

**DAYANA LORENCINI PEIXOTO**

**AVALIAÇÃO DA ALOMETRIA E DO DIMORFISMO SEXUAL NA MORFOLOGIA  
DO CRÂNIO DE *Alouatta guariba* (HUMBOLDT, 1812) (PRIMATA, ATELIDAE)  
ATRAVÉS DE MORFOMETRIA GEOMÉTRICA**

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: Pedro Seyferth Ribeiro Romano

Coorientadores: Rodrigo Giesta Figueiredo

**VIÇOSA - MINAS GERAIS  
2022**

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

T

P379a  
2022 Peixoto, Dayana Lorencini, 1997-  
Avaliação da alometria e do dimorfismo sexual na morfologia do crânio de *Alouatta guariba* (Humboldt, 1812) (Primates, Atelidae) através de morfometria geométrica / Dayana Lorencini Peixoto. – Viçosa, MG, 2022.

1 dissertação eletrônica (81 f.): il. (algumas color.).

Inclui apêndices.

Orientador: Pedro Seyferth Ribeiro Romano.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Animal, 2022.

Referências bibliográficas: f. 71-74.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2022.268>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Primatas - Anatomia. 2. Crânio. 3. Alometria. 4. *Alouatta guariba*. I. Romano, Pedro Seyferth Ribeiro, 1979-.

II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Animal. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal.

III. Título.

CDD 22. ed. 571.31

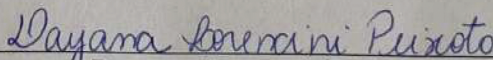
DAYANA LORENCINI PEIXOTO

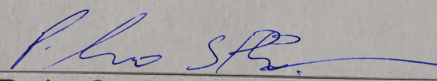
**AVALIAÇÃO DA ALOMETRIA E DO DIMORFISMO SEXUAL NA MORFOLOGIA  
DO CRÂNIO DE *Alouatta guariba* (HUMBOLDT, 1812) (PRIMATA, ATELIDAE)  
ATRAVÉS DE MORFOMETRIA GEOMÉTRICA**

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: 18 de fevereiro de 2022.

Assentimento:

  
\_\_\_\_\_  
Dayana Lorencini Peixoto  
Autora

  
\_\_\_\_\_  
Pedro Seyferth Ribeiro Romano  
Orientador

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus.

Aos meus pais.

À Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade de realizar a pós-graduação.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

A CAPES pela bolsa concedida durante dois anos e pela prorrogação durante a pandemia.

Ao Programa de Biologia Animal da UFV, pela oportunidade de realização do mestrado.

Aos membros da banca, Leonardo Lobo e Fabiano Melo e os suplentes, Rodrigo Giesta e Guilherme Garbino pela colaboração e disponibilidade.

Ao professor Pedro Romano, que aceitou me ajudar durante esse período e me ensinou muito sobre Ciência. Obrigada pela paciência, apoio e confiança durante esse período tão difícil.

Ao professor Rodrigo Giesta, que me apresentou ao professor Pedro e me deu a mão quando mais precisei.

A todos os meus colegas e amigos do LAPOC: obrigada por todos os cafés e conversas partilhadas. Sem vocês, morar tão longe de casa teria sido muito mais difícil. Natália Benevenuto e Monique Póvoa, obrigada pela amizade sincera, memes e um sobrinho muito inteligente. Thiago Mariani (Aspira para os íntimos), obrigada pela paciência em me ensinar tanto e contribuir para meu aprendizado – e obrigada por me dar um sobrinho lindo. Isabella (Bella) Vasconcellos Goulart, Mariana Ambrosin, Heriane Evangelista, Laio Rodrigues e Dias Campos de Andrade obrigada por todas as conversas despreziosas.

Aos curadores, técnicos e estudantes das coleções científicas que me auxiliaram durante o levantamento de dados, em especial as meninas do Instituto Nacional da Mata Atlântica (INMA). Ao Dr. Sérgio Lucena, do INMA, que muito prontamente me disponibilizou o acesso a maior parte do material. Ao curador Dr. Fernando Perini por me receber na coleção da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) e me conceder empréstimo do material.

Ao meu namorado, Renan Mendonça, que me apoiou desde sempre e me incentivou a concluir essa pesquisa.

Aos meus amigos de Alegre, Julia Delpupo, Daniela Teixeira, Vinicius Fioresi e Thais Ignez, que mesmo de longe sempre estiveram torcendo por mim.

## RESUMO

PEIXOTO, Dayana Lorencini, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2022. **Avaliação da alometria e do dimorfismo sexual na morfologia do crânio de *Alouatta guariba* (Humboldt, 1812) (PRIMATA, ATELIDAE) através de morfometria geométrica.** Orientador: Pedro Seyferth Ribeiro Romano. Coorientador: Rodrigo Giesta Figueiredo.

O gênero *Alouatta* possui morfologia craniana distinta e notável. Esses animais possuem um crânio em formato piramidal e especializado, onde se abriga um osso hioide desenvolvido em um potente aparato vocal. Pela falta de estudos morfométricos que incluam a espécie *Alouatta guariba*, o objetivo principal desse estudo foi avaliar a variação morfogeométrica do formato crânio de *A. guariba* adultos, adicionalmente também caracterizou a variação ao longo das faixas etárias. Para isso, foram incluídos 92 espécimes, sendo analisadas três vistas: dorsal, lateral e ventral. Os testes de dimorfismo sexual foram realizados apenas com indivíduos adultos e de sexo conhecido e levaram em consideração tamanho e forma separadamente. Para análises de tamanho, o tamanho de centroide foi submetido ao teste de Kruskal-Wallis. Para forma, duas abordagens foram realizadas: Componentes Principais e regressão bivariada. Para as diferenças do formato entre as classes etárias, aplicou-se a análise de componente alométrico comum (CAC). Os resultados indicam que o dimorfismo sexual na forma do crânio é fortemente associado ao tamanho (i.e., alometria). A alometria se manifesta no achatamento do teto do crânio, expansão do arco zigomático, posicionamento do forame *magnum* e desenvolvimento do palato. As variações morfológicas entre as faixas etárias indicam que as fêmeas adultas são mais parecidas com os jovens do que com os machos adultos. As mudanças na morfologia craniana relacionadas à ontogenia se manifestam no arco zigomático, teto do crânio, projeção da face, posicionamento do forame *magnum* e desenvolvimento do palato. Nossos resultados fornecem evidências para a compreensão da variação morfológica em *A. guariba* e contribuem para o maior entendimento dos padrões de dimorfismo sexual e ontogenia no gênero.

Palavras-chave: Morfologia craniana. Primatas. Alometria.

## ABSTRACT

PEIXOTO, Dayana Lorencini, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2022. **Evaluation of allometry and sexual dimorphism in the morphology of the skull of *Alouatta guariba* (Humboldt, 1812) (PRIMATES, ATELIDAE) using geometric morphometric techniques.** Adviser: Pedro Seyferth Ribeiro Romano. Co-adviser: Rodrigo Giesta Figueiredo.

The genus *Alouatta* has distinctive and remarkable cranial morphology. These animals have a specialized pyramid-shaped skull, which houses a hyoid bone developed into a powerful vocal apparatus. Due to the lack of morphometric studies that include the species *Alouatta guariba*, the main objective of this study was to evaluate the morphogeometric variation of the skull shape of *A. guariba* adults, additionally also characterizing the variation along the age groups. We study the skull shape of 92 specimens and three views were analyzed: dorsal, lateral, and ventral. Tests for sexual dimorphism were performed only with adults of known sex and we considered the size and shape separately. For size analyses, the centroid size was submitted to Kruskal-Wallis's test. For shape, we carried out two approaches: Principal Components and bivariate regression. For differences in shape between age groups, we performed an analysis of the common allometric component (CAC). Our results indicate that sexual dimorphism in skull shape is highly influenced by size (i.e., allometry). Allometry is manifested in the braincase flattening, expansion of the zygomatic arch, positioning of the foramen magnum, and development of the palate. Morphological variations between age groups indicate that adult females are more similar to juveniles than to adult males. Changes in cranial morphology related to ontogeny are manifested in the zygomatic arch, braincase, projection of the face, positioning of the foramen magnum, and development of the palate. Our results provide evidence for the understanding of morphological variation in *A. guariba* and contribute to a better understanding of patterns of sexual dimorphism and ontogeny in the genus.

Keywords: Cranial Morphology. Primates. Allometry.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Mapa de distribuição em território brasileiro da espécie <i>Alouatta guariba</i> .	20
Figura 2- Bugio ruivo.	20
Figura 3- Vista dorsal do crânio de <i>Alouatta guariba</i> .	23
Figura 4- Vista lateral do crânio de <i>Alouatta guariba</i> .	24
Figura 5- Vista ventral do crânio de <i>Alouatta guariba</i> .	26
Figura 6- Gráficos com as distribuições do tamanho do centroide do crânio de <i>A. guariba</i> para machos e fêmeas nas vistas (a) dorsal, (b) lateral e (c) ventral.	32
Figura 7- Porcentagem de variância dos componentes principais para a análise morfometria geométrica seguindo o modelo de <i>brokenstick</i> (Jackson 1993) em vista dorsal.	33
Figura 8- Gráfico de Análise de Componentes Principais (PC) em vista dorsal.	34
Figura 9- Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC1.	35
Figura 10- Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC2.	36
Figura 11- Porcentagem de variância dos componentes principais para a análise GMM seguindo o modelo de <i>brokenstick</i> (Jackson 1993) em vista lateral.	37
Figura 12- Gráfico de Análise de Componentes Principais (PC) em vista lateral.	37
Figura 13- Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC1.	38
Figura 14- Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC2.	39
Figura 15- Porcentagem de variância dos componentes principais para a análise de morfometria geométrica seguindo o modelo de <i>brokenstick</i> (Jackson 1993).	40
Figura 16- Gráfico de Análise de Componentes Principais (PC) em vista ventral.	41
Figura 17- Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC1.	42
Figura 18- Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC2.	43
Figura 19- Regressão linear alométrica (tamanho vs. formato) em vista dorsal.	44

Figura 20- Regressão linear alométrica (tamanho vs. Formato) em vista lateral. ....	44
Figura 21- Regressão linear alométrica (tamanho vs. formato) em vista ventral.....	45
Figura 22- Morfoespaço bidimensional do crânio de <i>Alouatta guariba</i> em vista dorsal, baseado nas projeções do componente alométrico (Componente Alométrico Comum) e o componente não-alométrico mais relevante (Componente Residual de Formato).....	46
Figura 23- Regressão linear do tamanho de centroide normalizado (logCS) e CAC em vista dorsal. ....	47
Figura 24- Grade de deformação em vista dorsal baseado nas projeções do componente alométrico (CAC) e o componente não alométrico mais relevante (RSC2). ....	48
Figura 25- Regressão dos escores de PC1 e CAC em vista dorsal. A regressão (linha vermelha) se encaixa em um modelo linear bivariado e as linhas azuis representam o intervalo de confiança de 95%. ....	49
Figura 26- Variação no formato do crânio entre as faixas etárias em vista dorsal. ...	50
Figura 27- Regressão linear do: A) PC2 vs. RSC1; B) PC3 vs. RSC2.....	51
Figura 28- Morfoespaço bidimensional do crânio de <i>Alouatta guariba</i> em vista lateral, baseado nas projeções do componente alométrico (Componente Alométrico Comum) e os componentes não-alométricos mais relevantes (Componente Residual de Formato).....	52
Figura 29- Regressão linear do tamanho de centroide normalizado (logCS) e CAC em vista lateral. ....	53
Figura 30- Grade de deformação em vista lateral baseado nas projeções do componente alométrico (CAC) e o componente não alométrico mais relevante (RSC1). ....	54
Figura 31- Regressão dos escores de PC1 vs. CAC em vista dorsal. ....	55
Figura 32- Variação no formato do crânio entre as faixas etárias em vista lateral. ...	56
Figura 33- Regressão linear do: A) PC2 vs. RSC1; B) PC3 vs. RSC3.....	57
Figura 34- Morfoespaço bidimensional do crânio de <i>Alouatta guariba</i> em vista ventral, baseado nas projeções do componente alométrico (Componente Alométrico Comum) e o componente não-alométrico mais relevante (Componente Residual de Formato).....	58
Figura 35- Regressão linear do tamanho de centroide normalizado (logCS) e CAC em vista ventral. ....	59

Figura 36- Grade de deformação em vista lateral baseado nas projeções do componente alométrico (CAC) e o componente não alométrico mais relevante (RSC3). .....	60
Figura 37- Regressão dos escores de PC1 vs. CAC em vista dorsal. ....	61
Figura 38- Variação no formato do crânio entre as faixas etárias em vista ventral. ..	62
Figura 39- Regressão linear do: A) PC2 vs. RSC1; B) PC3 vs. RSC2.....	63

## LISTA DE QUADROS

Quadro 1- Principais arranjos taxonômicos para <i>Alouatta</i> desde meados do século XX. ....	18
Quadro 2- Número amostral do estudo, discriminado para cada vista observada. ...	22
Quadro 3- Descrição e tipo de homologia (segundo Bookstein, 1991) dos marcos anatômicos utilizados na vista dorsal do crânio. ....	24
Quadro 4- Descrição e tipo de homologia (segundo Bookstein, 1991) dos marcos anatômicos utilizados na vista lateral do crânio. ....	25
Quadro 5- Descrição e tipo de homologia (segundo Bookstein, 1991) dos marcos anatômicos utilizados na vista ventral do crânio. ....	27

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	13
1 O gênero <i>Alouatta</i> Lacépède, 1799.....	13
1.2 Morfologia craniana do gênero.....	14
1.2.1 Dimorfismo sexual craniano no gênero <i>Alouatta</i> .....	15
1.3 A espécie <i>Alouatta guariba</i> (Humboldt, 1812).....	17
1.4 Objetivos.....	21
1.4.1 Objetivo geral.....	21
1.4.2 Objetivos específicos.....	21
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	22
2.1 Amostra.....	22
2.2 Definição de marcos anatômicos.....	22
2.3 Definição das faixas etárias.....	27
2.4 Análises preliminares.....	28
2.4.1 Superimposição de Procrustes.....	28
2.4.2 Teste de erro.....	28
2.5 Análises estatísticas.....	29
2.5.1 Análises de dimorfismo sexual.....	29
2.5.1.1 Dimorfismo sexual quanto ao tamanho.....	29
2.5.1.2 Dimorfismo sexual quanto a forma.....	30
2.5.1.2.1 Visualização da mudança da forma.....	30
2.5.2 Alometria.....	31
3. RESULTADOS.....	32
3.1 Teste de erro.....	32
3.2 Dimorfismo sexual quanto ao tamanho.....	32
3.3 Dimorfismo sexual no formato do crânio.....	33
3.3.1 Vista dorsal.....	33
3.3.2 Vista lateral.....	36
3.3.3 Vista ventral.....	40
3.4 Tamanho x forma do crânio para os sexos.....	43
3.4.1 Dorsal.....	43
3.4.2 Lateral.....	44
3.4.3 Ventral.....	45
3.5 Componente Alométrico Comum entre as faixas etárias.....	45
3.5.1 Vista dorsal.....	45

3.5.2 Vista lateral.....	51
3.5.3 Vista ventral.....	57
4. DISCUSSÃO.....	64
4.1 Variação alométrica no dimorfismo sexual .....	64
4.2 Dimorfismo sexual não-alométrico no crânio de <i>Alouatta guariba</i> .....	65
4.3 Variações na alometria ontogenética craniana.....	67
5. CONCLUSÕES.....	69
6. REFERÊNCIAS .....	70
APÊNDICE A.....	74
APÊNDICE B.....	78
APÊNDICE C .....	79
APÊNDICE D .....	80

## 1. INTRODUÇÃO

### 1 O gênero *Alouatta* Lacépède, 1799

Ordem Primates, Gill, 1872;

Subordem Haplorhini, Pocock 1918;

Infraordem Platyrrhini Geoffroy Saint-Hilaire, 1812

Família Atelidae Gray, 1821;

Gênero *Alouatta* Lacépède, 1799.

O nome *Alouatta* deriva do francês e significa gritador, referindo-se a principal característica do gênero: sua vocalização similar a um ronco (HILL, 1962). O gênero inclui espécies comumente conhecidas como bugios, barbados ou guaribas (em inglês “*howling monkeys*” ou “*howler monkeys*” – macacos gritadores/roncadores) (NEVILLE *et al.*, 1988). O nome popular barbado faz menção a presença de uma pelagem espessa na região gular, semelhante a uma barba, encontrada nos machos (HIRSCH *et al.*, 1991; MIRANDA; PASSOS, 2005).

*Alouatta* está agrupado aos gêneros *Aletes* É. Geoffroy, 1806, *Lagothrix* E. Geoffroy, 1812 e *Brachyteles* Spix, 1823, dentro da família Atelidae. Esses quatro gêneros são conhecidos por serem macacos de grande porte, frugívoros-folívoros e que apresentam cauda preênsil (SCHNEIDER; SAMPAIO, 2015).

As duas primeiras espécies de bugios foram descritas por Linnaeus (1766), as quais ele incluiu no gênero *Simia* Linnaeus, 1758: *Simia belzebul* e *Simia seniculus*. Porém, o mesmo gênero já estava sendo utilizado para macacos do velho mundo, o que causaria confusão e não uniformidade para descrever as espécies. Dessa forma, sob a opinião número 114, da Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica o gênero *Simia* foi suprimido (ICZN, 1922; ICZN 1999). O nome *Alouatta* foi criado em 1799 por Lacépède, mas incluía apenas uma espécie, nomeada à época *S. belzebul*. Posteriormente, Illiger (1811) descreveu *S. belzebul* como pertencente ao gênero *Mycetes* Illiger, 1811; no ano seguinte Geoffroy Saint-Hilaire descreveu outras

espécies de guariba no gênero *Stentor* É. Geoffroy, 1812 (*apud* GREGORIN, 2006). Entretanto, segundo o Princípio da Prioridade (ICZN, 1922), *Alouatta* prevalece como sendo o nome válido, enquanto *Mycetes* e *Stentor* são sinônimos.

Os bugios encontram-se amplamente distribuídos na região Neotropical, sendo registrados desde o Estado de Vera Cruz, no México, até Corrientes, na Argentina (GREGORIN, 2006). No Brasil, encontram-se distribuídos por todos os biomas (BICCA-MARQUES, 2007). Esses animais se alimentam principalmente de folhas (NEVILLE *et al.*, 1988; MENDES, 1989; CHIARELLO, 1992; GALETTI; PEDRONI; MORELLATO, 1994; MIRANDA; PASSOS, 2004). Entretanto, o consumo de frutas pode aparecer a depender da abundância (MENDES, 1989; GALETTI; PEDRONI; MORELLATO, 1994). Vivem em grupos sociais relativamente pequenos (média de 6 integrantes), com machos e fêmeas adultos convivendo com jovens e infantes (NEVILLE *et al.*, 1988; MENDES, 1989; MIRANDA; PASSOS, 2005). As gestações são de apenas um filhote e duram em média 190 dias (NEVILLE *et al.*, 1988; STRIER; MENDES; SANTOS, 2001).

## 1.2 Morfologia craniana do gênero

Estudos sobre a morfologia craniana do gênero têm sido desenvolvidos desde o século XX. Von Ihering (1914), Lönnberg (1941), Hershkovitz (1949) e Hill (1962) foram os primeiros a desenvolverem estudos acerca da morfologia craniana do grupo. Por conta disso, seus trabalhos são bastantes relevantes, uma vez que serviram como embasamento para estudos posteriores.

A característica comportamental mais marcante em *Alouatta* é sua vocalização, similar a um ronco, que é possibilitada pela anatomia do osso hioide (HILL, 1962; SCHÖN, 1971; DUNN *et al.*, 2015; FIORENZA; BRUNER, 2017). Nestes animais o osso hioide é muito desenvolvido de modo a formar uma caixa de ressonância vocal (GREGORIN, 2006) e a morfologia deste osso influencia diretamente na organização osteológica do crânio (NEVILLE *et al.*, 1988; YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015).

