeiro primate center, Brazil. **Journal Medical. Primatology**, v. 43, n.2, p. 125–129, April. 2014.

SAWADA, K. et al. Fetal Gyrfication in *Cynomolgus* Monkeys: A Concept of Developmental Stages of Gyrfication. **THE ANATOMICAL RECORD**, v. 295, p. 1065– 1074, 2012.

SAWADA, et al. Fetal Sulcation and Gyrfication in Common Marmosets (*Callithrix Jacchus*) Obtained by ex vivoMagnetic resonance imaging. **Neuroscience**, v. 257, p. 158–174, Nov. 2014.

SCHAIK, C. P.; DEANER, R. O.; MERRILL, M. Y. The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture. **Journal of Human Evolution**, v. 36, n. 6, p. 719–741, Jun. 1999.

SCHMITZ, J.; ROOS, C.; ZISCHLER, H. Primate phylogeny: molecular evidence from retroposons. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 108, n. 1, p. 26–37, 2005.

SELTZER, B.; PANDYA, D. N. Afferent cortical connections and Architectonics of the superior temporal sulcus and surrounding cortex in the Rhesus Monkey. **Brain Research**, v. 149, n. 1, p. 1-24, 1978.

SERENO, M. I.; TOOTELL, R. B. H. From monkeys to humans: what do we now know about brain homologies? **Current Opinion in Neurobiology**, v. 15, n.2, p. 135–144, April. 2005.

SHERWOOD, C. C.; SUBIAUL, F.; ZAWIDZKI, T. W. A natural history of the human mind: tracing evolutionary changes in brain and cognition. **Journal of. Anatomy**, v. 212, p. 426–454, 2008.

SHERWOOD, C. C. Is prefrontal matter enlargement a human evolutionary specialization? **Nature Neuroscience**, New York, v. 8, n. 5, p. 537-538, 2005.

SHIMIZU, T. Comparative cognition and neuroscience: Misconceptions about brain evolution. **Japanese Psychological Research**, v. 46, n. 3, p. 246– 254, Sept. 2004.

SIMON, O. et al. Topographical Layout of Hand, Eye, Calculation, and Language- Related Areas in the Human Parietal Lobe. **Neuron**, v. 33, n. 31, p. 475–487, Jan. 2002.

SILVA, M. A. S. et al., Interaction of the tachykinin NK3 receptor agonist senktide with behavioral effects of cocaine in marmosets (*Callithrix penicillata*). **Peptides**, v. 27, n.9, p. 2214–2223, Sept. 2006.

SILVA, M.A. S. et al., Evidence for hemispheric specialization in the marmoset (*Callithrix penicillata*) based on lateralization of behavioral/neurochemical correlations. **Brain Research Bulletin**, v. 74, n. 6, p. 416–428, Nov. 2007.

SILVA JR., J. S. **Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (*Primates, Cebidae*)**, Tese de Doutorado. Rio de Janeiro (RJ): Universidade Federal do Rio de Janeiro,

2001.

SMAERS, J. B. Exceptional Evolutionary Expansion of Prefrontal Cortex in Great Apes and Humans. **Current Biology**, v. 27, n.5, p. 714–720, March. 2017.

SNELL, R. S. **Neuroanatomia Clínica**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2011. 458 p.

SPACEK, J. Dynamics of the Golgi method: a time-lapse study of the early stages of impregnation in single sections. **Journal of Neurocytology**, v. 18, n. 4, p. 27-38, Dec. 1989.

SPORNS, O. Contributions and challenges for network models in cognitive neuroscience. **Nature Neuroscience**, v.17, p. 652–660, March. 2014.

SPRUSTON, N. Pyramidal neurons: dendritic structure and synaptic integration. **Nature Reviews Neuroscience**, v. 9, n. 3, p. 206-221, Mar. 2008.

SQUIRE, L. et al. **Fundamental Neuroscience**. 3. ed. San Diego: Academic Press, 2008. 1277 p.

STANDRING, S. **Gray's Anatomia**. Rio de Janeiro: Elsevier, 2010. 1551 p.

STRIER, K. B. New World Primates, New Frontiers: Insights from the Woolly Spider Monkey, or Muriqui (*Brachyteles arachnoides*). **International Journal of Primatology**, v.11, n. 1, Feb.1990.

STRIER, B, K. Mate preferences of wild muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*): reproductive and social correlates. **Folia Primatologica**, v. 68, 120-133, 1997.

STRIER, K.B.; ZIEGLER, T.E. Behavioral and Endocrine Characteristics of the Reproductive Cycle in Wild Muriqui Monkeys, *Brachyteles arachnoides*. **American Journal of Primatology**, v. 42, n. 4, p. 299–310, 1997.

STEUDEL-NUMBER, K. L. The energetic cost of locomotion: humans and primates compared to generalized endotherms. **Journal of Human Evolution**, v. 44, n. 2, p. 255–262, Feb. 2003.

STRIDTER, G. F. Précis of principles of brain evolution. **Behavior and Brain Sciences**, v. 29, n.1, p. 1-36, Feb. 2006.

SWANSON, L. W. What is the brain? **Trends Neuroscience**, v. 23, n. 11, 2000.

SWINDLER, D. R.; WOOD, C. D. **An atlas of primate gross anatomy**. Washington: University of Washington Press, 1973. 368 p.

