



Universidade Federal do Pará
Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento
Programa de Pós-Graduação em Neurociências e Comportamento

**REPERTÓRIO DE EXPRESSÕES FACIAIS DE MACACOS-PREGO:
REVISÃO INTEGRATIVA DA LITERATURA**

CATARINA PEREIRA SOUZA

Belém - PA

2023

Universidade Federal do Pará
Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento
Programa de Pós-Graduação em Neurociências e Comportamento

**REPERTÓRIO DE EXPRESSÕES FACIAIS DE MACACOS-PREGO:
REVISÃO INTEGRATIVA DA LITERATURA**

CATARINA PEREIRA SOUZA

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Neurociências e Comportamento, do Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento da Universidade Federal do Pará, para obtenção de Título de Mestre em Neurociências e Comportamento.

Orientadora: Profa. Dra. Ana Leda de Faria Brino

Coorientadora: Profa. Dra. Ana Catarina Sequeira Nunes Coutinho de Miranda

Coorientador: Prof. Dr. Givago da Silva Souza

BELÉM – PA

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
UFPA/Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento/Biblioteca

S729r Souza, Catarina Pereira
Repertório de expressões faciais de macacos-prego: revisão
integrativa da literatura / Catarina Pereira Souza. — 2023.
52f.: il.
Orientadora: Ana Leda de Faria Brino
Coorientadora: Ana Catarina Sequeira Nunes Coutinho de Miranda
Coorientador: Givago da Silva Souza

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará, Núcleo de
Teoria e Pesquisa do Comportamento, Programa de Pós-Graduação
em Neurociência e Comportamento, Belém, 2023.

1. Análise do comportamento. 2. Macacos-prego (expressões
faciais). 3. Comunicação animal. 4. Revisão integrativa da literatura. I.
Título.

CDD - 23. ed. 150.724

Catalogação na fonte: Maria Célia Santana da Silva – CRB2/780

Você me deu o melhor de mim...
Então você dará o melhor de si por você mesmo.
- Bangtan Sonyeondan.

AGRADECIMENTOS

Ao meu Senhor e Salvador, Jesus Cristo. Por ter sido a luz que iluminou o meu caminho sombrio e me permitiu chegar até aqui e vivenciar este momento. Sem a sua presença, nada faria sentido.

Aos meus pais, Anete e Edimilson, que sempre apoiaram minhas escolhas acadêmicas e profissionais e fizeram o melhor que poderiam em suas condições. Nada seria possível sem o apoio de vocês.

Agradeço especialmente a minha orientadora Ana Leda, que foi um pilar fundamental nessa caminhada; cada discussão, correção e momentos de conversas foram valiosos. Não acredito que conseguiria terminar essa pesquisa sem o seu apoio, empatia e compreensão diária. Me sinto imensamente feliz por nossos caminhos terem se cruzado na vida acadêmica, obrigado pela paciência e compreensão ao longo desse tempo.

Aos meus coorientadores Ana Catarina Miranda e Givago Souza por todas as contribuições na realização desta pesquisa, cada orientação, revisão nos textos foi de extrema importância para execução desta pesquisa. Agradeço principalmente pelo apoio e palavras gentis que sempre me direcionaram.

A minha amiga e irmã, Geovana Larissa. A tua compreensão, risos, palavras de apoio e conforto fizeram toda a diferença. Nos dias difíceis em que achei que não conseguiria, eu sabia que podia contar contigo, e isso me trouxe paz. Obrigado por estar lá, mesmo quando eu não pedi.

Aos meus colegas de sala, pelas conversas divertidas no grupo da turma, e incentivos diários. Apesar dos poucos momentos presencialmente, cada troca entre nós fez a caminhada mais fácil.

Aos professores do PPGNC que brilhantemente me proporcionaram conhecimentos e discussões de grande valia, e mesmo em meio a pandemia e entraves vivenciados me possibilitaram a realização desta formação.

Aos colaboradores da EEP que tão gentilmente me receberam nas dependências da escola, pela educação e paciência em me explicar o que eu não sabia, agradeço imensamente.

E por fim, agradeço a CAPES pelo apoio financeiro com a bolsa de mestrado que foi fundamental para que eu tivesse condições de realizar esta pesquisa.

A todos que direta e indiretamente me ajudaram na caminhada até aqui, obrigado!

RESUMO

Introdução: As expressões faciais estão entre os principais componentes responsáveis pela transmissão de informações no âmbito das relações sociais. As expressões faciais fornecem informações a quem interage com um determinado indivíduo, acerca do seu estado emocional, intenções comportamentais, tipo de relação com o/s alvo/s da expressão emitida e da relação com outros objetos ou acontecimentos presentes no cenário que aquele indivíduo está inserido. A pesquisa sobre expressões faciais encontra-se no escopo da abordagem evolutiva e nos estudos das emoções, tendo o naturalista Charles Darwin como pesquisador pioneiro. A visão universalista do naturalista relativa à continuidade das expressões das emoções no homem e nos animais não humanos deu subsídios às diversas abordagens teóricas da atualidade sobre a evolução e função das expressões faciais e emoções. Em primatas humanos e não humanos, os repertórios de expressões faciais incluem expressões faciais homólogas e estruturas anatômicas semelhantes. O objeto de pesquisa deste estudo foi o repertório de expressões faciais de macacos-prego, um grupo considerado monofilético composto pelos gêneros *Sapajus* e *Cebus*. **Objetivo:** Avaliar o repertório de expressões faciais de macacos-prego, verificando a existência de um padrão conservado de expressões faciais. **Método:** Utilizando a revisão da literatura do tipo integrativa compilamos o repertório de expressões faciais descritas na literatura para macacos-prego do gênero *Sapajus e Cebus*, a fim de identificar as expressões faciais com maior frequência nos estudos analisados e como se compreende esse repertório dentro do escopo da literatura científica. **Resultados:** Foram avaliadas 14 publicações, sendo 9 estudos do tipo descritivo e 5 estudos experimentais. As publicações distribuem-se principalmente nas áreas de 1) descrição comportamental, descrevendo a morfologia facial e comportamental das expressões faciais; 2) discriminação de faces e 3) autorreconhecimento facial frente a espelhos. Foram consideradas 7 expressões faciais que compõem o repertório de expressões faciais de macacos-prego, por serem presentes tanto em *Sapajus* quanto *Cebus*, diferenciando-se em contextos de ocorrência e intensidade da expressão. **Conclusão:** Sete expressões faciais aparecem nos dois gêneros de macacos-prego e são semelhantes em sua configuração facial e tem sobreposição em seus contextos de ocorrência nos dois gêneros, o que pode indicar um padrão conservado dentro do grupo. Macacos-prego apresentam grande variabilidade morfológica, genética, história de vida e comportamental e essa variabilidade é provavelmente refletida nas diferenças encontradas nas funções sociais das expressões faciais observadas nos dois gêneros. Se faz necessário mais estudos comportamentais interespecíficos sobre padrões de comportamentos sociais que contemplem todas as espécies dos dois gêneros para entender como cada expressão se difere entre as espécies de macacos-prego.

Palavras-chave: comunicação animal, expressões faciais, macacos-prego

ABSTRACT

Introduction: Facial expressions are among the main components responsible for transmitting information in the context of social relationships. Facial expressions provide information to those who interact with a given individual about their emotional state, behavioral intentions, type of relationship with the target/s of the emitted expression and the relationship with other objects or events present in the scenario that that individual is in. Research on facial expressions is within the scope of the evolutionary approach and in the study of emotions, with the naturalist Charles Darwin as a pioneering researcher. The naturalist's universalist view of the continuity of expressions of emotions in man and in non-human animals gave subsidies to the various theoretical approaches of today on the evolution and function of facial expressions and emotions. In human and non-human primates, facial expression repertoires include homologous facial expressions and similar anatomical structures. The research object of this study was the facial expressions repertoire of capuchin monkeys, a group considered monophyletic composed of the genera *Sapajus* and *Cebus*. **Objective:** To evaluate the facial expressions repertoire of capuchin monkeys, verifying the existence of a conserved pattern of facial expressions. **Method:** Using the literature review of the integrative type, we compiled the repertoire of facial expressions described in the literature for capuchin monkeys of the genus *Sapajus* and *Cebus*, in order to identify the most frequent facial expressions in the analyzed studies and how this repertoire is understood within the scope of scientific literature. **Results:** 14 publications were evaluated, 9 of which were descriptive studies and 5 were experimental studies. Publications are distributed mainly in the areas of 1) behavioral description, describing facial and behavioral morphology of facial expressions; 2) face discrimination and 3) facial self-recognition in front of mirrors. Seven facial expressions that make up the facial expressions repertoire of capuchin monkeys were considered, as they are present both in *Sapajus* and *Cebus*, differing in contexts of occurrence and intensity of the expression. **Conclusion:** Seven facial expressions appear in both genera of capuchin monkeys and are similar in their facial configuration and overlap in their contexts of occurrence in both genera, which may indicate a conserved pattern within the group. Capuchin monkeys show great morphological, genetic, life history and behavioral variability and this variability is probably reflected in the differences found in the social functions of facial expressions observed in both genders. More interspecific behavioral studies on patterns of social behavior are needed that include all species of both genera to understand how each expression differs between species of capuchin monkeys.