Os bugios possuem uma série de características que tornam sua morfologia craniana “inconfundível à de qualquer outro primata” (HILL, 1962), sendo as principais: 1) desenvolvimento acentuado dos ramos mandibulares; 2) forame magno com posicionamento mais ventral; 3) caixa craniana relativamente pequena em relação à face e com formato piramidal; e 4) rotação dorsal das estruturas rostrais em relação

ao neurocrânio, chamado de *airorhynchy* (HILL, 1962; BICCA-MARQUES, 2007; GREGORIN, 2006; YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015; FIORENZA; BRUNER, 2017).

As características externas desse gênero são distintas e peculiares ao ponto de Hill (1962) se referir a uma aparência “temível” e “bestial”. Além do desenvolvimento do osso hioide, diferenças na morfologia craniana dos bugios também estão relacionadas ao desenvolvimento do músculo masseter, associada à sua dieta folívora (YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015).

O desenvolvimento do osso hioide e as mudanças no posicionamento do crânio também estão ligadas às diferenças sexuais (GREGORIN, 2006). Os bugios machos possuem o osso hioide maior que o das fêmeas (HILL, 1962; PLAVCAN, 2001; GREGORIN, 2006; DUNN *et al.*, 2015; YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015). Por conta disso, as características cranianas presentes em ambos os sexos sofrem variações. Sabe-se que *Alouatta seniculus* (Linnaeus, 1766) é a espécie que apresenta maior grau de dimorfismo sexual corporal e craniano (RAVOSA; ROSS, 1994; YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015). Entretanto, por mais que existam estudos com várias espécies do gênero *Alouatta*, pesquisas que exploram a presença de dimorfismo sexual craniano e entendam os possíveis padrões envolvidos em *A. guariba* não foram encontrados no Google Scholar (base de dados utilizadas neste estudo).

### **1.2.1 Dimorfismo sexual craniano no gênero *Alouatta***

A comparação de características anatômicas tem sido um elemento central na biologia comparativa durante séculos (SANGER *et al.*, 2013). Além da variabilidade inter- e intrapopulacional e, também, ontogenética, machos e fêmeas de uma mesma espécie podem divergir em sua morfologia, fisiologia e comportamento (LEUTENEGGER; CHEVERUD, 1985; SANGER *et al.*, 2013). As diferenças encontradas em ambos os sexos são o que nós entendemos por dimorfismo sexual (PLAVCAN, 2002).

O dimorfismo sexual é um fenômeno que difere em padrões e magnitude entre as espécies (SANGER *et al.*, 2013) e é comumente observado em primatas (PLAVCAN, 2001). No grupo dos primatas, as estruturas/feições que mais apresentam dimorfismo sexual são: tamanho e forma do dente canino, peso corporal, coloração de pelagem e osso hioide (PLAVCAN, 2002; HILL, 1962; PLAVCAN, 2001; GREGORIN, 2006;

DUNN *et al.*, 2015; YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015). Por isso, o osso hioide e o crânio tem sido objeto de diversos estudos para entender os padrões e a evolução do dimorfismo sexual no gênero *Alouatta* (SCHULTZ, 1960; HILL, 1962; RAVOSA; ROSS, 1994; JONES *et al.*, 2000; BLANCO; GODFREY, 2006; FLORES; CASINOS, 2011; YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015; FIORENZA; BRUNER, 2017).

Segundo Flores e Cassinos (2011 p. 148), “as variáveis cranianas que são sexualmente diferentes na fase final do adulto estão fortemente correlacionadas com a função trófica e mastigatória, que são importantes na competição entre machos adultos”. Para Ravosa e Ross (1994), um dos fatores mais comuns relacionados à existência de diferenças morfológicas entre machos e fêmeas é o tamanho corporal. Blanco e Geofroy (2006 p. 274) apontam que isso não ocorre devido às consequências alométricas porque “apesar dos machos parecerem seguir as trajetórias alométricas femininas quando jovens, eles divergem das relações entre o tamanho e a forma das fêmeas antes de atingir a idade adulta”. Entretanto, os resultados obtidos por Fiorenza e Bruner (2011) indicam que o dimorfismo sexual existe apenas por causa das diferenças alométricas.

*Alouatta seniculus* se destaca das outras espécies do gênero por apresentar níveis mais pronunciados de dimorfismo sexual na morfologia do crânio e do osso hioide (RAVOSA; ROSS, 1994; YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015). Os trabalhos sobre dimorfismo sexual no gênero não descrevem padrões de dimorfismo sexual craniano para a espécie *A. guariba* (SCHULTZ, 1960; RAVOSA; ROSS, 1994; JONES *et al.*, 2000; BLANCO; GODFREY, 2006; FLORES; CASINOS, 2011; FIORENZA; BRUNER, 2017). YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015) fizeram um comparativo geral entre as espécies de *Alouatta*, usando não só morfometria geométrica como também morfometria tradicional, sem dar ênfase em *A. guariba*. Os autores indicam que existem diferenças entre o grau de dimorfismo entre as diversas espécies de *Alouatta* (YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015). Portanto, não deixa claro se existe dimorfismo craniano em *A. guariba* ou, se existe, se segue os mesmos padrões de outras espécies.

Estudos com morfometria tradicional mostram que as estruturas craniofaciais mais sexualmente dimórficas no gênero são: espessura do arco zigomático, espessura da sínfise mandibular e largura dos caninos superiores (PLAVCAN, 2002). Por outro lado, o teto do crânio e as dimensões orbitais são as medidas com menor variação entre machos e fêmeas adultos (PLAVCAN, 2002). Entretanto, estudos utilizando a

morfometria geométrica em crânios de *A. seniculus* descreveram variações do teto do crânio associados ao dimorfismo sexual, onde os machos possuem o teto craniano achatado, enquanto as fêmeas possuem essa região arredondada (YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015; FIORENZA; BRUNER, 2017).

### **1.3 A espécie *Alouatta guariba* (Humboldt, 1812)**

A espécie *A. guariba* é fruto de um debate taxonômico relativamente recente. Como pode-se observar no Quadro 1, há discordância sobre a validade do nome *A. guariba*. Alguns autores, como Hill (1962) e Gregorin (2006) reconhecem *A. guariba* como sinônimo júnior da espécie *Alouatta fusca* (É. Geoffroy, 1812). Curiosamente, tanto *A. guariba* quanto *A. fusca* foram descritas no mesmo ano, por autores diferentes. *Alouatta fusca* foi apresentado por Saint-Hilaire e *A. guariba* foi descrito por Humboldt, ambos em 1812.

Quadro 1- Principais arranjos taxonômicos para *Alouatta* desde meados do século XX. \*Salienta-se que Gregorin (2006) não levou em consideração todas as espécies do gênero, principalmente aquelas que não são encontradas no Brasil.

Rylands <i>et al.</i> (1995)	Groves (2001)	Gregorin (2006)*
<i>A. caraya</i>	<i>A. caraya</i>	<i>A. caraya</i>
<i>A. belzebul</i>	<i>A. belzebul</i>	<i>A. belzebul</i>
<i>A. b. belzebul</i>	<i>A. nigerrima</i>	<i>A. discolor</i>
<i>A. b. discolor</i>		<i>A. ululata</i>
<i>A. b. nigerrima</i>		
<i>A. b. ululata</i>		
<i>A. fusca</i>	<i>A. guariba</i>	<i>A. fusca</i>
<i>A. f. clamitans</i>	<i>A. g. clamitans</i>	<i>A. clamitans</i>
<i>A. f. fusca</i>	<i>A. g. guariba</i>	
<i>A. palliata</i>	<i>A. palliata</i>	
<i>A. p. equatorialis</i>	<i>A. coibensis</i>	
<i>A. p. palliata</i>	<i>A. pigra</i>	
<i>A. p. mexicana</i>		
<i>A. coibensis</i>		
<i>A. c. coibensis</i>		
<i>A. c. trabeata</i>		
<i>A. pigra</i>		
<i>A. seniculus</i>	<i>A. seniculus</i>	
<i>A. s. amazonica</i>	<i>A. s. arctoidea</i>	
<i>A. s. insulanus</i>	<i>A. s. juara</i>	
<i>A. s. juara</i>	<i>A. s. seniculus</i>	<i>A. juara</i>
<i>A. s. macconnelli</i>		<i>A. macconnelli</i>
<i>A. s. puruensis</i>		<i>A. nigerrima</i>
<i>A. s. seniculus</i>		<i>A. puruensis</i>
<i>A. s. straminea</i>		
<i>A. seniculus spp</i>		
<i>A. arctoidea</i>		
<i>A. sara</i>		

Fonte: Modificada de Gregorin (2006).

Sabe-se até então que Carvalho (1965 *apud* Rylands; Brandon-Jones, 1998) suspeitou que o holótipo de uma fêmea identificada como *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) era, na verdade, *A. fusca*. Segundo Hershkovitz (1963), o nome correto é *A. fusca* porque “*guariba* é um homônimo proposto em 1806 por Geoffroy Saint-Hilarie (em uma nota de rodapé) como substituto para o bugio preto e vermelho, *Alouatta belzebul* (Linnaeus, 1766)”. Entretanto, Thomas (1913) observou que o trabalho de

Humboldt (1812) denominado como *Tableau synoptique des Singes de l'Amérique* foi publicado em 7 de agosto de 1812, enquanto o trabalho de Saint-Hilaire *Tableau des Quadrumanes* só foi ser publicado em outubro do mesmo ano; logo, utilizando a Lei da Prioridade (ICZN, 1922), adota-se o binômio *Alouatta guariba*.

Entretanto, Gregorin (2006) acredita que *A. fusca* seja a nomenclatura correta, uma vez que, segundo ele, *guariba* foi usado pela primeira vez por Geoffroy Saint-Hilaire em 1806, em uma nota de rodapé, com o intuito de se referir a *A. belzebul*. Portanto, o autor afirma que Saint-Hilaire (1806) usou *guariba* para se referir a *Simia belzebuth* (*A. belzebul*) na intenção de diferenciá-lo de *Ateles belzebuth*. Dessa forma, *A. guariba* seria um sinônimo de *A. belzebul* não podendo ser empregada para designar uma espécie distinta.

Rylands e Brandon-Jones (1998) haviam estabelecido que Saint-Hilaire (1806) não citou *guariba* como nome científico e sim como nome vernacular, apenas para distinguir *Alouatta belzebul* de *Ateles belzebuth*, uma vez que Saint-Hilaire (1806) escreveu *guariba* de forma simples, não binominal. Porém, Gregorin (2006) afirma que a intenção de Saint-Hilaire (1806) não é só distinguir *Alouatta belzebul* de *Ateles belzebuth*, mas sim usar o *Alouatta. guariba* para substituir *Alouatta belzebul*. Gregorin (2006) aponta que, naquela época era comum não usar dois nomes para se referir a uma espécie e, por esse motivo, é clara a intenção de Saint-Hilaire (1806) em usar *guariba* como substituto de *Alouatta belzebul*. Aqui seguiremos a taxonomia adotada por Groves (2001) *apud* Gregorin (2006; Quadro 1).

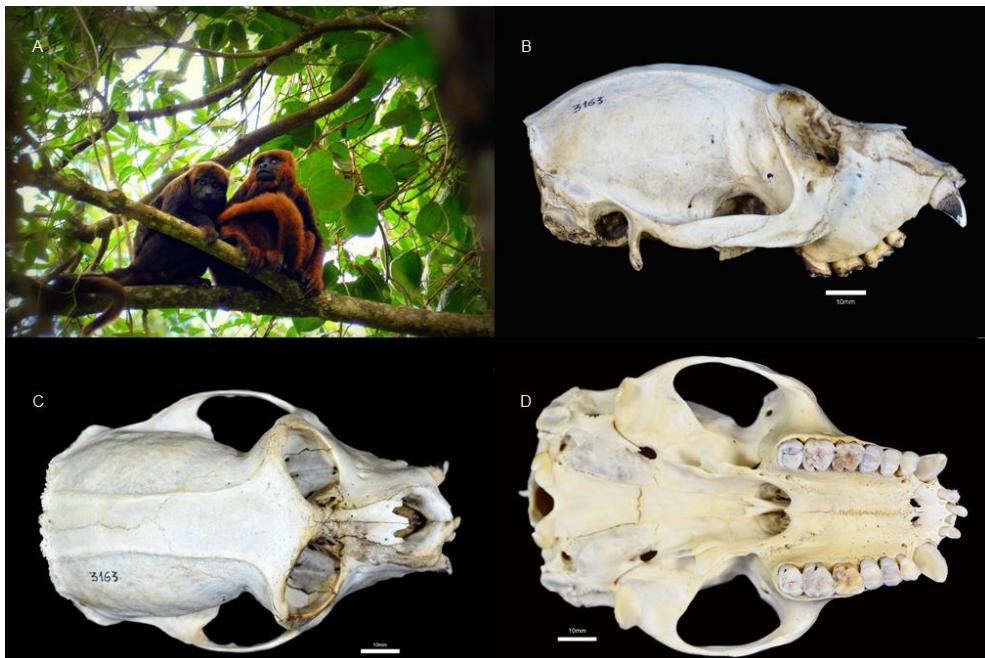
*Alouatta guariba* encontra-se amplamente distribuída pela Mata Atlântica brasileira do sul da Bahia até a Argentina (Figura 1; JERUSALINSKY *et al.*, 2020; GREGORIN, 2006). Essa espécie é conhecida por conta de sua pelagem ruiva (Figura 2), porém essa coloração é observada apenas nos machos adultos das populações mais sulistas; as fêmeas e os infantes dessas populações têm coloração castanha (IHERING, 1914; GREGORIN, 2006). Já as populações mais ao norte possuem em ambos os sexos pelagem marrom escuro, com as pontas dos pelos mais claras; esses grupos localizam-se distribuídos pela Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais e norte do Rio de Janeiro (GREGORIN, 2006).

Figura 1 – Mapa de distribuição em território brasileiro da espécie *Alouatta guariba*.



Fonte: Adaptada de Jerusalinsky *et al.*, 2020.

Figura 2 – Bugio ruivo. A: morfologia externa; B: morfologia craniana em vista lateral; C: morfologia craniana em vista dorsal; D: morfologia craniana em vista ventral.



Fonte: A: Bicca Marques *et al.* (2015); B, C e D: autoria própria.

O *status* de ameaça da espécie é vulnerável, segundo a Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas do Brasil (BICCA-MARQUES *et al.*, 2015) e da IUCN (JERUSALINSKY *et al.*, 2020). Infelizmente, o surto de febre amarela que atingiu o Brasil em meados de 2016 até 2017 causou a morte de milhares de primatas não-humanos (PNH) em todo o país, incluindo espécies do gênero *Alouatta* (BUSS *et al.*, 2019). o número de indivíduos da espécie *A. guariba* coletados mortos chegou a mais de 200 (informação verbal).<sup>1</sup> informaram que o número de indivíduos da espécie *A. guariba* coletados mortos chegou a mais de 200.

## 1.4 Objetivos

### 1.4.1 Objetivo geral

Nesse contexto, questiona-se: o dimorfismo sexual no crânio de *Alouatta guariba* se comporta da mesma forma como já descrito para outras espécies do gênero? Dessa forma, essa pesquisa tem por objetivo principal avaliar a variação morfogeométrica no formato crânio de *A. guariba* adultos.

### 1.4.2 Objetivos específicos

- Testar e descrever o dimorfismo sexual quanto ao formato e ao tamanho do crânio, através de morfometria geométrica;
- Avaliar se o dimorfismo está associado a diferenças alométricas no crânio de machos e fêmeas de *A. guariba*;
- Avaliar se as variações alométricas estão associados a mudanças ontogenéticas.

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 Amostra

Foram utilizados exemplares de *Alouatta guariba* depositados nas coleções do Instituto Nacional da Mata Atlântica (INMA) e da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG). Inicialmente, planejava-se incluir espécimes de outras coleções nacionais. Contudo, em decorrência da pandemia de COVID-19, causada pelo vírus SARS-CoV-2 (coronavírus), não foi possível acessar os espécimes depositados em outras instituições de pesquisa.

A amostra consiste em 111 espécimes (descrição dos espécimes no Apêndice 1). Contudo, em decorrência de espécimes fragmentados as análises realizadas apresentaram números amostrais distintos, os quais podem ser conferidos no Quadro 2.

Quadro 2- Número amostral do estudo, discriminado para cada vista observada. O número em cada célula contempla o número de espécimes, analisados por vista, além do número total de espécimes.

	Crânio											
	Dorsal				Lateral				Ventral			
Número de espécimes por sexo	F	M	TOTAL	F	M	TOTAL	F	M	TOTAL			
		15	34	49	17	34	51	17	33	50		
Número de espécimes por localidade	ES	MG	TOTAL	ES	MG	TOTAL	ES	MG	TOTAL			
	84	23	107	83	23	106	81	22	103			
Número de espécimes por faixa etária	JO	S A	AD	TOTAL	JO	SA	AD	TOTAL	JO	SA	AD	TOTAL
	9	34	49	92	8	33	51	92	6	34	50	90

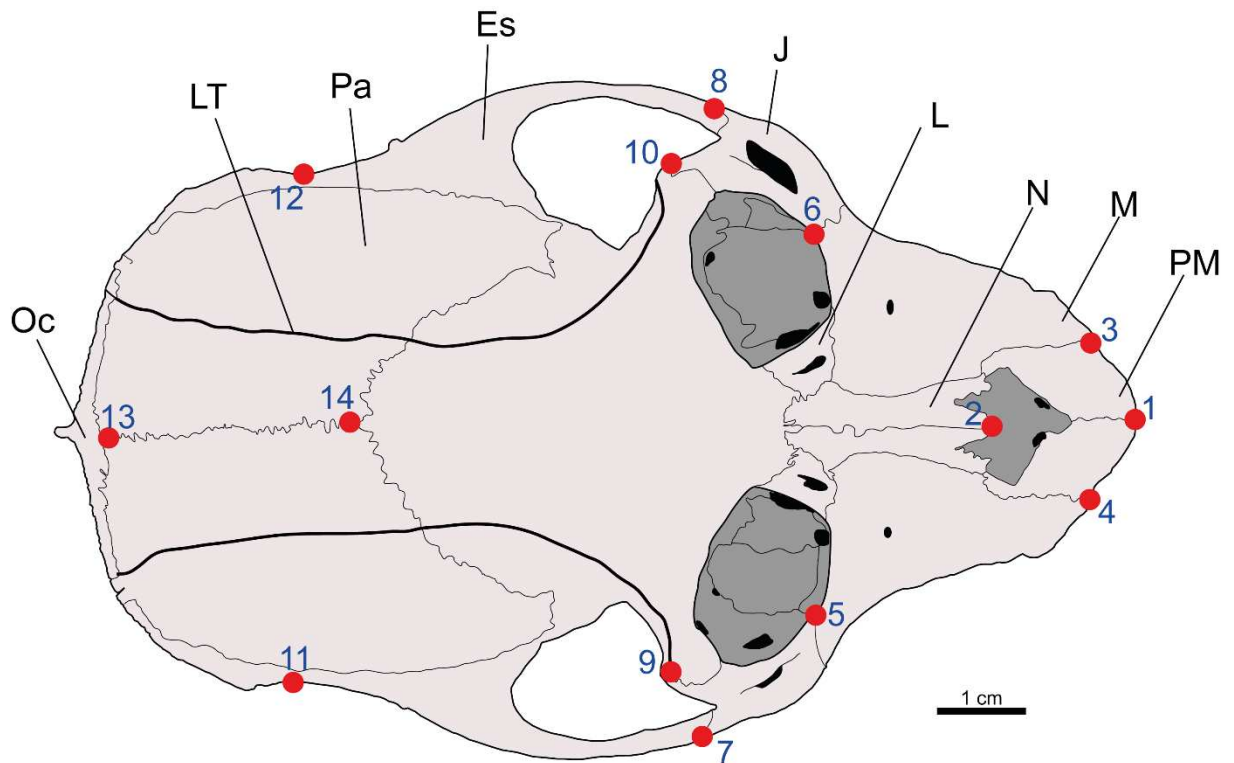
Legenda: F= fêmeas; M= machos; JO = jovens; SA = subadultos; AD = adultos.

