

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

**Análise morfométrica do fêmur de macacos do Novo Mundo (Primates,
Platyrrhini) de uma localidade da Amazônia Sul**

Leonardo Nali de Angelo
Magister Scientiae

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2026**

LEONARDO NALI DE ANGELO

**Análise morfométrica do fêmur de macacos do Novo Mundo (Primates,
Platyrrhini) de uma localidade da Amazônia Sul**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Guilherme S. Terra Garbino

Coorientador: Pedro S. Ribeiro Romano

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

A584a
2026

Angelo, Leonardo Nali de, 1999-

Análise morfométrica do fêmur de macacos do Novo
Mundo (Primates, Platyrrhini) de uma localidade da Amazônia
sul / Leonardo Nali de Angelo. – Viçosa, MG, 2026.

1 dissertação eletrônica (58 f.): il. (algumas color.).

Orientador: Guilherme Siniciato Terra Garbino.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Animal, 2026.

Referências bibliográficas: f. 47-56.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2026.426>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Paleontologia. 2. Primatas fósseis - Mato Grosso.
3. Ossos. I. Garbino, Guilherme Siniciato Terra , 1987-.
II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia
Animal. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal.
III. Título.

CDD 22. ed. 569.8

LEONARDO NALI DE ANGELO

**Análise morfométrica do fêmur de macacos do Novo Mundo (Primates,
Platyrrhini) de uma localidade da Amazônia Sul**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 8 de maio de 2026.

Assentimento:

Leonardo Nali de Angelo
Autor

Guilherme Siniciato Terra Garbino
Orientador

Essa dissertação foi assinada digitalmente pelo autor em 22/07/2026 às 19:34:21 e pelo orientador em 23/07/2026 às 08:56:11. As assinaturas têm validade legal, conforme o disposto na Medida Provisória 2.200-2/2001 e na Resolução nº 37/2012 do CONARQ. Para conferir a autenticidade, acesse <https://siadoc.ufv.br/validar-documento>. No campo 'Código de registro', informe o código **Y3IR.PWET.ISK8** e clique no botão 'Validar documento'.

Dedico aos meus pais e à minha noiva.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi realizado com o apoio das seguintes agências de pesquisa brasileiras: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Agradeço à Universidade Federal de Viçosa pela infraestrutura e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pelo suporte acadêmico e administrativo.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Guilherme Siniciato Terra Garbino, registro meu agradecimento pela orientação científica, pela confiança e pelas valiosas contribuições ao desenvolvimento deste trabalho. Ao meu coorientador, Prof. Dr. Pedro Seyferth Ribeiro Romano, expresso minha gratidão pelas colaborações e pelos ensinamentos que foram fundamentais para a condução desta pesquisa e para minha formação acadêmica. Agradeço profundamente aos membros da banca pelo aceite em engrandecer o trabalho com suas considerações e correções, Prof. Dr. Rodrigo Parisi Dutra, Prof. Dr. José Eduardo Serrano Villavicencio e Prof. Dr. Renato Neves Feio.

Aos meus pais, João Batista e Miriam, agradeço pelo amor incondicional, pelo suporte e por acreditarem em mim em cada etapa desta caminhada. Vocês são o meu alicerce. À minha noiva, Thifani, agradeço por ser minha estrutura e meu incentivo contínuo; sua presença e apoio emocional foram determinantes para que eu chegasse até aqui. À minha sogra, Sandra, agradeço pelo acolhimento e pelo carinho sempre presentes.

Aos meus amigos Lucas, Lorena e João Vitor, dedico um agradecimento especial pela presença constante e essencial. Vocês foram meu porto seguro e a leveza necessária nos dias difíceis; sou imensamente grato por compartilhar a vida e esta jornada com vocês. Estendo os agradecimentos aos amigos Nicollas, Rafael, Marjorie, Mariana, Eugênio, Yasmin, Kezia, Pedro Henrique e Theo, pelo companheirismo e pelos momentos compartilhados no laboratório e fora dele. À minha professora e amiga Elisabete Fantuzzi, expresso minha mais sincera gratidão pela confiança e pelo apoio generoso que ultrapassou os limites acadêmicos. Agradeço também às professoras Carolina Demetrio e Erika Takagi, pelos ensinamentos em minha trajetória.

Por fim, agradeço aos colegas do Laboratório de Mastozoologia (UFV) pelo suporte técnico e pela convivência, e a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

RESUMO

ANGELO, Leonardo Nali de, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, maio de 2026. **Análise morfométrica do fêmur de macacos do Novo Mundo (Primates, Platyrrhini) de uma localidade da Amazônia Sul.** Orientador: Guilherme Siniciato Terra Garbino. Coorientador: Pedro Seyferth Ribeiro Romano.

As morfometrias lineares e geométricas têm sido amplamente utilizadas para caracterizar a variação morfológica em mamíferos, mas estudos com primatas neotropicais ainda são escassos, especialmente os que envolvem material osteológico de contextos tafonômicos. Este estudo investigou a variação morfométrica do fêmur em seis espécies de primatas amazônicos simpátricos (*Ateles chamek*, *Lagothrix lagothricha*, *Sapajus apella*, *Chiropotes albinasus*, *Saimiri ustus* e *Plecturocebus cinerascens*), utilizando 72 fêmures na morfometria linear (nove variáveis) e 78 na morfometria geométrica (12 marcos no fêmur proximal), coletados em ninhos de *Harpia harpyja* no norte do Mato Grosso. Na morfometria linear, o PC1 concentrou 92% da variância total, com loadings positivos semelhantes ($r > 0,90$ com FTL), separando grupos de porte extremo; na análise restrita a *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus*, o PC1 caiu para 51% e o PC2 subiu para 23%, com diferenças significativas em FEB ($p = 0,00008$), PFMB ($p = 0,025$) e FMLD ($p = 0,00049$). Na morfometria geométrica, a variância distribuiu-se de forma mais equilibrada (PC1 = 24%, PC2 = 16%, PC3 = 14%, PC4 = 10%, PC5 = 8%), e a regressão entre log CS e os PCs mostrou associação mais expressiva no PC2 ($R^2 = 0,35$) do que no PC1 ($R^2 = 0,05$). O componente residual de forma RSC1 separou significativamente *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus* ($p = 0,0004$), e as grades de deformação associadas indicaram que as diferenças se concentram na fossa trocântica, no colo femoral e na região do trocânter menor. Os resultados demonstram a complementaridade das duas abordagens: a morfometria linear discrimina grupos por tamanho, enquanto a geométrica detecta diferenças de forma independentes da escala, localizadas em regiões funcionalmente relevantes do fêmur proximal, fornecendo base quantitativa para discriminação taxonômica e a interpretação de material fragmentado em contextos tafonômicos.

Palavras-chave: Osteologia; Esqueleto pós-craniano; Mato Grosso; Simpatria.

ABSTRACT

ANGELO, Leonardo Nali de, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, May, 2026. **Morphometric analysis of the femur of New World monkeys (Primates, Platyrrhini) from a locality in the southern Amazon.** Adviser: Guilherme Siniciato Terra Garbino. Co-adviser: Pedro Seyferth Ribeiro Romano.

Linear and geometric morphometrics have been widely used to characterize morphological variation in mammals, but studies on neotropical primates remain scarce, especially those involving osteological material from taphonomic contexts. This study investigated femoral morphometric variation in six sympatric Amazonian primate species (*Ateles chamek*, *Lagothrix lagothricha*, *Sapajus apella*, *Chiropotes albinasus*, *Saimiri ustus*, and *Plecturocebus cinerascens*), using 72 femora for linear morphometrics (nine variables) and 78 femora for geometric morphometrics (12 landmarks on the proximal femur), collected from *Harpia harpyja* nests in northern Mato Grosso, Brazil. In linear morphometrics, PC1 accounted for 92% of total variance, with similarly positive loadings ($r > 0.90$ with FTL), separating extreme-size groups; in the analysis restricted to *Sapajus apella* and *Chiropotes albinasus*, PC1 dropped to 51% and PC2 increased to 23%, with significant differences in FEB ($p = 0.00008$), PFMB ($p = 0.025$), and FMLD ($p = 0.00049$). In geometric morphometrics, variance was more evenly distributed across principal components (PC1 = 24%, PC2 = 16%, PC3 = 14%, PC4 = 10%, PC5 = 8%), and the regression between log CS and PCs showed a stronger association in PC2 ($R^2 = 0.35$) than in PC1 ($R^2 = 0.05$). The residual shape component RSC1 significantly separated *Sapajus apella* and *Chiropotes albinasus* ($p = 0.0004$), and the associated deformation grids indicated that differences are concentrated in the trochanteric fossa, femoral neck, and lesser trochanter region. The results demonstrate the complementarity of the two approaches: linear morphometrics discriminates groups by size, whereas geometric morphometrics detects scale-independent shape differences located in functionally relevant regions of the proximal femur, providing a quantitative basis for taxonomic discrimination and the interpretation of fragmented osteological material in taphonomic contexts.

Keywords: Osteology; Postcranial skeleton; Mato Grosso; Sympatry.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Número de fêmures analisados por espécie de primata ocorrendo em simpatria no norte de Mato Grosso, Brasil.	16
Tabela 2. . Variáveis com diferenças significativas entre pares de espécies nos componentes principais (PC1–PC5). LL: <i>Lagothrix lagothericha</i> ; PC: <i>Plecturocebus cinerascens</i> ; SU: <i>Saimiri ustus</i> ; AC: <i>Ateles chamek</i> ; CA: <i>Chiropotes albinasus</i> ; SA: <i>Sapajus apella</i>	31

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Medidas lineares do fêmur de primatas platirrinos avaliadas no estudo...	17
Figura 2. Marcos anatômicos do fêmur proximal (vista posterior) de um primata Platyrrhini utilizados na análise de morfometria geométrica no presente estudo	21
Figura 3. Boxplots das nove variáveis morfométricas lineares do fêmur para os quatro agrupamentos taxonômicos analisados. AC+LL (<i>Ateles chamek</i> + <i>Lagothrix lagothericha</i>), SU+PC (<i>Saimiri ustus</i> + <i>Plecturocebus cinerascens</i>), SA (<i>Sapajus apella</i>) e CA (<i>Chiropotes albinasus</i>).....	25
Figura 4. Gráfico de dispersão do primeiro e segundo componentes (respectivamente, PC1 e PC2) extraídos de uma Análise de Componentes Principais (PCA) baseada nas nove variáveis morfométricas lineares do fêmur de seis espécies de primatas neotropicais.....	27
Figura 5. Gráfico de dispersão do primeiro e segundo componentes (respectivamente, PC1 e PC2) extraídos de uma Análise de Componentes Principais (PCA) restrita aos espécimes de <i>Sapajus apella</i> (SA) e <i>Chiropotes albinasus</i> (CA), baseado nas nove variáveis morfométricas lineares do fêmur (logaritimizadas).....	28
Figura 6. Dispersão entre o primeiro (PC1) e segundo (PC2) componentes extraídos de uma análise de Componentes Principais (PCA) dos escores de forma do fêmur para os quatro agrupamentos taxonômicos.....	29
Figura 7. Grades de deformação (<i>thin-plate spline</i>) dos quatro primeiros componentes principais da forma do fêmur para as seis espécies de primatas platirrinos examinadas.....	30
Figura 8. Sobreposição morfoespacial dos marcos anatômicos através do shape médio para indivíduos de <i>Sapajus apella</i> (vermelho) comparados à <i>Chiropotes albinasus</i> (azul).	33
Figura 9. Grades de deformação (<i>thin-plate spline</i>) dos quatro primeiros componentes principais da forma do fêmur de <i>Chiropotes albinasus</i> e <i>Sapajus apella</i> . As deformações representam um acréscimo de +0,1 nos escores de cada PC. PC1: expansão nos marcos 9 e 10 (fossa trocantérica) e retração nos marcos 6–7 (trocâter menor e diáfise proximal). PC2: retração nos marcos 8 e 11 (colo femoral e trocâter maior) e expansão nos marcos 5 e 12. PC3: expansão na região dos marcos 3 e 8 (colo femoral) e retração entre os marcos 9, 10 e 12 (fossa trocantérica). PC4: expansão na região do marco 12 e retração nos marcos 5 e 8.	34
Figura 10. <i>Boxplots</i> dos dois componentes principais (PC1 e PC2) e do componente residual de forma (RSC) acima do <i>broken stick</i> , com significância a partir dos testes de ANOVA ou Kruskal-Wallis, com base no agrupamento por porte, resultando em 4 agrupamentos taxonômicos.....	36

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	10
2.	OBJETIVOS.....	14
2.1	Objetivo Geral	14
2.2	Objetivos Específicos.....	14
3	MATERIAIS E MÉTODOS	15
3.1	<i>Material analisado</i>	15
3.2	<i>Morfometria linear</i>	16
3.2.1	Análises univariadas.....	18
3.2.2	Análises multivariadas	18
3.3	Morfometria geométrica	20
4	RESULTADOS	24
4.1	<i>Morfometria linear</i>	24
4.1.1	Análises univariadas.....	24
4.1.2	Análise de componentes principais	26
4.2	Morfometria geométrica	28
4.2.1	Estrutura geral da variação morfológica.....	28
4.2.2	Relação entre forma e tamanho	30
4.2.3	Diferenças entre grupos nos componentes principais (espécies)	30
4.2.4	Componentes residuais de forma (RSC).....	32
4.2.5	Análise restrita a <i>Sapajus apella</i> (SA) e <i>Chiropotes albinasus</i> (CA) ..	32
4.2.6	Análise com agrupamentos por porte corporal.....	35
5	DISCUSSÃO	37
6	CONCLUSÃO	46
7	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	47
8	Material Suplementar	57

1. INTRODUÇÃO

A morfometria, enquanto abordagem descritiva na análise da forma, consolidou-se como um dos principais instrumentos metodológicos da biologia moderna (Adams et al., 2004), sendo amplamente aplicada com fins taxonômicos (e.g., Alhajeri et al., 2025), ecológicos (e.g., Viacava et al., 2022) e morfofuncionais (e.g., Blanco et al., 2023). Duas vertentes principais estruturam a morfometria contemporânea. A morfometria tradicional, desenvolvida a partir de medidas lineares, razões e ângulos, tem sido historicamente empregada na descrição e na comparação das formas biológicas (Strauss & Bookstein, 1982; Bookstein, 1986; Marcus, 1990; Rohlf & Marcus, 1993).

Por sua vez, a morfometria geométrica emergiu como uma abordagem baseada na análise de marcos anatômicos (*landmarks*), preservando as relações espaciais entre estruturas e permitindo a separação entre forma e tamanho por meio de métodos estatísticos (Bookstein, 1986; Rohlf & Slice, 1990; Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004; Adams et al., 2013). Esta última tem se destacado por oferecer maior acurácia na análise de simetria, modularidade, variação ontogenética e disparidade morfológica (Gerber et al., 2007; Mitteroecker & Gunz, 2009). Assim, a morfometria tornou-se uma ferramenta versátil, abrangendo desde a delimitação de espécies crípticas até a inferência de processos evolutivos, estudos de funcionalidade, desenvolvimento pós-embrionário e anatomia forense (Monteiro, 2013; Noble, 2015; Chatpiyaphat et al., 2021; Laibl et al., 2021; Bellvert et al., 2023).

Entre os vertebrados recentes, os mamíferos destacam-se pela grande diversidade morfofuncional (Feldhamer et al. 2007), o que tem estimulado o uso crescente de métodos morfométricos na análise de estruturas cranianas (e.g., Siciliano-Martina et al., 2021), dentárias (e.g., Tse & Caledo, 2021; Pillay et al., 2024) e pós-cranianas (e.g., Serio et al., 2025). Em espécies crípticas ou morfologicamente similares, a avaliação morfofuncional por marcos anatômicos é muitas vezes indispensável para a diferenciação específica ou genérica, como demonstrado por Astúa et al. (2015) na separação das espécies *Akodon cursor* e *A. montensis* com base na morfometria geométrica do crânio e mandíbula, e por Cordeiro-Estrela et al. (2008) na distinção entre *Calomys laucha* e *C. musculinus* por meio de marcos anatômicos tridimensionais do crânio.

A morfometria baseada em caracteres craniofaciais é muito ampla e cobre boa parte dos estudos na área, visto que o crânio é um dos objetos de estudo com maior homologia entre suas características, com marcos anatômicos numerosos e menos ambíguos (Hennessy & Stringer, 2002; Kimmerle et al., 2008; Lawing & Polly, 2010; Ruzhanova-Gospodinova et al., 2024). Dessa forma, muitas das estruturas pós-cranianas apresentam um potencial ainda subexplorado, em parte devido à ambiguidade de homologia em certos elementos e à limitada variação destes caracteres (Sears et al., 2015; Senter & Moch, 2015). A aplicação de análises ecomorfológicas baseadas na morfometria geométrica (Cooke & Terhune, 2015; Schwab et al., 2023) tem permitido interpretações mais amplas sobre a funcionalidade e a variação morfológica.

Entre as espécies viventes de mamíferos, as técnicas de morfometria linear e geométrica, especialmente a última, têm se mostrado uma ferramenta importante na compreensão ecológica, morfológica e funcional, e o fêmur destaca-se como uma das estruturas ósseas de grande valor (Louzada et al., 2019; Tavares et al., 2021). Estudos de ampla amostragem incluem a análise comparativa do fêmur de morcegos Yangochiroptera, revelando padrões de robustez e alométricos relacionados ao tamanho corporal e ao quadrupedalismo (Louzada et al., 2019). Já a morfometria do fêmur e de outros ossos do esqueleto apendicular de roedores do clado Oryzomyia demonstra a influência dos hábitos locomotores das espécies do clado sobre a forma de seu esqueleto apendicular (Tavares et al., 2021). Estudos sobre a morfometria de Procyonidae e de grandes felídeos evidenciam que variações morfológicas no fêmur refletem tanto a preferência de substrato quanto as demandas mecânicas para locomoção e predação (Tarquini, 2021; Naidoo & Iqbal, 2024). Reconstruções 3D do fêmur e da pelve em *Herpestes ichneumon* demonstraram diferenças sexuais e forneceram parâmetros comparativos em relação a outros membros de Carnivora (Özkadif & Haligür, 2022).