Keywords: animal communication, facial expressions, capuchin monkeys

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Sivuca e Raul performando a expressão facial Play-face ou Relaxed open-mouth	34
Figura 2	Benta e Pan performando a expressão facial Grin ou Silent bared-teeth	36
Figura 3	Rissa (mãe de Pan e Teca) com Pan abraçado ao corpo dela, e Teca (irmã de Pan) performando o Lipsmacking direcionado à Pan	37
Figura 4	Pan performando a expressão Open mouth silent bared-teeth	38
Figura 5	Pan performando a expressão Open mouth silent bared-teeth	39
Figura 6	Jujuba performando a expressão Open mouth bared-teeth	40

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Palavras-chaves selecionadas para busca de estudos nas bases de dados	20
Tabela 2	Caracterização dos estudos selecionados	26
Tabela 3	Expressões faciais citadas em cada trabalho	30
Tabela 4	Contexto de ocorrência de cada expressão facial	32

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	MÉTODO	19
3	RESULTADOS	23
4	DISCUSSÃO	41
5	CONCLUSÃO	44
	REFERÊNCIAS	45

1 INTRODUÇÃO

Neste trabalho, será investigado o repertório de expressões faciais descritas na literatura para macacos-prego. Antes de apresentar a metodologia da investigação serão apresentados a definição de expressões faciais e a sua importância, as abordagens explicativas de sua evolução e alguns estudos sobre expressões faciais em primatas não humanos e humanos, com ênfase naqueles desenvolvidos com macacos-prego dos gêneros *Sapajus* e *Cebus*.

A definição de expressões faciais e as abordagens explicativas de sua evolução

Segundo Freitas-Magalhães (2011), as expressões faciais são atividades neuromusculares que exprimem mensagens e sinais. No âmbito das relações sociais, Viana (2014) afirma que elas são um dos componentes fundamentais de transmissão de informações e de comunicação, sendo uma das formas de comunicação não-verbal mais importantes. Segundo Matsumoto (2008), as expressões faciais são uma importante ferramenta adaptativa para a resolução de problemas nas relações sociais e estão presentes em todas as culturas humanas. As expressões faciais fornecem informações a quem interage com um determinado indivíduo acerca do seu estado emocional, intenções comportamentais, tipo de relação com os alvos da expressão emitida e com outros objetos ou acontecimentos presentes no cenário em que aquele indivíduo está inserido (Rosa, 2011). Essas informações provenientes das expressões faciais evocam respostas específicas e apropriadas nos indivíduos que a recebem, funcionando como um estímulo que poderá controlar comportamentos sociais adequados ao grupo ou ao indivíduo (Matsumoto et al., 2008).

Em 1806, Sir Charles Bell lançou a primeira versão de seu ensaio intitulado *Anatomy and Philosophy of Expression* (Bell, 1806). Seu ensaio foi um marco para os estudos das expressões faciais como um ramo da ciência por apresentar uma descrição

ampla sobre movimentos faciais e respiratórios associados à expressão das emoções. O ensaio de Bell deu subsídio para estudos posteriores, principalmente por ser um dos primeiros a lançar luz sobre a função e origem das diferentes expressões faciais relacionadas a emoções (Darwin, 2000). Tomando como base o ensaio de Bell (1806), o naturalista Charles Darwin iniciou sua investigação sobre expressões emocionais em humanos e não humanos publicando seu livro *A Expressão das Emoções no Homem e nos Animais* em 1872. Baseado na teoria da evolução por meio da seleção natural, Darwin propôs avaliar as expressões das emoções a partir do princípio evolucionista de que os hábitos e estruturas dos animais evoluíram a partir de um ancestral comum e, portanto, a capacidade de realizar expressões faciais e expressões corporais correlacionadas às emoções seria uma característica contínua entre os mamíferos. Para fundamentar a sua ideia, Darwin propôs três princípios que seriam responsáveis pela maioria das expressões faciais, corporais e gestos involuntários usados pelos homens e diversos animais (Darwin, 2000).

O primeiro princípio, denominado de princípio dos hábitos associados úteis, prevê que certos movimentos corporais e/ou faciais teriam se associado a certas emoções pela força do hábito, e assim, toda vez que as mesmas emoções fossem evocadas no indivíduo, a tendência é que os mesmos movimentos se repetiriam, sendo estes fixados e herdados ao longo das gerações (Darwin, 2000). O segundo princípio, denominado de princípio da antítese, sugere que emoções de natureza contrária, como por exemplo a alegria e a tristeza, teriam uma forte tendência à execução de movimentos de natureza contrária, e seriam em sua maioria fortemente expressivos (Darwin, 2000). O terceiro princípio é o da ação direta do sistema nervoso, que quando estimulado, transmitiria força nervosa em diferentes direções do corpo independentes da vontade do indivíduo, porém seriam fortemente expressivos (Darwin, 2000).

Todos os movimentos expressivos descritos no livro de Darwin (2000) tinham como base explicativa esses três princípios. Ao observar que esses princípios se aplicavam a diversos exemplos de expressão emocional e que se aplicavam satisfatoriamente tanto em humanos como em não humanos, Darwin supôs que a sua explicação teórica para a origem das expressões emocionais era confiável.

A abordagem de Darwin diferenciava-se dos estudos anteriores porque os autores que escreveram sobre expressão emocional pareciam estar de acordo de que os animais não humanos em geral existiam exatamente da mesma forma desde sempre. E no que tange à expressão das emoções em humanos, estas seriam culturalmente aprendidas, sem nenhum aspecto evolutivo envolvido em seu processo de constituição, e o que padronizaria a expressão emocional seriam as configurações particulares de cada cultura, e que estas seriam totalmente ou pelo menos parcialmente específicas em cada sociedade (Darwin, 2000).

Os pressupostos de Darwin foram base para a teoria da Universalidade das expressões emocionais, descrita principalmente por Paul Ekman e Wallace Friesen, que realizaram diversos estudos buscando evidências do caráter herdado e determinação biológica das expressões emocionais. Os estudos realizados por Ekman e Friesen (1971; 1972) com culturas pré-letradas e isoladas e culturas orientais e ocidentais alfabetizadas trouxeram evidências de que existem diferentes expressões faciais universais, e que essas expressões sinalizam informações semelhantes, tendo reconhecimento comum nas diferentes culturas.

Diversos estudos vêm corroborando a universalidade das expressões faciais emocionais. Entretanto, dentro do escopo de discussão da abordagem evolucionista, um tópico em questão que gera controvérsias refere-se à coevolução das expressões faciais e

das emoções e qual a função das expressões faciais e sua relação com as emoções. A seguir, são apresentadas três das teorias existentes sobre o assunto.

a) Teoria das emoções básicas

Um dos pesquisadores que se destacou ao estudar expressões faciais foi o psicólogo americano Paul Ekman. Baseado em seus estudos com culturas pré-letradas e isoladas, ele descreveu a teoria das emoções básicas (Ekman, 1993), que entende que as emoções teriam evoluído por apresentar um valor adaptativo, tendo sido moldadas pela evolução para funcionar como solução em tarefas fundamentais. Ekman categoriza as emoções em famílias; para o autor, a alegria, a raiva, o medo, a tristeza, a surpresa e o nojo, descritos como as seis emoções básicas com expressões relacionadas são, na verdade, famílias de estados relacionados sendo que cada família compartilha características em sua configuração, entre elas a expressão facial, que as possibilitam ser diferenciadas uma das outras, por apresentar movimentos faciais específicos e padronizados (Ekman, 1993).

Ekman uniu as visões culturais e universalistas em uma nova teoria chamada de “neuro-cultural”, pois considerava que dentro da gama do repertório de expressões faciais humanas havia padrões universais e padrões que variavam culturalmente, quando eram sujeitos às regras de exibição de cada cultura. As regras de exibição são determinações específicas da cultura sobre quem pode mostrar quais emoções, para quem e quando de acordo com regras culturais daquela sociedade (Belham, 2013).

b) Modelo de dois estágios

O modelo de dois estágios da evolução das expressões das emoções (Shariff & Tracy, 2011) considera que a evolução das expressões e a evolução das emoções ocorreram em dois passos. Inicialmente, as expressões faciais teriam evoluído como função de regulação fisiológica interna, preparando o corpo para responder

adequadamente a estímulos que evocam emoções. As expressões das emoções, entre elas as expressões faciais, beneficiaram os indivíduos ao fornecer-lhes a aptidão de comunicar informações socialmente importantes e reconhecer estados internos a partir desses componentes comportamentais faciais e corporais. Dado o valor adaptativo das expressões das emoções para os grupos socialmente mais complexos, estas supostamente teriam mudado de função reguladora para função comunicativa, sendo este o segundo estágio da evolução das expressões das emoções (Shariff & Tracy, 2011).

c) Teoria da Ecologia Comportamental

Contrariamente à visão universalista, do ponto de vista da Ecologia Comportamental (Fridlund, 2017), as expressões faciais seriam componentes do comportamento animal e, para entendê-las, seria necessário primeiramente desvincular as expressões faciais das emoções (um vínculo comum para humanos). Segundo esta visão, expressões faciais não evoluíram para expressar emoções ou estados internos e sim como ferramentas sociais, que indicariam o comportamento provável dos emissores. De acordo com essa teoria, as expressões faciais evoluíram como sinais comunicativos que serviam aos interesses dos sinalizadores dentro das suas relações sociais.

d) Expressões faciais em humanos e não humanos

A teoria da universalidade das expressões faciais das emoções básicas nos humanos (Ekman & Friesen, 1971) trouxe à tona a necessidade de métodos científicos que medissem e avaliassem de forma criteriosa os movimentos faciais. Nessa linha, Ekman e Friesen (1978) desenvolveram o FACS (*Facial Action Coding System*), um sistema codificado de identificação da anatomia da face humana, que mede os movimentos faciais baseando-se na contração muscular da face humana. O FACS divide a face humana em face superior e inferior, e avalia onde ocorre cada movimento facial, pontuando a simetria, a frequência e a intensidade de cada movimento. Cada músculo ou

conjunto de músculos responsáveis por movimentos da face são atribuídos a um código numérico, denominado de unidade de ação. Por meio de análise de vídeos de expressões faciais é possível estudar cada unidade de ação, e os conjuntos de músculos e movimentos faciais envolvidos. A metodologia do FACS foi adaptada para outras espécies, como os felinos (Caeiro et al., 2017), equinos (Watham et al., 2015), canídeos (Waller et al., 2013) e alguns primatas não humanos (Caeiro et al., 2013; Parr et al., 2007; Parr et al., 2010; Waller et al., 2012).