### 2.2 Definição de marcos anatômicos

Os marcos anatômicos seguiram os trabalhos de Youlatos, Couette e Halenar (2015) e Florenza e Bruner (2017). Outros marcos anatômicos foram inseridos pelo autor de modo a cobrir a maior parte das estruturas estudadas.

Nas figuras 3, 4 e 5 se encontram esquemas das vistas dorsal, lateral e ventral do crânio, respectivamente. Os marcos anatômicos estão ilustrados na ordem de digitalização e nas estruturas onde estão localizados. Já nos quadros 3, 4 e 5 situam-se as descrições desses marcos anatômicos.

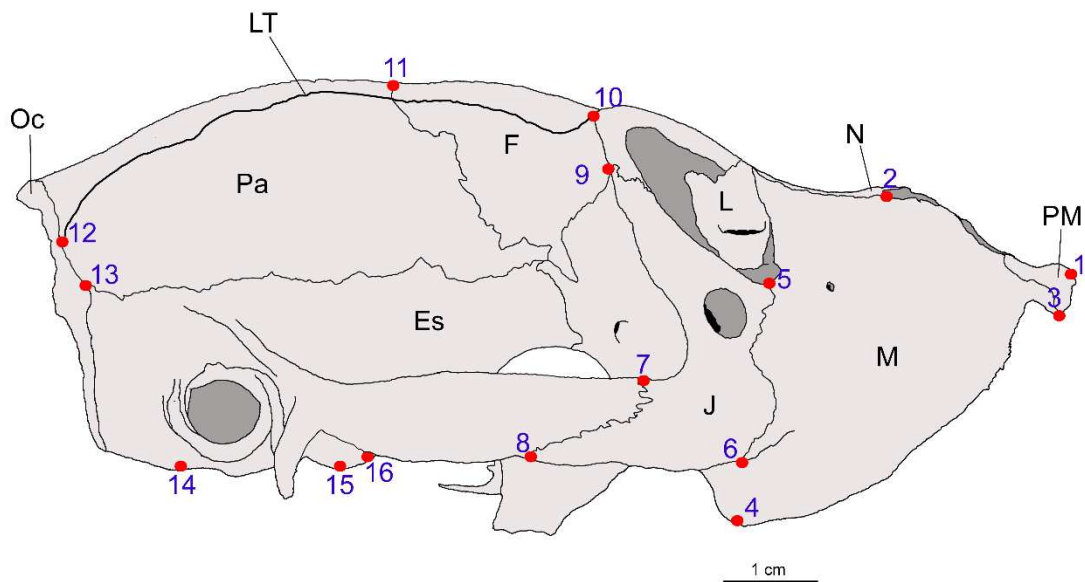
Figura 3 - Vista dorsal do crânio de *Alouatta guariba*. Os pontos em vermelho indicam os marcos anatômicos, numerados em azul na ordem da digitalização. As siglas em amarelo representam os seguintes ossos: PM: pré-maxilar; M: maxilar; N: nasal; L: lacrimal; J: jugal; Es: esquamosal; Pa: parietal; Oc: occipital; LT: linha temporal. Indivíduo: 20170126SL01.



Quadro 3- Descrição e tipo de homologia (segundo Bookstein, 1991) dos marcos anatômicos utilizados na vista dorsal do crânio.

Marcos Anatômicos	Tipo	Descrição	Fonte
1	II	Ponto mais rostral da sutura entre os ossos pré maxilares	Fiorenza e Bruner (2017)
2	II	Ponto mais rostral da sutura internasal	Fiorenza e Bruner (2017)
3 e 4	II	Ponto mais rostral da sutura entre os ossos pré maxilares e os maxilares	Fiorenza e Bruner (2017)
5 e 6	II	Ponto mais caudal da sutura entre os ossos maxilares e jugais	Fiorenza e Bruner (2017)
7 e 8	III	Ponto mais lateral da sutura entre os ossos jugais e esquamais	Fiorenza e Bruner (2017)
9 e 10	I	Margem caudal da sutura entre os ossos jugais e frontais	A autora
11 e 12	III	Extremidade caudal da margem lateral do arco zigomático	A autora
13	I	Encontro entre os ossos parietais e o osso occipital	Fiorenza e Bruner (2017)
14	II	Encontro entre as suturas coronal e sagital	Fiorenza e Bruner (2017)

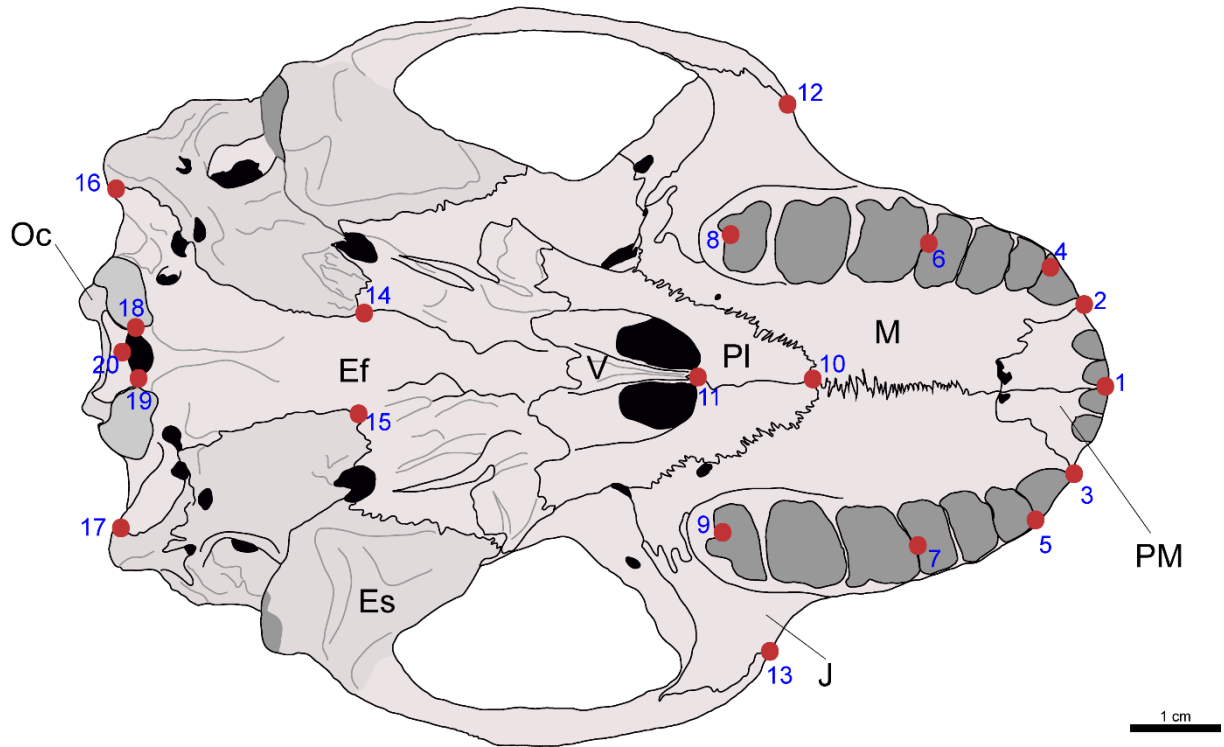
Figura 4 - Vista lateral do crânio de *Alouatta guariba*. Os pontos em vermelho indicam os marcos anatômicos, numerados em azul na ordem da digitação. As siglas em amarelo representam os seguintes ossos: PM: pré-maxilar; M: maxilar; N: nasal; F: frontal; J: jugal; Es: esquamosal; Pa: parietal; Oc: occipital; LT: linha temporal. Indivíduo: 20170126SL01.



Quadro 4- Descrição e tipo de homologia (segundo Bookstein, 1991) dos marcos anatômicos utilizados na vista lateral do crânio.

<b>Marcos Anatômicos</b>	<b>Tipo</b>	<b>Descrição</b>	<b>Fonte</b>
1	II	Ponto mais rostral da sutura entre os ossos pré maxilares	Fiorenza e Bruner (2017)
2	II	Ponto mais rostral da sutura internasal	Youlatos, Couette e Halenar (2015); Fiorenza e Bruner (2017)
3	II	Ponto mais rostral da sutura entre os ossos pré maxilares e os maxilares	Fiorenza e Bruner (2017)
4	III	Extremidade ventral do osso maxilar	A autora
5	II	Margem dorsal da sutura entre os ossos maxilar e jugal	Fiorenza e Bruner (2017)
6	II	Ponto mais ventral da sutura entre os ossos maxilar e jugal	Fiorenza e Bruner (2017)
7	II	Ponto mais dorsal da sutura entre os ossos jugal e esquamosal	Fiorenza e Bruner (2017)
8	II	Ponto mais ventral da sutura entre os ossos jugal e esquamosal	Youlatos, Couette e Halenar (2015); Fiorenza e Bruner (2017)
9	II	Ponto da sutura entre os ossos jugais e frontais mais próximo às linhas temporais	A autora
10	III	Extremidade mais rostral da linha temporal	Fiorenza e Bruner (2017)
11	II	Ponto mais dorsal do encontro entre os ossos frontal e parietal	Youlatos, Couette e Halenar (2015); Fiorenza e Bruner (2017)
12	III	Extremidade mais caudal da linha temporal	Youlatos, Couette e Halenar (2015); Fiorenza e Bruner (2017)
13	I	Encontro entre os ossos occipital, parietal e esquamosal	Youlatos, Couette e Halenar (2015); Fiorenza e Bruner (2017)
14	II	Ponto mais anterior do côndilo occipital	A autora
15	III	Extremidade mais ventral do processo estiloide	A autora
16	III	Porção ventral do ponto mais caudal do arco zigomático, na base do processo estiloide	Youlatos, Couette e Halenar (2015); Fiorenza e Bruner (2017)

Figura 5 - Vista ventral do crânio de *Alouatta guariba*. Os pontos em vermelho indicam os marcos anatômicos, numerados em azul na ordem da digitação. As siglas em amarelo representam as seguintes estruturas: PM: pré-maxilar; M: maxilar; J: jugal; PI: palatino; Es: esquamosal; Ef: esfenóide; V: vômer; Oc: occipital. Indivíduo: 20170126SL01.



Quadro 5- Descrição e tipo de homologia (segundo Bookstein, 1991) dos marcos anatômicos utilizados na vista ventral do crânio.

<b>Marcos Anatômicos</b>	<b>Tipo</b>	<b>Descrição</b>	<b>Fonte</b>
1	II	Ponto mais rostral da sutura entre os ossos pré-maxilares	Youlatos, Couette e Halenar (2015); Fiorenza e Bruner (2017)
2 e 3	II	Ponto mais rostral da sutura entre os ossos pré-maxilares e maxilares	Fiorenza e Bruner (2017)
4 e 5	III	Extremidade lábio-distal do dente canino	A autora
6 e 7	III	Extremidade distal da porção mesial do dente pré-molar 3	Fiorenza e Bruner (2017)
8 e 9	III	Extremidade mais distal do dente molar 3	A autora
10	II	Ponto mais caudal da sutura entre os ossos maxilares e palatino	Youlatos, Couette e Halenar (2015)
11	II	Ponto mais caudal da sutura entre os palatinos	Youlatos, Couette e Halenar (2015); Fiorenza e Bruner (2017)
12 e 13	II	Ponto mais rostral da sutura entre os ossos jugais e maxilares	Fiorenza e Bruner (2017)
14 e 15	II	Ponto mais rostral da sutura entre as porções basiesfenoide do osso occipital	A autora
16 e 17	II	Ponto mais caudal da sutura entre os ossos esfenoide e esquamosal	Fiorenza e Bruner (2017)
18 e 19	III	Extremidades laterais do forame <i>magnum</i>	A autora
20	III	Ponto mais caudal do forame <i>magnum</i>	Youlatos, Couette e Halenar (2015); Fiorenza e Bruner (2017)

Fonte: autoria própria.

### 2.3 Definição das faixas etárias

Os exemplares foram separados em três classes etárias, conforme descrito por Gregorin (2006): jovem, espécime que apresenta apenas os terceiros molares ainda inclusos; sub-adulto, espécime com dentição completa, mas sutura entre os ossos cranianos basiesfenoide e basioccipital ainda visível; adulto, espécime com os ossos basiesfenoide e basioccipital completamente fundidos e com as suturas faciais parcial ou totalmente visíveis.

## 2.4 Análises preliminares

Um dos termos mais utilizados em estudos de morfometria geométrica é *shape* e *form*. No português, não há consenso quanto a tradução desses conceitos. Entretanto, neste trabalho utilizaremos formato para nos referirmos à *shape* e forma para *form*.

### 2.4.1 Superimposição de Procrustes

Os marcos anatômicos foram digitalizados utilizando o programa TPSDig ver. 2.31 (ROHLF, 2015). Em seguida, utilizando o programa MorphoJ ver. 1.07a (KLINGENBERG, 2015), as coordenadas, em cada vista, foram submetidas à Superimposição de Procrustes. Isso gerou uma nova matriz de coordenadas, chamada de matriz de resíduos de Procrustes, que foi utilizada nas análises multivariadas.

### 2.4.2 Teste de erro

No processo de obtenção de coordenadas dos marcos anatômicos erros podem estar embutidos (WEBSTER; SHEETS, 2010). No total, foram utilizados 20 exemplares depositados no INMA, de ambos os sexos. As imagens das vistas digitalizadas e a ordem de digitalização se encontram nas Figuras 3, 4 e 5.

Para o teste de erro de digitalização, uma mesma imagem foi replicada três vezes com intuito de comparar as réplicas e verificar a presença de diferenças entre elas. No teste de erro de orientação, o objeto é retirado e reposicionado entre uma foto e outra; dessa forma, foram tiradas três fotografias do objeto.

Para isso, através do programa TPSUtil 1.5 (ROHLF, 2015), foi criado um arquivo TPS utilizado para digitalizar os marcos anatômicos no programa TPSDig 2.31 (ROHLF, 2015). As coordenadas obtidas dos marcos anatômicos foram processadas no programa MorphoJ ver.1.07a (KLINGENBERG, 2011), onde foi realizada Superimposição de Procrustes. Para avaliar se os marcos anatômicos foram digitalizados na ordem correta e/ou se há grandes discrepâncias entre as coordenadas analisadas, foi utilizada a deformação da grade *Thin-Plate Spline* no

MorphoJ (KLINGENBER, 2011). Posteriormente, foi empregada a Análise de Componentes Principais (PCA), para inspeção visual do posicionamento das réplicas. As distâncias de Procrustes foram mensuradas utilizando o programa TPSSmall ver. 1.36 (ROHLF, 2015), que indica a diferença na configuração do formato entre as digitalizações das réplicas.

Após obter resultados satisfatórios, foram estabelecidos os marcos anatômicos e padronização das fotografias, que foi seguido para a fotografia e digitalização de todos os outros espécimes analisados.

## **2.5 Análises estatísticas**

### **2.5.1 Análises de dimorfismo sexual**

Para avaliar o dimorfismo sexual nos espécimes de *Alouatta guariba* usados nesse estudo, foram realizados separadamente testes para tamanho e formato. Para ambas as análises foram utilizados todos os espécimes adultos cujo sexo é conhecido (quadro 2). Foram feitos testes em cada uma das vistas previamente citadas.

#### **2.5.1.1 Dimorfismo sexual quanto ao tamanho**

Para explorar os dados de tamanho entre machos e fêmeas, os tamanhos de centroide (do inglês *centroid size*, CS), obtidos através da Superimposição de Procrustes, foram submetidos a testes de normalidade para cada sexo, em casa vista. A partir disso, realizou-se o teste de Kruskal-Wallis, além da extração do gráfico boxplot do tamanho de centroide. As análises foram realizadas no programa PAST v.3.12 (HAMMER *et al.*, 2001).

### 2.5.1.2 Dimorfismo sexual quanto a forma

Para analisar o dimorfismo quanto ao formato, duas abordagens exploratórias foram utilizadas. Primeiro, foi realizado Análise de Componentes Principais (PCA), para verificar se existe algum padrão claro de variação nos Componentes Principais (PCs) mais relevantes. Após inspeção das projeções dos indivíduos no morfoespaço descrito por pares de componentes principais, os componentes de maior variância foram utilizados como potenciais descritores da variação quanto ao dimorfismo sexual. A partir disso, esses PCs foram incluídos em uma regressão bivariada usando o tamanho do crânio (tamanho de centroide) como variável independente, permitindo a exploração da alometria do crânio dos bugios. O coeficiente de correlação de Pearson foi calculado para correlacionar a variação da forma explicada pela variação do tamanho (variável independente). Para seleção dos componentes principais, utilizou-se o modelo de *brokenstick* (Jackson, 1993) e apenas componentes com autovalor superior ao previsto por este modelo de aleatorização foram utilizados. Em seguida, os escores individuais dos componentes selecionados foram utilizados como aproximações (proxies) da variável de forma e o teste de Kruskal-Wallis foi executado para verificar se as diferenças quanto ao formato do crânio entre os sexos possuem clareza estatística.

#### 2.5.1.2.1 Visualização da mudança da forma

Para facilitar a interpretação e visualização da variação da forma nas configurações, um contorno foi realizado em cada configuração no TpsDig 2.31 (ROHLF, 2015) através da ferramenta de digitalização de pseudo marcos anatômicos (*semilandmarks*, semiLM). Utilizou-se como base os mesmos espécimes utilizados nos esquemas de ilustração dos marcos anatômicos apresentados nas figuras 3, 4 e 5. A matriz com as coordenadas destes semiLMs foi editada no Excel (programa do Pacote Office da Microsoft 2013) e exportada em formato *text file* (TXT) e, posteriormente, importada para o MorphoJ ver. 1.07a (KLINGENBERG, 2015), onde foi incluída nas análises. É importante ressaltar que esse procedimento não agrega

dados quantitativos sobre a forma e são utilizados para a criação de contornos para a visualização da variação da forma através da opção *outline* do programa.

### 2.5.2 Alometria

Para visualizar as diferenças do formato entre as classes etárias, aplicou-se a análise de componente alométrico comum (*Common Allometric Component*, CAC) (MITTEROECKER *et al.*, 2004). Esse método de ordenação consiste em uma PCA na qual o primeiro eixo (componente) é gerado considerando os tamanhos dos centroides (CS) (usualmente, o  $\log CS$ ). Os valores de CAC expressam, portanto, a variação dependente do tamanho (ou seja, alometria; MITTEROECKER *et al.*, 2004). Os demais componentes principais são os resíduos das coordenadas da forma após a variável de tamanho (CAC) ser calculada a partir das variáveis originais, sendo chamados de componentes residuais de formato (*Residual Shape Components*; RSC) e representam a variação do formato que é independente do tamanho (MITTEROECKER *et al.*, 2004).

Os escores individuais do CAC e dos RSCs que apresentaram maior variação foram selecionados e utilizados como aproximações (*proxies*) da variável de tamanho e forma, respectivamente. O teste de Kruskal-Wallis foi realizado para verificar se é possível diferenciar as faixas etárias nesses escores, sob a hipótese de que os indivíduos jovens são diferentes dos adultos. Além disso, os valores (escores) individuais de CAC foram correlacionados com os escores individuais do PC1 (ver seção 2.4.1.2), através do coeficiente de Pearson, para verificar se o maior eixo de variância é um descritor dos dados alométricos. Todas essas análises complementares foram realizadas no programa PAST v.3.12 (HAMMER *et al.*, 2001). Os escores individuais dos componentes residuais de formato (RSCs) e os componentes principais (PCs) que mais variaram foram submetidos a uma regressão bivariada para avaliar se existia correlação entre essas duas variáveis não-alométricas. O teste de Kruskal-Wallis foi realizado para obtenção de maior clareza estatística quanto a diferenciação das faixas etárias nesses escores.