Já para espécies de primatas, Rodríguez et al., (2025) estudou uma espécie de sauá, *Plecturocebus caquetensis*, no qual os autores identificaram discrepâncias entre os lados direito e esquerdo do fêmur, provavelmente influenciadas por tração muscular e estímulos ambientais. Ademais, análises de dimorfismo sexual em grandes primatas usando morfometria geométrica e *machine learning* mostraram que caracteres alométricos são os principais fatores para a identificação do dimorfismo

sexual, com variação interespecífica considerável (Aramendi, 2025). Essas investigações demonstram como o fêmur e outros ossos pós-cranianos podem revelar padrões de variação morfofuncional, oferecendo pistas sobre a diversidade e a adaptação de mamíferos.

Entre os primatas neotropicais amazônicos frequentemente registrados como presas de *Harpia harpyja* destacam-se macacos de maior porte pesando entre 8 e 10 kg, como os atelídeos (*Ateles* spp., *Alouatta* spp. e *Lagothrix* spp.) e espécies de médio-porte, com massa entre 2 e 5 kg (e.g. *Cebus* sp., *Sapajus* spp., *Plecturocebus* spp., *Chiropotes* spp. e *Saimiri* spp.) (Miranda, 2018; Kaizer et al., 2023; Garbino et al., 2024). O macaco-aranha-peruano *Ateles chamek*, distribuído no sudoeste amazônico, apresenta elevada especialização para braquiação e cauda preênsil, com peso adulto entre 6 e 9 kg (Di Fiore et al., 2011; Youlatos, 1999). O macaco-barrigudo *Lagothrix lagothricha*, um dos maiores primatas neotropicais (6 –10 kg), é frugívoro e altamente social, ocupando florestas maduras de dossel contínuo (Di Fiore e Campbell, 2010; Stevenson e Castellanos, 2000).

Por sua vez, o macaco-prego-das-guianas *Sapajus apella*, onívoro e oportunista, pesa entre 2,5 e 4,8 kg e habita florestas densas e fragmentadas (Fragaszy et al., 2004; Lynch Alfaro et al., 2012). Já o mico-de-cheiro *Saimiri ustus* é pequeno (700–1100 g), predominantemente insetívoro e frugívoro e ágil, adaptado a hábitos quadrúpedes nos estratos médios da floresta (Auricchio, 1995; Boinski, 1999). O sauá *Plecturocebus cinerascens*, endêmico do centro-sul da Amazônia brasileira, é pequeno (1,1-1,6 kg) e vive em pares monogâmicos em florestas ripárias e secundárias (Hershkovitz, 1990; Bicca-Marques & Heymann, 2013). Por fim, o cuxiú-de-nariz-branco *Chiropotes albinasus*, endêmico do Brasil, ocorre nos estados do Amazonas, Pará, Rondônia e no norte do Mato Grosso; machos pesam entre 2,9 e 3,7 kg e fêmeas entre 2,2 e 2,7 kg, habitando florestas altas de terra firme e áreas fragmentadas (Ayres, 1981; Wallace et al., 1996; Ferrari et al., 2003).

A coexistência desses táxons em florestas amazônicas do sul do bioma evidencia a diversidade morfofuncional dos primatas neotropicais, tornando seus ossos pós-cranianos, como o fêmur, importantes para análises comparativas (Cosnefroy et al., 2024) e para a compreensão de padrões evolutivos (Morimoto et al., 2012) e anatômicos regionais (Urbani, 2023).

A morfometria óssea é uma ferramenta essencial para o estudo da diversidade anatômica, da variação intra e interespecífica e da taxonomia de primatas, especialmente em contextos paleontológicos e tafonômicos. Em primatas neotropicais, o fêmur é particularmente informativo por refletir adaptações ecológicas e funcionais (Mutehart, 2017). No entanto, a escassez de estudos morfométricos detalhados sobre primatas do Novo Mundo, sobretudo de gêneros amplamente distribuídos na Amazônia, ainda limita a compreensão de suas características biológicas, o que torna necessárias análises comparativas baseadas em morfometria linear e geométrica.

Nesse contexto, este estudo apresenta uma análise morfométrica de fêmures de primatas do Novo Mundo a partir de material coletado em ninhos de *Harpia harpyja* na Amazônia, utilizando abordagens morfométricas lineares e geométricas. Buscamos investigar se variáveis morfométricas (medidas, marcos anatômicos) do fêmur são boas descritoras das diferenças de tamanho e forma, e se discriminam grupos taxonômicos previamente definidos. O trabalho também descreve a variação morfométrica observada nos fêmures analisados, oferecendo uma base quantitativa que auxilie a interpretação da variação qualitativa em amostras ósseas incompletas, comuns em estudos tafonômicos. Ao explorar esses padrões, o estudo objetiva contribuir para o entendimento da diversidade anatômica de primatas neotropicais e reforça o uso da morfometria como ferramenta auxiliar em análises comparativas e taxonômicas baseadas em materiais fragmentados.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Caracterizar a variação morfométrica do fêmur em seis espécies de primatas neotropicais simpátricas, utilizando abordagens complementares de morfometria linear e geométrica, e avaliar o potencial discriminatório dessas técnicas entre grupos taxonômicos predefinidos com base em material osteológico proveniente de ninhos de *Harpia harpyja*.

2.2 Objetivos Específicos

- Descrever a distribuição e a magnitude das diferenças nas variáveis lineares do fêmur entre as espécies amostradas, identificando quais medidas contribuem para a separação entre grupos de porte contrastante e entre grupos de porte semelhante.
- Quantificar a distribuição da variância da forma (Procrustes) entre os componentes principais da morfometria geométrica, identificando os eixos que concentram as diferenças morfológicas mais informativas entre os grupos.
- Testar a associação entre o tamanho ($\log CS$) e os principais eixos de forma por meio de regressões lineares, verificando se a relação alométrica se concentra em um único eixo ou se distribui entre múltiplos eixos.
- Isolar a variação de forma independente do tamanho por meio do componente alométrico comum (CAC) e dos componentes residuais de forma (RSCs), e avaliar em quais comparações interespecíficas essas diferenças não alométricas são estatisticamente significativas.
- Comparar o desempenho descritivo e discriminatório das abordagens linear e geométrica na separação dos grupos taxonômicos, considerando as limitações impostas por tamanhos amostrais reduzidos em alguns táxons (e.g., *Ateles chamek*, *Saimiri ustus*, *Plecturocebus cinerascens*).

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Material analisado

Foram examinados 107 fêmures pertencentes a seis espécies simpátricas de primatas Platyrrhini (Tabela 1). O material foi coletado em nove ninhos de harpia (*Harpia harpyja*) localizados no norte do estado de Mato Grosso, Brasil, entre 2016 e 2020, às margens do rio Juruena. O material examinado neste estudo foi previamente descrito por Garbino et al. (2024), onde todo o material osteológico, de primatas, outros mamíferos e aves foi triado. Todos os ossos encontrados nos ninhos foram identificados e catalogados pelos autores, de acordo com o grupo taxonômico mais específico possível, incluindo os fêmures. As coordenadas dos ninhos foram: 09.3838° S, 57.6443° W (Ninho 1); 09.6873° S, 58.2803° W (Ninho 2); 09.7834° S, 58.3023° W (Ninho 3); 09.8501° S, 58.3063° W (Ninho 4); 09.8562° S, 58.3804° W (Ninho 5); 09.9902° S, 58.3626° W (Ninho 6); 09.9938° S, 58.2807° W (Ninho 7); 10.0433° S, 57.9111° W (Ninho 8); 10.2068° S, 58.3075° W (Ninho 9). Muitos dos fêmures apresentaram indícios de danificações decorrentes da manipulação pós-predação, incluindo fraturas post-mortem, desgaste e perda de epífises em indivíduos juvenis (Garbino et al., 2024). Dessa forma, para a morfometria linear, foram mantidos apenas indivíduos adultos com todas as métricas mensuráveis, e para a morfometria geométrica, foram mantidos apenas indivíduos adultos com o fêmur proximal completamente íntegro.

O material está depositado na coleção mastozoológica do Museu de Zoologia João Moojen (MZUFV), da Universidade Federal de Viçosa. Cada peça anatômica está identificada em conjunto com seu esqueleto (completo ou fragmentado), conforme detalhado no material suplementar.

O número de fêmures por abordagem foi de 78 (média de 13/espécie) para morfometria geométrica e de 72 (média de 12/espécie) para morfometria linear. A amostra por espécie variou de 2 fêmures, para *Ateles chamek*, a 26 (*Sapajus apella*) e 34 (*Chiropotes albinasus*; Tabela 1).

Na maioria dos primatas, o dimorfismo sexual é mais acentuado e mais frequentemente descrito na morfologia craniofacial do que no esqueleto apendicular (Plavcan, 2000). Nos primatas neotropicais, as diferenças entre sexos nos ossos dos

membros são predominantemente de magnitude (tamanho), em vez de apresentarem diferenças qualitativas de forma (Leutenegger & Larson, 1985). Como as variáveis métricas são contínuas e os espécimes não possuem sexo conhecido, não foi possível a separação objetiva por sexo. Assim, reconhece-se que parte da variação observada pode refletir diferenças intraespecíficas, embora se espere que os padrões morfométricos interespecíficos permaneçam predominantes nas análises.

Tabela 1. Número de fêmures analisados por espécie de primata ocorrendo em simpatria no norte de Mato Grosso, Brasil.

Táxon	Número de fêmures	
	Morfometria linear	Morfometria geométrica
Família Atelidae		
<i>Ateles chamek</i>	2	2
<i>Lagothrix lagothricha</i>	8	10
Família Cebidae		
<i>Saimiri ustus</i>	2	3
<i>Sapajus apella</i>	26	25
Família Pitheciidae		
<i>Plecturocebus cinerascens</i>	4	4
<i>Chiropotes albinasus</i>	30	34

3.2 Morfometria linear

As medidas lineares foram obtidas utilizando um paquímetro digital Digimess com comprimento máximo de 150 mm e precisão de 0,01 mm, seguindo protocolos amplamente utilizados na literatura especializada (Hartwig, 1995; Cartelle & Hartwig, 1996; White et al., 2011; Phatsara et al., 2016; Boonsri et al., 2019). Todas as medições foram realizadas por um único autor, sendo registrada a média de quatro repetições realizadas em momentos distintos, com o objetivo de reduzir possíveis erros de mensuração.

Foram mensurados nove variáveis morfométricas lineares do fêmur: o comprimento biomecânico do fêmur (FBL), a largura epicondilar femoral (FEB), as larguras ântero-posterior (FAPD) e médio-lateral da diáfise (FMLD), a distância intertrocantérica (INTD), o diâmetro da cabeça femoral (FHD), o diâmetro do pescoço femoral (FND), a largura máxima do fêmur proximal (PFMB) e o comprimento total do fêmur (FTL) (Figura 1). O comprimento biomecânico do fêmur é definido pela distância entre o ponto mais inferior do colo femoral superior e os pontos mais distais dos côndilos medial e lateral, sendo calculado como a média dessas duas medidas (Trinkaus & Ruff, 1999).

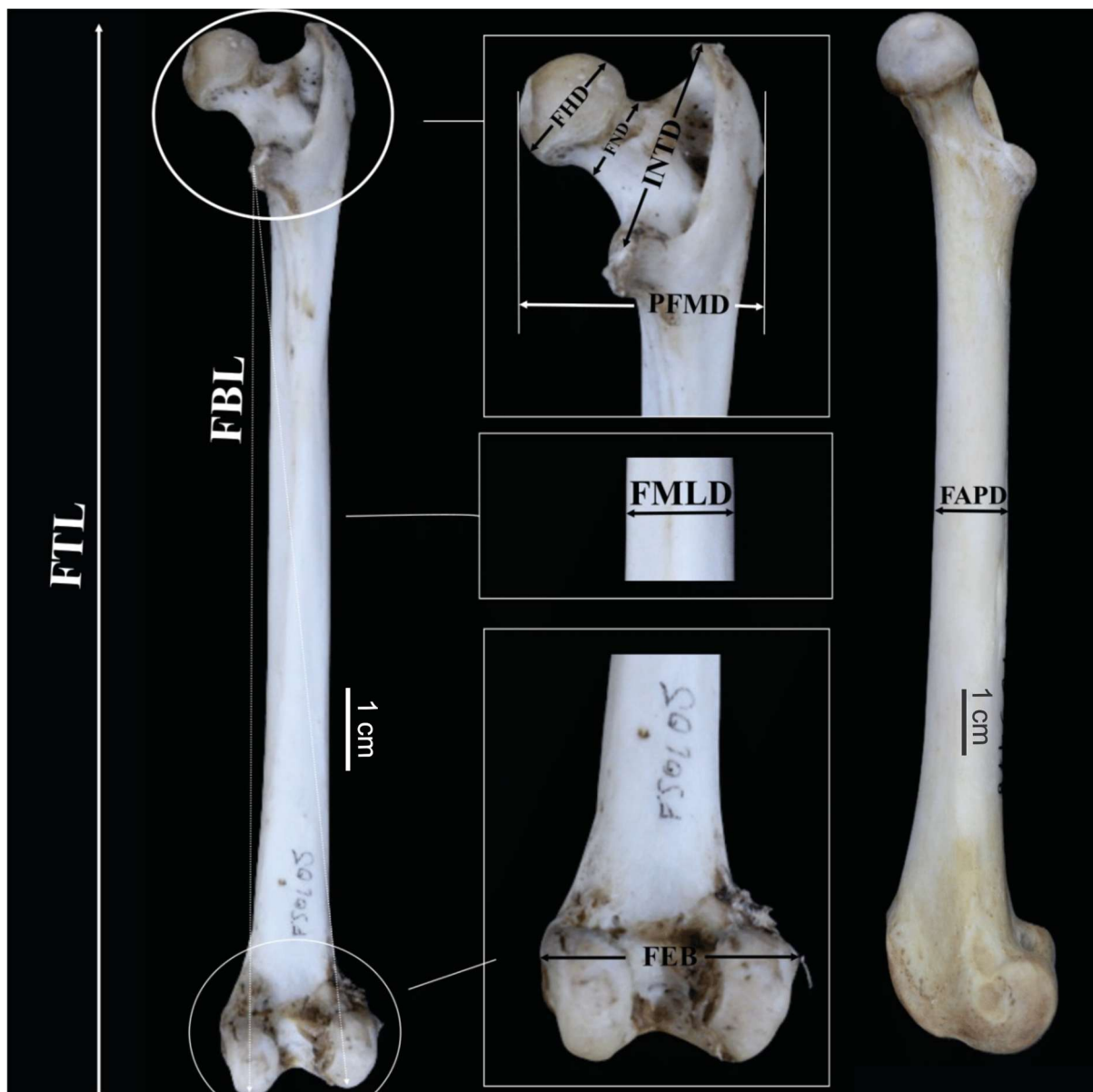


Figura 1. Medidas lineares do fêmur de primatas platirrinos avaliadas no estudo. As setas indicam: o comprimento biomecânico do fêmur (FBL), a largura epicondilar femoral (FEB), as larguras ântero-posterior e médio-lateral da diáfise (FAPD e FMLD), a distância intertrocantérica (INTD), o diâmetro da cabeça e do pescoço femoral (FHD e FND), a largura máxima do fêmur proximal (PFMB) e o comprimento total do fêmur (FTL), conforme protocolos descritos na literatura. À esquerda, fêmur direito do espécime FS0105 de *Sapajus apella*. Já à direita, fêmur direito do espécime AW0202 de *Lagothrix lagothericha*.

As análises estatísticas foram conduzidas no software PAST versão 4.08 (Hammer & Harper, 2001).

3.2.1 Análises univariadas

Inicialmente, cada variável morfométrica foi avaliada quanto à normalidade de distribuição por meio do teste de Shapiro–Wilk (Shapiro & Wilk, 1965). Quando os dados apresentaram distribuição normal, as diferenças entre os grupos foram avaliadas por meio de análise de variância (ANOVA) (Fisher, 1925). Quando os dados não atenderam ao pressuposto de normalidade, utilizou-se o teste não paramétrico de Kruskal–Wallis (Kruskal & Wallis, 1952).

Para comparações múltiplas entre pares de grupos, foram realizados testes *post hoc* com correção de Bonferroni (em caso de significância em testes não paramétricos). Foram usados o teste de Tukey (Tukey, 1949) para dados com distribuição normal e o teste de Dunn (Dunn, 1964) para dados sem distribuição normal. Como forma de aumentar a robustez estatística das comparações entre táxons com baixo tamanho amostral, algumas espécies foram agrupadas em categorias morfológicamente comparáveis com base em similaridade de porte corporal geral. Dessa forma, algumas das análises comparativas foram conduzidas considerando quatro agrupamentos principais: AC+LL (*Ateles chamek* + *Lagothrix lagothricha*), SU+PC (*Saimiri ustus* + *Plecturocebus cinerascens*), SA (*Sapajus apella*) e CA (*Chiropotes albinasus*).

Como análise exploratória complementar, foram produzidos boxplots individuais para cada variável, incluindo a visualização de observações individuais (jitter). Diferenças estatisticamente significativas entre grupos foram indicadas nos gráficos por meio de letras distintas associadas aos resultados dos testes *post hoc*.