Estudos realizados com primatas não humanos e humanos mostraram que estes compartilham estruturas anatômicas faciais semelhantes e apresentam expressões faciais homólogas (Van Hoof, 1972). Por exemplo, Waller e colaboradores (2006), utilizando estimulação elétrica intramuscular, concluíram que muitos dos movimentos musculares codificados na face humana e as estruturas da musculatura facial são semelhantes em humanos e chimpanzés. Dos 20 músculos faciais da face humana com função expressiva, 12 também estão presentes em chimpanzés.

Van Hoof (1972), em um estudo de abordagem comparativa entre primatas não humanos e humanos, afirma que algumas expressões faciais estão presentes nos dois grupos, e são semelhantes em forma e função. Por exemplo, a expressão *relaxed open-mouth*, presente em não humanos, é descrita como semelhante ao riso humano. Green (1992), ao estudar macaco-rhesus (*Macaca mulatta*) socialmente isolados desde o nascimento, descreve que estes animais desenvolvem algumas expressões faciais mesmo em condições de isolamento, um fenômeno semelhante às expressões universais e inatas em seres humanos.

Weigel (1979) fez uma descrição morfológica detalhada de oito expressões faciais apresentadas por sete macacos-prego (*Cebus apella*). Usando o método de observação focal e observando as interações dos espécimes, ele classificou-as de acordo com a sua

função nas interações sociais dos indivíduos observados. Visalbergh et al. (2006) observaram 20 espécimes de macacos-prego em cativeiro, detalhando as exhibições faciais dos indivíduos e analisando-as em seus contextos de ocorrência, descrevendo um repertório de sete expressões faciais. Das setes expressões faciais descritas por Visalbergh, seis são equivalentes às descrições realizadas por Weigel (1979), tendo uma nova expressão incluída no repertório de expressões faciais de macacos-prego.

Além dos estudos que envolveram macacos-prego, estudos demonstram que o sagui-comum (*Callithrix jacchus*) apresenta um repertório de expressões faciais muito variado, totalizando 32 expressões e seus contextos de exibição (Hook-Costigan & Rogers, 1998; Kemp & Kaplan, 2013; Stevenson & Poole, 1976; van Hooff, 1967). Expressões faciais foram documentadas também para siamangos (*Symphalangus syndactylus*), e diversas espécies de gibão (*Hylobates pileatus*, *Hylobates moloc*, *Nomascus siki*, *Nomascus gabriellae*, *Nomascus leucogenys*, *Hylobates muelleri*) (Liebal et al. 2004; Waller et al., 2012). Marriot e Salzen (1979) descreveram um repertório de expressões faciais de macacos-de-cheiro-comum (*Saimiri sciureus*) cativos. Descrições de comunicação por posturas e expressões faciais foram também feitas para espécies do gênero *Macaca* (Hinde & Rowell, 1962; van Hooff, 1967) e para os chimpanzés (*Pan troglodytes*) (Marler, 1976; Parr et al., 2005; van Lawick-Goodall, 1968).

A análise comparativa do repertório de expressões faciais entre as diferentes espécies de macacos do novo e do velho mundo e entre os primatas antropoides sustenta a hipótese de que expressões faciais podem ser um padrão comportamental conservado, dado a sua consistência entre as espécies (Andrew, 1963; Schmidt & Cohn, 2001; Visalbergh et al. 2006).

Para o presente estudo, estudamos o conhecimento do repertório das expressões faciais de macacos-prego. É um grupo considerado monofilético (Alfaro et al., 2012),

composto pelo gênero *Sapajus* com oito espécies e o gênero *Cebus* com quatro espécies reconhecidas. O gênero *Sapajus*, são os macacos-prego com tufos, mais robustos em suas estruturas corporais de mandíbula e crânio. O gênero contém atualmente as espécies, *Sapajus apella*, *S. macrocephalus*, *S. cay*, *S. nigritus*, *S. robustus*, *S. xanthosternos*, *S. flavius* e *S. libidinosus*.

O gênero *Cebus* é constituído pelos macacos-prego sem tufos, mais delgados e com membros mais finos e longos. Este gênero conta atualmente com as espécies reconhecidas *Cebus albifrons*, *C. capucinus*, *C. kaapari*, *C. olivaceus*.

Durante muito tempo os taxonomistas agrupavam todos os macacos-prego no gênero *Cebus*, pertencentes a espécie *Cebus apella*. Porém, diversos trabalhos evidenciaram diferenças morfológicas (Rylands et al. 2005; Groves, 2001), cranianas (Silva, 2001), genéticas (Lima et al. 2017) e filogenéticas (Alfaro et al. 2012) que suportam a atual taxonomia que divide macacos-prego nestes dois gêneros, que possuem morfologia, história biogeográfica e aspectos comportamentais distintos (Alfaro et al. 2012). Enquanto que o gênero *Cebus* se distribui geograficamente na América do Sul e na América Central, o gênero *Sapajus* ocorre na maior parte da América do Sul e parte da Argentina. Porém os dois gêneros ocorrem em simpatria em maior parte da bacia amazônica (Alfaro et al. 2012).

Segundo Visalbergh et al. (2006), os macacos-prego apresentam expressões faciais correlacionadas a diferentes situações ambientais, apresentando um amplo repertório de comportamentos para a comunicação social, um fenômeno em comum com humanos. Na presente pesquisa, buscamos verificar como, na literatura, é descrito e interpretado o repertório de expressões faciais de macacos-prego, e se os relatos são consistentes com um padrão conservado de expressões faciais, como o observado em humanos. Visto que a descrição do repertório de expressões faciais em primatas não

humanos é realizada com diferentes métodos e em diferentes contextos investigativos, fez-se necessário traçar uma análise sobre o conhecimento já construído sobre o repertório de expressões faciais em macacos-prego. Para tal, selecionamos a revisão da literatura do tipo integrativa como método, por se apresentar como um método de pesquisa que possibilita a revisão da literatura disponível sobre um determinado conhecimento, permitindo a inclusão de estudos que adotam diversas metodologias de pesquisa (Wittemore & Knaff, 2005).

O objetivo geral desse trabalho foi realizar uma revisão integrativa da literatura, para compilar os dados sobre expressões faciais em macacos-prego dos gêneros *Sapajus* e *Cebus* descritos na literatura científica em estudos de observação e em estudos experimentais.

Especificamente, revisamos de forma sistemática, reunindo e sintetizando os resultados das pesquisas de campo e estudos experimentais que descreveram e analisaram expressões faciais de macacos-prego.

2 MÉTODO

Delineamento da pesquisa

Com base nos estudos de Souza et al. (2010), Botelho et al. (2011) e Donato e Donato (2019), a presente revisão integrativa seguiu as seguintes etapas:

- a) Definição da estratégia de busca dos estudos;
- b) Estabelecimento dos critérios de inclusão e exclusão dos estudos;
- c) Triagem dos estudos selecionados;
- d) Extração dos dados e caracterização dos estudos;
- e) Análise e interpretação dos resultados.

Procedimento

Definição da estratégia de busca

Escolha das palavras-chave. Na plataforma bibliográfica de bases de dados *ERIC* foi realizada uma busca pelas palavras-chave relacionadas ao conceito de expressão facial. O mecanismo de busca indicou cinco palavras-chaves que foram selecionadas para esta revisão, e suas traduções para o inglês e espanhol foram incluídas para ampliar a busca de estudos, adicionamos macacos-prego, *Cebus* e *Sapajus* como palavras-chaves por serem o grupo de interesse da pesquisa. (Tabela 1).

Tabela 1

Palavras-chave selecionadas para busca de estudos nas bases de dados

Português	Inglês	Espanhol
Expressão facial	Facial expression	Expresión facial
Emoção	Emotion	Emoción
Comunicação não verbal	Non verbal communication	Comunicacion no verbal
Sinalização emocional	Emotional signaling	Señalización emocional
Exibição facial	Facial display	Exhibición facial
Macacos-prego	Capuchin monkey	Mono capuchino
Cebus		
Sapajus		

Bases de dados. A coleta de dados foi realizada inicialmente no portal de periódicos da CAPES, na rede SciELO e na base de dados da *American Psychological Association* (APA).

Técnica de busca. A pesquisa online nas bases de dados foi realizada usando blocos de combinações das palavras-chave com o operador booleano AND, que é usado para combinações restritivas de pesquisa, e o operador booleano OR. Foi usado também a truncatura com o símbolo * no final das palavras para recuperar possíveis variações do

termo no singular e plural. A pesquisa foi realizada nos três idiomas (português, inglês e espanhol) seguindo as seguintes combinações:

1. Express* facia* AND (Macaco*-prego OR Cebus OR Sapajus)
2. Emoç* AND (Macaco*-prego OR Cebus OR Sapajus)
3. Comunicacã* não verbal AND (Macaco*-prego OR Cebus OR Sapajus)
4. Sinalizaç* emocion* AND (Macaco*-prego OR Cebus OR Sapajus)
5. Exibiç* faci* AND (Macaco*-prego OR Cebus OR Sapajus)

Verificação da lista de referências das publicações encontradas.

Foi realizada uma análise das listas de referências das publicações encontrados pela pesquisa nas bases de dados supracitadas, visando identificar trabalhos relevantes adicionais que não foram encontrados pela pesquisa online.

Estabelecimento dos critérios de inclusão e exclusão

Após a aplicação dos mecanismos de busca, foi incluída no levantamento literatura científica publicada até 2022, em periódicos revisados por pares. Foram selecionados os textos escritos em português, inglês ou espanhol que apresentavam no título, resumo ou palavras-chaves os termos de busca correspondentes. Foram excluídas da análise publicações que não comportavam no objetivo de pesquisa o estudo das expressões faciais de macacos-prego de forma direta ou indireta (onde os termos de busca não apareciam como componentes dos objetivos, resultados ou discussão do trabalho a partir da leitura do resumo), assim como publicações editoriais, revisões de livros, apresentações em conferências, saudações, entrevistas ou homenagens.