### 3. RESULTADOS

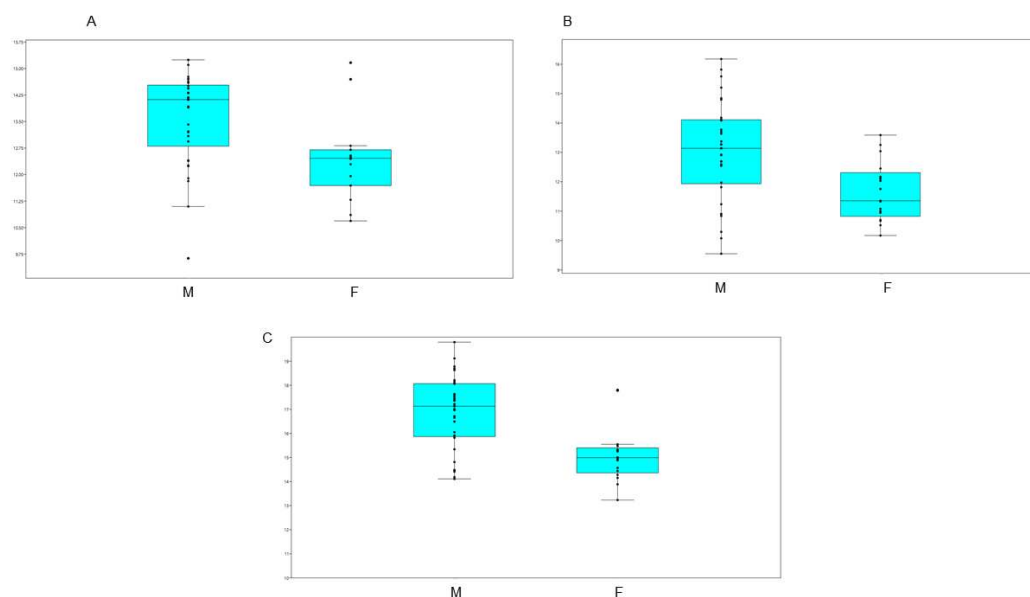
#### 3.1 Teste de erro

No método exploratório de visualização (PCA), observou-se diferenças maiores entre as configurações comparadas no teste de repetição em relação ao teste de digitalização. Isso já era esperado, uma vez que no teste de repetição são comparadas duas imagens diferentes, enquanto que no teste de digitalização são comparadas imagens idênticas, logo, espera-se que o erro em clicar o marco anatômico seja menor. Porém, mesmo com essa diferença, os resultados de ambos os testes foram satisfatórios, indicando a adequação do protocolo seguido, o que nos permitiu dar continuidade ao trabalho. As projeções dos PCAs dos testes de erro de digitalização e de reposicionamento estão contidas nos Apêndices 3 e 4, respectivamente.

#### 3.2 Dimorfismo sexual quanto ao tamanho

Houve clareza estatística quanto à diferença no tamanho em todas as três vistas (Figura 6) (vista dorsal,  $p=0,008132$ ; vista lateral,  $(p=0,003104$ ; vista ventral ( $p<0,001$ ).

Figura 6 - Gráficos com as distribuições do tamanho do centroide do crânio de *A. guariba* para machos e fêmeas nas vistas (a) dorsal, (b) lateral e (c) ventral. Linhas verticais representam valores extremos e pontos os *outliers*. M = macho; F = fêmea.

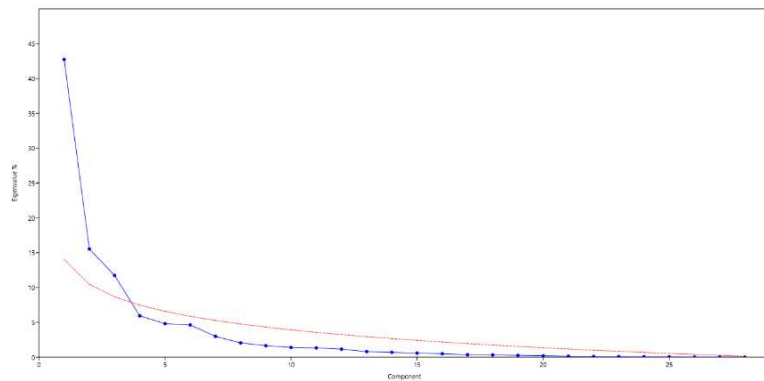


### 3.3 Dimorfismo sexual no formato do crânio

#### 3.3.1 Vista dorsal

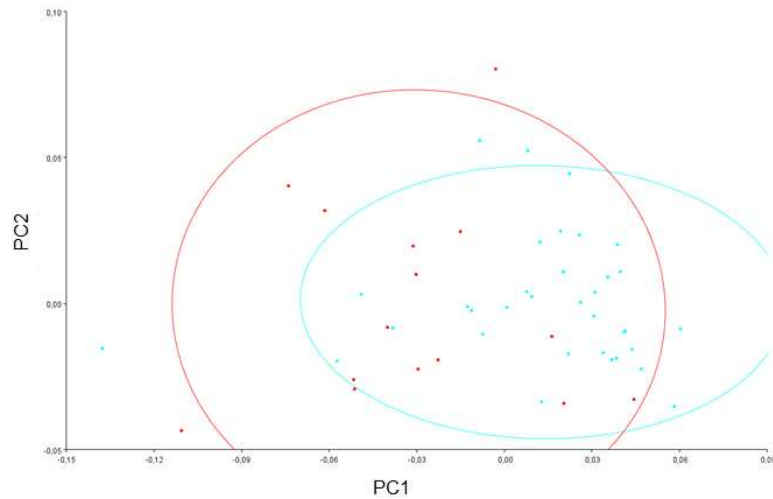
No gráfico de componentes principais em vista dorsal, os três componentes mais relevantes (Figura 7) retiveram, combinados, 70,3% da variância. Entretanto, o PC3 não foi utilizado nas análises porque a variação dele, sozinho é baixa (11,5%).

Figura 7- Porcentagem de variância dos componentes principais para a análise morfometria geométrica seguindo o modelo de *brokenstick* (Jackson 1993) em vista dorsal.



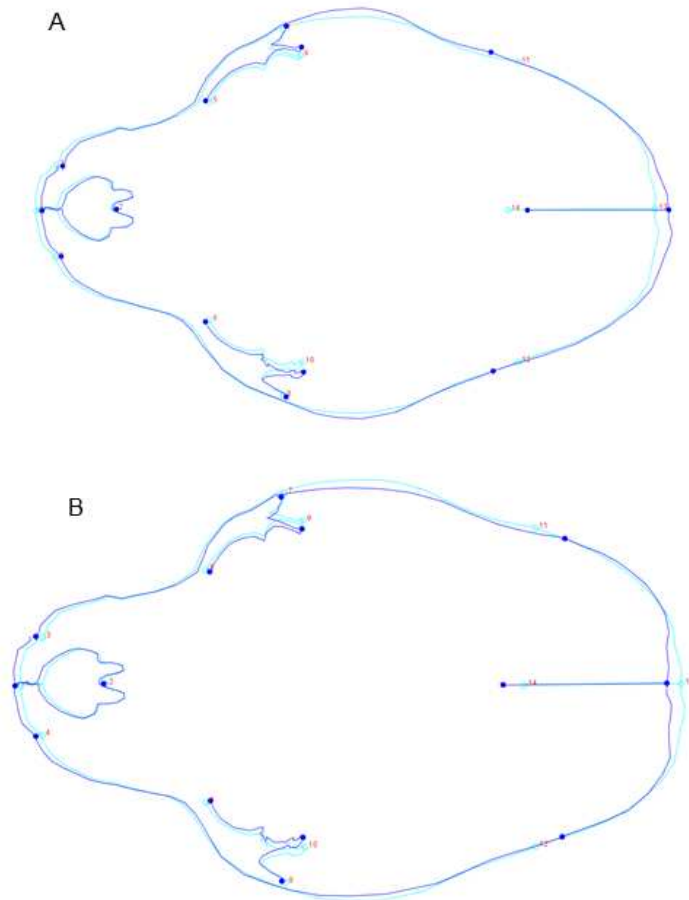
A projeção no morfoespaço representado pelo gráfico PC1 vs. PC2 mostra sobreposição dos indivíduos, mas os machos estão predominantemente nos scores mais positivos do PC1 e as fêmeas nos mais negativos (Figura 8).

Figura 8- Gráfico de Análise de Componentes Principais (PC) em vista dorsal. O eixo x representa o primeiro componente principal e o eixo y representa o PC2. Os pontos em vermelho e azul representam fêmeas e machos, respectivamente.



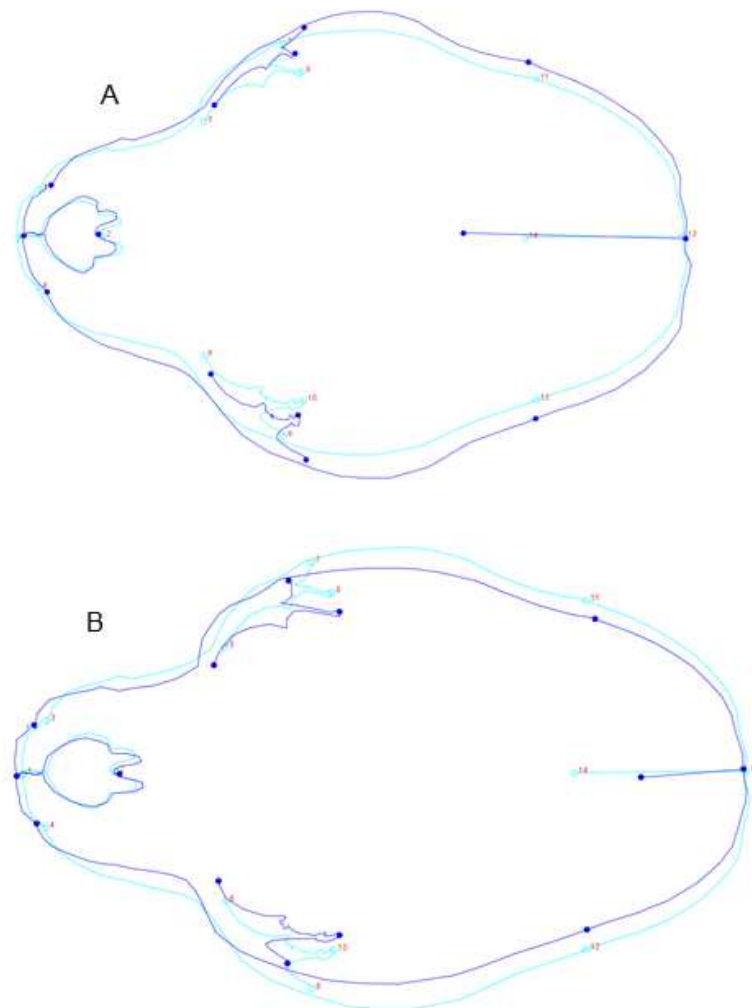
O PC1 retém 43,1% da variância e resume mudanças nas regiões: dos ossos pré-maxilares, do osso occipital e dos arcos zigomáticos (Figura 9). As fêmeas (valores negativos) apresentam região zigomática projetada lateralmente e osso occipital expandido caudalmente (Figura 9A). Os machos (valores positivos) estão associados à proeminência rostral dos ossos incisivos (que impacta na região que circunda a abertura nasal), região occipital menos pronunciada, e região zigomática menos expandida lateralmente (Figura 9B).

Figura 9- Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC1. A= *outlines* em azul escuro representam os valores mais negativos (fêmeas). B= *outlines* em azul escuro representam os valores mais positivos (machos). Scale factor= 2.0.



O PC2 retém 15,6% da variância e resume mudanças na expansão lateral do crânio e no posicionamento da sutura lambdoide (Figura 10). Valores mais positivos ilustram a retração lateral do crânio (Figura 10A), enquanto os valores negativos estão associados com crânios que possuem maior expansão lateral (Figura 10B). Esse componente principal não permite estruturar machos e fêmeas como o PC1.

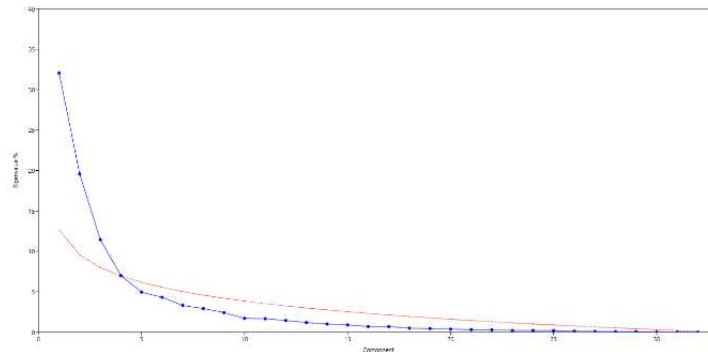
Figura 10-Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC2. A= *outlines* em azul escuro representam os valores mais positivos (fêmeas). B= *outlines* em azul escuro representam os valores mais negativos (machos). Scale factor= 2.0.



### 3.3.2 Vista lateral

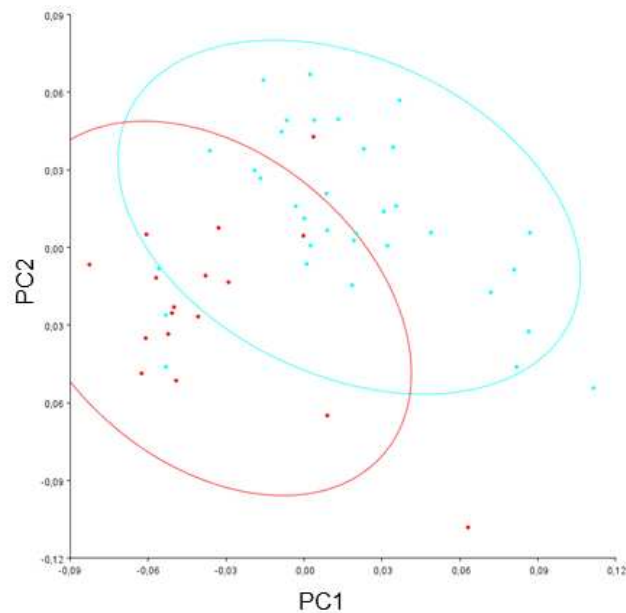
No gráfico de componentes principais em vista lateral, os três componentes mais relevantes retiveram, combinados, 63,1% da variância (Figura 11). Porém, assim como para vista dorsal, apenas os dois primeiros componentes foram analisados por representarem maior porcentagem de variação (51,6%).

Figura 11- Porcentagem de variância dos componentes principais para a análise GMM seguindo o modelo de *brokenstick* (Jackson 1993) em vista lateral.



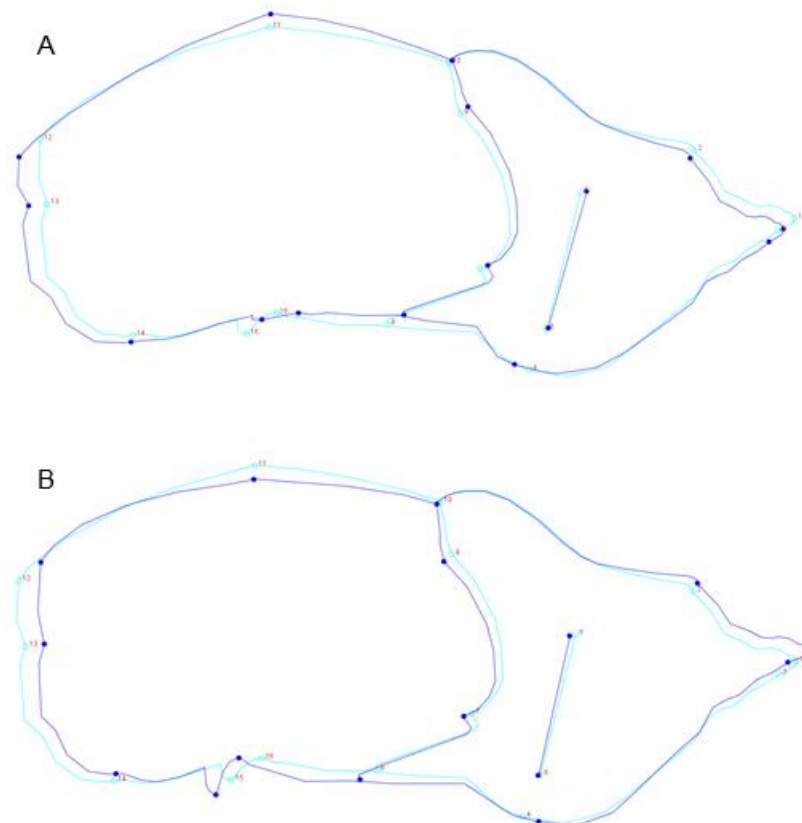
As projeções no morfoespaço representado pelo gráfico PC1 vs. PC2 mostram pouca sobreposição, com os machos estão predominantemente nos scores mais positivos do PC1 e PC2 e as fêmeas nos mais negativos (Figura 12).

Figura 12- Gráfico de Análise de Componentes Principais (PC) em vista lateral. O eixo x representa o primeiro componente principal e o eixo y representa o PC2. Os pontos em vermelho e azul representam fêmeas e machos, respectivamente.



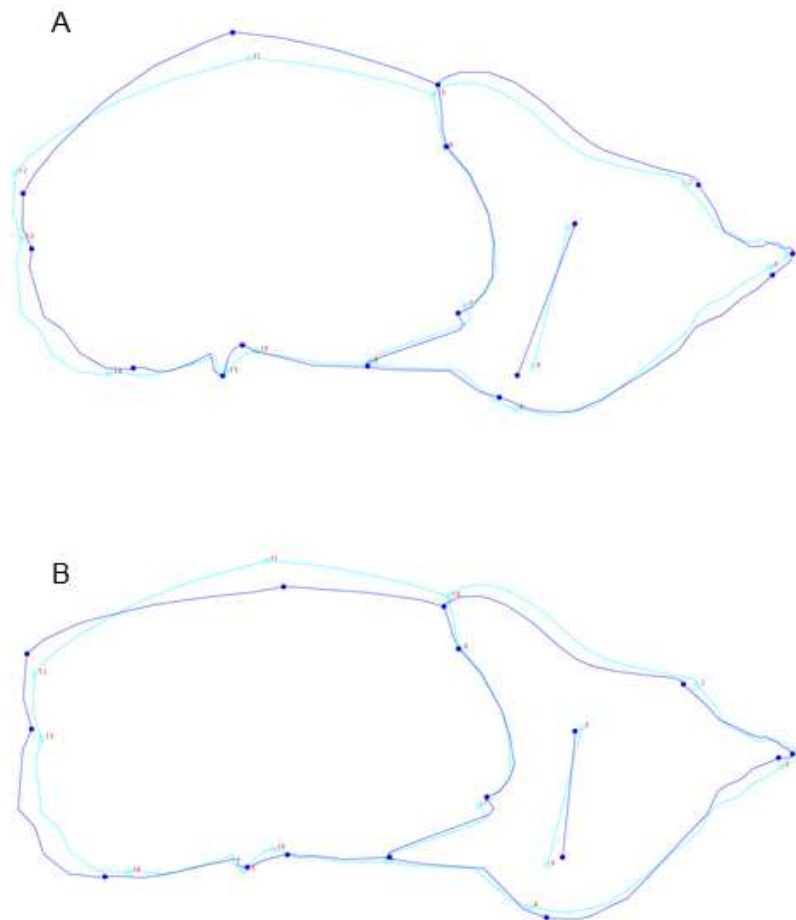
O PC1 retém 32,1% da variância e resume mudanças nas regiões do teto do crânio, osso occipital, arco zigomático e região nasal (Figura 13). As fêmeas (valores negativos) apresentam o teto do crânio mais arredondado e expandido dorsalmente, seguido pelo posicionamento mais caudal do osso. O processo estiloide é pouco desenvolvido e posicionado mais rostralmente (Figura 13A). Os machos (valores positivos) estão associados ao achatamento da porção dorsal do crânio, que reflete na região occipital. Além disso, é possível observar que o processo estiloide está bem desenvolvido e se posiciona mais caudalmente, sendo acompanhado por toda a região mais ventral do crânio. A região do arco zigomático é mais desenvolvida, assim como a região nasal que se projeta mais rostralmente (Figura 13B).

Figura 13-Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC1. A= *outlines* em azul escuro representam os valores mais negativos (fêmeas); B= *outlines* em azul escuro representam os valores mais positivos (machos). As linhas em azul claro representam a configuração média (score zero do PC1). Scale factor= 2.0.