3.2.2 Análises multivariadas

Para investigar padrões multivariados de variação morfométrica e avaliar a estrutura de similaridade entre os fêmures dos diferentes grupos taxonômicos, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) (Jolliffe, 1986). Essa análise teve como objetivo reduzir a dimensionalidade do conjunto de dados e sintetizar os principais eixos de variação morfológica observados nas medidas lineares.

A matriz submetida à Análise de Componentes Principais (PCA) incluiu todas as variáveis lineares mensuradas, incluindo o comprimento total do fêmur (FTL). Antes da análise, as variáveis morfométricas foram transformadas em logaritmo natural, com o objetivo de reduzir os efeitos de escala e garantir uma contribuição estatística mais equilibrada entre variáveis de diferentes magnitudes.

A importância relativa dos componentes principais foi avaliada por meio de scree plots, e a seleção dos componentes relevantes baseou-se no critério broken stick (Frontier, 1976; Jackson, 1993).

Para avaliar se o primeiro componente principal refletia predominantemente a variação associada ao tamanho corporal, os escores de PC1 foram posteriormente correlacionados com o logaritmo do comprimento total do fêmur (FTL) por meio da correlação de Spearman (Spearman, 1910).

A visualização dos resultados incluiu gráficos de dispersão dos componentes principais que mais contribuíram para a variação observada, com representação dos indivíduos no morfoespaço. Elipses de 95% do intervalo de confiança foram adicionadas aos grupos taxonômicos com três ou mais espécimes. Também foram produzidos biplots, permitindo a visualização simultânea dos indivíduos e da contribuição relativa das variáveis originais para cada componente (Gabriel, 1971; Jolliffe, 2002).

Para avaliar se os padrões observados no morfoespaço refletiam diferenças estatisticamente significativas entre os grupos, os escores dos componentes principais considerados relevantes pelo critério *broken stick* foram analisados individualmente. A normalidade desses escores foi avaliada pelo teste de Shapiro–Wilk. Quando apropriado, as diferenças entre múltiplos grupos foram testadas por meio de análise de variância (ANOVA) ou do teste de Kruskal–Wallis, seguidas de comparações múltiplas com correção de Bonferroni, utilizando os testes de Tukey ou de Dunn, respectivamente.

Quando as comparações envolveram apenas dois grupos com tamanho amostral adequado, as diferenças nos escores dos componentes principais foram avaliadas por meio do teste t de Student para distribuições normais ou do teste de Mann–Whitney para distribuições não normais.

Os escores do primeiro componente principal dessa análise foram posteriormente comparados entre as duas espécies por meio de testes estatísticos apropriados, de acordo com os pressupostos de normalidade.

Adicionalmente, para avaliar com maior resolução a variação morfométrica entre os dois grupos com maior tamanho amostral (*Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus*), foi realizada uma PCA restrita aos espécimes desses dois táxons.

Os grupos comparados foram definidos *a priori* com base na identificação taxonômica dos espécimes analisados. Em algumas análises exploratórias e comparativas, espécies com baixo tamanho amostral foram agrupadas em categorias mais amplas, de modo a reduzir o ruído associado à variação intraespecífica e aumentar a robustez estatística das comparações.

A comparação entre *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus* recebeu atenção particular por se tratarem das espécies visualmente mais semelhantes e de tamanho similar no conjunto amostral, além de apresentarem os maiores tamanhos amostrais disponíveis. Dessa forma, análises específicas foram conduzidas para avaliar se os escores dos componentes principais permitiam discriminar esses grupos e identificar quais variáveis contribuíram mais para essa diferenciação.

3.3 Morfometria geométrica

Para a morfometria geométrica, foram avaliados 78 fêmures com epífise proximal íntegra. Cada fêmur foi fotografado com uma câmera digital Canon EOS Rebel T5, equipada com a lente EF-S 18–55 mm. As fotografias foram realizadas com a câmera fixada em suporte, a uma distância da lente ao osso de aproximadamente 20–25 cm. Para padronização, utilizaram-se fundo preto e uma escala métrica visível em todas as imagens. Cada fêmur foi registrado nas vistas anterior e posterior. Foram utilizados fêmures direitos sempre que possível, e as imagens de fêmures esquerdos foram espelhadas para ampliar a amostragem quando um espécime não possuía fêmur direito.

As imagens foram importadas para o software TPSDig (Rohlf, 2015), onde foram digitalizados 12 marcos anatômicos, sendo: centro da *fovea capitis* (1); ponto mais proximal da cabeça femoral (2); ponto mais proximal da margem da faceta articular da cabeça femoral (3); ponto mais distal da margem da faceta articular da

cabeça femoral (4); ponto de constrição máxima na crista entre trocânter menor e cabeça femoral (5); ponta mais projetada do trocânter menor (6); ponto mais distal do trocânter menor (7); ponto mais profundo do colo femoral proximal (8); centro da fossa trocantérica (9); projeção distal máxima da fossa trocantérica (10); ponta mais proximal do trocânter maior (11); e ponto mais lateral do trocânter maior (12) (Figura 2).

A escolha dos marcos anatômicos baseou-se principalmente nos estudos de Cooke & Tallman (2012; marcos anatômicos 1–4, 5–9 e 11–12) e de Tarquini (2021; marco anatômico 10). A digitalização dos marcos anatômicos de todos os fêmures foi realizada por um único autor, o mesmo responsável pela obtenção das fotografias.

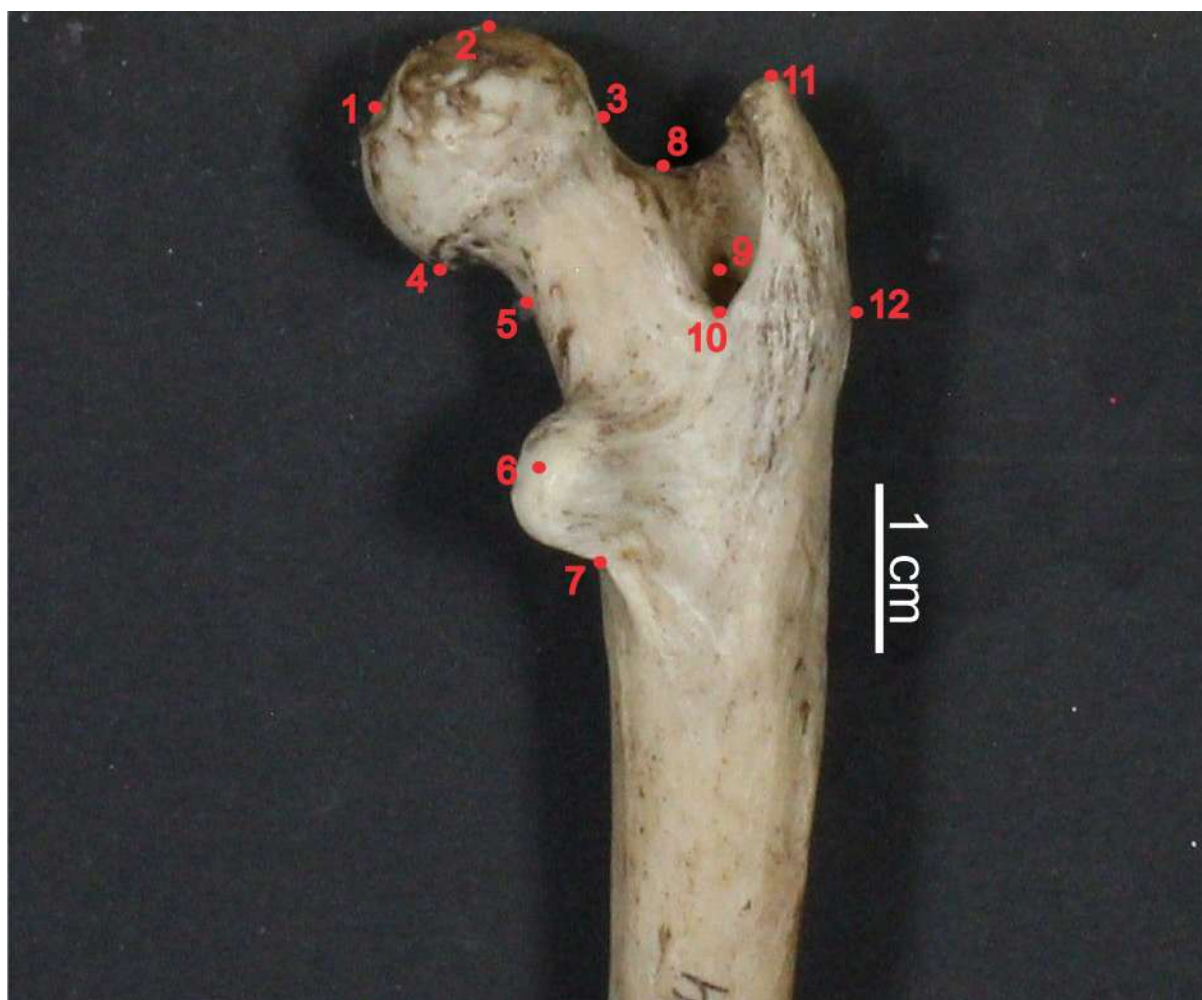


Figura 2. Marcos anatômicos do fêmur proximal (vista posterior) de um primata Platyrrhini utilizados na análise de morfometria geométrica no presente estudo. Os pontos numerados indicam: centro da fôvea capitis (1); ponto mais proximal da cabeça femoral (2); ponto mais proximal da margem da faceta articular da cabeça femoral (3); ponto mais distal da margem da faceta articular da cabeça femoral (4); ponto de constrição máxima na crista entre o trocânter menor e a cabeça femoral (5); ponta mais projetada do trocânter menor (6); ponto mais distal do trocânter menor (7); ponto mais profundo do colo femoral proximal (8); centro da fossa trocantérica (9); projeção distal máxima da fossa trocantérica (10);

ponta mais proximal do trocânter maior (11); e ponto mais lateral do trocânter maior (12), conforme protocolos descritos na literatura. A imagem representa o fêmur direito do indivíduo B0104, de *Sapajus apella*.

Os marcos anatômicos e suas coordenadas foram exportados para o software PAST (Hammer & Harper, 2001) e submetidos à Análise de Procrustes Generalizada (GPA) (Gower, 1975; Goodall, 1991), na qual variações relacionadas ao tamanho, à posição e à orientação foram removidas por meio de escalonamento, translação e rotação.

A partir dessa etapa, foram obtidas a matriz de coordenadas de Procrustes e o tamanho do centróide (centroid size), utilizados nas análises estatísticas subsequentes e na geração das figuras. Após a GPA, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) com base na matriz de coordenadas de Procrustes, com o objetivo de identificar os principais eixos de variação da forma e explorar padrões morfométricos entre os espécimes (Jolliffe, 2002; Zelditch et al., 2004).

Foram calculados os *eigenvalues*, os escores individuais e o *scree plot*, e foi aplicado o critério *Broken Stick* para a identificação dos componentes principais estatisticamente significativos. Para avaliar a contribuição da alometria na variação da forma, foi aplicado o Componente Alométrico Comum (Common Allometric Component – CAC), que permite separar a variação associada ao tamanho daquela independente do tamanho.

A partir dessa abordagem, foram obtidos os Componentes de Forma Residual (Residual Shape Components – RSC), que representam a variação morfológica não associada à alometria. Adicionalmente, a matriz de coordenadas de Procrustes foi submetida a uma regressão linear em relação ao tamanho do centróide logaritmizado, com o objetivo de quantificar a relação entre forma e tamanho por meio da estimativa dos coeficientes de regressão e do coeficiente de determinação (R^2).

Para os escores dos componentes principais (PCs) e dos componentes de forma residual (RSCs), a normalidade foi avaliada, por variável, pelo teste de Shapiro–Wilk. Quando os dados apresentaram distribuição normal, as diferenças entre os grupos foram avaliadas por meio de ANOVA, seguida do teste de Tukey. Para distribuições não normais, utilizou-se o teste de Kruskal–Wallis, seguido de comparações múltiplas pelo teste de Dunn, com correção de Bonferroni.

Foram produzidos boxplots para PC1 a PC5, RSC1 a RSC4 e CAC. Também foi produzido um boxplot multivariado para os RSCs, bem como análises de correlação entre CAC e RSCs. Grades de deformação (*deformation grids*) foram geradas para os cinco primeiros componentes principais (PC1–PC5). Foram realizadas PCAs bivariadas para todas as combinações possíveis dos cinco primeiros componentes principais, com o objetivo de examinar as relações entre os principais eixos de variação da forma.

Também foram produzidos gráficos de regressão entre o tamanho de centróide (CS, logaritmizado) e cada componente principal, para avaliar relações alométricas entre tamanho e forma. *Scree plots* foram gerados para PCs e RSCs, aplicando-se o critério *Broken Stick* para identificar os componentes que representam variação relevante da forma.

Além disso, foram construídos gráficos da forma média (*mean shape*) para *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus*, sobrepostos, permitindo visualizar as diferenças morfológicas médias entre os grupos.

4 RESULTADOS

4.1 Morfometria linear

4.1.1 Análises univariadas

As análises univariadas das nove variáveis lineares indicaram diferenças estatisticamente significativas entre os grupos em todas as medidas avaliadas. A avaliação de normalidade por meio do teste de Shapiro–Wilk indicou distribuição normal para FEB, FHD, PFMB, INTD e FMLD, enquanto FTL, FBL, FAPD e FND apresentaram distribuição não normal.

As variáveis com distribuição normal foram analisadas por meio de análise de variância (ANOVA), seguida de comparações múltiplas pelo teste de Tukey. As variáveis que não atenderam ao pressuposto de normalidade foram analisadas por meio do teste de Kruskal–Wallis, com comparações múltiplas realizadas pelo teste de Dunn com correção de Bonferroni.

Considerando o agrupamento dos táxons em quatro categorias (AC+LL, SU+PC, SA e CA), observaram-se diferenças significativas entre os grupos na maioria das variáveis analisadas. Nesse contexto, os agrupamentos AC+LL (*Ateles chamek* + *Lagothrix lagothricha*) e SU+PC (*Saimiri ustus* + *Plecturocebus cinerascens*) foram definidos com o objetivo de reduzir o efeito de tamanhos amostrais reduzidos em algumas espécies e de representar conjuntos morfologicamente comparáveis em termos de porte corporal geral.

De modo geral, o agrupamento AC+LL apresentou os maiores valores na maioria das medidas, enquanto SU+PC apresentou valores consistentemente inferiores. Os grupos SA (*Sapajus apella*) e CA (*Chiropotes albinasus*) apresentaram valores intermediários e frequentemente próximos entre si. A distribuição dos valores individuais e a variação entre os quatro agrupamentos podem ser observadas nos boxplots da Figura 3.

Boxplots das variáveis morfométricas femorais

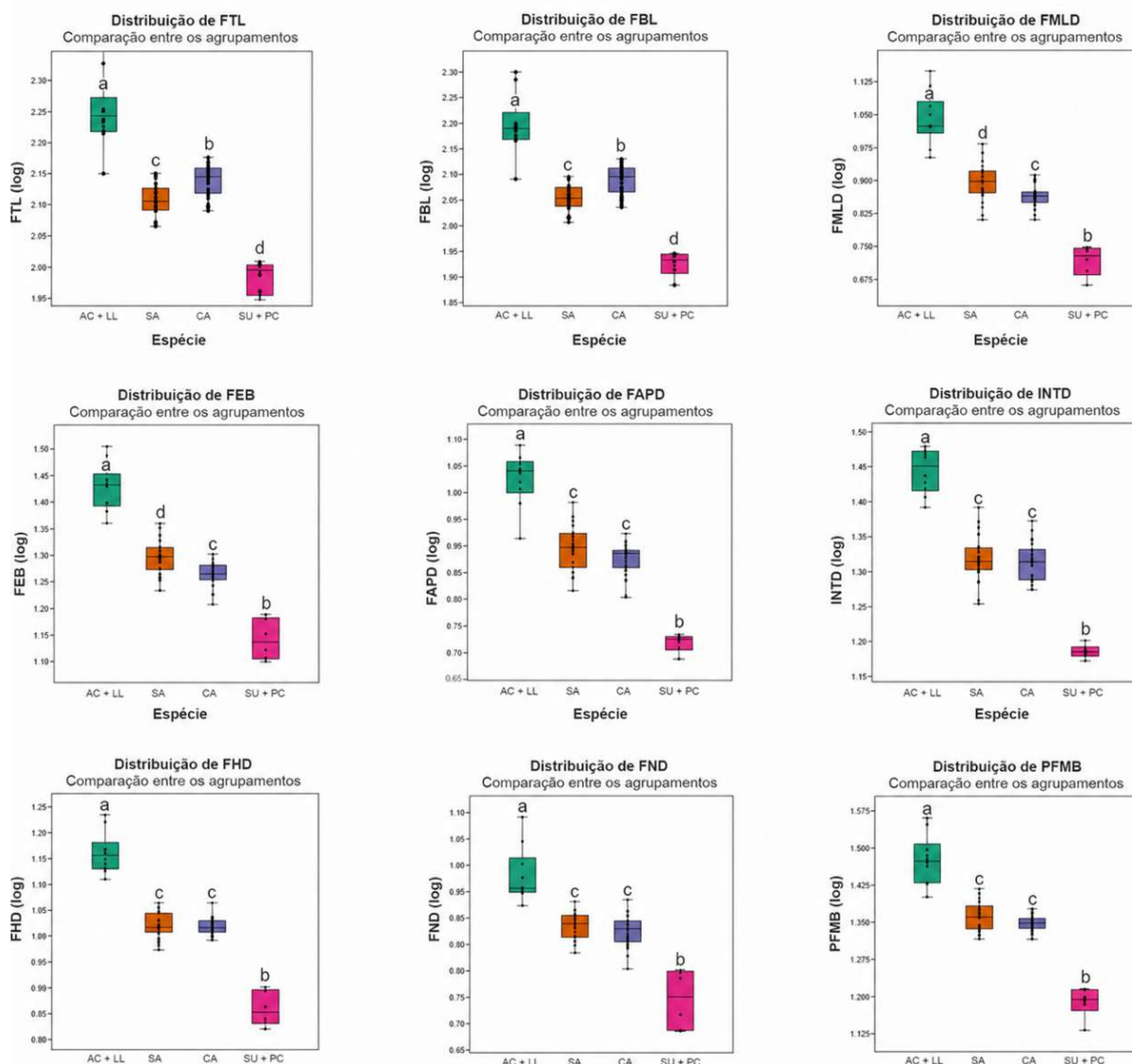


Figura 3. Boxplots das nove variáveis morfométricas lineares do fêmur para os quatro agrupamentos taxonômicos analisados. AC+LL (*Ateles chamek* + *Lagothrix lagothricha*), SU+PC (*Saimiri ustus* + *Plecturocebus cinerascens*), SA (*Sapajus apella*) e CA (*Chiropotes albinasus*). Os valores apresentados correspondem às medidas log-transformadas. Os pontos representam observações individuais (jitter). Letras distintas acima dos box-plots indicam diferenças estatisticamente significativas entre grupos ($p < 0,05$), enquanto letras iguais indicam ausência de diferença significativa nas comparações múltiplas. As variáveis Largura Epicondilar Femoral (FEB), Diâmetro da cabeça do fêmur (FHD), Distância intertrocanterica (INTD), Largura máxima do fêmur proximal (PFMB) e Largura mediolateral da diáfise do fêmur (FMLD) apresentaram distribuição normal (teste de Shapiro–Wilk) e foram analisadas por ANOVA, seguida do teste de Tukey. As variáveis Comprimento total do fêmur (FTL), Comprimento biomecânico do fêmur (FBL), Diâmetro do pescoço do fêmur (FND) e Largura anteroposterior da diáfise do fêmur (FAPD) apresentaram distribuição não normal e foram analisadas por teste de Kruskal–Wallis seguido de comparações múltiplas pelo teste de Dunn com correção de Bonferroni.