3. Triagem dos estudos selecionados

Os estudos encontrados pela estratégia de busca foram avaliados conforme os critérios de inclusão, sendo removidos os duplicados e avaliados os títulos, resumos e palavras-chave de todas as publicações localizadas, verificando sua adequação e sendo

retirados da análise aqueles que se enquadravam nos critérios de exclusão. Em casos em que o título, o resumo e as palavras-chave não eram suficientes para definir a seleção, foi realizada a leitura na íntegra da publicação para análise.

4. Extração dos dados e avaliação descritiva dos estudos

Nesta etapa, foi realizada a leitura completa de todos os estudos selecionados. A extração dos dados foi realizada a partir de uma avaliação descritiva de cada estudo, resultando na caracterização de cada publicação selecionada, visando extrair as informações sobre a metodologia de pesquisa, caracterização dos participantes da pesquisa e resultados encontrados em cada publicação. Para tal, as publicações selecionadas foram avaliadas considerando-se as seguintes perguntas:

- 1) É um trabalho de pesquisa experimental e/ou observacional?
- 2) É um trabalho que lida com expressão facial como uma variável dependente ou variável independente?
- 3) Quantas e quais expressões faciais são citadas/descritas no estudo?
- 4) A publicação apresenta descrição em texto, imagem, foto e/ou vídeo das expressões faciais citadas/descritas?
- 5) Para cada expressão facial citada/descrita, há descrição do seu contexto de ocorrência?
- 6) Os sujeitos participantes da pesquisa estão sob condições naturais sem intervenção do experimentador, sob condições de cativeiro sem intervenção do experimentador, sob condições naturais com intervenção do experimentador, ou sob condições de cativeiro com intervenção do experimentador?
- 7) Há nas descrições das expressões faciais ou em outros tópicos do trabalho alguma indicação de relação entre expressão facial e emoção?

5. Análise e interpretação dos resultados

Todos os dados extraídos a partir da caracterização dos estudos foram agrupados em categorias para uma interpretação de abordagem narrativa e discussão das informações encontradas conforme objetivo geral.

3 RESULTADOS

Trinta e quatro (34) estudos foram selecionados a partir da busca nas bases de dados que se adequaram aos critérios de inclusão. Cinco estudos foram selecionados a partir da lista de referências das publicações, totalizando 39 publicações selecionadas. Vinte e três estudos foram removidos a partir da aplicação dos critérios de exclusão e dois estudos foram removidos por serem repetidos, totalizando 14 estudos selecionados para esta análise (Tabela 2).

As publicações distribuem-se de 1963 a 2017, sendo nove estudos observacionais e descritivos que tinham por objetivo a descrição do repertório comportamental e/ou repertório de expressões faciais de macacos-prego (Andrew, 1963; Byrne & Suomi, 2009; Carosi & Visalbergh, 2002; de Marco & Visalbergh, 2007; de Marco et al., 2008; Leca et al., 2002; Mathews, 2012; Visalbergh et al., 2006; Weigel, 1979), e cinco são estudos experimentais com macacos-prego, dois testaram hipóteses sobre autorreconhecimento de macacos-prego diante de espelhos (Collinge, 1989; Paukner et al., 2004) e três sobre discriminação de faces (Morimoto & Fugita, 2011; Morimoto & Fugita, 2012; Calcutt *et al.*, 2017).

Dos nove estudos descritivos/observacionais, cinco (Andrew, 1963; De Marco et al., 2008; De Marco & Visalbergh, 2006; Visalbergh et al., 2006; Weigel, 1979) tratam as expressões faciais como objeto de pesquisa direto, visando a descrição do repertório de expressão facial de macacos-prego. Os outros quatro estudos (Byrne & Suomi, 2009; Carosi & Visalbergh, 2022; Leca et al., 2022; Mathews, 2011) tem foco em análise do

repertório comportamental dos indivíduos, onde as expressões faciais aparecem como um componente do comportamento estudado.

Dos cinco estudos experimentais, três avaliavam expressões faciais como variável dependente visando a compreensão do papel das expressões faciais no reconhecimento de faces e que tipo de informações as mesmas transmitem (Calcutt et al., 2017; Marimoto & Fujita, 2011, 2012), e dois testaram as reações de macacos-prego diante de espelhos (Collinge, 1989; Paukner et al., 2004), e nestes as expressões faciais aparecem como algumas das reações vistas pelos pesquisadores em seus resultados.

Dos nove estudos observacionais/descritivos, sete apresentam como método de amostragem a amostragem focal (Tabela 2), os outros dois não explicitam no texto esse método de amostragem, porém descrevem que a amostragem foi realizada de forma observacional e registro dos comportamentos observados.

Os estudos observacionais abrangem um maior número de expressões faciais descritas (Tabela 2), sendo o trabalho de Weigel (1979) o mais amplo, em termos de números de expressões, com um total de oito expressões faciais e duas exibições visuais descritas. Os trabalhos subsequentes citam as mesmas expressões descritas por Weigel (1979) com alguma variação na nomenclatura (Tabela 3), ou informações a mais acerca do contexto de ocorrência dessas expressões. A Tabela 3 apresenta as expressões tratadas em cada estudo avaliado nesta revisão, mantendo-se as nomenclaturas usadas pelo(s) autor(es). Vale ressaltar que os trabalhos de Visalbergh et al. (2006) e De Marco et al. (2008) apresentam um repertório de sete e seis expressões faciais descritas, com uma expressão que não foi anteriormente descrita em nenhum trabalho.

Dos nove estudos observacionais analisados, apenas quatro apresentavam ilustrações das expressões faciais citadas como referência. Os cinco estudos restantes apenas descreviam de forma textual a configuração facial da expressão. Os quatro estudos

experimentais analisados não descreviam a configuração facial da expressão citada, apenas utilizavam a sua nomenclatura e contexto de ocorrência.

A descrição do contexto de ocorrência da expressão facial aparece em todos os trabalhos, sendo detalhado de forma mais minuciosa nos trabalhos observacionais/descritivos. Vale ressaltar que as diversas expressões aparecem nos mais variados contextos de ocorrências (Tabela 4), o que permite uma melhor compreensão do repertório comportamental de macacos-prego bem como da função social que cada expressão facial exerce dentro deste contexto.

Em todos os trabalhos, os indivíduos estão sob condição de cativo ou semi-cativo; nos trabalhos observacionais/descritivos não houve intervenção do experimentador e nos trabalhos experimentais houve intervenção do experimentador para a realização dos experimentos para testar as hipóteses de pesquisa.

Onze trabalhos compreendem as expressões faciais como componentes do comportamento do indivíduo, tendo função social e sem nenhum tipo de correlato emocional envolvido. Os trabalhos de Morimoto e Fujita (2011, 2012) e de Calcutt et al. (2017) descrevem uma relação entre expressões faciais e emoção, descrevendo que as expressões faciais apresentam algum tipo de valência emocional, classificando as expressões com valência positiva ou negativa dependendo da reação do remetente da expressão diante do indivíduo que performa a expressão.

As 14 publicações abrangeram duas espécies (*Cebus albifrons*; *Cebus capucinus*) de quatro espécies reconhecidas do gênero *Cebus* e uma espécie (*Sapajus apella*) de oito espécies reconhecidas do gênero *Sapajus* (Tabela 2).

Tabela 2

Caracterização dos estudos selecionados

AUTOR, ANO DA PUBLICAÇÃO	TIPO DE ESTUDO	METÓDO DE COLETA	NÚMERO DE PARTICIPANTES	CARACTERIZAÇÃO DOS PARTICIPANTES	IDADE DOS PARTICIPANTES	ESPÉCIES ESTUDADAS	EXPRESSÕES FACIAIS CITADAS / EXIBIÇÕES VISUAIS
Andrew, 1963	Revisão da literatura, observacional e descritivo	Observação e registro das vocalizações de primatas em um gravador portátil e estudadas como espectrogramas de som	Não especificado	Não especificado	Não especificada	<i>Cebus apella</i> <i>Cebus albifrons</i>	Threat Grin
Weigel, 1979	Observacional e descritivo	Amostragem focal e amostragem <i>Ad libitum</i>	7	1 macho adulto 2 fêmeas adultas 2 machos juvenis 2 machos infantes	1 - 5 anos	<i>Cebus apella</i>	Open mouth bared teeth Open mouth staccato beep Bared teeth scream Grin Lip-smacking Forehead raise Relaxed open mouth Protruded lips-face / Exibições visuais: Oblique head tilt e Penile display.
Collinge, 1989	Experimental, para testar a reação de macacos-prego frente ao espelho	Amostragem de todas as ocorrências	6	1 macho adulto 1 fêmea adulta 1 macho subadulto 2 fêmeas subadultas 1 macho juvenil	1 - 12 anos	<i>Cebus</i> sp.	Play face Threat
Carosi & Visalbergh, 2002	Observacional e descritivo	Amostragem focal e amostragem <i>Ad libitum</i>	13 indivíduos	5 machos adultos 6 fêmeas adultas 1 macho infante	Não especificada	<i>Cebus apella</i>	Eyebrow raising Mutual gaze Head cocking