O PC2 retém 19,5% da variação e ilustra o desenvolvimento (expansão) rostro-caudal do crânio (Figura 14). Os valores mais negativos (Figura 14A) estão associados a um crânio mais curto rostro-caudal e teto do crânio expandido dorsalmente e representam as fêmeas. Os valores mais positivos (Figura 14B) representam região maxilar expandido rostro-dorsalmente e teto do crânio mais achatado e são representados pelos machos.

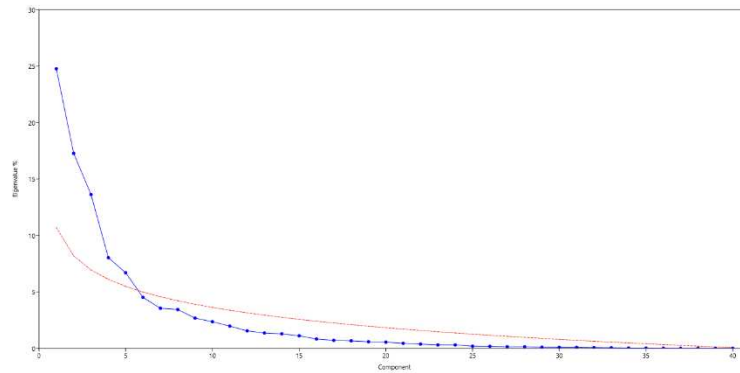
Figura 14- Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC2. A= *outlines* em azul escuro representam os valores mais negativos (fêmeas). B= *outlines* em azul escuro representam os valores mais positivos (machos). Scale factor= 2.0.



### 3.3.3 Vista ventral

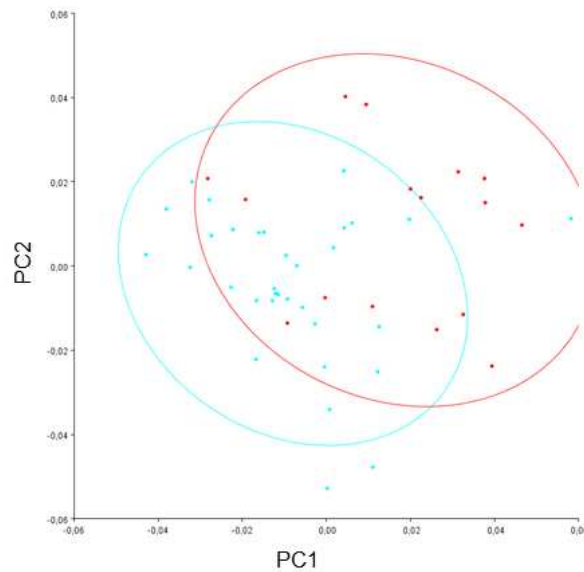
No gráfico de componentes principais em vista ventral, os três componentes mais relevantes retiveram, combinados, 55,6% da variância (Figura 15). Entretanto, os dois primeiros componentes são os que preservam a maior porcentagem de variação (41,9%).

Figura 15- Porcentagem de variância dos componentes principais para a análise de morfometria geométrica seguindo o modelo de *bronkenstick* (Jackson 1993).



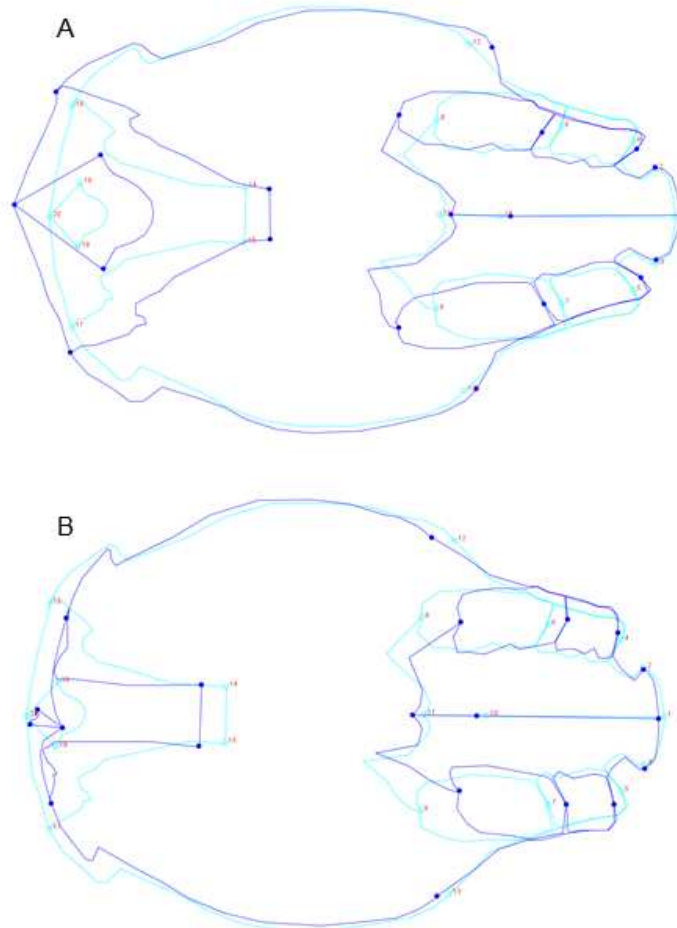
As projeções no morfoespaço representado pelo gráfico PC1 vs. PC2 mostram sobreposição, mas é possível visualizar que os machos estão predominantemente nos scores mais negativos do PC1 e as fêmeas nos mais positivos (Figura 16).

Figura 16- Gráfico de Análise de Componentes Principais (PC) em vista ventral. O eixo x representa o primeiro componente principal e o eixo y representa o PC2. Os pontos em vermelho e azul representam fêmeas e machos, respectivamente.



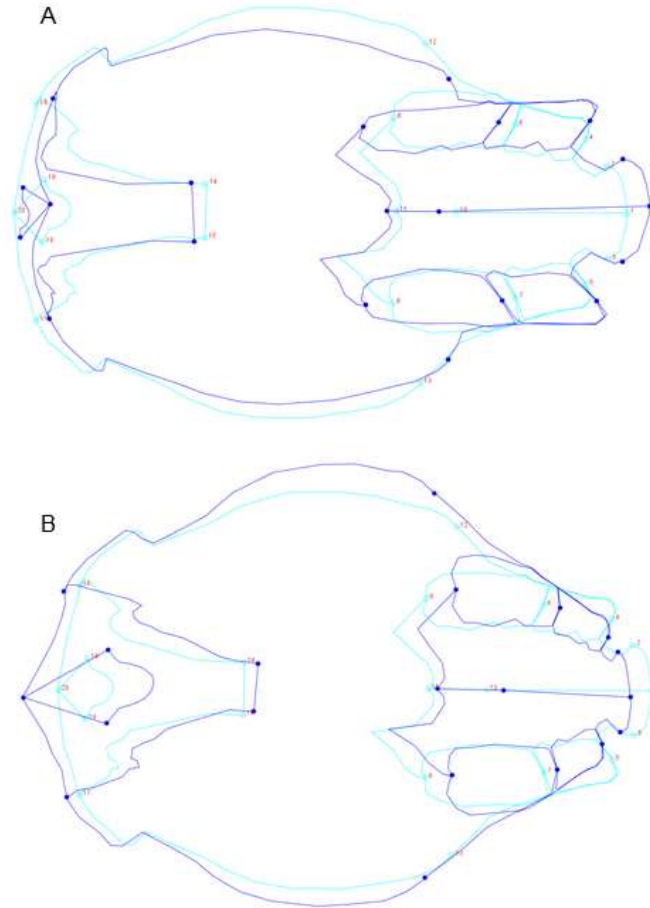
O PC1 retém 24,7% da variância e resume mudanças nas regiões do osso occipital, arco zigomático e região nasal (Figura 17). As fêmeas (valores positivos) estão associadas à expansão das regiões occipital e palatal (Figura 17A). Os machos (valores negativos) possuem uma região occipital retraída, mas a região jugal é mais desenvolvida; o palato está menos desenvolvido, mas a abertura dos dentes caninos é maior (Figura 17B).

Figura 17- Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC1. A= *outlines* em azul escuro representam os valores mais positivos (fêmeas). B= *outlines* em azul escuro representam os valores mais negativos (machos). Scale factor= 2.0.



O PC2 retém 17,2% da variação e indica mudanças na expansão do eixo lateral do crânio, desenvolvimento do palato e da porção occipital do crânio (Figura 18). Os machos possuem (valores negativos), logo maior expansão do palato, menor abertura do forame *magnum* e maior abertura para inserção do dente canino (Figura 18A). As fêmeas (valores positivos) apresentam maior expansão lateral e um palato mais curto, com abertura menor para inserção do dente canino e forame *magnum* possui abertura maior (Figura 18B).

Figura 18- Representação das deformações cranianas encontradas nas extremidades dos eixos PC2. A= *outlines* em azul escuro representam os valores mais negativos (machos). B= *outlines* em azul escuro representam os valores mais positivos (fêmeas). Scale factor= 2.0.

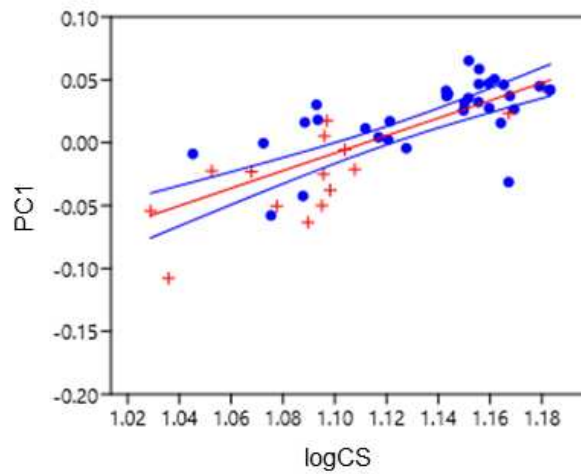


### 3.4 Tamanho x forma do crânio para os sexos

#### 3.4.1 Dorsal

A análise de regressão para a vista dorsal detectou correlação ( $r^2: 0,60; p < 0,001$ ) entre as variáveis de formato (PC1) e o log do tamanho de centroide (Figura 19). Nessa regressão, observa-se que a alometria é positiva (*slope* 0,70).

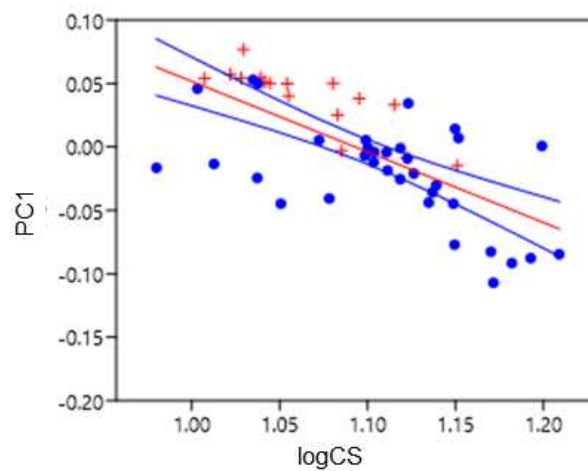
Figura 19- Regressão linear alométrica (tamanho vs. formato) em vista dorsal. O gráfico representa o log do tamanho de centroide (logCS; eixo x) e formato (eixo y) extraído do PC1. Os pontos azuis indicam os indivíduos machos, as cruces vermelhas as fêmeas.



### 3.4.2 Lateral

A análise de regressão para vista lateral detectou correlação ( $r^2: 0,46$ ;  $p < 0,001$ ) entre as variáveis de formato e log de tamanho de centroide (Figura 20). A alometria nessa vista é negativa (*slope* -0,55).

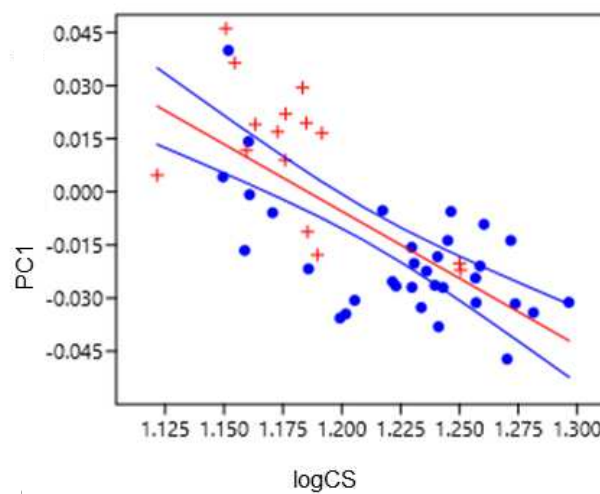
Figura 20- Regressão linear alométrica (tamanho vs. Formato) em vista lateral. O gráfico representa o log do tamanho de centroide (logCS; eixo x) e formato (eixo y) extraído do PC1. Os pontos azuis indicam os indivíduos machos, as cruces vermelhas as fêmeas.



### 3.4.3 Ventral

A análise de regressão para vista ventral detectou correlação ( $r^2: 0,51$ ,  $p < 0,001$ ) entre as variáveis de formato e log de tamanho de centroide (Figura 21). A alometria encontrada para essa vista é negativa (*slope* -0,37).

Figura 21- Regressão linear alométrica (tamanho vs. formato) em vista ventral. O gráfico representa o log do tamanho de centroide (logCS; eixo x) e formato (eixo y) extraído do PC1. Os pontos azuis indicam os indivíduos machos, as cruzes vermelhas as fêmeas.

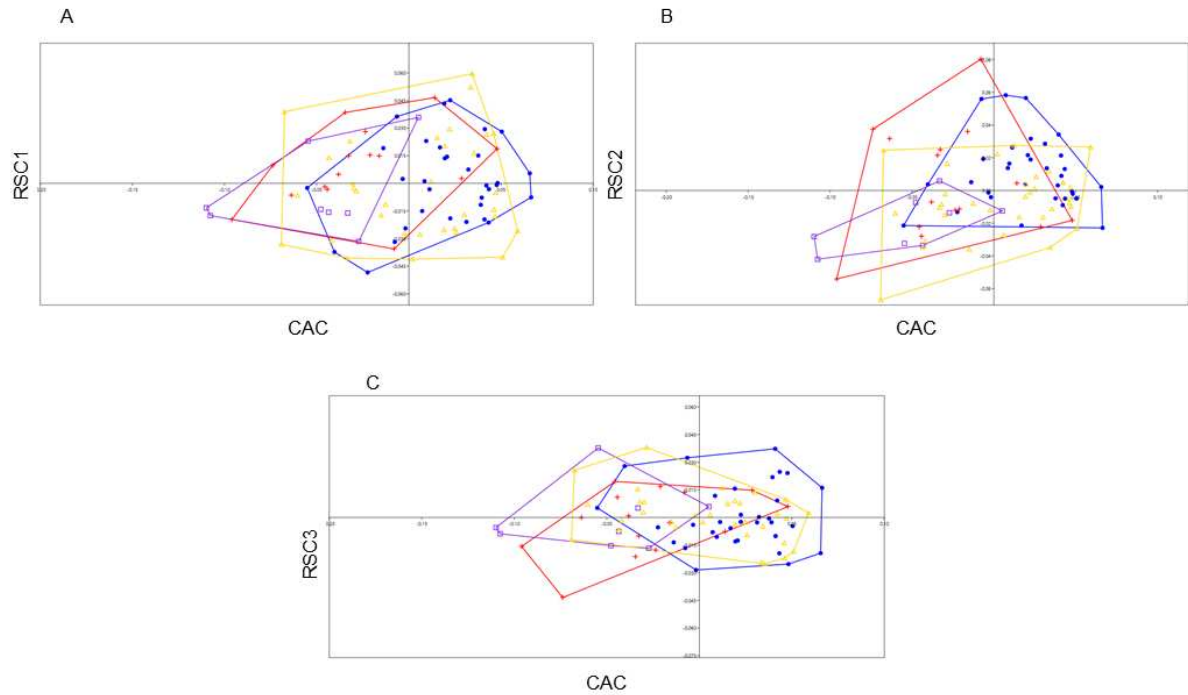


## 3.5 Componente Alométrico Comum entre as faixas etárias

### 3.5.1 Vista dorsal

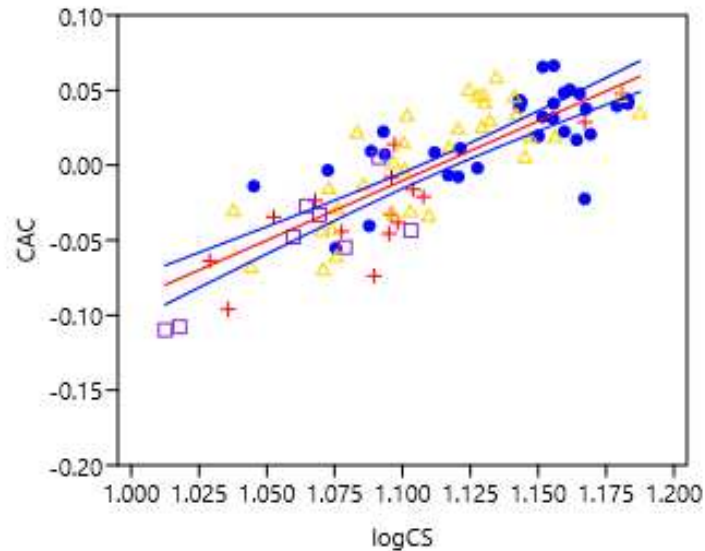
Na análise da configuração do crânio em vista dorsal para o Componente Alométrico Comum (CAC), os três componentes residuais de maior variação contabilizaram: RSC1 23,83%, RSC2 21,92% e RSC3 10,34% de variância. As projeções de tamanho vs. forma no morfoespaço de CAC vs. RSCs (Figura 22) não distinguem totalmente as faixas etárias.

Figura 22- Morfoespaço bidimensional do crânio de *Alouatta guariba* em vista dorsal, baseado nas projeções do componente alométrico (Componente Alométrico Comum) e o componente não-alométrico mais relevante (Componente Residual de Formato). A: projeção do CAC (eixo x) vs. RSC1 (eixo y); B: projeção do CAC (eixo x) vs. RSC2 (eixo y); C: projeção do CAC (eixo x) vs. RSC3 (eixo y). Os pontos representam a distribuição dos indivíduos no morfoespaço e estão coloridos de acordo com a faixa etária. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= semiadultos; cruzes vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



A análise de regressão entre as variáveis de log do tamanho de centroide e CAC mostrou que existe correlação ( $r^2$ : 0,66;  $slope$  0,79;  $p < 0,001$ ) como mostra a Figura 23.