As comparações múltiplas indicaram que, para várias variáveis, os quatro grupos diferiram significativamente entre si. Esse padrão foi observado para FEB,

FMLD, FTL e FBL, nas quais cada agrupamento apresentou valores significativamente distintos.

Para outras variáveis, entretanto, alguns agrupamentos não apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre si. Em particular, observou-se ausência de diferença significativa entre CA e SA para FND, FHD, INTD, PFMB e FAPD.

Esses resultados indicam que os agrupamentos extremos em termos de porte corporal (AC+LL e SU+PC) apresentam clara diferenciação morfométrica em relação aos demais grupos, enquanto os grupos intermediários (SA e CA) exibem maior sobreposição em algumas dimensões lineares do fêmur, notadamente FND, FHD, INTD, PFMB e FAPD.

Considerando que *Sapajus apella* (SA) e *Chiropotes albinasus* (CA) correspondem aos grupos com maior tamanho amostral e maior interesse comparativo neste estudo, foram realizadas comparações diretas entre essas espécies para todas as variáveis.

Diferenças significativas entre as médias foram detectadas para FEB (teste t; $p = 0,00008$), PFMB (teste t; $p = 0,025$) e FMLD (teste t; $p = 0,00049$). Para essas variáveis, *Chiropotes albinasus* apresentou valores médios superiores aos de *Sapajus apella*.

Para as variáveis FBL e FTL, que apresentaram distribuição não normal, o teste de Mann–Whitney também indicou diferenças significativas entre as espécies ($p = 0,0000677$ e $p = 0,0000726$, respectivamente). Por outro lado, não foram detectadas diferenças estatisticamente significativas entre as espécies em FHD ($p = 0,587$), FND ($p = 0,144$) e INTD ($p = 0,484$).

4.1.2 Análise de componentes principais

A Análise de Componentes Principais (PCA) aplicada às variáveis logaritmadas confirmou que a maior parte da variação morfológica foi capturada pelo primeiro componente principal (Figura 4), padrão esperado em conjuntos de variáveis morfométricas correlacionadas e consistente com o PC1 representando, predominantemente, a variação de tamanho geral entre os grupos.

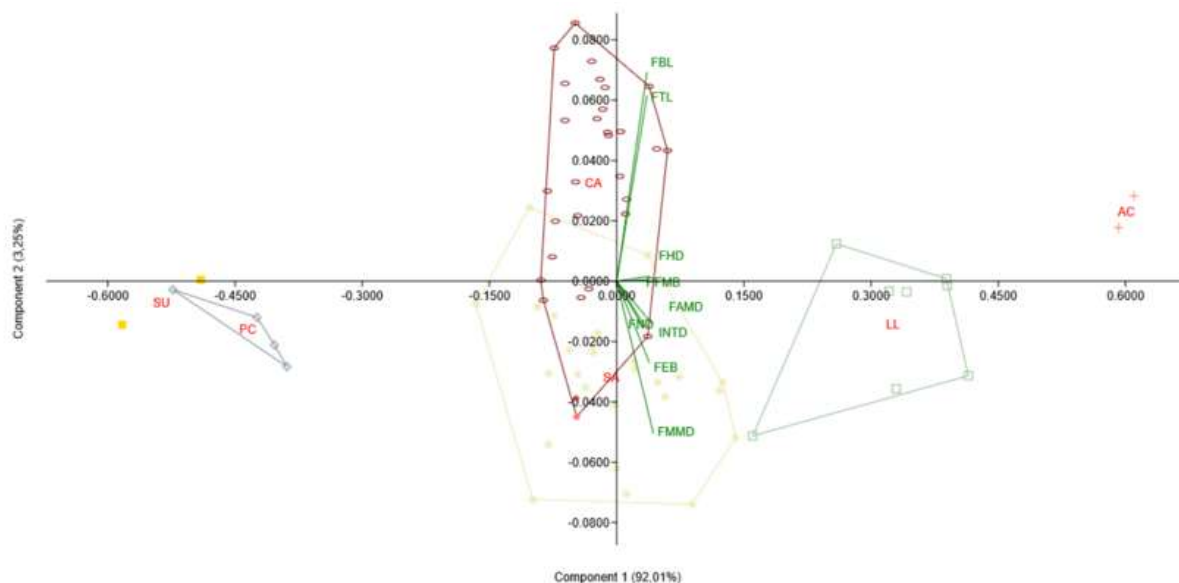


Figura 4. Gráfico de dispersão do primeiro e segundo componentes (respectivamente, PC1 e PC2) extraídos de uma Análise de Componentes Principais (PCA) baseada nas nove variáveis morfométricas lineares do fêmur de seis espécies de primatas neotropicais. Os pontos representam espécimes individuais pertencentes às seis espécies analisadas: *Ateles chamek* (AC), *Lagothrix lagothricha* (LL), *Sapajus apella* (SA), *Chiropotes albinasus* (CA), *Saimiri ustus* (SU) e *Plecturocebus cinerascens* (PC). Os polígonos delimitam a amplitude da distribuição dos indivíduos de cada espécie no morfoespaço definido pelos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2).

O PC1 apresentou *loadings* positivos para todas as variáveis, indicando que esse eixo representa uma direção comum de covariância entre as medidas lineares do fêmur. As magnitudes dos *loadings* foram relativamente semelhantes entre as variáveis, variando de 0,27 a 0,39, sugerindo contribuição relativamente equilibrada das diferentes medidas para esse componente.

Os coeficientes de correlação entre o PC1 e as variáveis originais foram elevados em todas as medidas analisadas, variando de $r = 0,906$ a $r = 0,986$. As maiores correlações foram observadas para FHD ($r = 0,986$), PFMB ($r = 0,979$) e FEB ($r = 0,958$), enquanto FND ($r = 0,906$) apresentou a menor correlação.

Adicionalmente, os escores de PC1 apresentaram forte correlação com o comprimento total do fêmur (FTL) ($r = 0,9375$), indicando que o primeiro componente principal está fortemente associado à variação de tamanho entre os espécimes.

Uma PCA adicional foi realizada considerando apenas os espécimes pertencentes a *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus* (Figura 5). Nessa análise, os dois primeiros componentes principais excederam os valores esperados pelo modelo Broken Stick, explicando 51,18% e 23,06% da variância total, respectivamente.

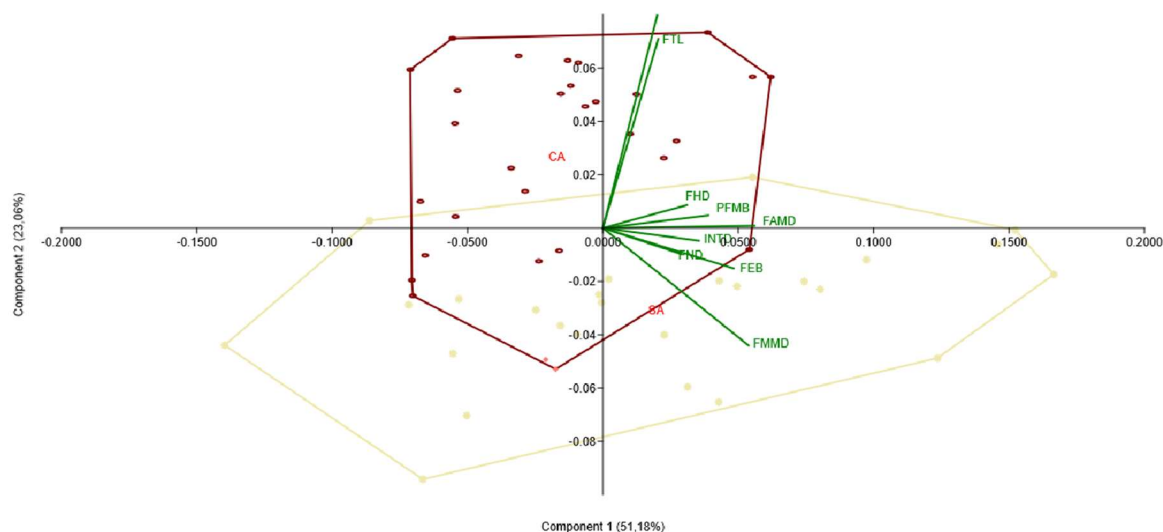


Figura 5. Gráfico de dispersão do primeiro e segundo componentes (respectivamente, PC1 e PC2) extraídos de uma Análise de Componentes Principais (PCA) restrita aos espécimes de *Sapajus apella* (SA) e *Chiropotes albinasus* (CA), baseado nas nove variáveis morfométricas lineares do fêmur (logaritimizadas). Os pontos representam espécimes individuais e as cores distinguem as duas espécies. Os polígonos delimitam a amplitude da distribuição dos indivíduos de cada espécie no morfoespaço definido por esses componentes.

No PC1, as variáveis FBL, FTL e FMLD apresentaram as maiores contribuições, indicando que esse componente está associado principalmente à variação das dimensões gerais do fêmur. Por sua vez, o PC2 foi mais influenciado pelas variáveis FND, FHD, PFMB, INTD, FEB e FAPD, sugerindo que esse eixo captura variações relativas em proporções específicas da região proximal e da diáfise femoral.

A comparação dos escores de PC1 entre os dois grupos indicou diferença estatisticamente significativa (teste t; $p = 0,037$). Apesar dessa diferença, observou-se sobreposição parcial na distribuição dos indivíduos no morfoespaço definido pelos dois primeiros componentes.

4.2 Morfometria geométrica

4.2.1 Estrutura geral da variação morfológica

Com base no critério de *broken stick*, foram retidos os cinco primeiros componentes principais. O PC1 explicou 24,27% da variância total; o PC2, 16,55%; o PC3, 14,38%; o PC4, 10,34%; e o PC5, 7,52%. Para uma visualização inicial dos

padrões de variação morfológica, os espécimes foram agrupados em quatro categorias com base em critérios taxonômicos e de porte corporal: *Chiropotes albinasus* (CA), *Sapajus apella* (SA), a união de *Saimiri ustus* e *Plecturocebus cinerascens* (SU+PC), representando formas de menor porte, e a união de *Ateles chamek* e *Lagothrix lagothricha* (AC+LL), representando formas de maior porte. A distribuição dos espécimes no morfoespaço definido por PC1 e PC2 evidenciou ampla sobreposição entre os grupos, com os de maior porte (AC+LL) ocupando predominantemente a porção positiva do PC1 e os de menor porte (SU+PC), a porção negativa (Figura 6).

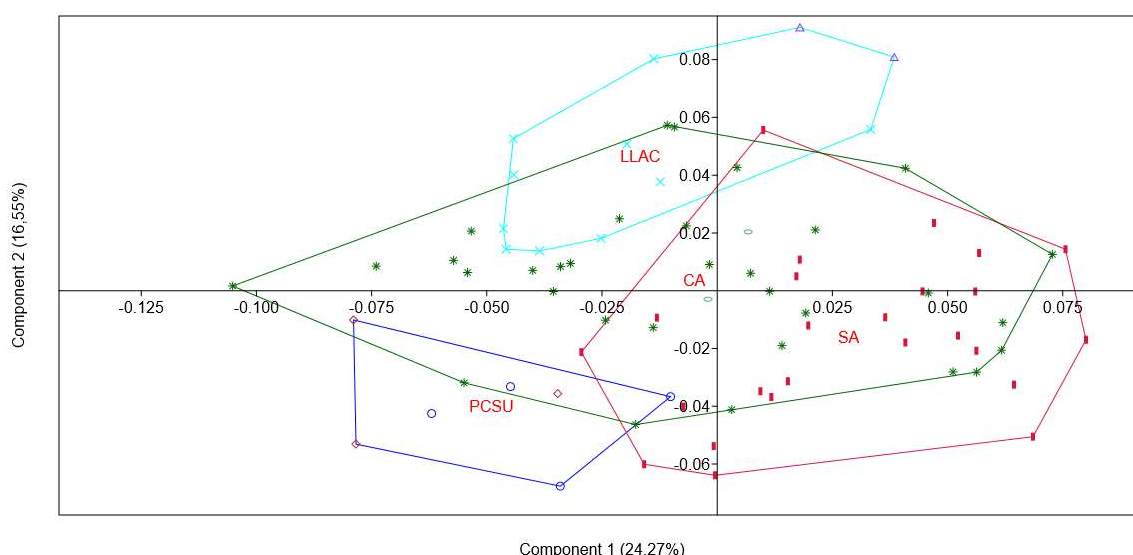


Figura 6. Dispersão entre o primeiro (PC1) e segundo (PC2) componentes extraídos de uma análise de Componentes Principais (PCA) dos escores de forma do fêmur para os quatro agrupamentos taxonômicos. Gráfico de dispersão dos escores dos indivíduos nos dois primeiros componentes. Cada ponto representa um espécime, e as cores distinguem os quatro agrupamentos: *Chiropotes albinasus* (CA, verde), *Sapajus apella* (SA, vermelho), a união de *Saimiri ustus* e *Plecturocebus cinerascens* (PC+SU, azul) e a união de *Ateles chamek* e *Lagothrix lagothricha* (AC+LL, ciano). Observa-se sobreposição parcial entre os grupos, especialmente entre CA e SA, enquanto os grupos de menor porte (PC+SU) e maior porte (AC+LL) ocupam regiões opostas do eixo PC2.

As grades de deformação (*thin-plate spline*) associadas aos dois primeiros componentes principais, considerando uma distorção de +0,1 nos escores, revelaram os seguintes padrões. No PC1, observou-se expansão na região delimitada pelos *landmarks* 8, 9, 10 e 12, correspondente à fossa trocantérica e ao colo femoral, acompanhada de retração na região dos *landmarks* 6 e 7, associada ao trocânter menor e à porção proximal da diáfise. No PC2, verificou-se retração localizada na

região dos *landmarks* 9 e 10 (fossa trocântica) e expansão na região dos *landmarks* 3 e 8 (porção proximal do colo femoral) (Figura 7).

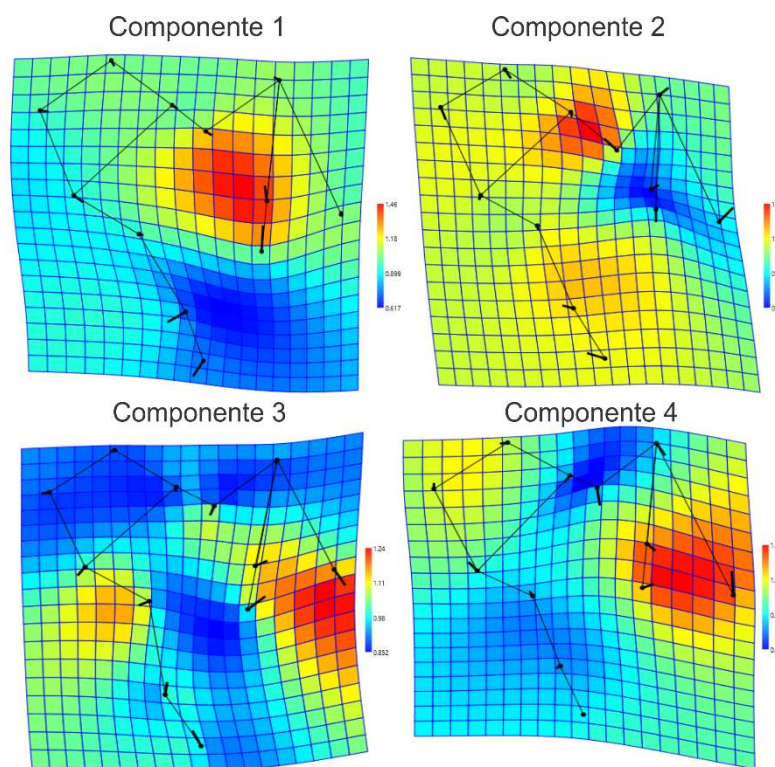


Figura 7. Grades de deformação (*thin-plate spline*) dos quatro primeiros componentes principais da forma do fêmur para as seis espécies de primatas platirrinos examinadas. As deformações representam um acréscimo de +0,1 nos escores de cada PC. PC1: expansão nos marcos 9, 10 e 12 (fossa trocântica) e retração nos marcos 6–7 (trocânter menor e diáfise proximal). PC2: retração nos marcos 9–10 (fossa trocântica) e expansão nos marcos 3 e 8 (colo femoral proximal). PC3: expansão no marco 12 e retração entre os marcos 5, 6 e 10. PC4: expansão entre os marcos 9, 10 e 12 e retração no marco 8.