				1 fêmea juvenil			Grin
Leca et al., 2002	Observacional e descritivo	Amostragem focal e observações de controle pareado	12 indivíduos	4 machos adultos 3 fêmeas adultas 2 machos subadultos 2 fêmeas subadultas 1 macho juvenil	1 - 5 anos	<i>Cebus capucinus</i>	Facial threat Duck-face
Paukner et al., 2004	Experimental, para testar o autorreconhecimento de macacos-prego frente a exposição simultânea a dois espelhos	Gravação do comportamento dos indivíduos, cada indivíduo foi testado de forma individual em uma câmara de teste com os espelhos posicionados e os comportamentos observados foram pontuados.	4 indivíduos	2 machos adultos 2 fêmeas adultas	5 - 9 anos	<i>Cebus apella</i>	Forehead raise Grin
De Marco & Visalbergh, 2006	Observacional e descritivo	Amostragem focal com gravação do comportamento dos indivíduos em gravador de áudios e depois transcritos e codificados	22 indivíduos	5 machos adultos 4 fêmeas adultas 2 machos subadultos 4 fêmeas subadultas 2 machos juvenis 2 fêmeas juvenis 2 machos infantes 1 fêmea infante	Não especificada	<i>Cebus apella</i>	Lip-smacking Scalp-lifting Relaxed open-mouth Silent bared-teeth Open-mouth silent bared-teeth Open-mouth threat face
Visalbergh et al, 2006	Observacional e descritivo	Amostragem individual focal com gravação do comportamento dos indivíduos com câmera digital e descrição do comportamento em gravador de áudio	20 indivíduos	6 machos adultos 4 fêmeas adultas 2 machos subadultos 1 fêmea subadulta 5 fêmeas juvenis 2 machos juvenis	6 meses - 20 anos	<i>Cebus apella</i>	Scalp Lifting Silent Bared-Teeth Relaxed Open-Mouth Lip-Smacking Open-Mouth Threat-Face Protruded lip Open Mouth silent bared teeth
De Marco et al, 2008	Observacional e descritivo	Amostragem individual focal com gravação do comportamento dos	15 indivíduos	2 machos adultos 6 fêmeas adultas	1 mês - 5 anos	<i>Cebus capucinus</i>	Relaxed open-mouth Lip-smacking Open mouth threat-

		indivíduos em gravador de áudios e depois transcritos e codificados		1 macho juvenil 1 fêmea juvenil 2 machos infante 3 fêmeas infante			face Silent bared-teeth; Open-mouth silent bared-teeth Protruded lip-face Tongue-out
Byrne & Suomi, 2009	Observacional e descritivo	Observação e gravação do comportamento dos indivíduos com câmera digital	43 indivíduos	28 machos infantes 15 fêmeas infantes	Até 2 anos	<i>Cebus apella</i>	Lipsmacking
Matthews, 2011	Observacional + construção de modelo filogenético	Amostragem focal com gravação do comportamento dos indivíduos com câmera digital	8 indivíduos	1 macho adulto 2 fêmeas adultas 1 fêmea subadulta 2 juvenis 2 infantes	Não especificada	<i>Cebus albifrons</i>	Forehead raise Grin Duck-Face Lip-smacking Head tilting
Morimoto & Fujita, 2011	Experimental, para testar se macacos-prego modificam seu próprio comportamento em respostas a expressões emocionais de um co-específico	Observação e gravação do comportamento dos indivíduos com câmera digital	7 indivíduos	2 machos adultos 1 macho subadulto 3 fêmeas adultas 1 fêmea subadulta	Entre 3 - 12 anos	<i>Cebus apella</i>	Forehead raise Open-mouth bared-teeth
Morimoto & Fujita, 2012	Experimental, para testar se macacos-prego reconhecem objetos como eliciadores de expressões faciais de outro indivíduo e extraem significado emocional desta expressão.	Observação e gravação do comportamento dos indivíduos com câmera digital	7 indivíduos	3 machos adultos 3 fêmeas adultas 1 fêmea subadultas	Entre 6 - 16 anos	<i>Cebus apella</i>	Forehead raise Grin
Calcutt et al, 2017	Experimental, foram realizados 3 experimentos para testar como <i>Sapajus apella</i> processam o reconhecimento de expressões faciais.	Paradigma de estranheza (oddy paradigm) com tela sensível ao toque. Foram usadas fotografias de faces de macacos-prego digitalizadas, convertidas em escalas de	9 indivíduos	1 macho adulto 6 fêmeas adultas 1 macho subadulto 1 fêmea subadulta	Entre 4 - 36 anos	<i>Sapajus apella</i>	Open-mouth threat Scalp lift

		cinza e apresentadas em fundo preto solido.					
--	--	---	--	--	--	--	--

Nota. As publicações realizadas até 2012 utilizam-se da taxonomia anterior que agrupa macacos-prego na espécie *Cebus apella*. Posteriormente essa espécie foi renomeada para *Sapajus apella* (Alfaro et al., 2012).

						Open silent teeth	Mouth bared	Open Mouth silent bared teeth	Open Mouth silent bared teeth					
--	--	--	--	--	--	-------------------------	----------------	-------------------------------------	---	--	--	--	--	--

Tabela 4

Contexto de ocorrência de cada expressão facial

EXPRESSÃO FACIAL	CONTEXTO DE OCORRÊNCIA
Threat: Open Mouth bared teeth ou Open mouth threat face)	Ameaça, ameaça agressiva, ameaça defensiva
Mutual gaze	Afiliação, interações sexuais, brincadeiras
Threat: Open mouth staccato beep	Ameaça defensiva
Bared teeth scream	Apaziguamento
Grin; Silent Bared teeth	Saudação amigável; apaziguamento; resseguro; submissão ao líder do grupo e corte e acasalamento.
Lipsmacking	Resseguro; Interações positivas com os infantis do grupo; afiliação e interações sexuais.
Forehead raise; Eyebrow raising; Scalp Lifting	Aparece em conjunto com outras expressões; Interações afiliativas; Brincadeiras e Submissão.
Relaxed open mouth; Play face	Brincadeira
Protruded lips-face; Duck-face	Solicitação maternal; afiliação; interações sexuais
Open mouth silent bared teeth	Contextos afiliativos e lúdicos;

Nota. Apresentamos na tabela todos os termos usados ao se tratar de contextos de ocorrência, sem especificar o trabalho em que os termos foram utilizados.

Dez expressões foram descritas nos 14 trabalhos analisados no presente estudo (ver Tabela 4). Das dez, sete expressões faciais foram selecionadas neste trabalho para avaliação por aparecerem nos dois gêneros, *Cebus e Sapajus*. Cada expressão facial selecionada para avaliação foi descrita a partir da junção das informações morfológicas do comportamento em si envolvido e do contexto de ocorrência de cada expressão; as informações foram coletadas nos diferentes estudos que descrevem as expressões faciais de macacos-prego. Além da descrição de cada expressão, fotografias das expressões são apresentadas a seguir, em função da raridade de ilustrações de cada expressão que observamos ao analisar os estudos. Essas fotografias foram feitas pela autora da dissertação com os espécimes da Escola Experimental de Primatas, laboratório de pesquisa comportamental do PPGNC/NTPC/ UFPA. A Escola Experimental de Primatas (EEP) é um biotério da Universidade Federal do Pará que possui Licença Operacional (LO No.: 12493/2021) emitida pela Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Sustentabilidade (SEMAS), tipologia licenciada como 2106-1, criadouro científico de fauna silvestre para fins de pesquisa. A EEP conta atualmente com 21 espécimes de macacos-prego, sendo 13 machos adultos, 4 fêmeas adultas, 2 fêmeas infantis e 2 machos infantis.

As expressões escolhidas são: A) Play-face ou Relaxed open-mouth (Face de brincar ou boca aberta relaxada); B) Protruded Lips face (Face de lábios salientes); C) Grin ou Silent bared-teeth (Face silenciosa com os dentes a mostra); D) Lipsmacking (Estalar os lábios); E) Forehead raise ou Scalp lifting (Elevação do couro cabeludo); F) Open mouth silent bared-teeth (boca aberta silenciosa, dentes a mostra) e G) Threat face (Face de ameaça); esta última expressão envolve três subcategorias de expressões de ameaça.

A) *Relaxed open-mouth (Face de brincar ou boca aberta relaxada)*

As orelhas e a testa estão em posição geralmente normais, a boca é bem aberta em formato oval e na maioria dos casos com os dentes cobertos. A postura e os movimentos corporais são relaxados (Weigel, 1979). É uma expressão bidirecional, um receptor responde a

uma expressão de boca aberta relaxada com a mesma expressão (Visalbergh et al., 2006). É uma expressão associada a comportamentos lúdicos, em momentos de brincadeiras entre os indivíduos do mesmo grupo, e até mesmo em uma espécie de brincadeira de luta, uma espécie de jogo social. Tem função metacomunicativa, de indicar que o performer não tem a intenção de agredir (Visalbergh et al., 2006).

Figura 1

Sivuca (à esquerda) e Raul (à direita) performando a expressão Play-face ou Relaxed open-mouth



B) Protruded lips face (Face de lábios salientes)

Também denominada como duck-face (cara de pato), é uma expressão realizada geralmente pelas fêmeas em direção ao bebê do grupo. A fêmea tem a testa e as sobrancelhas levantadas, e a cabeça levemente inclinada para trás. Os lábios ficam tensos, e são projetados para a frente. O olhar é direcionado para o bebê, que responde subindo nas costas da mãe. Ocorre, portanto, em contexto de solicitação materna, e afiliação (Visalbergh et al. 2006;

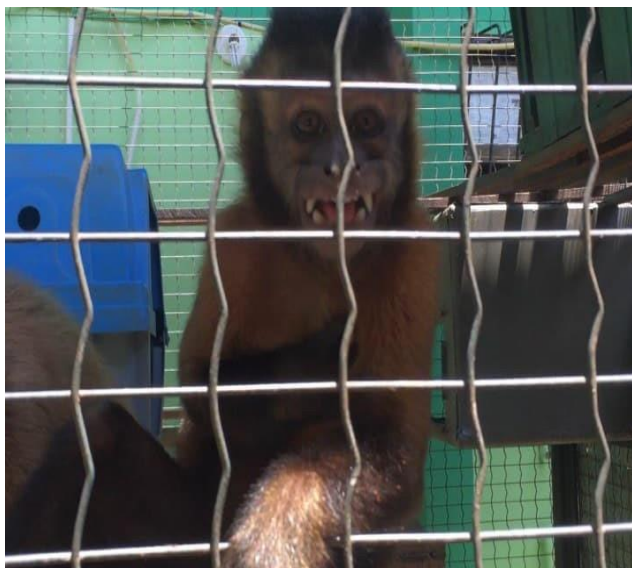
Weigel, 1979). Fora do contexto de interações com o bebê, essa expressão acontece em contexto de afiliação e interações sexuais (Carosi e Visalbergh, 2002). Porque essa expressão ocorre muito rapidamente e usualmente em um contexto de interação de mãe e bebê, infelizmente não temos uma fotografia para representá-la.