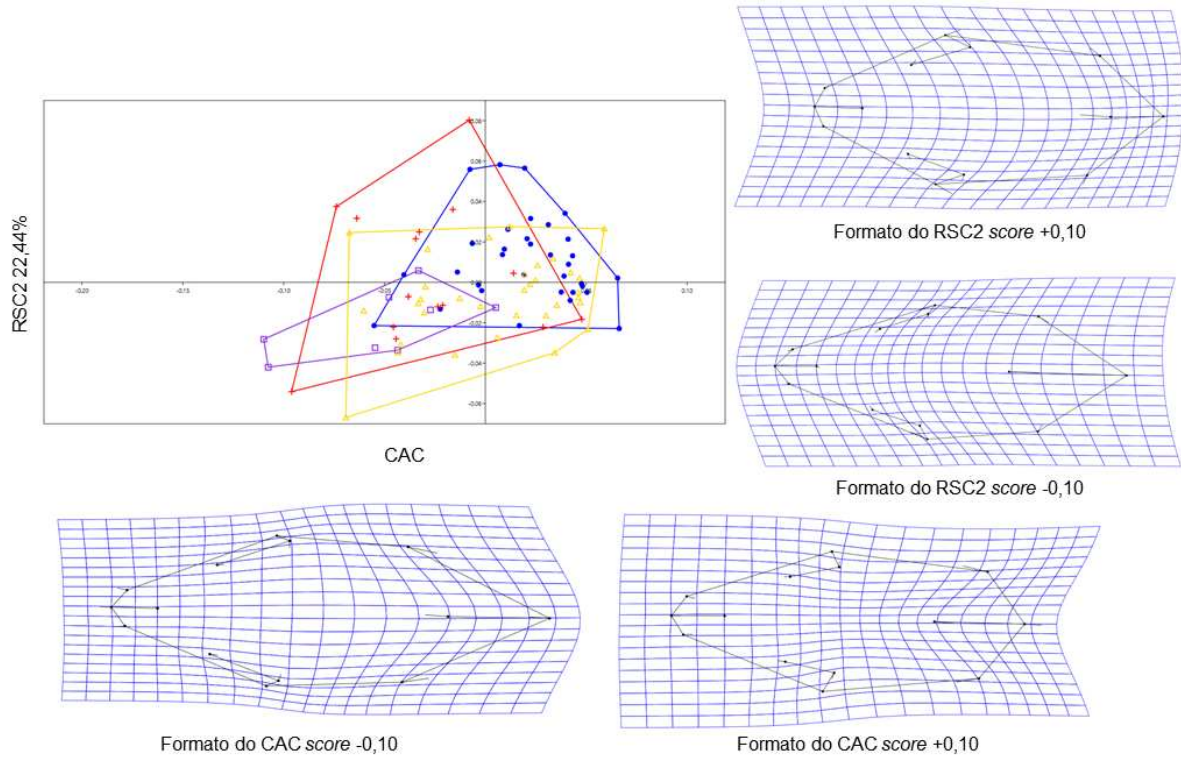
Figura 23- Regressão linear do tamanho de centroide normalizado (logCS) e CAC em vista dorsal. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= semiadultos; cruzeiros vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



Usando os valores individuais de CAC como aproximação (*proxy*) para a alometria na forma é possível diferenciar as faixas etárias (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ), mas não para RSC1 e RSC3 (Kruskal-Wallis,  $p = 0,1905$  e  $p = 0,8414$ , respectivamente). Dentre os resíduos analisados, somente foi possível detectar diferenças entre as faixas etárias a partir da análise dos escores do RSC2 (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ). Entretanto, essa diferença só ocorre entre machos adultos e jovens ( $p < 0,001$ ) e machos adultos e sub-adultos ( $p < 0,001$ )

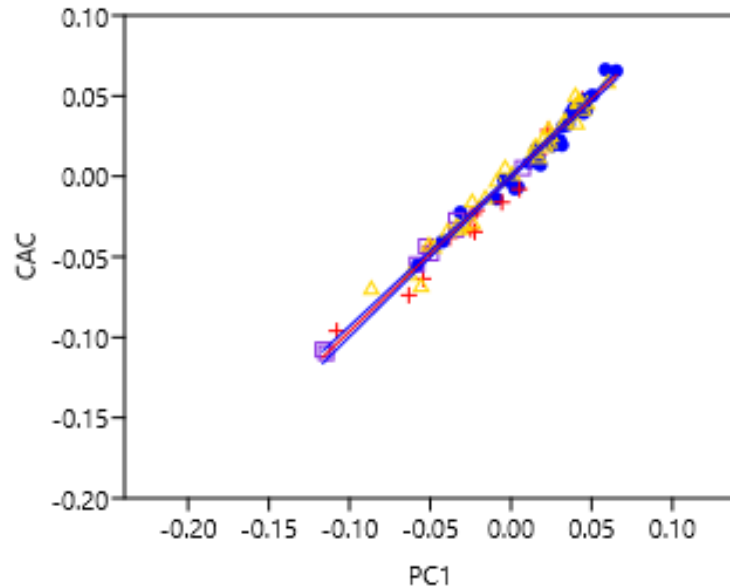
Explorando visualmente as mudanças que ocorrem no CAC (Figura 24), observa-se que elas ocorrem, principalmente, na porção mais caudal do crânio. Os valores mais negativos representam os jovens e as fêmeas adultas e são caracterizados pelo alongamento caudal da região occipital. Os valores mais positivos representam os indivíduos machos adultos, que possuem a região occipital retraída (quando comparado aos espécimes de valores mais negativos). Para RSC2 (Figura 24) é possível visualizar diferenças na região incisiva (com valores mais negativos apresentando alongamento rostral), na região occipital (com valores mais negativos apresentando maior distância entre os ossos parietal e occipital) e na região zigomática (valores mais negativos apresentam expansão mais rostral, possivelmente influenciada pelo posicionamento da região incisiva).

Figura 24- Grade de deformação em vista dorsal baseado nas projeções do componente alométrico (CAC) e o componente não alométrico mais relevante (RSC2). Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= semiadultos; cruzeiras vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



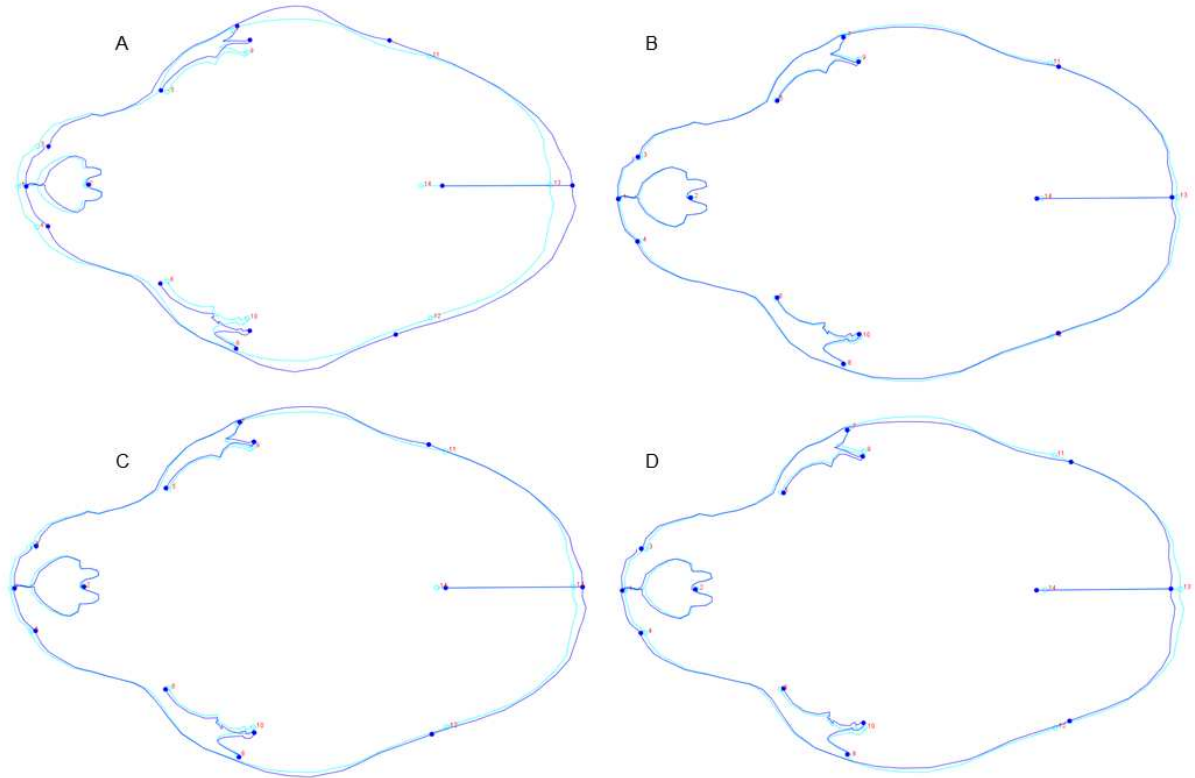
A regressão entre os valores de PC1 e os valores de CAC indicam haver crescimento isométrico para as faixas etárias ( $r: 0,99$ ;  $slope 0,96$ ;  $p < 0,005$ ) (Figura 25).

Figura 25- Regressão dos escores de PC1 e CAC em vista dorsal. A regressão (linha vermelha) se encaixa em um modelo linear bivariado e as linhas azuis representam o intervalo de confiança de 95%. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= semiadultos; cruces vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



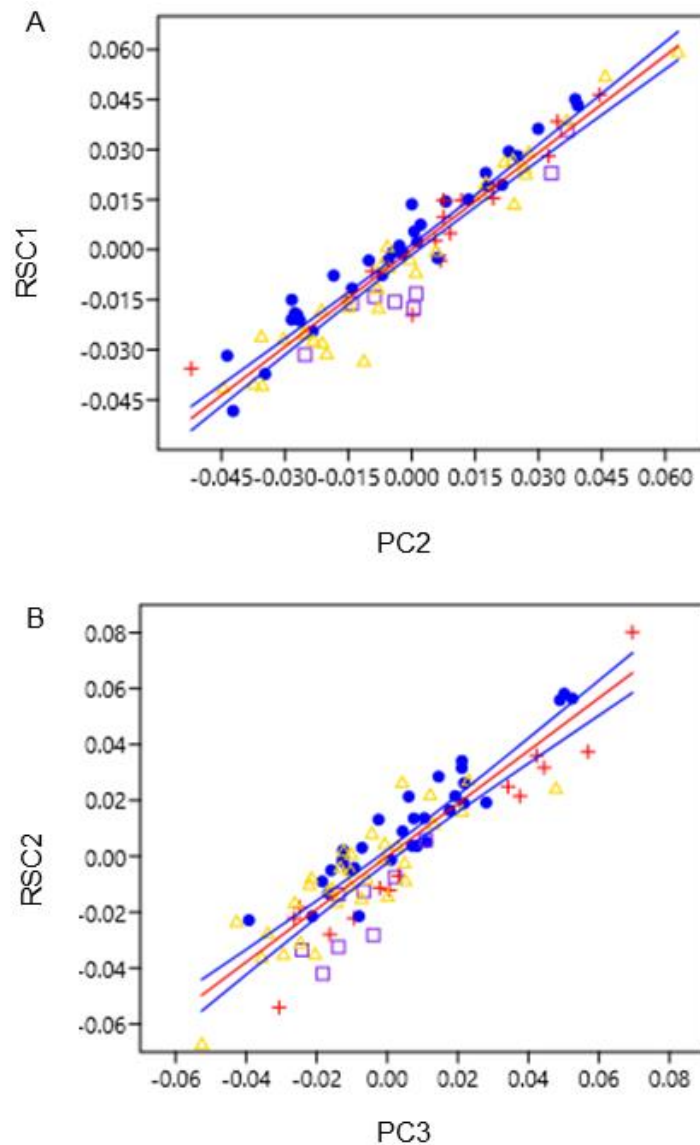
As principais variações ontogenéticas na morfologia craniana, em vista dorsal, se deram nas seguintes regiões: (1) arco zigomático; (2) pós orbitais; (3) osso occipital; (4) posicionamento da sutura lambdoide; (5) osso pré-maxilar (Figura 26). Os indivíduos jovens (Figura 26A) apresentaram diferenças mais similares às fêmeas adultas (Figura 26C), com a expansão lateral do arco zigomático, osso occipital e sutura lambdoide se posicionando mais caudalmente e região incisiva retraída. Os machos adultos (Figura 26D) apresentaram região occipital mais retilínea e arco zigomático menos desenvolvido lateralmente, enquanto os sub-adultos se mantêm próximos à média (Figura 26B).

Figura 26- Variação no formato do crânio entre as faixas etárias em vista dorsal. Os contornos em azul escuro representam as deformações cranianas encontradas nas extremidades do eixo de PC1, já os contornos em azul claro representam a deformação média. A= jovens; B= semiadultos; C= fêmeas adultas; D= machos adultos. Scale factor= 2.0.



A regressão entre os valores de PCs vs. RSCs permitiu visualizar que os valores do PC2 se correlacionam aos valores de RSC1 (Figura 27A) e possuem crescimento isométrico ( $r: 0,95$ ;  $slope 0,97$ ;  $p < 0,005$ ). Além disso, encontramos que os valores de PC3 se correlacionam aos de RSC2 (Figura 27B), com uma relação quase isométrica ( $r: 0,90$ ;  $slope 0,94$ ;  $p < 0,005$ ). Entretanto, os testes de Kruskal-Wallis para ambas as projeções mostraram não haver clareza estatística para diferenciar as medianas das faixas etárias (PC2 vs. RSC1  $p=0,8307$ ; PC3 vs. RSC2  $p=0,8855$ ).

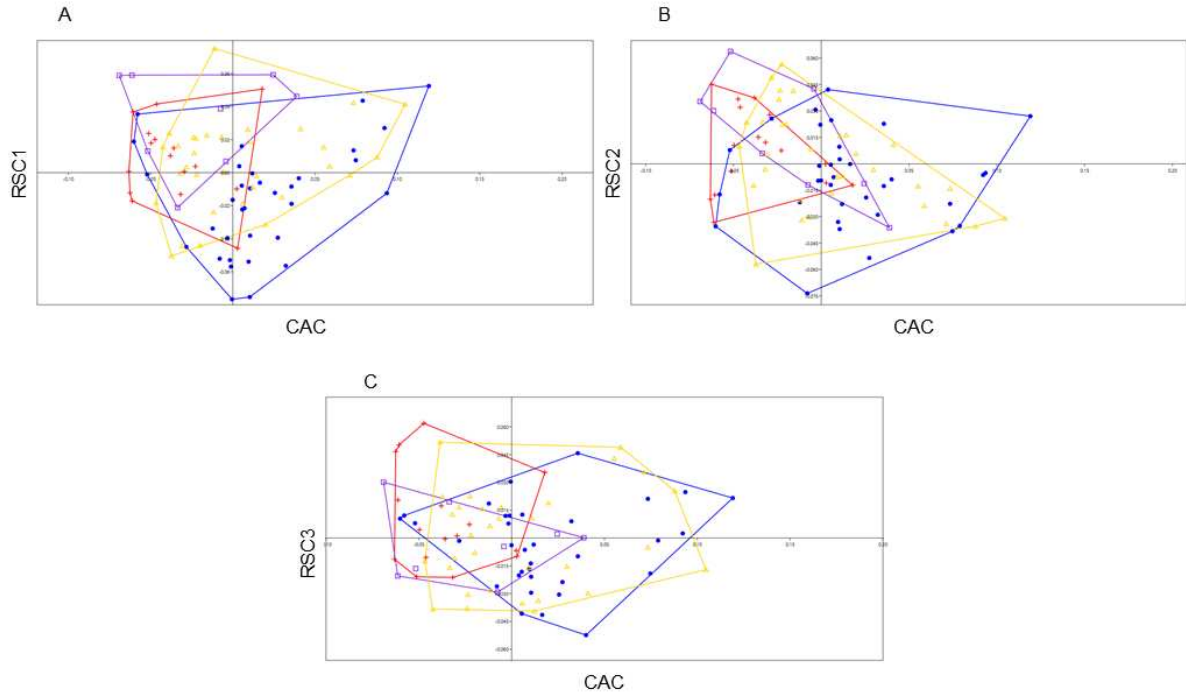
Figura 27- Regressão linear do: A) PC2 vs. RSC1; B) PC3 vs. RSC2. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= sub-adultos; cruzeiras vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



### 3.5.2 Vista lateral

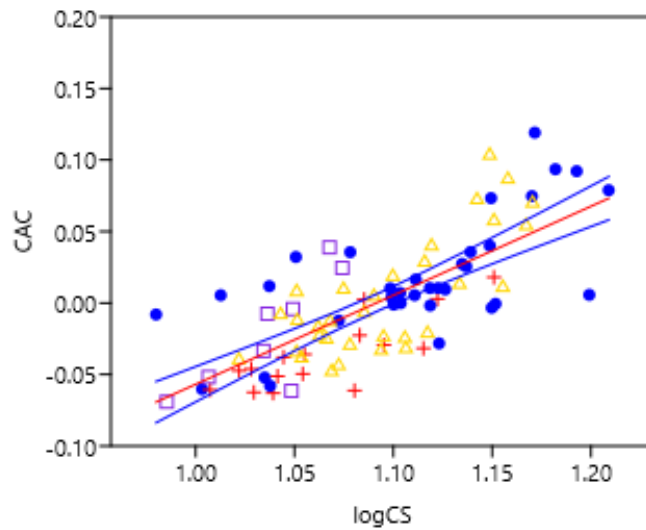
Na análise da configuração do crânio em vista lateral do CAC, os três componentes residuais de maior variação contabilizaram: RSC1 19,37%, RSC2 16,34% e RSC3 13,76% de variância. As projeções de tamanho vs. forma no morfoespaço de CAC vs. RSCs (Figura 28) indicam que machos adultos e jovens se distinguem.

Figura 28- Morfoespaço bidimensional do crânio de *Alouatta guariba* em vista lateral, baseado nas projeções do componente alométrico (Componente Alométrico Comum) e os componentes não-alométricos mais relevantes (Componente Residual de Formato). A) CAC vs. RSC1; B) CAC vs. RSC2; C) CAC vs. RSC3. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= semiadultos; cruzes vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



A análise de regressão entre as variáveis de log do tamanho de centroide e CAC mostrou que o crescimento ocorre em alometria negativa ( $r^2: 0,55$ ;  $slope 0,62$ ;  $p < 0,005$ ) como mostra a Figura 29.

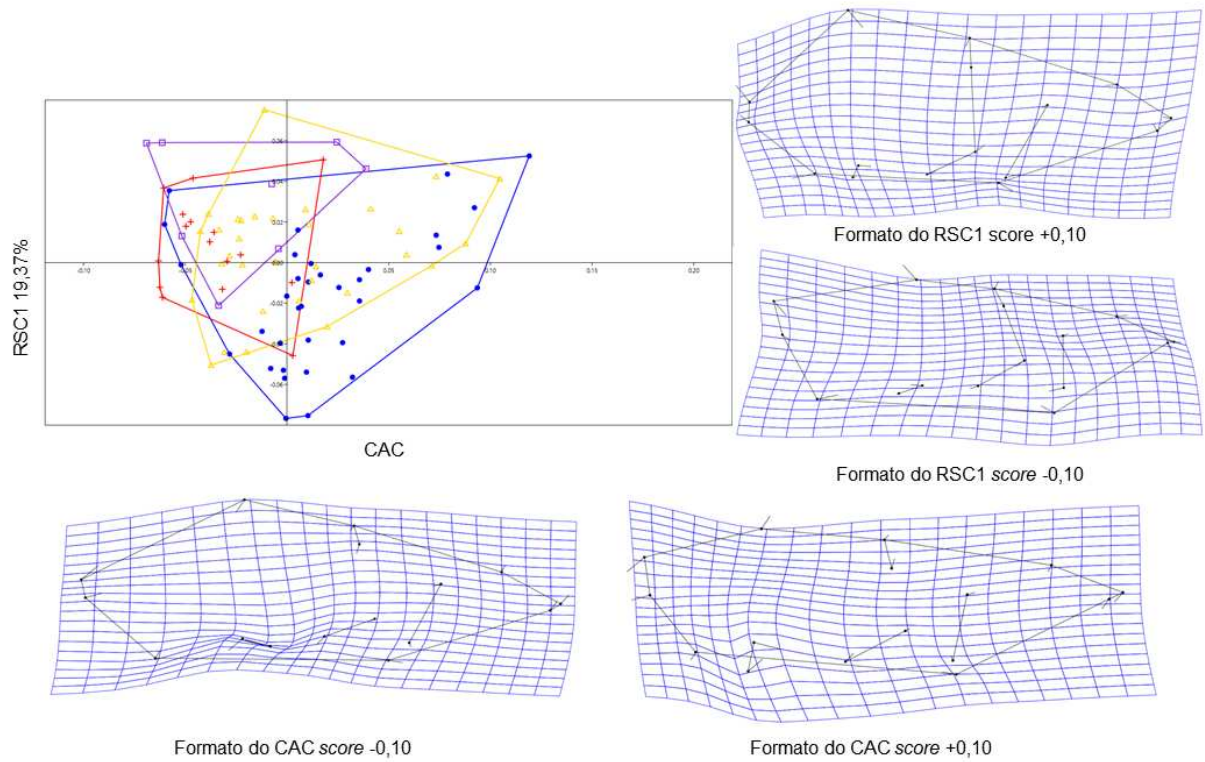
Figura 29- Regressão linear do tamanho de centroide normalizado (logCS) e CAC em vista lateral. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= semiadultos; cruzeiros vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



Usando os valores individuais de CAC como aproximação (*proxy*) para a alometria na forma é possível diferenciar as faixas etárias (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ), assim como para RSC1 (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ). Para RSC2 (Kruskal-Wallis,  $p = 0,09994$ ) e RSC3 (Kruskal-Wallis,  $p = 0,5232$ ) não.