TAMRAZ, J. C.; COMAIR, Y. G. **Atlas of regional anatomy of the brain using MRI with functional correlations**. Berlin: Springer, 2000. 346 p.

TANJI, J. New concepts of the supplementary motor area. **Current Opinion in Neurobiology**, v. 6, n. 6, p. 782–787, Dec.1996.

TAVARES, M. C. H.; TOMAZ, C. A. B. Working memory in capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Behavior Brain Research**, v. 131, n. 1-2, p. 131-137, April. 2002.

TEIXEIRA, S. et al. Integrative parietal cortex processes: Neurological and psychiatric aspects. **Journal of the Neurological Sciences**, v. 338, n. 1-2, p. 12–22, March. 2014.

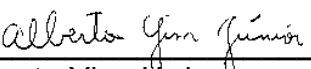
TESTUT, L.; LATARJET, A. **Tratado de anatomia humana**. 9. ed. Barcelona: Salvat, 1958.

- TEITTI, S. Non-primary motor areas in the human frontal lobe are connected directly to hand muscles. **NeuroImage**, v. 40, n. 3, p. 1243–1250, April. 2008.
- TIGGES, J.; HERNDON, J. G.; PETERS, A. Neuronal Population of Area 4 During the Life Span of the Rhesus Monkey. **Neurobiology of Aging**, vol. 11, n.3, pp. 201-208, May/June. 1990.
- TILNEY, F. The brain stem of tarsius. A critical comparison with other primates. **The Journal of Comparative Neurology**, v. 43, n. 3, p. 371-432, Aug. 1927.
- TURNER, W. M. The convolutions of the brain: a study in comparative anatomy. **Journal Anatomy of Physiology**, v. 25, p. 105–153, Oct. 1890.
- VILELA, S.L.; FARIA D.S. Seasonality of the activity pattern of *Callithrix penicillata* (Primates, Callitrichidae) in the cerrado (scrub savanna vegetation). **Brazilian Journal Biology**, v. 64, n. 2, p. 363-370, May. 2004.
- VISALBERGHI, E. et al. Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. **American Journal of physical anthropology**, v. 132, n. 3, p. 426-444, March. 2007.
- VISALBERGHI, E. et al. Selection of effective stone tools by wild bearded capuchin monkeys. **Current Biology**, v. 19, n. 3, p. 213-217, Feb. 2009.
- VOGT, B. A.; VOGT, L.; FARBER, N. B. Architecture and neurocytology of monkey cingulate gyrus. **Journal of Comparative Neurology**, v. 485, n. 3, p. 218–239, May. 2005.
- WAGA, I. C. et al. Spontaneous Tool Use by Wild Capuchin Monkeys (*Cebus libidinosus*) in the Cerrado. **Folia Primatologica**, v. 77, n. 5, p. 337–344, 2006.
- WATANABE, L. Comparative study of the medulla oblongata, pons mesencephalon and cerebellum of the capuchin, *Cebus apella* LINNAEUS, 1758. **Revista de Odontologia da Unesp**, v. 11, n. 112, p. 13-25, 1982.
- WATANABE, L.; MADEIRA, M. C. The anatomy of the brain of the tufted capuchin (*Cebus apella* LINNAEUS, 1758). **Revista de Odontologia da Unesp**, v. 11, p. 5-12, 1982.
- WATANABE-SAWAGUCHI, K. KUBOTA, K., ARIKUNI, T. Cytoarchitecture and Intrafrontal Connections of the Frontal Cortex of the Brain of the Hamadryas Baboon (*Papio hamadryas*). **The Journal of Comparative Neurology**, v. 311, n. 1, p. 108-133, Sept. 1991.
- WILDMAN, D.E. et al., Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: enlarging genus *Homo*. **Proceedings of the National Academy Sciences**, v. 100, p. 7181–7188, 2003.
- ZHANG, H.; WENG, S. J.; HUTSLER, J. J. Does microwaving enhance the Golgi methods? A quantitative analysis of disparate staining patterns in the cerebral cortex. **Journal of Neuroscience Methods**, v. 124, n.2, p. 145-155, April. 2003.
- ZILLES, K.; PALOMERO-GALLAGHER, N.; AMUNTS, K. Cytoarchitecture and Maps of the Human Cerebral Cortex. **Brain Mapping: An Encyclopedic Reference**, v.2, p. 115–135, 2015.

**ANEXO- Comitê de Ética****UNIVERSIDADE FEDERAL DO TOCANTINS  
COMISSÃO DE ÉTICA NO USO DE ANIMAIS  
CEUA-UFT**

O projeto intitulado “**Estudo anômico comparativo do primata *Sapajus* (anteriormente *Cebus*) *libidinosus* (macaco-prego) (PRIMATAS, CEBIDAE) associados aos aspectos comportamentais cognitivos, de uso de ferramentas e evolução**”, processo nº 23101.003220/2013-85, sob a responsabilidade do **Professor Doutor Tales Alexandre Aversi-Ferreira**, está de acordo com as normas éticas estabelecidas pela lei de Procedimentos para o Uso Científico de Animais, de 8 de outubro de 2008, estando aprovado para a sua execução pelo parecerista da Comissão de Ética no Uso de Animais da Universidade Federal do Tocantins. Araguaína, 14 de fevereiro de 2014.

Atenciosamente,

  
\_\_\_\_\_

Alberto Yim Júnior

Presidente da Comissão de Ética em Pesquisa Animal da UFT