C) Grin ou Silent bared-teeth (Face silenciosa com os dentes a mostra)

As orelhas são retraídas, testa e sobrancelhas levantadas. O olhar pode ser direcionado ao destinatário. Os cantos da boca são retraídos, a boca ligeiramente aberta expondo os caninos e incisivos. Geralmente essa expressão é silenciosa, e diversas posturais corporais podem a acompanhar. O performer pode se inclinar em direção ao destinatário ou sentar-se em uma postura curvada e em alguns casos essa expressão pode ser acompanhada pela inclinação oblíqua da cabeça (Weigel, 1979). É uma expressão bidirecional e não recíproca, está associada a comportamentos afiliativos e submissos, sendo exibidas na maioria das vezes em aproximação do macho-alfa ou fêmea-alfa. Essa expressão não é resposta à agressão física (De Marco et al. 2008; Visalbergh et al. 2006). Pode apresentar uma função social de saudação amigável, apaziguamento e resseguro e também pode ser vista em situações de corte e acasalamento (Carosi e Visalbergh, 2002).

Figura 2

Benta performando a expressão Grin ou Silent bared-teeth

***D) Lipsmacking (Estalar os lábios)***

As orelhas, testas e sobrancelhas permanecem em posição normal, podendo as sobrancelhas e testas ser levantadas após o movimento da boca. O olhar é direcionado ao destinatário e o performer se inclina em direção ao destinatário (Weigel, 1979). As mandíbulas levantam e abaixam de forma repetida, e a boca se abre e fecha repetidamente. Um som, semelhante a um “estalo”, é produzido e em alguns casos ocorre a protrusão da língua para fora da boca. É associada a comportamentos afiliativos quando realizada e quando recebida, é bidirecional, porém não é recíproca (Visalbergh et al. 2006). É frequentemente direcionada aos jovens, e na maioria das vezes de um juvenil para o bebê mais novo do grupo, sendo considerada uma expressão de interação passiva com os infantis do grupo (Byrne e Suomi, 2009), mas também é observada em situações de interação sexual (Matthews, 2011).

Figura 3

Rissa (mãe de Pan e Teca) com Pan abraçado ao corpo dela, e Teca (irmã de Pan) performando o Lipsmacking direcionado à Pan



E) Forehead raise ou Scalp lifiting (Elevação da testa)

As orelhas ficam retraídas, olhar relaxado e direcionado para o receptor, pode ser acompanhada da inclinação da cabeça e na maioria dos casos é uma expressão que acompanha a grande maioria das outras expressões, tornando-as mais salientes (Weigel, 1979). A testa é levantada e mantida na posição elevada por cerca de um segundo (Visalbergh et al. 2006). É uma expressão ritualizada frequentemente vista em situações de submissão, interações afiliativas e brincadeiras. Embora De Marco (2008) indique essa expressão como característica dos dois gêneros aqui estudados, essa expressão não pode ser mensurada na espécie *Cebus albifrons* em função de que essa espécie, por ter a face branca, não apresenta sobrancelhas salientes que permita distinguir a sua elevação.

Figura 4

Michael performing o Forehead raise ou Scalp lifiting

***F) Open mouth silent bared-teeth (Boca aberta silenciosa, dentes à mostra)***

As orelhas e sobrancelhas permanecem normais, a boca é aberta devido a retração dos cantos da boca e os dentes a mostra. O olhar fica direcionado ao receptor da expressão, é uma expressão bidirecional, porém não é recíproca (De Marco, 2008).

Está associada a contextos afiliativos tanto quando realizada quando recebida, e também há contextos de brincadeira para os receptores da expressão. No trabalho de Visalberg et al. (2006) está presente no repertório de expressões faciais, porém sem descrição da mesma pois para a autora não é possível diferenciá-la da expressão *relaxed open-mouth (boca aberta relaxada)* e porque sua ocorrência aparece em interações muito rápidas o que dificultou os estudos.

Figura 5

Pan performando a expressão *Open mouth silent bared-teeth*

**G) Threat face (Face de ameaça)**

As faces de ameaças de macacos-prego aparecem com descrições e nomenclaturas variadas entre os estudos. Weigel (1979) descreve duas expressões de ameaça, sendo uma a expressão de ameaça silenciosa (*Open mouth bared-teeth*) e outra com vocalização (*Open mouth staccato beep*).

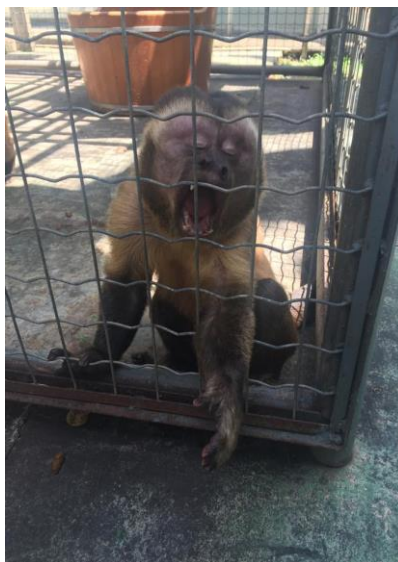
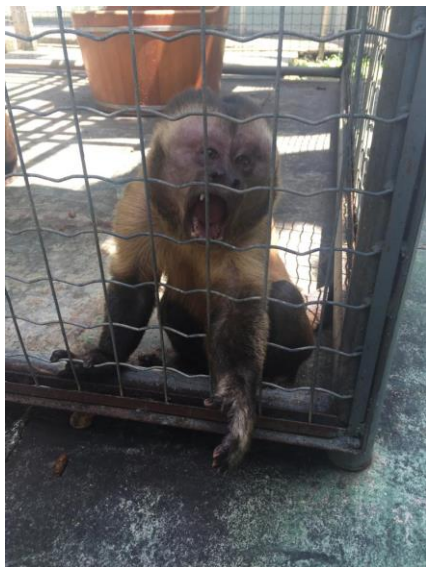
A face de ameaça com a boca aberta e dentes a mostra (Threat face; open mouth bared-teeth; open mouth threat-face) é uma expressão performada como uma face de ameaça para um destinatário específico. As orelhas ficam retraídas, a testa e as sobrancelhas levantadas, a boca bem aberta com os dentes incisivos a mostra. O performer projeta a cabeça, e em alguns casos até o corpo, para frente na direção do destinatário da expressão. Se o performer estiver de pé, pode flexionar as patas dianteiras, abaixar a cabeça e em seguida estender as patas dianteiras, projetando todo o seu corpo em direção ao destinatário; essa postura corporal dura algum tempo (Weigel, 1979). Quando em cativeiro, os machos adultos geralmente realizam essa expressão em conjunto quando objetos ou outros animais passam por suas gaiolas. É classificada como

uma expressão de ameaça, por ocorrer durante interações agressivas, levando o destinatário a se afastar. Os movimentos de intenção para a frente observados junto com esta expressão estão correlacionados à intenção de ataque do performer.

A expressão de ameaça vocalizada (*Open mouth staccato beep*), descrita exclusivamente por Weigel (1978), tem a mesma configuração facial da expressão anterior. A diferença está em que uma série de 4-6 sons curtos agudos são emitidos. O grau da abertura da boca é proporcional à amplitude do som vocalizado. No entanto, a maior extensão da abertura da boca é apenas cerca de metade da alcançada durante a face de ameaça de boca aberta e dentes a mostra. Apesar de ser uma expressão correlacionada à ameaça, é performada em contextos de agressão nos quais o indivíduo apresenta uma grande tendência a fugir, sendo assim configurada como uma expressão de ameaça defensiva.

Figura 6

Jujuba performando a expressão Open mouth bared-teeth



4 DISCUSSÃO

O repertório de expressões faciais de macacos-prego é amplo, e relativamente bem descrito. Entretanto, considerando as várias espécies dos dois gêneros, *Sapajus* e *Cebus*, percebe-se que a grande maioria dos estudos foram realizados com apenas uma delas, a espécie *Sapajus apella*. Dos 14 trabalhos analisados no presente estudo, dez utilizaram a espécie *Sapajus apella* (denominada *Cebus apella* nos trabalhos publicados até 2012). A tradição da pesquisa com macacos-prego sempre tratou o *Sapajus apella* como sendo o principal representante deste grupo. A taxonomia anterior considerava macacos-prego todos pertencentes à espécie *Cebus apella*, o que pode indicar a tradição em realizar pesquisas com macacos-prego especificamente com esta espécie.

Assim, para que o padrão conservado de expressões faciais de macacos-prego possa ser verificado de forma mais ampla e completa, com maior generalidade, far-se-ia necessário a realização, para posterior revisão sistemática, de trabalhos de campo e de experimentação que envolvessem a descrição de expressões de outras espécies do gênero *Sapajus* e do gênero *Cebus*. Desta forma, apesar do objetivo deste trabalho ter envolvido estudos tratando dos dois gêneros de macacos-prego, a limitação da maior parte dos estudos de observação em campo e de experimentação a *Sapajus apella* limita também nossa análise e conclusão.

Os estudos distribuem-se principalmente em três áreas de conhecimento. Uma delas relativa à descrição do comportamento, visando a descrição do repertório das expressões faciais e comportamento dos indivíduos. Nesses estudos o principal método de amostragem era a amostragem focal que consiste na observação de um grupo ou indivíduo específico em um determinado período. A segunda área de conhecimento é a de discriminação de faces, testando hipóteses de como macacos-prego processam o reconhecimento facial, quais componentes da face são importantes no reconhecimento facial e se estes são capazes de diferenciar entre faces de coespecíficos. Por último, a área de autorreconhecimento, testando hipóteses e realizando experimentos voltados para analisar a reação de macacos-prego diante de espelhos e múltiplos

espelhos, e se estes conseguem reconhecer sua própria imagem no espelho, o que lançaria luz sobre os processos de cognição de macacos-prego, e evolução desta capacidade específica.