4.2.2 Relação entre forma e tamanho

As regressões lineares entre o log CS e os escores dos PCs indicaram correlação significativa para PC1 ($p = 0,03$; $R^2 = 0,053$), PC2 ($p = 9 \times 10^{-9}$; $R^2 = 0,35$) e PC5 ($p = 0,008$; $R^2 = 0,084$). PC3 e PC4 não apresentaram relação significativa com o tamanho.

4.2.3 Diferenças entre grupos nos componentes principais (espécies)

Para testar diferenças morfológicas em um nível mais refinado, as comparações foram realizadas, par a par, entre as seis espécies (LL: *Lagothrix lagothricha*; PC: *Plecturocebus cinerascens*; SU: *Saimiri ustus*; AC: *Ateles chamek*; CA: *Chiropotes albinasus*; SA: *Sapajus apella*). Para cada componente principal, a normalidade foi testada por grupo (Shapiro–Wilk) e, conforme a distribuição,

empregaram-se ANOVA seguida de Tukey ou Kruskal–Wallis seguida de Dunn com correção de Bonferroni. Os resultados de cada componente principal nas comparações par a par estão descritos na Tabela 2.

Tabela 2. . Variáveis com diferenças significativas entre pares de espécies nos componentes principais (PC1–PC5). LL: Lagothrix lagothericha; PC: Plecturocebus cinerascens; SU: Saimiri ustus; AC: Ateles chamek; CA: Chiropotes albinasus; SA: Sapajus apella.

Comparação entre espécies	Componentes Principais (PCs)				
	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
LL × PC	☐	☒	☐	☐	☐
LL × SU	☐	☒	☐	☐	☒
LL × AC	☐	☐	☐	☐	☐
LL × CA	☐	☒	☐	☐	☐
LL × SA	☒	☒	☐	☐	☐
PC × SU	☐	☐	☐	☐	☐
PC × AC	☐	☒	☐	☐	☐
PC × CA	☐	☒	☐	☐	☐
PC × SA	☒	☐	☐	☐	☐
SU × AC	☐	☒	☐	☐	☐
SU × CA	☐	☐	☐	☐	☐
SU × SA	☐	☐	☐	☐	☒
AC × CA	☐	☒	☐	☐	☐
AC × SA	☐	☒	☐	☐	☐
CA × SA	☒	☐	☐	☐	☐

☒ Diferença significativa ($p < 0,05$) nos pós-testes (Dunn com bonferroni ou Tukey)

☐ Diferença não significativa

O PC1 apresentou distribuição não-normal, sendo testado com Kruskal-Wallis ($p = 3,17 \times 10^{-5}$), com pós-teste de Dunn com correção de Bonferroni. Por sua vez, PC2 apresentou distribuição normal, sendo efetuada ANOVA ($p = 3,47 \times 10^{-10}$) com pós-teste de Tukey. O PC3 não apresentou diferenças significativas (Kruskal-Wallis $p = 0,0654$). O PC4 apresentou significância global (Kruskal-Wallis $p = 0,03998$), porém as comparações múltiplas não detectaram diferenças significativas entre pares. O

PC5 também apresentou significância global (Kruskal-Wallis $p = 0,0113$), com diferença significativa apenas entre LL e SU ($p = 0,0071$).

4.2.4 Componentes residuais de forma (RSC)

A partir da regressão multivariada das coordenadas de Procrustes contra o log CS, foram extraídos o CAC e os resíduos, sobre os quais se realizou nova PCA. Os quatro primeiros componentes residuais de forma foram retidos com base no critério de *broken stick*. As comparações entre espécies para esses componentes seguiram os mesmos procedimentos de normalidade e testes descritos anteriormente.

O RSC1 apresentou distribuição normal (ANOVA $p = 3,61 \times 10^{-7}$). O teste de Tukey indicou diferenças significativas entre LL e CA ($p = 0,0368$), LL e SA ($p = 7,53 \times 10^{-7}$), SU e SA ($p = 0,0033$) e CA e SA ($p = 0,0004$). O RSC2 não apresentou diferenças significativas (Kruskal-Wallis $p = 0,0793$), assim como o RSC3 (ANOVA $p = 0,2249$). O RSC4 apresentou significância global (ANOVA $p = 0,0115$), porém as comparações múltiplas não revelaram contrastes significativos.

4.2.5 Análise restrita a *Sapajus apella* (SA) e *Chiropotes albinasus* (CA)

Considerando a sobreposição observada entre CA e SA no morfoespaço (Figura 6) e as diferenças significativas detectadas para PC1 e PC2 entre essas duas espécies (Tabela 2), conduziu-se uma PCA adicional restrita a esses dois grupos, a fim de explorar com maior detalhe os padrões de variação morfológica que as distinguem. A sobreposição morfoespacial dos marcos anatômicos por meio do shape médio para indivíduos de *Sapajus apella* comparados a *Chiropotes albinasus* é apresentada na Figura 8.

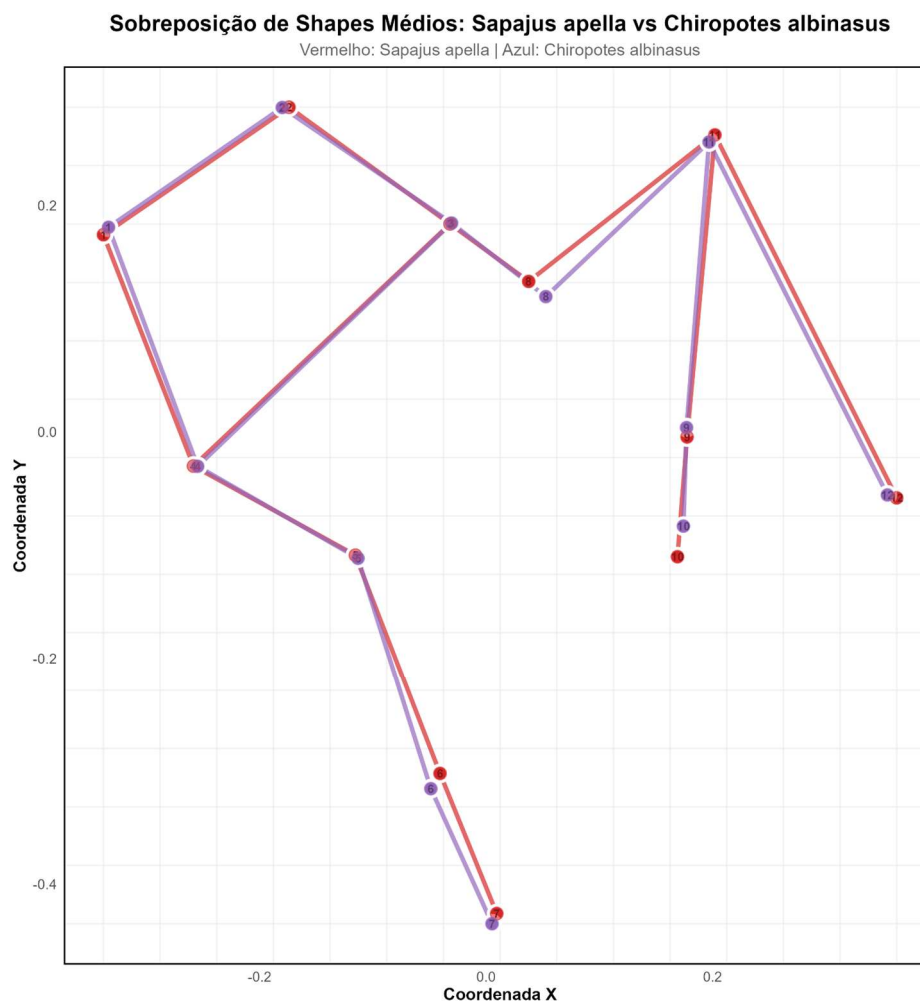


Figura 8. Sobreposição morfoespacial dos marcos anatômicos através do shape médio para indivíduos de *Sapajus apella* (vermelho) comparados à *Chiropotes albinasus* (azul).

Quatro componentes principais foram extraídos, explicando, respectivamente, 27,1% (PC1), 16,1% (PC2), 12,7% (PC3) e 11,9% (PC4) da variação total. As grades de deformação para essa análise revelaram que o PC1 está associado à expansão na fossa trocantérica e à retração no trocânter menor. O PC2 apresentou variações mais difusas, com destaque para os *landmarks* 5 e 12 (Figura 9).

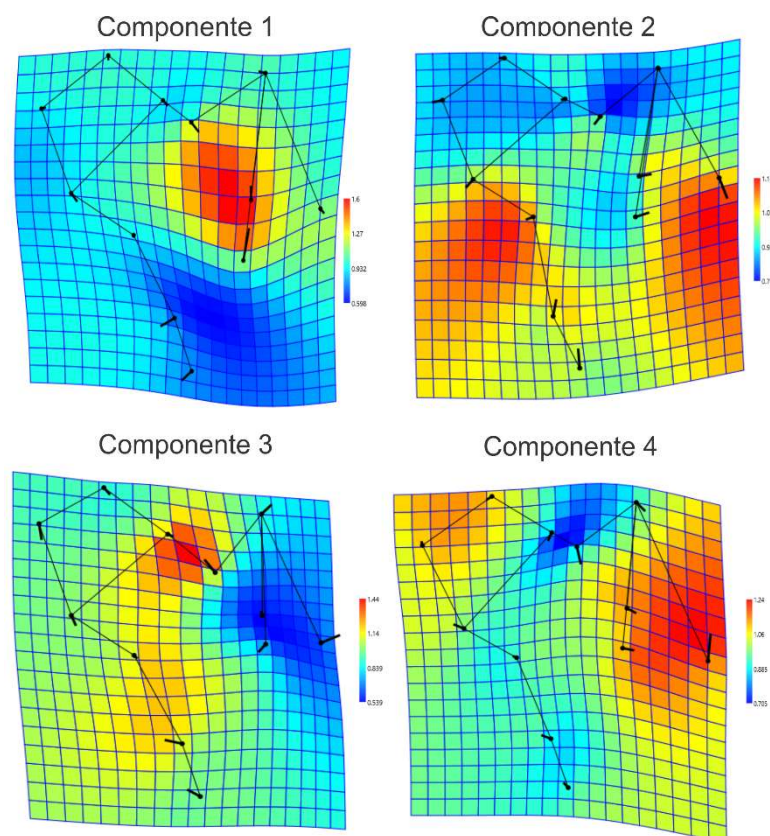


Figura 9. Grades de deformação (*thin-plate spline*) dos quatro primeiros componentes principais da forma do fêmur de *Chiropotes albinasus* e *Sapajus apella*. As deformações representam um acréscimo de +0,1 nos escores de cada PC. PC1: expansão nos marcos 9 e 10 (fossa trocântérica) e retração nos marcos 6–7 (trocânter menor e diáfise proximal). PC2: retração nos marcos 8 e 11 (colo femoral e trocânter maior) e expansão nos marcos 5 e 12. PC3: expansão na região dos marcos 3 e 8 (colo femoral) e retração entre os marcos 9, 10 e 12 (fossa trocântérica). PC4: expansão na região do marco 12 e retração nos marcos 5 e 8.

As comparações entre CA e SA indicaram diferença significativa para PC1 (teste t; $p = 0,0008$) e para PC3 (Mann-Whitney; $p = 0,01$), enquanto PC2 ($p = 0,50$) e PC4 ($p = 0,34$) não apresentaram diferenças significativas.

As regressões entre log CS e os componentes principais nesse subconjunto mostraram relação significativa apenas para PC1 ($p = 0,004$; $r = 0,3667$). As regressões entre CAC e os componentes indicaram relação significativa para PC1 ($p = 1,6 \times 10^{-28}$; $r = 0,94$) e para PC4 ($p = 0,028$; $r = -0,28$).

A análise do CAC restrita a SA e CA resultou na retenção de três componentes residuais de forma, explicando 21,11% (RSC1), 19,44% (RSC2) e 16,18% (RSC3) da variação. Os testes de normalidade indicaram distribuição normal para os três componentes. As comparações entre SA e CA revelaram diferenças significativas para RSC1 (teste t; $p = 0,004$) e RSC2 (teste t; $p = 0,008$), enquanto RSC3 não

apresentou diferença significativa ($p = 0,14$). As regressões entre log CS e os RSCs não indicaram relação significativa para nenhum dos componentes (RSC1: $p = 0,93$; RSC2: $p = 0,97$; RSC3: $p = 0,98$). A regressão entre log CS e o CAC foi significativa ($p = 0,00014$).

4.2.6 Análise com agrupamentos por porte corporal

Para avaliar se a variação morfológica reflete predominantemente diferenças de porte, os espécimes foram novamente organizados nos quatro agrupamentos baseados no porte corporal (AC+LL, PC+SU, SA e CA), e as análises dos escores dos componentes principais e dos componentes residuais de forma foram repetidas com esse agrupamento. Essa abordagem complementa as comparações entre espécies individuais ao permitir verificar padrões que emergem quando se consideram categorias de tamanho corporal de forma mais agregada.

Para o PC1, os dados apresentaram distribuição não normal e o teste de Kruskal-Wallis indicou diferenças significativas entre os grupos ($p < 0,05$). As comparações múltiplas revelaram que SA difere significativamente de AC+LL, de PC+SU e de CA. O PC2 apresentou distribuição normal, e a ANOVA indicou diferenças significativas ($p < 0,05$). O teste de Tukey indicou diferenças significativas entre todos os pares, exceto entre SA e PC+SU. O PC3 não apresentou diferenças significativas (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$), assim como o PC4 (ANOVA, $p > 0,05$). O PC5 apresentou significância global (Kruskal-Wallis $p = 0,04$), mas as comparações múltiplas não detectaram diferenças entre pares.

Para os componentes residuais de forma, o RSC1 apresentou distribuição normal, com ANOVA significativa ($p < 0,05$). O teste de Tukey indicou diferenças significativas em três pares, exceto entre CA e PC+SU ($p = 0,38$) e entre LL+AC e PC+SU ($p = 0,95$). Os demais componentes (RSC2, RSC3 e RSC4) não apresentaram diferenças significativas entre os grupos. Os *boxplots* com *jitter* demonstrando os valores de PCs e RSCs com diferenças significativas estão indicados na Figura 10.

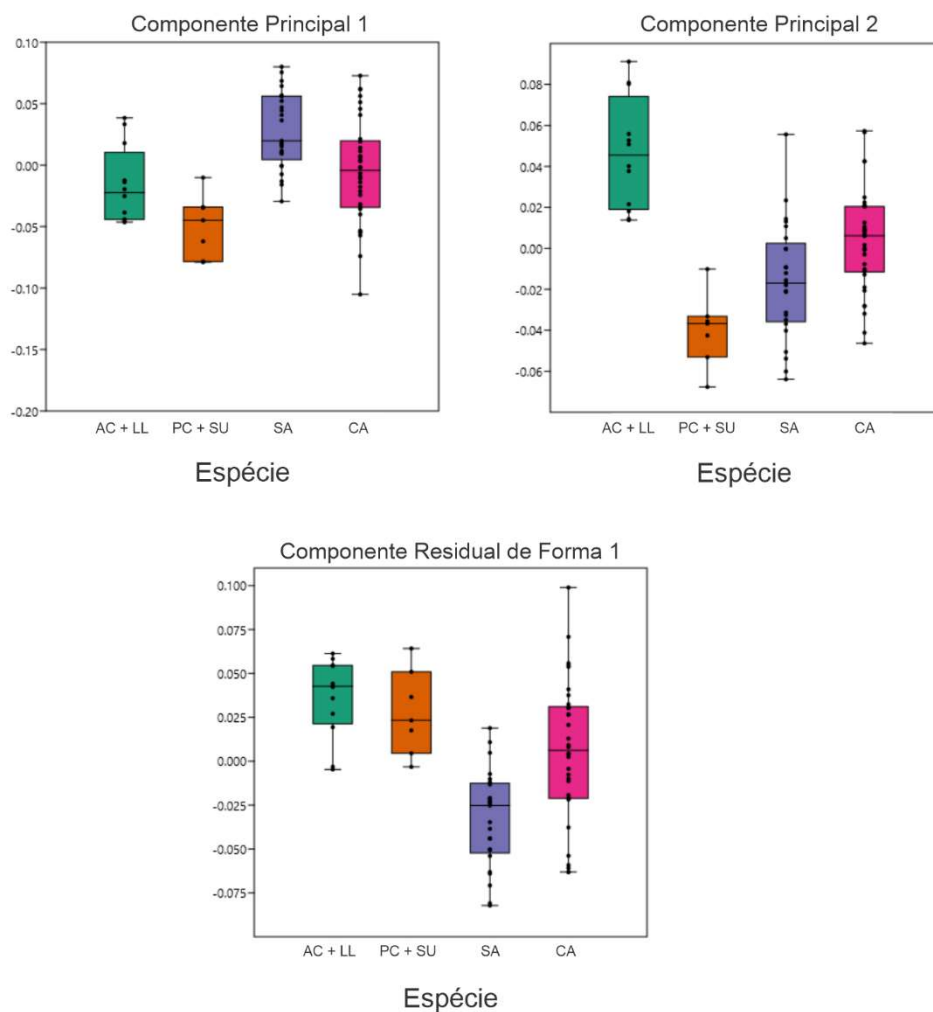


Figura 10. Boxplots dos dois componentes principais (PC1 e PC2) e do componente residual de forma (RSC) acima do *broken stick*, com significância a partir dos testes de ANOVA ou Kruskal-Wallis, com base no agrupamento por porte, resultando em 4 agrupamentos taxonômicos. AC+LL (*Ateles chamek* + *Lagothrix lagothricha*), PC+SU (*Saimiri ustus* + *Plecturocebus cinerascens*), SA (*Sapajus apella*) e CA (*Chiropotes albinasus*).