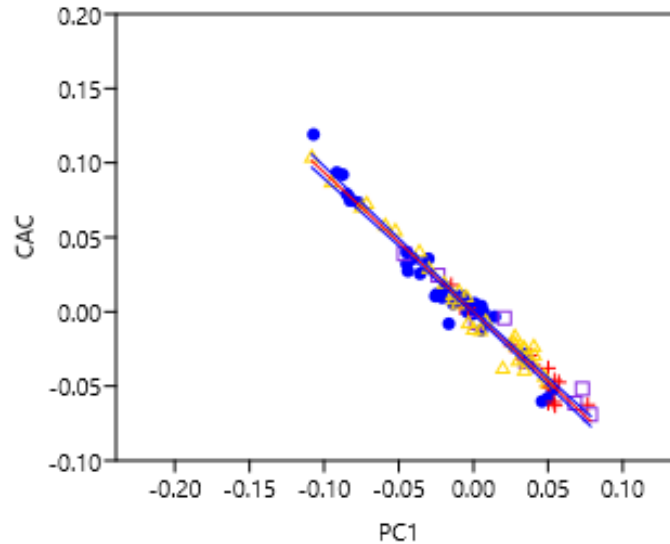
Explorando visualmente as mudanças que ocorrem no CAC (Figura 30), nota-se que as mudanças no crânio são causadas por expansões rostro-caudal e dorso-ventral. Os valores mais negativos representam os indivíduos jovens e as fêmeas adultas, já os valores mais positivos retratam os indivíduos sub-adultos e machos adultos. No RSC1 (Figura 30), observa-se que os indivíduos localizados nos valores mais negativos (e machos adultos) apresentam, principalmente, teto do crânio mais achatado (que interfere no posicionamento da região occipital) e região incisiva mais alongada; os valores mais positivos (jovens e fêmeas adultas) são caracterizados por teto do crânio mais projetado dorsalmente.

Figura 30- Grade de deformação em vista lateral baseado nas projeções do componente alométrico (CAC) e o componente não alométrico mais relevante (RSC1). Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= semiadultos; cruzeiras vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



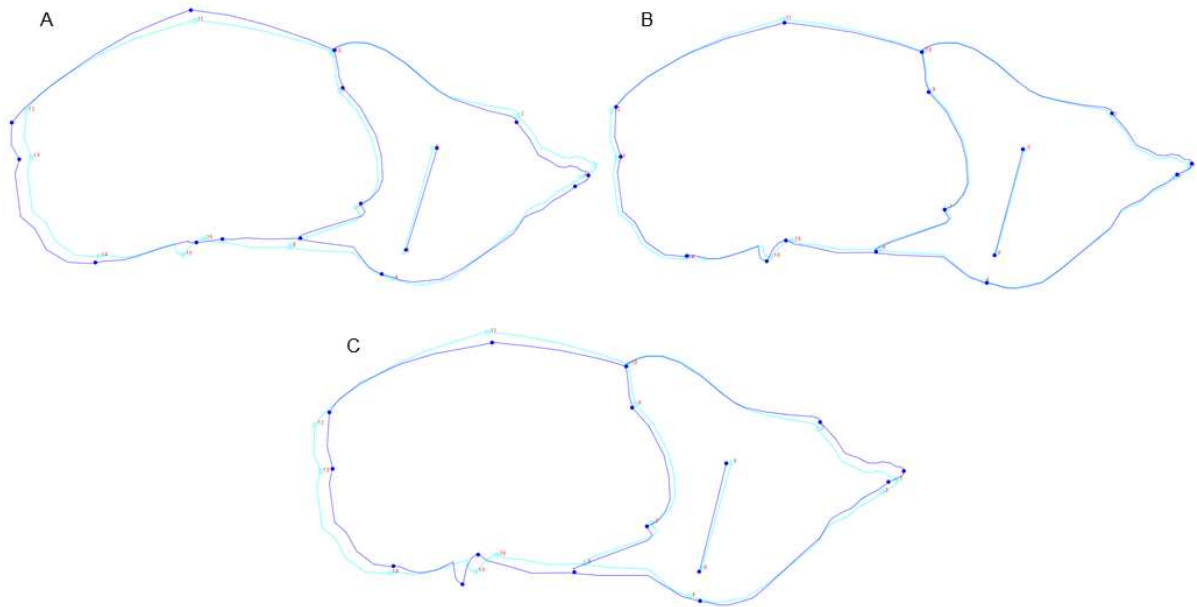
Os valores de PC1 são altamente correlacionados aos valores de CAC ( $r: -0,98$ ;  $p < 0,001$ ) (Figura 31) e a variação indica uma relação isométrica ( $slope -0,93$ ).

Figura 31- Regressão dos escores de PC1 vs. CAC em vista dorsal. A regressão (linha vermelha) se encaixa em um modelo linear bivariado e as linhas azuis representam a elipse de confiança de 95%. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= subadultos; cruzes vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



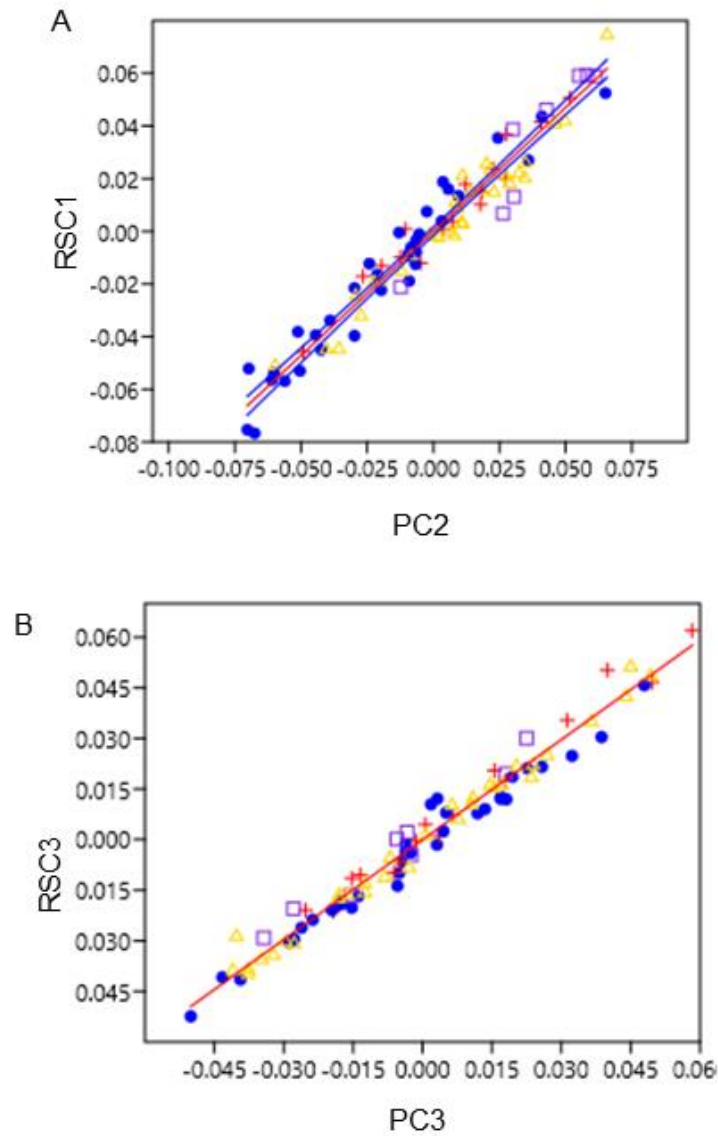
Em vista lateral (Figura 32), fêmeas adultas e jovens apresentaram configurações similares (Figura 32A). Nesses indivíduos, o teto do crânio se estende dorsalmente (dando um aspecto arredondado à região), o osso occipital se projeta mais caudalmente, o processo estiloide é pouco desenvolvido, o arco zigomático apresenta uma configuração côncava e a região pós orbital se projeta mais rostralmente. Os espécimes semiadultos e machos adultos são similares (Figura 32B e 32C, respectivamente). Entretanto, os machos adultos apresentam teto do crânio mais retilíneo, a face se projeta mais rostro-dorsalmente, o processo estiloide e o arco zigomáticos são mais desenvolvidos e se estendem mais ventralmente, a região occipital se retrai (Figura 32C).

Figura 32- Variação no formato do crânio entre as faixas etárias em vista lateral. Os contornos em azul escuro representam as deformações cranianas encontradas nas extremidades do eixo de PC1, já os contornos em azul claro representam a deformação média. A= jovens e fêmeas adultas; B= subadultos; C= machos adultos. Scale factor= 2.0.



Os valores do PC2 se correlacionam aos valores de RSC1 ( $r: 0,97$ ;  $p < 0,001$ ) (Figura 33A), indicando uma curva de crescimento alométrico isométrico ( $slope\ 0,94$ ). Além disso, encontramos que os valores de PC3 se correlacionam aos de RSC3 ( $r: 0,98$ ;  $p < 0,001$ ) (Figura 33B), com alometria isométrica ( $slope\ 0,98$ ). Entretanto, os testes de Kruskal-Wallis para ambas as projeções mostraram não haver clareza estatística para diferenciar as medianas das faixas etárias (PC2 vs. RSC1,  $p=0,9589$ ; PC3 vs. RSC3,  $p=0,9453$ ).

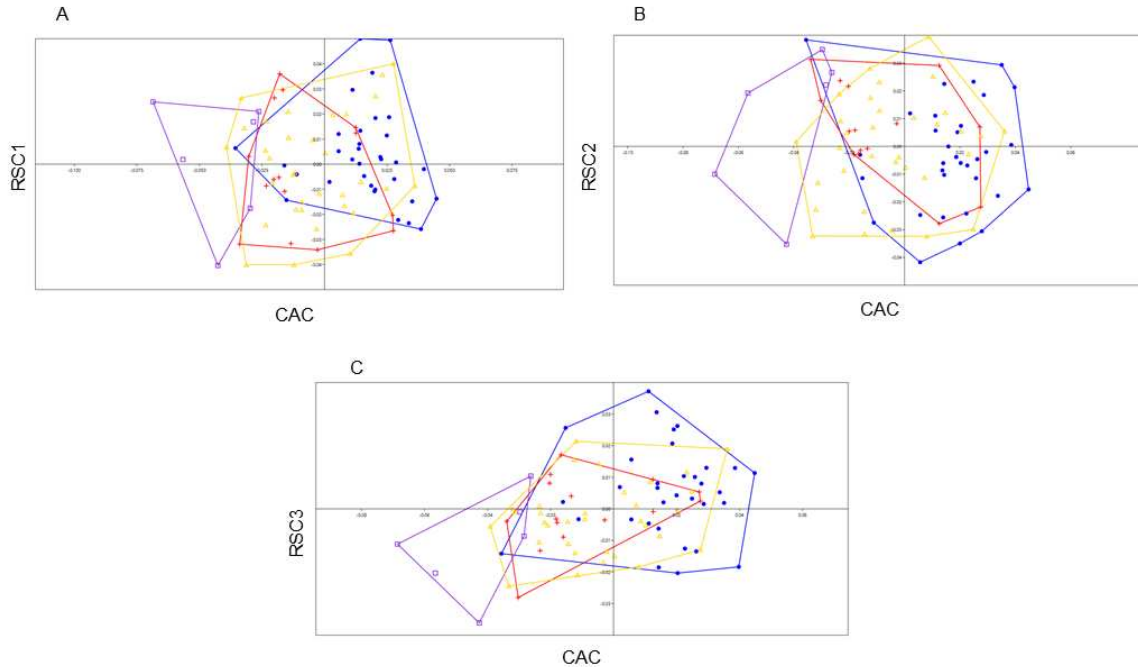
Figura 33- Regressão linear do: A) PC2 vs. RSC1; B) PC3 vs. RSC3. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= semiadultos; cruzeiras vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



### 3.5.3 Vista ventral

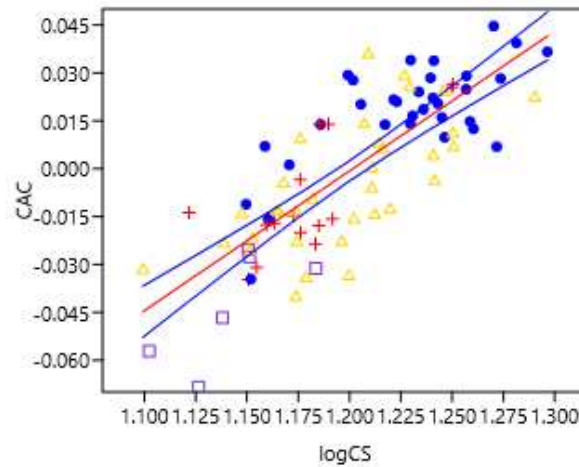
Na análise da configuração do crânio em vista lateral do CAC, os três componentes residuais de maior variação contabilizaram: RSC1 19,37%, RSC2 16,34%, RSC3 13,76% da variância. As projeções de tamanho vs. formato no morfoespaço de CAC vs. RSCs (Figura 34) distinguem os jovens das outras faixas etárias.

Figura 34- Morfoespaço bidimensional do crânio de *Alouatta guariba* em vista ventral, baseado nas projeções do componente alométrico (Componente Alométrico Comum) e o componente não-alométrico mais relevante (Componente Residual de Formato). A= CAC vs. RSC1; B= CAC vs. RSC2; C= CAC vs. RSC3. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= subadultos; cruzeiros vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



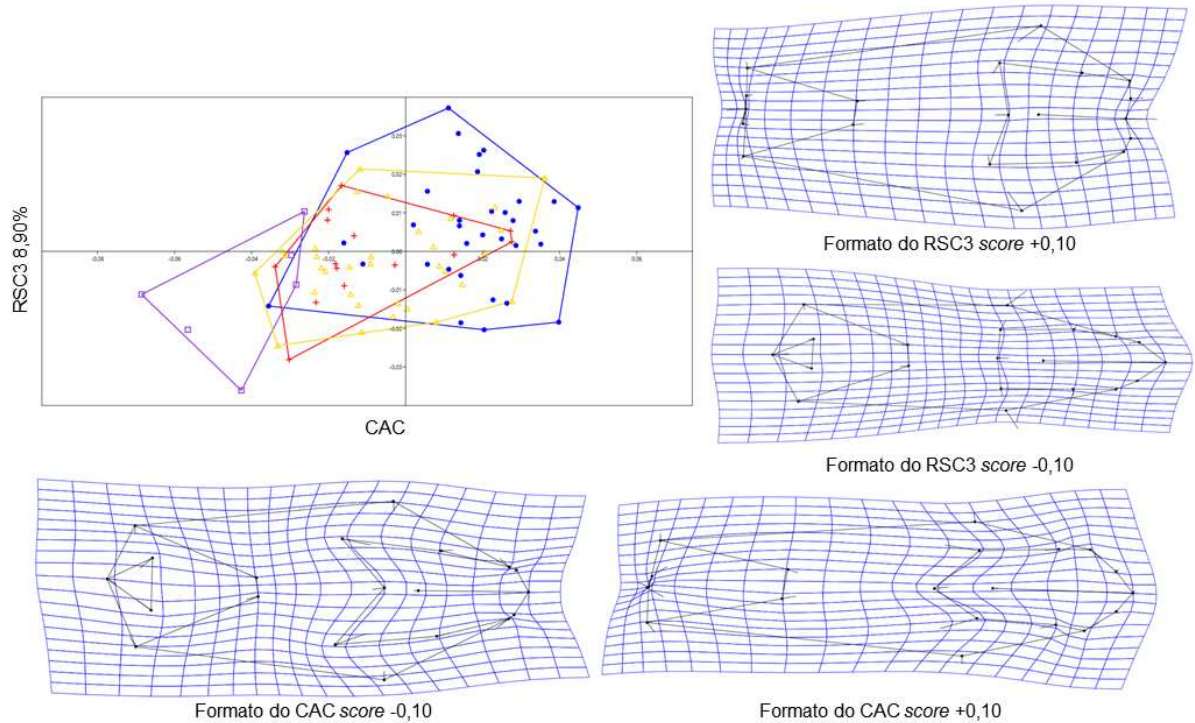
A análise de regressão entre as variáveis de log do tamanho de centroide e CAC mostrou que o crescimento ocorre em alometria negativa ( $r^2: 0,63$ ;  $slope 0,43$ ;  $p < 0,005$ ) como mostra a Figura 35.

Figura 35- Regressão linear do tamanho de centroide normalizado (logCS) e CAC em vista ventral. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= subadultos; cruces vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



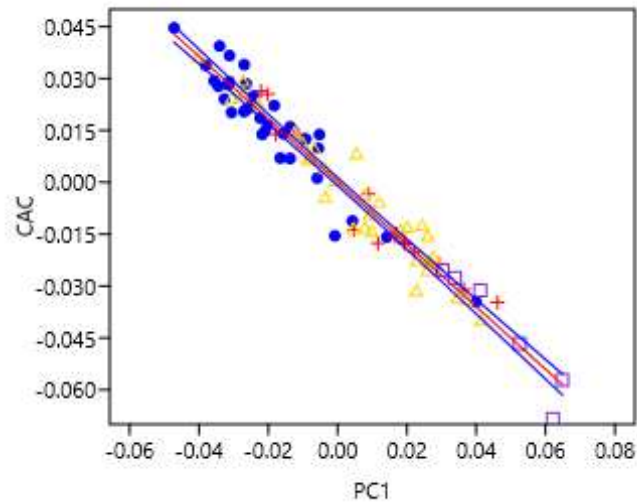
Usando os valores individuais de CAC como aproximação (*proxy*) para a alometria na forma é possível diferenciar as faixas etárias (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ). As únicas faixas etárias que não se diferenciaram foram as fêmeas adultas e os indivíduos subadultos ( $p = 0,4169$ ). Em RSC1 (Kruskal-Wallis,  $p = 0,8155$ ) e RSC2 (Kruskal-Wallis,  $p = 0,3404$ ), não. Curiosamente, RSC3 apresenta diferenças entre as faixas etárias (Kruskal-Wallis,  $p = 0,02332$ ). No eixo de CAC, os indivíduos mais negativos são representados pelos jovens. Para RSC3 (Figura 36), as diferenças são contidas na abertura do forame *magnum* e na região palatina. Nessa vista, é mais fácil visualizar a separação entre as faixas etárias (Figura 36).

Figura 36- Grade de deformação em vista lateral baseado nas projeções do componente alométrico (CAC) e o componente não alométrico mais relevante (RSC3). Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= semiadultos; cruzeiras vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



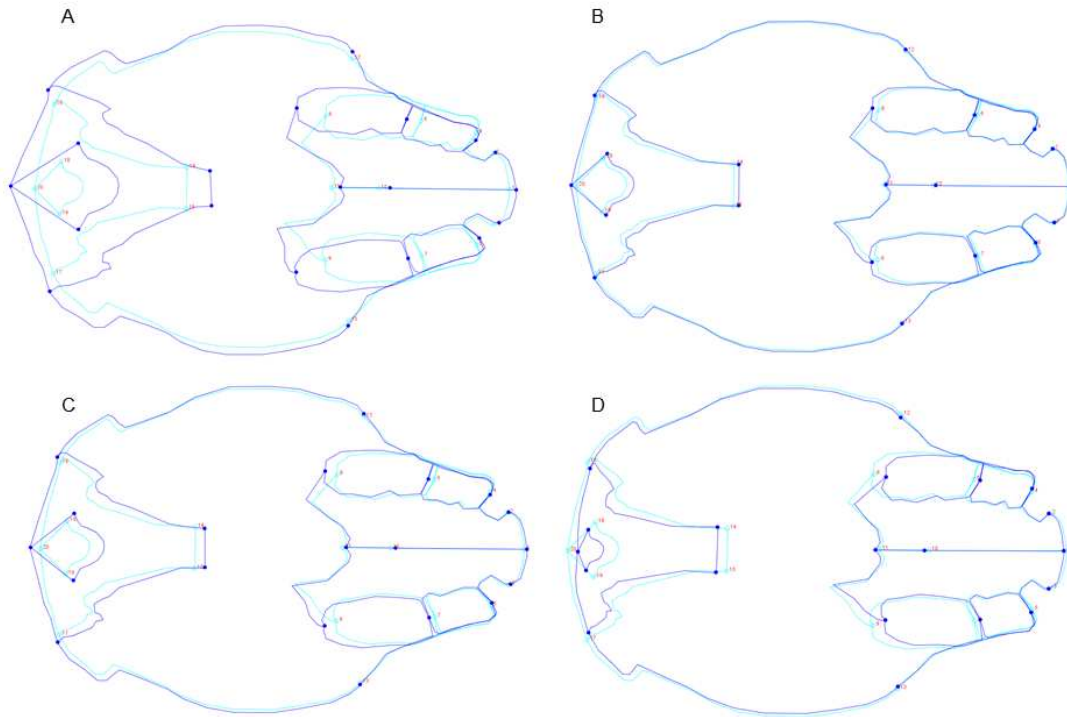
Os valores de PC1 são altamente correlacionados aos valores de CAC ( $r: -0,97$ ;  $p < 0,001$ ) (Figura 37) e a relação existente entre as variáveis é isométrica ( $slope -1,05$ ).