O repertório de expressões faciais de macacos-prego é amplamente difundido no que concerne aos seus contextos de ocorrência. Os estudos demonstram que uma mesma expressão facial pode ser vista em diferentes contextos de ocorrência, apresentando, portanto, diferentes funções sociais. Para De Marco (2008), a função social das expressões faciais provavelmente está relacionada ao estilo das relações sociais de determinado grupo.

Exemplificando, no trabalho realizado por Visalbergh et al. (2006), com *Cebus apella* [a partir de 2012, denominado *Sapajus apella* (Alfaro et al., 2012)], foram avaliados dois grupos com relações sociais diferentes, e observou-se que a expressão *silent bared-teeth* (face silenciosa com os dentes a mostra) era performada de forma diferente nos diferentes grupos. No grupo com hierarquia quase linear, essa expressão foi usada para sinalizar submissão ao macho e fêmea alfas do grupo; já no outro grupo, menos hierárquico, a mesma expressão foi usada como sinal de afiliação aos indivíduos do alto escalão do grupo, mas não necessariamente apenas ao macho ou fêmea alfas.

Van Hooff (1972) considerou que, filogeneticamente, essa expressão *silent bared-teeth* (face silenciosa com os dentes a mostra), teria se originado como uma expressão facial de medo. Porém, em macacos-prego, observamos a mesma expressão sendo usada em contextos de afiliação, submissão, brincadeira e interesse sexual, indicando que atualmente essa expressão tem um uso muito flexível, provavelmente por ter adquirido uma função afiliativa e socialmente positiva. O mesmo padrão é visto em primatas do velho mundo, nos quais a expressão *silente bared-teeth* fornece informações diferentes, desde subordinação formal, medo, submissão, apaziguamento, reconciliação e afiliação, de acordo com o grau de dominância e relações hierárquicas da espécie (Visalbergh, 2006).

As expressões faciais descritas para macacos-prego são semelhantes morfológicamente às expressões faciais descritas para macacos do velho mundo. Todas as expressões relatadas no presente estudo já foram descritas anteriormente em primatas do gênero *Macaca*, *Papio*, *Cercopithecus*, *Malandrillus*, *Pan* e outros (Weigel, 1979), com diferenças no contexto de ocorrência e na função social das expressões faciais. Essa semelhança na configuração facial das expressões faciais nas mais variadas espécies de primatas sustenta a hipótese de que as expressões faciais são um padrão altamente conservado nos primatas (Visalbergh et al., 2001).

Apesar dos estudos aqui analisados não comportarem todas as espécies dos gêneros *Sapajus* e *Cebus* pelos limites acima relatados, é possível concluir que as expressões aqui descritas são semelhantes na configuração facial para as poucas espécies dos dois diferentes gêneros aqui estudadas, variando em contextos de ocorrência, posturas corporais e vocalizações, e níveis de intensidade. Essa informação pode ser um indicativo de que nos macacos-prego em geral, as expressões faciais são um padrão conservado.

No entanto, De Marco (2008) afirma que há diferenças no grau de intensidade do repertório de expressões faciais entre os gêneros *Cebus* e *Sapajus*. Por exemplo, o *Lipsmacking* (estalar os lábios) e *Grin/Silent bared-teeth* (face silenciosa com os dentes a mostra) em *Cebus capucinus* são exibidos de forma muito mais branda do que nos *Sapajus*. Também a *Open mouth bared-teeth* (face de ameaça de boca aberta) em *Sapajus apella* tem duração mais rápida do que o observado em *Cebus capucinus*. Essas diferenças específicas no que tange à intensidade das expressões podem ser explicadas pelas diferenças nas organizações sociais dos gêneros, visto que segundo a hipótese da covariação, as funções comunicativas de expressões faciais de macacos-prego variam de acordo com a organização social do grupo (De marco, 2008).

Grande parte dos trabalhos que lidam com expressões faciais em primatas não humanos carece de um componente visual acompanhando a descrição verbal da expressão, e em alguns casos carece também de uma linguagem clara e objetiva na própria descrição morfológica da

expressão (Waller et al., 2017). Essa falta de clareza e objetividade dificulta a compreensão da descrição e pode induzir a interpretações errôneas que acabam por afetar a compreensão da morfologia da expressão facial descrita.

De modo geral, expressões faciais não são estáticas e invariáveis, são dinâmicas, variáveis, e diversas ocorrem dentro de amplo espectro de comportamentos e contextos. Utilizar-se de fotografias e/ou vídeos e uma linguagem padronizada poderia contribuir para o aperfeiçoamento das descrições científicas de expressões faciais, que sirvam de base para outros estudos das diferentes espécies dos gêneros *Sapajus* e *Cebus* e também de outros primatas do Novo e Velho Mundo.

Macacos-prego apresentam grande variabilidade morfológica, genética, história de vida e comportamental (Alfaro et al. 2012) e essa variabilidade é provavelmente refletida por diferenças sistemáticas na forma e função das exposições faciais. Se faz necessário mais estudos comportamentais interespecíficos sobre padrões de comportamentos sociais nas demais espécies dos gêneros para entender como cada expressão difere entre as espécies de macacos-prego.

5 CONCLUSÃO

Pode-se considerar que as expressões faciais semelhantes que aparecem nos gêneros *Cebus* e *Sapajus*, indicam uma consistência do padrão das expressões faciais dentro de macacos-prego. O fenômeno de que as expressões variam em suas funções sociais dentro do grupo, reforça a ideia da ecologia comportamental de que as expressões faciais evoluíram como ferramentas sociais com funções específicas, que funcionam para macacos-prego de acordo com as relações sociais do grupo. Faz-se necessário que em estudos futuros avalie-se repertório de expressões faciais e suas respectivas funções dentro de outras espécies que não foram contempladas neste estudo, e dentro de contextos naturais sem intervenção do pesquisado] para avaliar se este padrão se mantém.

REFERÊNCIAS

- Alfaro, J. W. L., Silva Jr., J. S., & Rylands, A. B. (2021). How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 273-286. <https://doi.org/10.1002/ajp.22007>
- Andrew, R. J. (1963). Evolução da Expressão Facial. *Ciência*, 142(3595), 1034-1041. <http://www.jstor.org/stable/1712475>
- Belham, F. S. (2013). *Influência da valência emocional de estímulos na memória operacional visuo-espacial de humanos e macacos-prego (Cebus libidinosus)* [Dissertação de mestrado]. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília. Repositório UnB. <https://repositorio.unb.br/handle/10482/13317>
- Byrne, G., & Suomi, S. J. (2009). Intimate social behavior in infant interactions in *Cebus apella*. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 71(1), 77-85. <https://doi.org/10.1002/ajp.20626>
- Botelho, L. L. R., de Almeida Cunha, C. C., & Macedo, M. (2011). O método da revisão integrativa nos estudos organizacionais. *Gestão e Sociedade*, 5(11), 121-136. <https://doi.org/10.21171/ges.v5i11.1220>
- Caeiro, C. C., Burrows, A. M., & Waller, B. M. (2017). Development and application of CatFACS: Are human cat adopters influenced by cat facial expressions? *Applied Animal Behaviour Science*, 189, 66-78. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2017.01.005>
- Caeiro, C. C., Waller, B. M., Zimmermann, E., Burrows, A. M., & Davila-Ross, M. (2013). OrangFACS: A muscle-based facial movement coding system for orangutans (*Pongo* spp.). *International Journal of Primatology*, 34(1), 115-129. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9652-x>

- Calcutt, S. E., Rubin, T. L., Pokorny, J. J., & de Waal, F. (2017). Discrimination of emotional facial expressions by tufted capuchin monkeys (*Sapajus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 131(1), 40. <https://psycnet.apa.org/doi/10.1037/com0000055>
- Carosi, M., & Visalberghi, E. (2002). Analysis of tufted capuchin (*Cebus apella*) courtship and sexual behavior repertoire: changes throughout the female cycle and female interindividual differences. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 118(1), 11-24. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10083>
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1973). Facial expression of emotion in nonhuman primates. In P. Ekman (Ed.), *Darwin and facial expression: A century of research in review* (pp. 11-89). Malor-books: Los Altos, CA.
- Collinge, N. E. (1989). Mirror reactions in a zoo colony of Cebus monkeys. *Zoo Biology*, 8(1), 89-98. <https://doi.org/10.1002/zoo.1430080111>
- Cummings, F. (1964). Charles Bell and the anatomy of expression. *The Art Bulletin*, 46(2), 191-203.
- Darwin, C. (2000). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Chicago: University of Chicago Press. (Original work published 1872) <https://doi.org/10.7208/9780226220802>
- De Marco, A., & Visalberghi, E. (2007). Facial displays in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): Appearance, meaning, context and target. *Folia Primatologica*, 78(2), 118-137. <https://doi.org/10.1159/000097061>
- De Marco, A., Petit, O., & Visalberghi, E. (2008). The repertoire and social function of facial displays in *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology*, 29, 469-486. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9174-0>

- Donato, H., & Donato, M. (2019). Stages for undertaking a systematic review. *Acta medica portuguesa*, 32(3), 227-235. <https://doi.org/10.20344/amp.11923>
- Ekman, P. (1993). Facial expression and emotion. *American Psychologist*, 48(4), 384–392. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.48.4.384>
- Ekman, P. (1973). Universal facial expressions in emotion. *Studia Psychologica*, 15(2), 140. <https://www.proquest.com/scholarly-journals/universal-facial-expressions-emotion/docview/1306139403/se-2>
- Ekman, P., & Friesen, W. (1971). Constants across cultures in the face and emotion. *Journal of Personality and Social Psychology*, 17(2), 124-129. <https://psycnet.apa.org/doi/10.1037/h0030377>
- Ekman, P., & Friesen, W. V. (1978). *The Facial Action Coding System*. Palo Alto, CA: Consulting Psychological Press.
- Freitas-Magalhães, A. (2020). *O Código de Ekman - O Cérebro, a Face e a Emoção*. Leya.
- Ganong, L. H. (1987). Integrative reviews of nursing research. *Research in Nursing & Health*, Hoboken, 10(1), 1-11. <https://doi.org/10.1002/nur.4770100103>
- Liebal, K., Pika, S., & Tomasello, M. (2004). Social communication in siamangs (*Symphalangus syndactylus*): use of gestures and facial expressions. *Primates*, 45, 41–57. <https://doi.org/10.1007/s10329-003-0063-7>
- Green, T. (1992). Facial expressions in socially isolated nonhuman primates: Open and closed programs for expressive behavior. *Journal of Research in Personality*, 26, 173-180. [https://doi.org/10.1016/0092-6566\(92\)90044-5](https://doi.org/10.1016/0092-6566(92)90044-5)
- Groves, C. P. (2001). *Primate taxonomy*. Smithsonian Institution Press.
- Fridlund, A. J. (2017). The behavioral ecology view of facial displays, 25 years later. In J. M. Fernández-Dols & J. A. Russell (Eds.), *The science of facial expression* (pp. 77–92). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780190613501.001.0001>