5 DISCUSSÃO

Este estudo investigou a variação morfológica linear e geométrica entre espécies de primatas em simpatria e evidenciou o papel do tamanho corporal na diferenciação entre agrupamentos. As análises univariadas das variáveis lineares evidenciaram um padrão consistente de diferenciação associado ao tamanho das espécies estudadas. Tanto as variáveis com distribuição paramétrica (FEB, FHD, PFMB, INTD e FMLD) quanto as com distribuição não paramétrica (FTL, FBL, FAPD e FND) convergiram para indicar uma clara separação entre os grupos de tamanhos extremos. Neste cenário, *Ateles chamek* + *Lagothrix lagothricha* (maior porte) e *Saimiri ustus* + *Plecturocebus cinerascens* (menor porte), enquanto *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus* ocuparam posições intermediárias, com maior grau de sobreposição entre si.

A estrutura observada nos boxplots (Figura 3), sintetizada pelas letras associadas às comparações múltiplas (CLD), reforça esse padrão. Os agrupamentos extremos tendem a ocupar intervalos distintos ao longo das variáveis, enquanto os grupos intermediários, em vários casos, compartilham as mesmas categorias estatísticas. Considerando a amplitude de variação de porte entre as espécies analisadas, esse resultado está de acordo com o esperado para medidas lineares, nas quais as dimensões ósseas muitas vezes escalam diretamente com o tamanho corporal (Ruff, 2002; Viacava et al., 2023). Ainda assim, a recorrente sobreposição entre *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus* indica que, em níveis intermediários de porte, a diferenciação não se distribui de forma uniforme em todas as dimensões do fêmur. Esse padrão está de acordo com variações alométricas, que preveem que diferentes características morfológicas, como os acidentes ósseos do fêmur, podem escalar de maneira distinta em relação ao tamanho corporal (Ruff, 1988). Por exemplo, a geometria da diáfise femoral média parece refletir mais diretamente o tamanho (Nadell et al., 2020), enquanto regiões específicas da epífise (como a cabeça e o colo femoral) podem carregar um sinal biomecânico relevante, como sugerem estudos com hominóides (Harmon, 2007). A influência dessas relações alométricas ocorre em múltiplos níveis de organização, desde a microestrutura trabecular femoral em primatas (Ryan & Shaw, 2013) e roedores (Mielke et al., 2018) até a macroanatomia em primatas (Harmon, 2007).

Essa heterogeneidade torna-se mais evidente nas comparações diretas entre esses dois grupos. As diferenças detectadas em FEB (epífise distal), PFMB (epífise proximal) e FMLD (diáfise) indicam que a divergência morfológica entre *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus* não se restringe a uma única região anatômica, distribuindo-se ao longo de múltiplas porções do fêmur. Em contraste, a ausência de diferenças em FHD, FND e INTD, todos referentes à epífise proximal (cabeça, pescoço e distância intertrocantérica), aponta para uma estabilidade relativa dessas dimensões. Embora estudos específicos sobre primatas neotropicais sejam escassos, evidências indiretas de outros primatas sugerem que a epífise proximal tende a ser mais conservada. Ruff (1988), por exemplo, demonstrou que a cabeça femoral escala de forma isométrica em pongídeos, enquanto diferentes partes do fêmur (como os côndilos) podem apresentar trajetórias alométricas distintas, indicando que a resposta ao tamanho não é uniforme ao longo do fêmur. Harmon (2009), ao analisar *Australopithecus africanus*, um hominoide bípede, também observou menor variação dimensional na cabeça femoral em comparação com outras regiões proximais, sugerindo que essa estrutura pode estar sob maior constrição funcional. A interpretação mais parcimoniosa para o contraste observado é que diferentes regiões do fêmur respondem de maneira distinta ao aumento de tamanho, enquanto algumas dimensões variam de forma mais sensível (como FEB, PFMB e FMLD), enquanto outras tendem a manter proporções mais constantes entre espécies de porte semelhante (Nadell et al., 2020; Cosnefroy et al., 2022).

No caso da epífise proximal, essa estabilidade pode estar relacionada à manutenção de relações funcionais específicas, sobretudo as associadas à articulação coxofemoral. A distribuição óssea no colo femoral é amplamente semelhante entre *C. albinasus* e *S. apella*, refletindo orientações de carga consistentes com o comportamento locomotor (Rafferty, 1998). Em espécies de primatas fósseis e atuais, a cabeça femoral apresenta menor variação dimensional em comparação com outras regiões proximais (Harmon, 2009). Elementos como a cabeça e o colo do fêmur participam diretamente da congruência articular e da transmissão de cargas (Carter & Beaupre, 2001), o que sugere que essa região está sob adaptação funcional significativa (Ryan & Shaw, 2013). Em contrapartida, regiões como a diáfise e a epífise distal parecem admitir maior variação proporcional, possivelmente refletindo diferenças mais graduais na distribuição da massa corporal,

nas alavancas musculares ou nos padrões de carga. Estudos recentes demonstram diferenças marcadas na geometria da seção transversal ao longo da diáfise femoral entre grupos locomotores (Cosnefroy et al., 2024), e que a diáfise média reflete mais mudanças de tamanho enquanto porções distais são mais canalizadas (Nadell et al., 2020). A geometria da seção transversal da diáfise femoral reflete diferenças no comportamento locomotor (Carlson, 2005).

As variáveis relacionadas ao comprimento do fêmur (FBL e FTL) reforçam esse quadro ao apresentarem diferenças significativas entre *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus*. O comprimento total do osso emerge, assim, como um dos eixos mais consistentes de diferenciação, integrando variações ao longo de múltiplas regiões anatômicas. Em conjunto, os resultados das análises lineares indicam que a maior parte da variação entre os grupos acompanha um gradiente de tamanho, um princípio observado em diferentes grupos de mamíferos, como demonstrado para o crânio e a mandíbula em primatas neotropicais (Marroig & Cheverud, 2007) e, em escala microestrutural, em dezenas de outras espécies (Felder et al., 2017). Ainda que o gradiente de tamanho domine a variação, comparações entre diferentes grupos taxonômicos, como entre humanos e outros primatas, revelam desvios da isometria estrita (Sylvester & Kramer, 2008). Isso sugere que a relação entre comprimento femoral e tamanho corporal não é universalmente constante e que o comprimento do fêmur, embora seja um forte eixo de diferenciação, pode refletir não apenas o tamanho geral, mas também diferenças nas proporções corporais entre *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus*.

A análise de componentes principais, baseada em variáveis lineares, consolida essa interpretação. O PC1 concentrou 92,01% da variância total, com *loadings* positivos e de magnitude semelhante entre todas as variáveis, caracterizando um eixo global no qual as dimensões variam de forma coordenada, um padrão que, na literatura, é frequentemente interpretado como um componente de tamanho geral (Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Lever et al., 2017). A forte correlação entre os escores de PC1 e as variáveis originais ($r > 0,90$) reforça essa interpretação. Nesse contexto, diferenças específicas entre variáveis tornam-se secundárias diante da predominância desse eixo comum.

Quando a análise é restrita a *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus*, observa-se uma redução expressiva na variância explicada pelo PC1 (51,18%) e um aumento

na contribuição do PC2 (23,06%), que passa a representar um componente relevante. Essa redistribuição indica que a inclusão dos grupos extremos amplifica a dominância do tamanho na estrutura dos dados, enquanto sua remoção permite que outras dimensões de variação ganhem maior expressão. Este padrão é consistente com o princípio de que a dispersão da distribuição de tamanhos influencia a confiabilidade das estimativas alométricas (Brown & Vavrek, 2015). Ainda assim, a sobreposição entre os indivíduos permanece considerável, sugerindo que essas dimensões adicionais capturam variações mais sutis, que merecem ser investigadas (Jolliffe & Cadima, 2016).

A morfologia do fêmur de *C. albinasus* reflete o padrão quadrúpede típico do gênero, que se desloca na porção superior do dossel (Fleagle & Meldrum, 1988). Em contraste, *S. apella* apresenta morfologia mais versátil, condizente com seu repertório locomotor: ainda que predominantemente quadrúpede (84% dos deslocamentos), a espécie também realiza saltos (10%) e escaladas (5%), com aumento do uso da escalada durante a alimentação (8%), predominantemente em ramos laterais das porções média e inferior do dossel (Fleagle & Mittermeier, 1980). No presente estudo, as maiores diferenças morfométricas entre as duas espécies foram observadas na fossa trocântérica, no colo femoral e na região do trocânter menor.

Em contraste com a dominância do tamanho observada na PCA linear, na morfometria geométrica a variância distribui-se de forma mais equilibrada entre os componentes principais (PC1 = 24,27%; PC2 = 16,55%; PC3 = 14,38%; PC4 = 10,34%; PC5 = 7,52%), um padrão que reflete a natureza multidimensional da variação de forma (Viacava et al., 2023). Os *scatter plots* evidenciam ampla sobreposição entre os agrupamentos, particularmente entre *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus*, mas também entre grupos de porte contrastante em vários pares de componentes. Nesse cenário, a interpretação da diferenciação entre grupos não pode se basear apenas na separação visual no morfoespaço, visto que análises de componentes principais podem produzir padrões de separação que não são estatisticamente significativos (Cardini et al., 2021; Lawing & Polly, 2010). Dessa forma, a consistência dos testes estatísticos associados aos eixos torna-se o critério fundamental para a detecção de diferenças morfológicas entre os grupos.

Entre os componentes principais, PC1 e PC2 concentram não apenas a maior proporção da variância, mas também a maior parte das diferenças significativas entre

os grupos. O PC2, em particular, apresenta maior recorrência de significância nas comparações par a par, distinguindo diferentes combinações de espécies, inclusive aquelas que não se separam claramente nos gráficos. Esse comportamento sugere que o PC2 captura um conjunto de variações de forma que, embora não dominantes em termos de variância absoluta, são mais informativas para a discriminação entre grupos. Este padrão não é incomum em análises de morfometria geométrica: García-Martínez et al. (2020), por exemplo, demonstraram que, em uma PCA da forma da caixa torácica de Neandertais e humanos modernos, o PC1 refletiu principalmente a variação ontogenética (associada ao tamanho), enquanto o PC2 captou a variação interespecífica que distingue os dois grupos.

Por outro lado, componentes como PC3, PC4 e PC5, embora contribuam para a variância total, apresentam baixa consistência nas diferenças entre os grupos. A ausência de significância ou a falta de diferenças nos pós-testes indica que esses eixos capturam variação menos estruturada, possivelmente associada a variação intraespecífica, ruído ou diferenças de menor escala que não se traduzem em padrões consistentes entre os agrupamentos. Essa interpretação está alinhada com a literatura sobre análise multivariada, que demonstra que componentes de ordem superior podem refletir ruído aleatório (Forkman & Piepho, 2014), especialmente quando o tamanho amostral é reduzido, o que aumenta o risco de captar variação não estruturada em vez de sinal biológico genuíno (Brown & Vavrek, 2015). A utilização de critérios, como o *broken stick*, auxilia na distinção entre componentes significativos e aqueles que representam predominantemente ruído (Jackson, 1993).

As deformações associadas aos principais componentes indicam que as variações de forma estão concentradas em regiões específicas do fêmur proximal, como a fossa trocântérica, o colo femoral e a região do trocânter menor. A grade de deformação *thin-plate spline* é, por definição, uma ferramenta que exhibe o tipo, a quantidade e a localização das diferenças de forma entre configurações de marcos anatômicos (Pavlinov & Mikeshtina, 2002). Ademais, a decomposição da variação morfológica em diferentes escalas espaciais permite isolar deformações localizadas como as aqui observadas (Cardini, 2020). Essas alterações são espacialmente localizadas e de pequena magnitude, o que é coerente com a sobreposição observada no morfoespaço: a literatura tem demonstrado que a *thin-plate spline* é particularmente eficaz para detectar e caracterizar diferenças sutis de forma, que,

embora estatisticamente significativas, produzem sobreposição entre grupos em análises de componentes principais (Adams & Funk, 1997; Adams et al., 2004). Mais do que indicar diferenças isoladas, essas deformações ajudam a contextualizar onde a variação detectada pelos testes se manifesta ao longo da estrutura. Conforme argumentado por Cardini & Marco (2022), a visualização dos resultados estatísticos como formas reais (por meio de grades de deformação) é parte essencial da interpretação biológica em morfometria, permitindo ao pesquisador “voltar” do espaço multivariado dos PCs para a morfologia anatômica concreta.

As regressões entre log CS e os escores dos componentes principais revelam que a relação entre tamanho e forma não se concentra em um único eixo alométrico, um princípio estabelecido em revisões teóricas da morfometria geométrica (Klingenberg, 2016) e corroborado empiricamente em vertebrados (Mitteroecker et al., 2013). Em nossos dados, embora PC1 e PC2 apresentem associação significativa com o tamanho, essa relação é mais expressiva no PC2 ($R^2 = 0,35$) do que no PC1 ($R^2 = 0,053$). Esse achado contraria a expectativa de que o eixo de maior variância geométrica (PC1) seja automaticamente o principal eixo alométrico, expectativa que simulações recentes demonstraram ser falha quando há variação residual independente da alometria (Klingenberg, 2022).

A decomposição da variação em componente alométrico comum (CAC) e resíduos (RSCs) aprofunda essa distinção, permitindo isolar a parcela da forma que covaria com o tamanho (CAC) daquela que é independente do tamanho (RSCs) (Mitteroecker et al., 2004). Em nosso estudo, o RSC1 concentra as principais diferenças de forma não alométrica, incluindo a nítida separação entre *Chiropotes albinus* e *Sapajus apella*. Esse resultado demonstra que, mesmo em grupos com sobreposição no morfoespaço e com diferenças lineares moderadas, existem variações de forma que não podem ser atribuídas diretamente ao tamanho, fenômeno consistente com a observação de que diferentes preditores (tamanho do centróide, idade, peso corporal) produzem trajetórias alométricas distintas na mesma linhagem (Marugán-Lobón et al., 2020).

Ao mesmo tempo, a ausência de diferenças em RSC1 entre alguns grupos de porte contrastante, como *Ateles chamek* + *Lagothrix lagothricha* e *Saimiri ustus* + *Plecturocebus cinerascens*, indica que uma parte relevante da diferenciação observada anteriormente desaparece quando o efeito do tamanho é removido. Esse

padrão evidencia que o contraste entre extremos é amplamente sustentado por diferenças alométricas, enquanto a variação não-alométrica tende a ser mais sutil e concentrada em comparações entre grupos de porte semelhante, um fenômeno já documentado em outros primatas, nos quais diferenças taxonômicas significativas persistiram mesmo após o controle do tamanho (Elton et al., 2010).

Esse contraste torna-se particularmente evidente ao se considerar que *Chiropotes albinasus* e *Sapajus apella* diferem em RSC1, enquanto alguns pares de maior contraste de tamanho não apresentam diferenças nesse componente. Isso reforça que a variação não-alométrica não acompanha necessariamente o gradiente de tamanho. De fato, um estudo com outros primatas platirrinos têm mostrado que a diferenciação entre mandíbulas de *Cebus* e *Sapajus* está associada a mudanças de forma não alométricas (Del Rio et al., 2018). A análise de componentes residuais de forma (RSCs), uma abordagem já aplicada em atélideos (Aristide et al., 2019), sugere, portanto, que tais variações residuais podem refletir ajustes morfológicos mais específicos, possivelmente relacionados a diferenças funcionais finas ou a trajetórias de crescimento distintas entre linhagens, uma hipótese que merece investigação futura com dados ecológicos e comportamentais.

De forma integrada, os resultados indicam que o tamanho corporal estrutura a maior parte da variação morfométrica entre os grupos, sendo capturado de maneira direta pelas análises lineares e, de forma mais distribuída, pela morfometria geométrica, uma distinção conceitual fundamental entre as noções de tamanho e forma estabelecida na literatura (Klingenberg, 2016). As diferenças de forma, independentes do tamanho, existem e são detectáveis, mas apresentam menor magnitude, distribuição mais localizada e maior dependência de comparações específicas entre grupos.

Essa relação entre tamanho e forma também ajuda a explicar a diferença de desempenho entre as abordagens. A morfometria linear, por preservar diretamente a informação de escala, mostra-se altamente eficiente na discriminação de grupos com diferenças de porte. Já a morfometria geométrica, ao isolar a forma, reduz a dominância desse fator e evidencia variações mais sutis. Esta capacidade de detectar diferenças que escapam à análise linear tem sido demonstrada em estudos recentes, como na detecção de diferenças sutis de forma associadas à idade em fêmures imaturos (Stark, 2024). Além disso, ao permitir investigar como a forma se associa a

aspectos funcionais independentemente do tamanho, como no trabalho de Mitchell et al. (2024), a abordagem geométrica revela-se particularmente relevante na comparação entre grupos morfológicamente próximos.

Por fim, a interpretação dos padrões aqui descritos deve considerar as limitações impostas pelo tamanho amostral reduzido de alguns táxons, notadamente *Plecturocebus cinerascens*, *Ateles chamek*, *Saimiri ustus* e, em menor grau, *Lagothrix lagothricha*. Estudos de morfometria geométrica com primatas têm demonstrado que amostras pequenas podem afetar a estabilidade de estimadores de forma, especialmente em análises multivariadas como a PCA e a regressão alométrica (Cardini & Elton, 2007; Cardini et al., 2021). Embora estatísticas como a variância da forma possam ser razoavelmente precisas mesmo em amostras modestas, a estimação de formas médias e, sobretudo, de ângulos entre trajetórias alométricas é mais sensível ao erro amostral, o que impõe cautela na interpretação de diferenças sutis entre grupos com poucos espécimes (Cardini & Elton, 2007). Esse cuidado é particularmente relevante no presente estudo, uma vez que os táxons com menor número amostral figuram exatamente entre aqueles cujas comparações não revelaram diferenças expressivas nos componentes residuais de forma, sugerindo que a ausência de sinal pode refletir, pelo menos em parte, limitação amostral.

Ainda que o foco analítico tenha se concentrado na porção proximal do fêmur, trata-se de uma região de elevada densidade de acidentes ósseos funcionalmente relevantes, amplamente empregada em estudos morfológicos de primatas para investigar a variação locomotor e a diferenciação taxonômica (Harmon, 2007; Almécija et al., 2013). Assim, a restrição a essa região não constitui propriamente uma limitação, mas uma escolha metodológica alinhada à literatura especializada, que demonstra reiteradamente a capacidade do fêmur proximal de captar diferenças morfológicas significativas entre linhagens.

De forma integrada, os resultados das duas abordagens morfométricas revelam uma complementaridade metodológica que merece ser explicitada. A morfometria linear, ao preservar diretamente a informação de escala, mostrou-se eficiente na discriminação de grupos com diferenças acentuadas de porte, como aquelas entre *Saimiri* e *Lagothrix* ou entre *Plecturocebus* e *Ateles*. Contudo, nesse tipo de análise, a discriminação observada pode refletir predominantemente variação de tamanho,

não sendo possível distinguir, com base apenas em medidas lineares, se as diferenças morfológicas são de natureza alométrica ou independentes do tamanho (Viacava et al., 2023). A morfometria geométrica, ao isolar a forma e remover os efeitos de escala, oferece um arcabouço analítico que vai além da descrição da diferença; ela permite testar se as diferenças de forma persistem após o controle do tamanho, distinguindo a variação alométrica da não alométrica e, com isso, colocando as hipóteses morfológicas à prova (Klingenberg, 2016). Essa complementaridade é o que confere força ao desenho metodológico aqui adotado; a análise linear identifica onde o tamanho é um fator estruturante dominante, enquanto a análise geométrica aprofunda essa investigação, revelando se, e em quais grupos, existem diferenças de forma que não se reduzem a uma simples questão de escala. A morfometria linear, nesse sentido, justifica a geométrica, na medida em que aponta os contrastes em que o tamanho explica grande parte da variação, abrindo caminho para que a abordagem geométrica explore o resíduo não alométrico e teste sua significância biológica (Viacava et al., 2023; Cardini, 2025).

6 CONCLUSÃO

Os resultados indicam que a variação morfométrica entre as seis espécies simpátricas de primatas neotropicais é estruturada predominantemente pelo tamanho corporal. A morfometria linear discrimina eficientemente os grupos de porte extremo, enquanto *Sapajus apella* e *Chiropotes albinasus* apresentam sobreposição parcial. A morfometria geométrica, ao isolar a forma, mostrou que a variação não alométrica (RSC1) separa essas duas espécies, concentrando-se em regiões específicas do fêmur proximal (fossa trocantérica e colo femoral). Esse padrão indica que diferenças morfológicas independentes do tamanho estão presentes mesmo entre grupos de porte semelhante. As espécies com menor tamanho amostral (*Ateles chamek*, *Saimiri ustus*, *Plecturocebus cinerascens*) limitam a generalização de algumas comparações, e a ausência de informações sobre dimorfismo sexual dos espécimes impõe cautela adicional. Em conjunto, os resultados evidenciam a complementaridade das duas abordagens morfométricas e fornecem uma base quantitativa para a discriminação taxonômica e a interpretação de material osteológico fragmentado em contextos tafonômicos.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*. 2013;24(1):7–14. doi:10.4404/hystrix-24.1-6283.
- Adams DC, Funk DJ. Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles: multivariate applications of the thin-plate spline. *Syst Biol*. 1997;46(1):180-194. doi:10.1093/sysbio/46.1.180
- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Ital J Zool*. 2004;71(1):5-16. doi:10.1080/11250000409356545.
- Alhajeri BH, Alaqeely R, Alhaddad H. Geometric morphometrics of silky pocket mice (*Perognathus*: *Perognathinae*: *Rodentia*) crania reveals new insights into their variation, evolution, and taxonomy. *Zool J Linn Soc*. 2025;203. doi:10.1093/zoolinnean/zlae029.
- Almécija S, Tallman M, Alba DM, Pina M, Moyà-Solà S, Jungers WL. The femur of *Orrorin tugenensis* exhibits morphometric affinities with both Miocene apes and later hominins. *Nat Commun*. 2013;4:2888. doi:10.1038/ncomms3888.
- Aramendi J. External long bone morphology as a tool for sex identification in great apes: the case of the humerus and femur. *Am J Biol Anthropol*. 2025;188(2):e70139. doi:10.1002/ajpa.70139.
- Aristide L, Strauss A, Halenar-Price LB, Gilissen E, Cruz FW, Cartelle C, et al. Cranial and endocranial diversity in extant and fossil atelids (*Platyrrhini*: *Atelidae*): a geometric morphometric study. *Am J Phys Anthropol*. 2019;169(2):322-331. doi:10.1002/ajpa.23837.
- Astúa D, Bandeira I, Geise L. Cranial morphometric analyses of the cryptic rodent species *Akodon cursor* and *Akodon montensis* (*Rodentia*, *Sigmodontinae*). *Oecol Aust*. 2015;19(1):143-157. doi:10.4257/oeco.2015.1901.09.
- Auricchio P. *Primatas do Brasil*. São Paulo: Terra Brasilis; 1995. 168 p.
- Ayres JM. Observações sobre a ecologia e o comportamento dos cuxiús (*Chiropotes albinasus* e *Chiropotes satanas*, *Cebidae*: *Primates*) [MS thesis]. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Fundação Universidade do Amazonas; 1981.
- Bellvert A, Adrián-Serrano S, Macías-Hernández N, Toft S, Kaliontzopoulou A, Arnedo MA. The Non-Dereliction in Evolution: Trophic Specialisation Drives Convergence in the Radiation of Red Devil Spiders (*Araneae*: *Dysderidae*) in the Canary Islands. *Syst Biol*. 2023;72(5):998-1012. doi:10.1093/sysbio/syad046.

- Bicca-Marques JC, Heymann EW. Ecology and behavior of titi monkeys (genus *Callicebus*). In: Veiga LM, Barnett AA, Ferrari SF, Norconk MA, editors. *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge: Cambridge University Press; 2013. p. 196–207. doi:10.1017/CBO9781139034210.023.
- Blanco MVF, Cassini GH, Bona P. A three-dimensional geometric morphometric analysis of the morphological transformation of Caiman lower jaw during post-hatching ontogeny. *PeerJ*. 2023;11:e15548. doi:10.7717/peerj.15548.
- Boinski S. The social organizations of squirrel monkeys: Implications for ecological models of social evolution. *Evol Anthropol*. 1999;8(3):101-112. doi:10.1002/(SICI)1520-6505(1999)8:3<101::AID-EVAN5>3.0.CO;2-O.
- Bookstein FL. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge: Cambridge University Press; 1997. ISBN 0521585988.
- Bookstein FL. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Stat Sci*. 1986;1(2):181-222. doi:10.1214/ss/1177014431.
- Boonsri B, Pitakarnnop T, Buddhachat K, Changtor P, Nganvongpanit K. Can feline (*Felis catus*) flat and long bone morphometry predict sex or skull shape? *Anat Sci Int*. 2019;94:245-256. doi:10.1007/s12565-019-00480-8.
- Brown CM, Vavrek MJ. Small sample sizes in the study of ontogenetic allometry; implications for palaeobiology. *PeerJ*. 2015;3:e818. doi:10.7717/peerj.818.
- Cardini A, Elton S, Kovarovic K, Strand Viðarsdóttir U, Polly PD, et al. On the misidentification of species: sampling error in primates and other mammals using geometric morphometrics in more than 4000 individuals. *Evol Biol*. 2021;48:190-220. doi:10.1007/s11692-021-09531-3.
- Cardini A. Allometry and phylogenetic divergence: correspondence or incongruence? *Anat Rec*. 2025;308(3):868-891. doi:10.1002/ar.25544.
- Cardini A. Modern morphometrics and the study of population differences: good data behind clever analyses and cool pictures? *Anat Rec*. 2020;303(11):2747-2765. doi:10.1002/ar.24397.
- Cardini A, Elton S. Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology*. 2007;126:121-134. doi:10.1007/s00435-007-0036-2.
- Cardini A, Marco VA. Procrustes shape cannot be analyzed, interpreted or visualized one landmark at a time. *Evol Biol*. 2022;49:239-254. doi:10.1007/s11692-022-09565-1.
- Carlson KJ. Investigating the form-function interface in African apes: relationships between principal moments of area and positional behaviors in femoral and

- humeral diaphyses. *Am J Phys Anthropol.* 2005;127(3):312-334. doi:10.1002/ajpa.20124.
- Cartelle C, Hartwig WC. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 1996;93(13):6405-6409. doi:10.1073/pnas.93.13.6405.
- Carter DR, Beaupré GS. *Skeletal Function and Form*. Cambridge: Cambridge University Press; 2000. doi:10.1017/cbo9780511574993.
- Chatpiyaphat K, Sumruayphol S, Dujardin JP, Samung Y, Phayakkaphon A, Cui L, et al. Geometric morphometrics to distinguish the cryptic species *Anopheles minimus* and *An. harrisoni* in malaria hot spot villages, western Thailand. *Med Vet Entomol.* 2021;35(3):293-301. doi:10.1111/mve.12493.
- Cooke SB, Tallman M. New endemic platyrrhine femur from Haiti: description and locomotor analysis. *J Hum Evol.* 2012;63(3):560-567. doi:10.1016/j.jhevol.2012.05.008.
- Cooke SB, Terhune CE. Form, function, and geometric morphometrics. *Anat Rec.* 2015;298(1):5-28. doi:10.1002/ar.23065.
- Cordeiro-Estrela P, Baylac M, Denys C, Polop J. Combining geometric morphometrics and pattern recognition to identify interspecific patterns of skull variation: case study in sympatric Argentinian species of the genus *Calomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Biol J Linn Soc.* 2008;94(2):365-378. doi:10.1111/j.1095-8312.2008.00982.x.
- Cosnefroy Q, Marchal F, Bellaiche L, Carlier R, Cazeau C, Lamberton F, Perrier A, Theil JC, Berillon G. Do femoral biomechanical properties follow locomotor changes in primates? An ontogenetic study of olive baboons (*Papio anubis*). *Am J Biol Anthropol.* 2022;179(4):609-623. doi:10.1002/ajpa.24629.
- Cosnefroy Q, Marchal F, Bellaiche L, Carlier R, Cazeau C, Chaumôître K, Lamberton F, Perrier A, Theil JC, Berillon G. Phylogenetic and biomechanical influences in the structural pattern of the femoral diaphysis among catarrhines. *Rev Primatol.* 2024;(15). doi:10.4000/1222m.
- Del Rio J, Furtado dos Reis S, Pires dos Santos TM, Lopes RT, Pérez SI. Morphological diversity of the mandible of capuchin monkeys: a morphometric analysis. *Rev Arg Antrop Biol.* 2018;20(2):1-11. doi:10.17139/raab.2018.0020.02.07.
- Di Fiore AF, Campbell CJ. The Atelines: variation in ecology, behavior and social organization. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK, Stumpf RM, editors. *Primates in Perspective*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press; 2010. p. 156-185.

- Dunn OJ. Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics*. 1964;6(3):241-252. doi:10.1080/00401706.1964.10490181.
- Elissamburu A, Vizcaíno SF. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology*. 2004;262(2):145–59. doi:10.1017/S0952836903004485
- Elton S, Dunn J, Cardini A. Size variation facilitates population divergence but does not explain it all: an example study from a widespread African monkey. *Biol J Linn Soc*. 2010;101(4):823-843. doi:10.1111/j.1095-8312.2010.01504.x.
- Felder AA, Phillips C, Cornish H, Cooke M, Hutchinson JR, Doube M. Secondary osteons scale allometrically in mammalian humerus and femur. *R Soc Open Sci*. 2017;4(11):170431. doi:10.1098/rsos.170431.
- Feldhamer GA, Drickamer LC, Vessey SH, Merritt JF, Krajewski C. *Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology*. Baltimore: Johns Hopkins University Press; 2007.
- Ferrari SF, Schneider H, Mendes SL, Figueiredo-Ready WM, Bynum N, de Souza Aguiar LM, et al. Dynamics of primate communities along the Santarém–Cuiabá Highway in south-central Brazilian Amazonia. In: Marsh LK, editor. *Primates in Fragments*. Boston (MA): Springer; 2003. p. 183-212. doi:10.1007/978-1-4757-3770-7_9.
- Fleagle JG, Meldrum DJ. Locomotor behavior and skeletal morphology of two sympatric pitheciine monkeys, *Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*. *Am J Primatol*. 1988;16(3):227-249. doi:10.1002/ajp.1350160305.
- Fleagle JG, Mittermeier RA. Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *Am J Phys Anthropol*. 1980;52(3):301-314. doi:10.1002/ajpa.1330520302.
- Di Fiore AF. The atelines: behavior and socioecological diversity in a New World monkey radiation. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK, Stumpf RM, editors. *Primates in Perspective*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press; 2011. p. 155-188.
- Fisher RA. *Statistical Methods for Research Workers*. 11th rev ed. Edinburgh: Oliver and Boyd; 1925.
- Forkman J, Piepho HP. Parametric bootstrap methods for testing multiplicative terms in GGE and AMMI models. *Biometrics*. 2014;70(3):639-647. doi:10.1111/biom.12162.
- Fragaszy DM, Visalberghi E, Fedigan LM. *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus*. Cambridge: Cambridge University Press; 2004.

- Frontier S. Étude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle du bâton brisé. *J Exp Mar Biol Ecol.* 1976;25(1):67-75. doi:10.1016/0022-0981(76)90076-9.
- Gabriel KR. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika.* 1971;58(3):453-467. doi:10.1093/biomet/58.3.453.
- Garbino GST, Semedo TBF, Miranda EBP. Taphonomy of harpy eagle predation on primates and other mammals. *Am J Primatol.* 2023;86(1):e23567. doi:10.1002/ajp.23567.
- García-Martínez D, Bastir M, Gómez-Olivencia A, Maureille B, Golovanova L, Doronichev V, et al. Early development of the Neanderthal ribcage reveals a different body shape at birth compared to modern humans. *Sci Adv.* 2020;6(41):eabb4377. doi:10.1126/sciadv.abb4377.
- Gerber S, Neige P, Eble GJ. Combining ontogenetic and evolutionary scales of morphological disparity: a study of early Jurassic ammonites. *Evol Dev.* 2007;9(5):472-482. doi:10.1111/j.1525-142X.2007.00185.x.
- Goodall C. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *J R Stat Soc Ser B (Methodol).* 1991;53(2):285-321. doi:10.1111/j.2517-6161.1991.tb01825.x.
- Gower JC. Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika.* 1975;40(1):33-51. doi:10.1007/BF02291478.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron.* 2001;4(1):9.
- Harmon EH. The shape of the hominoid proximal femur: a geometric morphometric analysis. *J Anat.* 2007;210(2):170-185. doi:10.1111/j.1469-7580.2006.00688.x.
- Harmon EH. Size and shape variation in the proximal femur of *Australopithecus africanus*. *J Hum Evol.* 2009;56(6):551-559. doi:10.1016/j.jhevol.2009.01.002.
- HARTWIG, Walter Carl. Protopithecus: rediscovering the first fossil primate. **History and philosophy of the life sciences**, p. 447-460, 1995.
- Hennessy RJ, Stringer CB. Geometric morphometric study of the regional variation of modern human craniofacial form. *Am J Phys Anthropol.* 2002;117(1):37-48. doi:10.1002/ajpa.10005.
- Hershkovitz P. *Titís, New World Monkeys of the Genus Callicebus (Cebidae, Platyrrhini)*. *Fieldiana Zool.* 1990;(55):1-109.
- Jackson DA. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology.* 1993;74(8):2204-2214. doi:10.2307/1939574.