- Hauser, M. (1993). Right hemisphere dominance for the production of facial expression in monkeys. *Science*, 261(5120), 475-477. <https://doi.org/10.1126/science.8332914>
- Hook-Costigan M.A, & Rogers L.J. (1998). Lateralized used of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia*, 36, 1265–1273. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(98\)00037-2](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(98)00037-2)
- Hinde, R. A., & Rowell, T. E. (1962). Communication by postures and facial expressions in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 138, No. 1, pp. 1-21). Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1962.tb05684.x>
- Kemp, C., & Kaplan, G. (2013). Facial expressions in common marmosets (*Calithrix jacchus*) and their use by conspecifics. *Animal Cognition*, 16(5), 773-788. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0611-5>
- de La salles, A. Y. F., da Nóbrega Carreiro, A., Medeiros, G. X., Muniz, J. A. P.C., & de Menezes, D. J. A. (2018). Aspectos biológicos e comportamentais de *Sapajus libidinosus*: Revisão. *Pubvet*, 12(1), 1-13. <https://doi.org/10.22256/pubvet.v12n1a8.1-13>
- Leca, J. B., Fornasieri, I., & Petit, O. (2002). Aggression and reconciliation in *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology*, 23, 979-998. <https://doi.org/10.1023/A:1019641830918>
- Langford, D. J., Bailey, A. L., Chanda, M. L., Clarke, S., Drummon, T. E., Echols, S. et al. (2010). Coding of facial expressions of pain in the laboratory mouse. *Nature Methods*, 7, 447–449. <https://doi.org/10.1038/nmeth.1455>
- Marler, P. (1976). Social organization, communication and graded signals: The chimpanzee and the gorilla. In P. P. G. Bateson & R. A. Hinde (Eds.), *Growing points in ethology*. Cambridge U Press.

- Marriott, B. M., & Salzen, E. A. (1979). Food-storing behavior in captive squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Primates*, 20(2), 307-311. <https://doi.org/10.1007/BF02373383>
- Matthews, L. J. (2012). Variations in sexual behavior among capuchin monkeys function for conspecific mate recognition: a phylogenetic analysis and a new hypothesis for female proceptivity in tufted capuchins. *American Journal of Primatology*, 74(4), 287-298. <https://doi.org/10.1002/ajp.21004>
- Matsumoto, D., Keltner, D., Shiota, M. N., O'Sullivan, M., & Frank, M. (2008). Facial expressions of emotion. In M. Lewis, J. M. Haviland-Jones, & L. F. Barrett (Eds.), *Handbook of emotions* (pp. 211–234). The Guilford Press. Facial expressions of emotion. - PsycNET (apa.org) Acessado em 12 de outubro de 2021.
- Morimoto, Y., & Fujita, K. (2011). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) modify their own behaviors according to a conspecific's emotional expressions. *Primates*, 52, 279-286. <https://doi.org/10.1007/s10329-011-0249-3>
- Morimoto, Y., & Fujita, K. (2012). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) use conspecifics' emotional expressions to evaluate emotional valence of objects. *Animal Cognition*, 15, 341-347. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0458-6>
- Parr, L. A., Cohen, M., & De Wall, F. (2005). Influence of social context on the use of blended and graded facial displays in chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 26(1), 73-103. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-0724-z>
- Parr, L. A., Waller, B. M., Vick, S. J., & Bard, K. A. (2007). Classifying chimpanzee facial expressions using muscle action. *Emotion*, 7(1), 172. <https://psycnet.apa.org/doi/10.1037/1528-3542.7.1.172>
- Parr, L. A., Waller, B. M., Burrows, A. M., Gothard, K. M. & Vick, S. J. (2010). MaqFACS: A muscle-based facial movement coding system for the macaque monkey. *American Journal of Physical Anthropology*, 143(4), 625-630. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21401>

- Paukner, A., Anderson, J. R., & Fujita, K. (2004). Reactions of capuchin monkeys (*Cebus apella*) to multiple mirrors. *Behavioural Processes*, 66(1), 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2003.11.001>
- Rosa, T. F. S. D. A. (2011). O reconhecimento de expressões de emoções básicas e autoconscientes na população portuguesa [Dissertação de Mestrado]. Centro Universitário de Lisboa. Repositório Científico Lusófona. <https://recil.ensinulusofona.pt/bitstream/10437/1680/1/Tania%20Filipa%20Rosa%20T ESE%20FINAL.pdf>
- Rylands, A. B., Kierulff, M. C. M., & Mittermeier, R. A. (2005). Notes on the taxonomy and distributions of the tufted capuchin monkeys (*Cebus*, Cebidae) of South America. *Lundiana: International Journal of Biodiversity*, 6(sup.), 97-110. <https://doi.org/10.35699/2675-5327.2005.22130>
- Schmidt, K. L., Cohn, J. F. (2001). Human facial expressions adaptations: evolutionary questions in facial expression research. *Yearbook of Physical Anthropology*, 116(S33), 3-24. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20001>
- Shariff, A., & Tracy, J. L. (2011). What are emotion expressions for? *Current Directions in Psychological Science*, 20(6), 395-399. <https://doi.org/10.1177%2F0963721411424739>
- SILVA, J. J. (2001). Especiação nos macacos-pregos e caiararas, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae). *PhD thesis. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro.*
- Snowdon, C. T. (2003). Expression of emotion in nonhuman animals. In R. J., Davidson, K. R. Scherer, & H. H. Goldsmith (Eds.), *Handbook of affective sciences* (pp. 457-480). New York: Oxford University Press. Acessado em: 13 de Novembro de 2021. <https://psycnet.apa.org/record/2009-07773-024>

- Stevenson, M. F., & Poole, T. B. (1976). An ethogram of the common marmoset (*Callithrix jacchus*): general behavioural repertoire. *Animal Behaviour*, 24(2), 428–451.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80053-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80053-X)
- Van Hooff, J. A. R. A. M. (1972). A comparative approach to the phylogeny of laughing and smiling. In R. A. Hinde (Ed.), *Nonverbal communication* (pp. 209-241). Cambridge: Cambridge University Press. Acesso em: 05 de outubro de 2021.
https://www.researchgate.net/profile/Kathy-Sylva2/publication/328486788_Play_its_role_in_development_and_evolution/links/5bd0755592851cabf26467aa/Play-its-role-in-development-and-evolution.pdf#page=209
- Van Hooff, J. A. R. A. M. (1967). As Exibições Faciais dos Macacos e Macacos Catarrhine. Em D. Morris (Ed.), *Etologia primata* (pp. 7-68). Aldine Transaction. Acessado em: 10 de setembro de 2021. <https://psycnet.apa.org/record/2006-01577-002>
- Van Lawick-Goodall, J. (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs*, 1, 161-IN12.
[https://doi.org/10.1016/S0066-1856\(68\)80003-2](https://doi.org/10.1016/S0066-1856(68)80003-2)
- Viana, I. (2014). Comunicação não verbal e expressões faciais das emoções básicas. *Revista de Letras*, 2(13), 165-181. [Comunicacao-nao-verbal-e-expressoes-faciais-das-emocoes-basicas.pdf \(researchgate.net\)](#)
- Visalbergh, E., Valenzo, D. R., & Preuschoft, S. (2006). Facial displays in *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*, 27(6), 1689-1707.
<https://doi.org/10.1007/s10764-006-9084-6>
- Waller, B. M., Vick, S. J., Parr, L., Bard, K. A., Pasqualini, M. S., Gothard, K. M., et al. (2006). Intramuscular electrical stimulation of facial muscles in humans and chimpanzees: Duchenne revisited and extended. *Emotion*, 6(3), 367-382.
<http://dx.doi.org/10.1037/1528-3542.6.3.367.supp>

- Waller, B. M., Lembeck, M., Kuchenbuch, P., Burrows, A. M., & Liebal, K. (2012). GibbonFACS: A muscle-based facial movement coding system for hylobatids. *International Journal of Primatology*, 33(4), 809-821. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9611-6>
- Waller, B. M., Peirce, K., Caeiro, C. C., Scheider, L., Burrows, A. M., McCune, S., & Kaminski, J. (2013). Paedomorphic facial expressions give dogs a selective advantage. *PLoS one*, 8(12), e82686. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082686>
- Waller, B. M., Whitehouse, J., & Micheletta, J. (2017). Rethinking primate facial expression: A predictive framework. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 82, 13-21. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.09.005>
- Weigel, R. M. (1979). The facial expressions of the Brown Capuchin Monkey (*Cebus apella*). *Behavior*, 68(3-4), 250-276. <https://doi.org/10.1163/156853979X00331>
- Whitemore, R., & Knafel, K. (2005). The integrative review: updated methodology. *Journal of Advanced Nursing* 52(5), 546-553. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2648.2005.03621.x>
- Wathan, J., Burrows, A. M., Waller, B. M., & McComb, K. (2015). EquiFACS: the equine facial action coding system. *PLoS one*, 10(8), e0131738. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137818>