- Jolliffe IT. Principal components in regression analysis. In: Jolliffe IT. *Principal Component Analysis*. New York: Springer; 1986. p. 129-155.
- Jolliffe IT, Cadima J. Principal component analysis: a review and recent developments. *Philos Trans A Math Phys Eng Sci*. 2016;374(2065):20150202. doi:10.1098/rsta.2015.0202.
- Kaizer M, Fabres B, Aguiar-Silva FH, Sanaiotti TM, Dias AR, Banhos A. The prey of the harpy eagle in its last reproductive refuges in the Atlantic Forest. *Sci Rep*. 2023;13:18308. doi:10.1038/s41598-023-44014-9.
- Kimmerle EH, Ross A, Slice D. Sexual dimorphism in America: geometric morphometric analysis of the craniofacial region. *J Forensic Sci*. 2008;53(1):54-57. doi:10.1111/j.1556-4029.2007.00627.x.
- Klingenberg CP. Methods for studying allometry in geometric morphometrics: a comparison of performance. *Evol Ecol*. 2022;36:439-470. doi:10.1007/s10682-022-10170-z.
- Klingenberg CP. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Dev Genes Evol*. 2016;226:113-137. doi:10.1007/s00427-016-0539-2.
- Kruskal WH, Wallis WA. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *J Am Stat Assoc*. 1952;47(260):583-621. doi:10.1080/01621459.1952.10483441.
- Laibl L, Maletz J, Olschewski P. Post-embryonic development of *Fritzolenellus* suggests the ancestral morphology of the early developmental stages in Trilobita. *Pap Palaeontol*. 2021;7(2):839-859. doi:10.1002/spp2.1324.
- Lawing AM, Polly PD. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *J Zool*. 2010;280(1):1-7. doi:10.1111/j.1469-7998.2009.00620.x.
- Leutenegger W, Larson S. Sexual dimorphism in the postcranial skeleton of New World primates. *Folia Primatol*. 1985;44(2):82-95. doi:10.1159/000156199.
- Lever J, Krzywinski M, Altman N. Points of significance: principal component analysis. *Nat Methods*. 2017;14(7):641-643.
- Louzada NSV, Nogueira MR, Pessôa LM. Comparative morphology and scaling of the femur in yangochiropteran bats. *J Anat*. 2019;235(1):124-150. doi:10.1111/joa.12996.
- Lynch Alfaro JW, Boubli JP, Olson LE, Di Fiore A, Wilson B, Gutiérrez-Espeleta GA, et al. Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *J Biogeogr*. 2012;39:272-288.

- Marcus LF. Traditional morphometrics. In: Rohlf FJ, Bookstein FL, editors. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Ann Arbor: University of Michigan Museums; 1990. p. 77-122.
- Marroig G, Cheverud JM. Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys. *Evolution*. 2005;59(5):1128-1142. doi:10.1111/j.0014-3820.2005.tb01049.x.
- Marugán-Lobón J, Blanco Miranda D, Chamero B, Martín-Abad H. On the importance of examining the relationship between shape data and biologically meaningful variables: an example studying allometry with geometric morphometrics. *Span J Palaeontol*. 2020;28(2):139-148. doi:10.7203/sjp.28.2.17848.
- Mielke M, Wölfer J, Arnold P, van Heteren AH, Amson E, Nyakatura JA. Trabecular architecture in the sciuriform femoral head: allometry and functional adaptation. *Zool Lett*. 2018;4:10. doi:10.1186/s40851-018-0093-z.
- Miranda EBP. Prey composition of harpy eagles (*Harpia harpyja*) in Raleighvallen, Suriname. *Trop Conserv Sci*. 2018;11:1940082918800789.
- Mitchell DR, Potter S, Eldridge MDB, Martin M, Weisbecker V. Functionally mediated cranial allometry evidenced in a genus of rock-wallabies. *Biol Lett*. 2024;20(3):20240045. doi:10.1098/rsbl.2024.0045.
- Mitteroecker P, Gunz P, Windhager S, Schaefer K. A brief review of shape, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix Ital J Mammal*. 2013;24(1). doi:10.4404/hystrix-24.1-6369.
- Mitteroecker P, Gunz P, Bernhard M, Schaefer K, Bookstein FL. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *J Hum Evol*. 2004;46(6):679-698. doi:10.1016/j.jhevol.2004.03.006.
- Mitteroecker P, Gunz P. Advances in geometric morphometrics. *Evol Biol*. 2009;36:235-247. doi:10.1007/s11692-009-9055-x.
- Monteiro LR. Morphometrics and the comparative method: studying the evolution of biological shape. *Hystrix Ital J Mammal*. 2013;24(1):25-32. doi:10.4404/hystrix-24.1-6282.
- Morimoto N, Zollikofer CPE, Ponce de León MS. Shared human–chimpanzee pattern of perinatal femoral shaft morphology and its implications for the evolution of hominin locomotor adaptations. *PLoS One*. 2012;7(7):e41980. doi:10.1371/journal.pone.0041980.
- Mutehart MS. *Morphology of the hindlimb and correlations to locomotor tendencies in platyrrhines*. PhD thesis. Evanston (IL): Northwestern University; 2018.

- Nadell JA, Elton S, Kovarovic K. Ontogenetic and morphological variation in primate long bones reflects signals of size and behavior. *Am J Phys Anthropol.* 2020;174(2):327-351. doi:10.1002/ajpa.24198.
- Naidoo R, Iqbal S. The relationship between locomotion and hindlimb morphology in the leopard (*Panthera pardus*) using a geometric morphometric approach. *Biol Open.* 2024;13(12):bio061823. doi:10.1242/bio.061823.
- Noble JME. *Morphometrics of the juvenile skull: analysis of ontogenetic growth patterns*. Master's thesis. 2015.
- Özkadif S, Haligür A. Morphometrical analysis of the Egyptian mongoose (*Herpestes ichneumon*) hind limb bones (pelvis, femur, and crus) using three-dimensional reconstructed images. *Kafkas Univ Vet Fak Derg.* 2022;28(5). doi:10.9775/kvfd.2022.27964.
- Pavlinov II, Mikeshina NG. Principles and methods of geometric morphometrics. *Zh Obshch Biol.* 2002;63(6):473-493. PMID:12510587.
- Phatsara M, Nganvongpanit K, Mahakkanukrauh P. Comparative morphometric study for distinguishing between human and non-human mammalian (cow, dog, horse, monkey and pig) long bones. *Vet Integr Sci.* 2016;14(1):23-38.
- Pillay AB, Pathmanathan D, Dabo-Niang S, Abu A, Omar H. Functional data geometric morphometrics with machine learning for craniodental shape classification in shrews. *Sci Rep.* 2024;14:15579. doi:10.1038/s41598-024-66246-z.
- Rafferty KL. Structural design of the femoral neck in primates. *J Hum Evol.* 1998;34(4):361-383. doi:10.1006/jhev.1997.0202.
- Montilla Rodríguez MA, Blanco Rodríguez JC. Análisis morfométrico y funcional de la pelvis y sacro del primate *Plecturocebus caquetensis*. *Rev Cienc UNEMI.* 2025;18(48):64-70. doi:10.29076/issn.2528-7737vol18iss48.2025pp64-70p.
- Rohlf FJ. The tps series of software. *Hystrix Ital J Mammal.* 2015;26(1). doi:10.4404/hystrix-26.1-11264.
- Rohlf FJ, Marcus LF. A revolution in morphometrics. *Trends Ecol Evol.* 1993;8(4):129-132. doi:10.1016/0169-5347(93)90024-J.
- Rohlf FJ, Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Biol.* 1990;39(1):40-59. doi:10.2307/2992207.
- Ruff CB. Long bone articular and diaphyseal structure in Old World monkeys and apes. I: locomotor effects. *Am J Phys Anthropol.* 2002;119(4):305-342. doi:10.1002/ajpa.10117.
- Ruff CB. Hindlimb articular surface allometry in Hominoidea and *Macaca*, with comparisons to diaphyseal scaling. *J Hum Evol.* 1988;17(7):687-714. doi:10.1016/0047-2484(88)90025-5.

- Ruzhanova-Gospodinova IS, Vladova S, Szara T, Tandir F, Szara E, Eravci Yalin E, et al. Morpho-geometric description of the skulls and mandibles of brown bears (*Ursus arctos*) from the Dancing Bear Belitsa Park. *Animals*. 2024;14(17):2541. doi:10.3390/ani14172541.
- Ryan TM, Shaw CN. Trabecular bone microstructure scales allometrically in the primate humerus and femur. *Proc Biol Sci*. 2013;280(1758):20130172. doi:10.1098/rspb.2013.0172.
- Schwab JA, Figueirido B, Martín-Serra A, van der Hoek J, Flink T, Kort A, Núñez JME, Jones KE. Evolutionary ecomorphology for the twenty-first century: examples from mammalian carnivores. *Proc Biol Sci*. 2023;290(2011):20231400. doi:10.1098/rspb.2023.1400.
- Sears KE, Capellini TD, Diogo R. On the serial homology of the pectoral and pelvic girdles of tetrapods. *Evolution*. 2015;69(10):2543-2555. doi:10.1111/evo.12773.
- Senter P, Moch JG. A critical survey of vestigial structures in the postcranial skeletons of extant mammals. *PeerJ*. 2015;3:e1439. doi:10.7717/peerj.1439.
- Serio C, Brown RP, Clauss M, Meloro C. Three-dimensional geometric morphometric analyses of humerus ecomorphology: new perspectives for paleohabitat reconstruction in carnivorans and ungulates. *Anat Rec*. 2025;308(3):946-974. doi:10.1002/ar.25553.
- SHAPIRO, Samuel Sanford; WILK, Martin B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, v. 52, n. 3-4, p. 591-611, 1965.
- Siciliano-Martina L, Light JE, Lawing AM. Cranial morphology of captive mammals: a meta-analysis. *Front Zool*. 2021;18:4. doi:10.1186/s12983-021-00386-0.
- Spearman C. Correlation calculated from faulty data. *Br J Psychol*. 1910;3(3):271-295. doi:10.1111/j.2044-8295.1910.tb00206.x.
- Stark S. Technical note: capturing shape—linear measurements and geometric morphometrics of the immature femora. *Am J Biol Anthropol*. 2024;184(3):e24949. doi:10.1002/ajpa.24949.
- Stevenson PR, Castellanos MC. Feeding rates and daily path range of Colombian woolly monkeys as evidence for between- and within-group competition. *Folia Primatol*. 2000;71:399-408. doi:10.1159/000052737.
- Strauss RE, Bookstein FL. The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Syst Biol*. 1982;31(2):113-135. doi:10.1093/sysbio/31.2.113.
- Sylvester AD, Kramer PA, Jungers WL. Modern humans are not (quite) isometric. *Am J Phys Anthropol*. 2008;137(4):371-383. doi:10.1002/ajpa.20880.

- Tarquini J. Femoral shape in procyonids (Carnivora, Procyonidae): morphofunctional implications, size and phylogenetic signal. *J Mammal Evol.* 2021;28:159-171. doi:10.1007/s10914-019-09491-8.
- Tavares WC, Coutinho LC, Oliveira JA. Locomotor habits and phenotypic evolution of the appendicular skeleton in the oryzomyian radiation in the Neotropics (Sigmodontinae, Cricetidae, Rodentia). *J Zool Syst Evol Res.* 2021;59(8):2457-2480. doi:10.1111/jzs.12551.
- Trinkaus E, Ruff CB. Diaphyseal cross-sectional geometry of Near Eastern Middle Palaeolithic humans: the femur. *J Archaeol Sci.* 1999;26(4):409-424. doi:10.1006/jasc.1998.0343.
- Tse YT, Caledo JJM. Quantifying the link between craniodental morphology and diet in the Soricidae using geometric morphometrics. *Biol J Linn Soc.* 2021;133(1):28-46. doi:10.1093/biolinnean/blab005.
- Tukey JW. One degree of freedom for non-additivity. *Biometrics.* 1949;5(3):232-242. doi:10.2307/3001938.
- Urbani B. The ontogeny of the postcranial skeleton in saddle-back tamarins (*Leontocebus fuscicollis*) and callimicos (*Callimico goeldii*) (Callitrichidae, Primates). *Anthropol Rev.* 2023;86(2):1-11. doi:10.18778/1898-6773.86.2.01.
- Viacava P, Baker AM, Blomberg SP, Phillips MJ, Weisbecker V. Using 3D geometric morphometrics to aid taxonomic and ecological understanding of a recent speciation event within a small Australian marsupial (*Antechinus*: Dasyuridae). *Zool J Linn Soc.* 2022;196(3):963-978. doi:10.1093/zoolinnean/zlab048.
- Viacava P, Blomberg SP, Weisbecker V. The relative performance of geometric morphometrics and linear-based methods in the taxonomic resolution of a mammalian species complex. *Ecol Evol.* 2023;13(3):e9698. doi:10.1002/ece3.9698.
- Wallace RB, Painter RLE, Taber AB, Ayres JM. Notes on a distributional river boundary and southern range extension for two species of Amazonian primates. *Neotrop Primates.* 1996;4:353. doi:10.62015/np.1996.v4.353.
- White TD, Black MT, Folkens PA. *Human Osteology*. 3rd ed. Academic Press; 2011. ISBN: 978-0-08-092085-6.
- Youlatos D, Meldrum DJ. Locomotor diversification in New World monkeys: running, climbing, or clawing along evolutionary branches. *Anat Rec.* 2011;294(12):1991-2012. doi:10.1002/ar.21508.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. New York (NY) and London: Elsevier Academic Press; 2004. ISBN: 0-12-77846-08.

8 Material Suplementar

Todos os espécimes utilizados neste estudo estão depositados na coleção do Museu de Zoologia João Moojen (MZUFV). Os espécimes estão organizados por espécie e o código de identificação de cada espécime vem com o nome do ninho de coleta, coordenadas geográficas decimais (latitude e longitude, respectivamente), e data de coleta entre parênteses. Todo o material é proveniente de Mato Grosso, Brasil.

Saimiri ustus – Espécimes adultos no MZUFV (N = 3): EL0911 (Elismar -9.990286; -58.362616; dez. 2017), FS0426 (FSN -9.850086; -58.306281; 21 mai. 2018), FS0116 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018).

Plecturocebus cinerascens – Espécimes adultos no MZUFV (N = 4): CE0170 (Cenomar -9.993833; -58.280667; 2 set. 2019), AW0129 (Andreta-Weder -9.85620; -58.38038; 21 out. 2016), AW0130 (Andreta-Weder -9.85620; -58.38038; 21 out. 2016), CE0171 (Cenomar -9.993833; -58.280667; 2 set. 2019).

Ateles chamek - Espécimes adultos no MZUFV (N = 2): ED0125 (Apiacás -9.383853; -57.64427; set. 2019), CE0301 (Cenomar -9.993833; -58.280667; 23 mai. 2020).

Lagothrix lagothricha - Espécimes adultos no MZUFV (N = 10): AW0202 (Andreta-Weder -9.85620; -58.38038 ; 4 mar. 2017), B20116 (Berneck 2 -9.687318; -58.280317; nov. 2017), CE0172 (Cenomar -9.993833; -58.2806672; set. 2019), B20309 (Berneck 2 -9.687318; -58.280317; ago. 2017), B20307 (Berneck 2 -9.687318; -58.280317; ago. 2017), B0104 (Berneck 1 -9.78344; -58.302317; 4 mar. 2017), B0105 (Berneck 1 -9.78344; -58.302317; 4 mar. 2017), AW0203 (Andreta-Weder -9.85620;-58.38038; 4 mar. 2017), B0727 (Berneck -9.78344; -58.302317; 7 set. 2017), FS0113 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018).

Sapajus apella - Espécimes adultos no MZUFV (N = 27): JB0106 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), JB0105 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), JB0103 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), JB0107 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), FS0301 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), EL0103 (Elismar -9.990286; -58.362616; dez. 2017), EL0714 (Elismar -9.990286; -58.362616; jan. 2018), AW0125 (Andreta-Weder -9.85620; -58.38038; 21 out. 2016), AW0122 (Andreta-Weder -9.85620; -58.38038; 21 out. 2016), AW0302

(Andreta-Weder -9.85620; -58.38038; 4 mar. 2017), AW0304 (Andreta-Weder -9.85620; -58.38038; 4 mar. 2017), AW0303 (Andreta-Weder -9.85620; -58.38038; 4 mar. 2017), ED0131D (Apiacás -9.383853; -57.64427; set. 2019), JB0104 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), B20405 (Berneck 2 -9.687318; -58.280317; ago. 2017), B20311 (Berneck 2 -9.687318; -58.280317; ago. 2017), FS0106 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), FS0102 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), FS0108 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), FS0107 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), FS0101 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), FS0104 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), FS0103 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), FS0105 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), AW0126 (Andreta-Weder -9.85620; -58.38038; 21 out. 2016), B20310 (Berneck 2 -9.687318; -58.280317; ago. 2017), B0728 (Berneck 1 -9.78344; -58.302317; 7 set. 2017).

Chiropotes albinasus - Espécimes adultos no MZUFV (N = 33): JB0122 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), B0302 (Berneck 1 -9.78344; -58.302317; 20 set. 2016), CE0303 (Cenomar -9.993833; -58.280667; 23 mai. 2020), JB0108 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), JB0109 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), JB0110 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), JB0112 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), JB0111 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), CE0169 (Cenomar -9.993833; -58.280667; 2 set. 2019), B0729 (Berneck 1 -9.78344; -58.302317; 7 set. 2017), AW0131 (Andreta-Weder -9.85620; -58.38038; 21 out. 2016), AW0216 (Andreta-Weder -9.85620; -58.38038; 4 mar. 2017), B20118 (Berneck 2 -9.687318; -58.280317; nov. 2017), EL0104 (Elismar -9.990286; -58.362616; dez. 2017), EL0402 (Elismar -9.990286; -58.362616; jan. 2018), EL0715 (Elismar -9.990286; -58.362616; jan. 2018), FS0501 (FSN -9.850086; -58.306281; 8 set. 2018), FS0430 (FSN -9.850086; -58.306281; 21 mai. 2018), FS0427 (FSN -9.850086; -58.306281; 21 mai. 2018), FS0109 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), FS0429 (FSN -9.850086; -58.306281; 21 mai. 2018), FS0428 (FSN -9.850086; -58.306281; 21 mai. 2018), FS0431 (FSN -9.850086; -58.306281; 21 mai. 2018), CE0168 (Cenomar -9.993833; -58.280667; 2 set. 2019), FS0110 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), FS0112 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), FS0111 (FSN -9.850086; -58.306281; 18 fev. 2018), B0206 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), JB0203 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), JB0201 (João Bocão -10.20675; -58.307479; 22 set. 2016), B20119 (Berneck 2 -9.687318; -58.280317; nov. 2017), B20122 (Berneck 2 -9.687318; -58.280317; nov. 2017), B20121 (Berneck 2 -9.687318; -58.280317; nov. 2017).