Figura 37- Regressão dos escores de PC1 vs. CAC em vista dorsal. A regressão (linha vermelha) se encaixa em um modelo linear bivariado reconstruído com base no algoritmo Mínimo Quadrado Ordinário e as linhas azuis representam a elipse de confiança de 95%. Os indivíduos estão representados por: quadrados roxos= jovens; triângulos amarelos= sub-adultos; cruzes vermelhas= fêmeas adultas; pontos azuis= machos adultos.



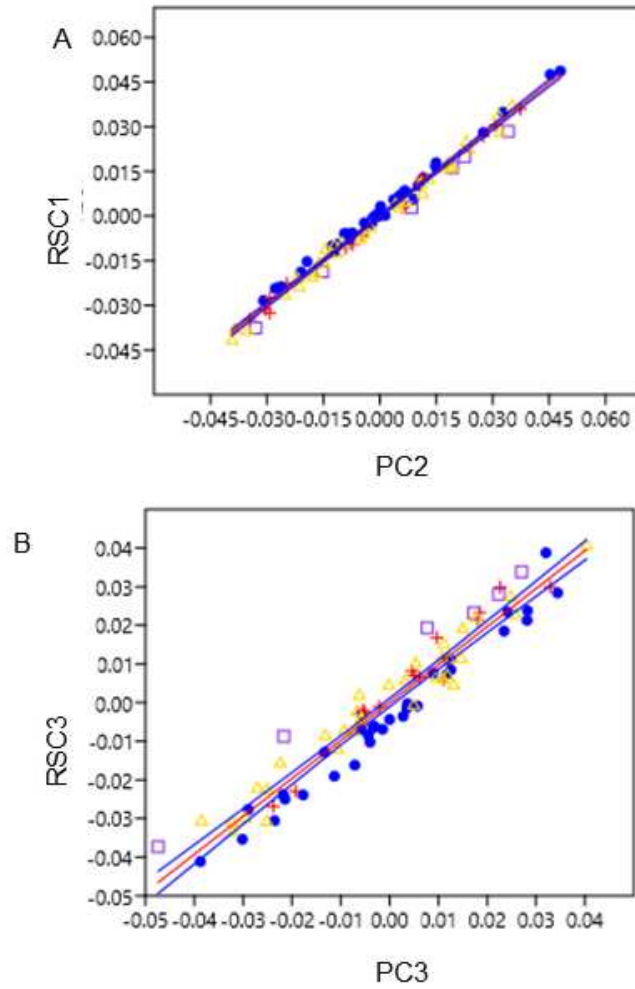
Quando em vista ventral (Figura 38), as configurações entre jovens, semiadultos e fêmeas adultas (Figura 38A, 38B e 38C, respectivamente) são mais parecidas entre si do que entre os machos adultos (Figura 38D). As principais diferenças são encontradas nas seguintes regiões: (1) deslocamento e abertura do forame *magnum*; (2) arco zigomático; (3) palato. Nos indivíduos machos adultos, há um deslocamento caudal do forame *magnum*, além da diminuição em sua abertura, o palato é menos desenvolvido e os arcos zigomáticos não se projetam lateralmente. Nas outras três faixas etárias acontece o contrário.

Figura 38- Variação no formato do crânio entre as faixas etárias em vista ventral. Os contornos em azul escuro representam as deformações cranianas encontradas nas extremidades do eixo de PC1, já os contornos em azul claro representam a deformação média. A= jovens; B= semiadultos; C= fêmeas adultas; D= machos adultos. Scale factor= 2.0.



Os valores do PC2 se correlacionam aos valores de RSC1 ( $r: 0,99; p < 0,001$ ) (Figura 39A), e a alometria é isométrica ( $slope 0,99$ ). Além disso, encontramos que os valores de PC3 se correlacionam aos de RSC2 ( $r: 0,96; p < 0,001$ ) (Figura 39B), assumindo alometria isométrica ( $slope 0,98$ ). Entretanto, os testes de Kruskal-Wallis para ambas as projeções mostraram não haver clareza estatística para diferenças das medianas das faixas etárias (PC2 vs. SC1,  $p=0,9835$ ; PC3 vs. RSC2,  $p=0,8731$ ).

Figura 39- Regressão linear do: A) PC2 vs. RSC1; B) PC3 vs. RSC2. Os indivíduos estão representados por pontos coloridos. Verde= jovens; amarelo= semiadultos; vermelhos= fêmeas adultas; azul= machos adultos.



## 4. DISCUSSÃO

A anatomia craniana nas espécies do gênero *Alouatta* é particularmente peculiar. O desenvolvimento do osso hioide foi responsável por uma série de mudanças morfológicas principalmente no teto do crânio e na face desses animais (BRUNER; MANTINI; MANZI, 2004). Nesse estudo, nós investigamos o dimorfismo sexual morfogeométrico no formato crânio de *A. guariba* adultos e exploramos essa variação ao longo das faixas etárias.

### 4.1 Variação alométrica no dimorfismo sexual

Por meio da regressão entre tamanho (logCS) e formato (PC1), observamos que a maior parte da variação morfológica no dimorfismo sexual do crânio de *Alouatta guariba* está associada a diferenças no tamanho. O aumento do tamanho envolve um padrão alométrico caracterizado pelo achatamento do teto do crânio, posicionamento mais caudal do forame *magnum*, expansão lateral do arco zigomático, desenvolvimento do processo estiloide, osso occipital menos pronunciado, projeção mais rostral do focinho, região pós orbital posicionada mais caudalmente, expansão do palato, maior abertura do dente canino (Figuras 9, 13 e 17). Esse resultado é capaz de distinguir machos e fêmeas, uma vez que, para essa espécie, machos são maiores que fêmeas, como indicado no gráfico de box-plot (Figura 6). Inúmeros trabalhos mostram resultados similares aos nossos (RAVOSA; ROSS, 1994; BRUNER; MANTINI; MANZI, 2004; BLANCO; GODFROY, 2006; YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015; FIORENZA; BRUNER, 2017).

Segundo Ravosa e Ross (1994), as diferenças morfológicas encontradas entre os indivíduos adultos de ambos os sexos acontecem devido aos padrões de desenvolvimento que resultam em um crânio maior nos machos. Entretanto, essas variações também podem estar relacionadas à dieta, inserção muscular e ao desenvolvimento dos sacos vocais. De acordo com Plavcan (2002), em primatas, em regiões onde acontece fixação muscular as diferenças sexuais são mais evidentes. Em *Alouatta*, o músculo masseter parece ser bastante desenvolvido, e essa característica foi associada à folivoria por Anapol e Lee (1994). Entretanto, o desenvolvimento do músculo masseter também pode estar associado às mudanças

no crânio que estão relacionadas ao aumento do osso hioide. E isso fica mais evidente ao observarmos que indivíduos machos possuem hioide mais desenvolvido que as fêmeas e indicam um grau considerável de dimorfismo sexual (YOULATOS; COUETTE; HALENAR, 2015).

Embora nossas análises de dimorfismo sexual tenham apresentados altos níveis de significância para a espécie *A. guariba*, nossa amostra não incluiu animais de outras localidades de distribuição. Portanto, é possível que nossos resultados possam ter sido influenciados por esse fator. Conseqüentemente, novos estudos usando animais dessas outras regiões devem ser conduzidos para confirmar se esse padrão se repete em todas as populações da espécie. Tais pesquisas deverão avaliar a presença da alometria nas regiões do crânio que se mostram mais sexualmente dimórficas (como teto do crânio e arco zigomático) para responder a essa pergunta com maior rigor.

#### **4.2 Dimorfismo sexual não-alométrico no crânio de *Alouatta guariba***

Embora haja influência do tamanho na variação morfológica no crânio de machos e fêmeas adultos, como indicado pela regressão entre logCS e PC1 (Figuras 19, 20 e 21), é importante notar que algumas características morfológicas do crânio entre os sexos também são explicadas por mudanças de forma não relacionadas ao tamanho. Nos componentes do espaço da forma (especificamente o RSC2) da vista dorsal, observamos transformações diferentes para as do formato do tamanho (CAC). As diferenças gerais indicam que ocorre variação no desenvolvimento da caixa craniana, da face e do arco zigomático (Figura 24). Os valores positivos do RSC2 mostram diferenças no (1) deslocamento mais caudal da sutura lambdoide, que levam a menor projeção do osso occipital; (2) expansão do arco zigomático; (3) desenvolvimento da região pós orbital; (4) expansão da região do osso pré-maxilar. Os valores negativos do RSC2 levam ao padrão inverso. Já os valores positivos do CAC indicam (1) sutura lambdoide retraída; (2) região pré-maxilar mais proeminente; (3) região pós orbital mais desenvolvida; (4) expansão caudal do arco zigomático. Os valores negativos do CAC chamam a atenção por representarem uma caixa craniana bastante expandida, que dá a impressão visual de ser um crânio mais comprido, ao passo que as outras variações são o inverso das citadas para os escores positivos.

Nos componentes do espaço da forma (RSC1) da vista lateral observamos transformações diferentes para as do formato do tamanho (CAC). As diferenças gerais indicam que ocorre variação no desenvolvimento da caixa craniana, projeção da face e posicionamento do osso occipital (Figura 30). Os valores positivos do RSC1 explicam diferenças no (1) deslocamento mais caudal da sutura lambdoide, que leva ao desenvolvimento acentuado do teto do crânio; (2) desenvolvimento da região pós orbital; (3) face mais curta e pouco projetada; (4) região mais caudal do osso occipital projetada ventralmente. Os valores negativos do RSC1 levam ao padrão inverso e apresentam uma face mais desenvolvida e projetada rostro-dorsalmente, occipital mais dorsal do que ventral e teto do crânio mais achatado. Os valores de CAC caracterizam mudanças no (1) desenvolvimento do processo estiloide; (2) expansão do arco zigomático; (3) posicionamento da região occipital; (4) desenvolvimento do teto craniano; (5) projeção da face. Os valores positivos de CAC conferem aos crânios aspecto mais alongado, enquanto os valores negativos deixam o crânio mais curto.

Nos componentes do espaço da forma (RSC3) da vista ventral também há mudanças diferentes para as relacionadas ao CAC. As diferenças gerais indicam que ocorre variação no desenvolvimento da caixa craniana, do palato, arco zigomático e forame *magnum* (Figura 36). Os valores positivos do RSC3 explicam diferenças no (1) deslocamento do posicionamento do crânio; (2) palato mais desenvolvido; (3) arco zigomático retraído; (4) forame *magnum* posicionado mais caudal. Os valores negativos do RSC3 levam ao padrão inverso. Os valores de CAC representam variações (1) na direção da abertura das coanas, no final do palato; (2) expansão e retração do arco zigomático; (3) desenvolvimento do palato.

As variações encontradas para dimorfismo sexual no formato do crânio sem influência do tamanho são bastante similares com aquelas encontradas para alometria. Blanco e Godfrey (2006), em estudos com *A. palliata*, notaram que as diferenças morfológicas entre os sexos não são simplesmente consequências alométricas do aumento de tamanho nos machos. Nossos resultados mostram que, de fato, a variação morfológica no crânio desses animais não é só devido ao tamanho. Outras variáveis possivelmente influenciam essas diferenças.

Parece ser um consenso entre vários autores (RAVOSA; ROSS, 1994; BLANCO; GODFREY, 2006; FLORES; CASINOS; 2011; YOULATOS; COUETTE; HALENAR,

2015; FIORENZA; BRUNER, 2017) para *A. palliata*, *A. seniculus* e *A. caraya* que o fato de os machos crescerem mais rápido que as fêmeas, por meio de diferenças na taxa de tempo de crescimento é o que faz os machos serem maiores e, conseqüentemente, diferenciarem-se morfologicamente das fêmeas. Em nossas análises não foi possível observar se isso também acontece em *A. guariba* dado que nossos indivíduos subadultos não tinham sexo conhecido. A falta de identificação do sexo desses indivíduos impossibilitou a verificação das variáveis morfológicas que apresentaram variações. Conseqüentemente, novos estudos usando indivíduos subadultos de *A. guariba* com sexo conhecido devem ser conduzidos para confirmar se esse grupo apresenta o padrão observado para outras espécies do gênero.

### **4.3 Variações na alometria ontogenética craniana**

Por meio da visualização das configurações obtidas através do PC1 (Figuras 26, 32 e 38), observamos que as fêmeas adultas possuem variações morfológicas mais similares a de indivíduos classificados como jovens do que aos machos adultos. Esse resultado é capaz de mostrar que o tamanho dos espécimes tem grande influência nas diferenças anatômicas entre as faixas etárias, mas que só isso não é o suficiente para descrever esses padrões de variação.

Blanco e Godfrey (2006), ao analisarem as variações morfológicas no formato do crânio entre machos sub-adultos e fêmeas adultas de tamanho parecido de *A. palliata*, mostraram que as fêmeas têm feições mais “adultas” do que os machos sub-adultos de tamanho parecido. Os resultados apresentados nas variações anatômicas dessas duas faixas etárias são similares aos nossos. Esses autores indicaram que a variação ontogenética no formato do crânio na espécie não é detectada por alometria de crescimento porque diferentes populações apresentam diferenças em seu padrão de dimorfismo sexual em *A. palliata*.

Flores e Casinos (2011) observaram em *A. caraya* que existem variações em regiões cranianas? diferentes em cada estágio do desenvolvimento dessa espécie. Além disso, algumas variáveis significativas em um determinado estágio passam a não apresentar valores estatísticos significantes em outras fases. Estes resultados são similares aos obtidos por Ravosa e Ross (1994) em estudos com *A. seniculus*. Ao que

indicam esses autores, isso acontece por conta de diferenças no tempo de crescimento entre ambos os sexos (RAVOSA; ROSS, 1994; FLORES; CASINOS, 2011).

Embora nossas análises visuais tenham mostrado diferenças nas variações entre as faixas etárias, apenas os indivíduos adultos tinham sexo identificado. Sem a identificação de sexo entre jovens e adultos, não há como avaliar se há diferenças que possam ocorrer entre os estágios de desenvolvimento para ambos os sexos de *A. guariba*. Portanto, é possível que nossos resultados tenham sido influenciados por esse fator. Consequentemente, novos estudos usando indivíduos com sexo conhecido em todas as faixas de desenvolvimento devem ser conduzidos para confirmar se as fêmeas adultas possuem variações morfológicas mais similares a de indivíduos classificados como jovens do que aos machos adultos. Tais pesquisas deverão avaliar as diferenças entre as faixas etárias em todos os estágios do desenvolvimento de *A. guariba* para responder a essa pergunta com maior rigor.

## 5. CONCLUSÕES

A morfologia craniana de *Alouatta guariba* representa variações morfológicas relevantes que contribuem para o entendimento da espécie e do gênero. Os resultados nos permitiram quantificar e descrever o dimorfismo sexual no crânio dessa espécie e caracterizar essas variações ao longo das faixas etárias. Nossas considerações finais são:

- Existe dimorfismo sexual quanto ao tamanho, sendo os machos maiores que as fêmeas;
- O dimorfismo sexual no formato do crânio está, principalmente, relacionado à padrões alométricos e fica de mais fácil visualização na vista lateral;
- A alometria se manifesta no teto do crânio, expansão do arco zigomático, posicionamento do forame *magnum* e desenvolvimento do palato.
- Mudanças no formato que não estão relacionadas ao tamanho acontecem no desenvolvimento da caixa craniana, da face e do arco zigomático.
- Fêmeas adultas possuem características morfológicas mais similares aos indivíduos jovens do que aos machos adultos.
- As variações na morfologia craniana relacionadas à ontogenia se manifestam similarmente às observadas para tamanho.

## 6. REFERÊNCIAS

- ANAPOL, F.; LEE, S. Morphological adaptation to diet in platyrrhine primates. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 94, n. 2, p. 239-261, 1994.
- BICCA-MARQUES, J. C.; ALVES, S. L.; INGBERMAN, B.; BUSS, G.; FRIES, B. G.; ALONSO, A.; CUNHA, R. G. T.; MIRANDA, J. M. D. 2015. Avaliação do Risco de Extinção de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940 no Brasil. Processo de avaliação do risco de extinção da fauna brasileira. ICMBio. <http://www.icmbio.gov.br/portal/biodiversidade/fauna-brasileira/lista-de-especies/7179-mamiferos-alouatta-guariba-clamitans-guariba-ruivo.html>
- BICCA-MARQUES, J. C. A primatologia no Brasil. 563 p., 2007.
- BLANCO, M. B.; GODFREY, L. R. Craniofacial sexual dimorphism in *Alouatta palliata*, the mantled howling monkey. **Journal of Zoology**, v. 270, n. 2, p. 268-276, 2006.
- BOOKSTEIN, F. L. **Morphometric tools for landmark data: geometry and biology**. Cambridge University Press, 1991.
- BRUNER, E.; MANTINI, S.; MANZI, G. A geometric morphometric approach to airorhynch and functional cranial morphology in *Alouatta* (Atelidae, Primates). **Journal of Anthropological Sciences**, v. 82, p. 47-66, 2004.
- BUSS, G., OKLANDER, L. I., BICCA-MARQUES, J. C., HIRANO, Z. M., CHAVES, Ó. M., et al. Brown howler monkey, *Alouatta guariba* (Humboldt, 1812). In C. Schwitzer, R. A. Mittermeier, A. B. Rylands, F. Chiozza, E. A. Williamson, et al (Eds.), *Primates in Peril: The World's 25 Most Endangered Primates (2018–2020)*, p. 94–97, 2019. IUCN.
- CHIARELLO, A. G. Dieta, padrão de atividades e área de vida de um grupo de bugios (*Alouatta fusca*) na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Universidade Estadual de Campinas, 1992.
- DUNN, J. C. HALENAR, L. B.; DAVIES, T. G.; ...; DENG, S.; TECUMSEH FITCH, W.; KNAPP, L. A. Evolutionary trade-off between vocal tract and testes dimensions in howler monkeys. **Current Biology**, v. 25, n. 21, p. 2839-2844, 2015.
- FIORENZA, L.; BRUNER, E. Cranial shape variation in adult howler monkeys (*Alouatta seniculus*). **American journal of primatology**, v. 80, n. 1, p. e22729, 2017.
- FLORES, D.; CASINOS, A. Cranial ontogeny and sexual dimorphism in two New World monkeys: *Alouatta caraya* (Atelidae) and *Cebus apella* (Cebidae). **Journal of Morphology**, v. 272, n. 6, p. 744-757, 2011.
- GALETTI, M.; PEDRONI, F.; MORELLATO, L. P. C. Diet of the brown howler monkey *Alouatta fusca* in a forest fragment in southeastern Brazil. *Mammalia*, v. 58, n. 1, p. 111-118, 1994.
- GEOFFROY SAINT HILAIRE, É. Mémoires les Singes à main importante en les Ateles. **Annals Museum Histoire Naturelle de Paris**, Paris, v. 7, p. 260-273, 1806.

GEOFFROY SAINT HILAIRE, É. Tableau des Quadrumanes ou des animaux composant le premier ordre de la classe des mammifères. In: **Annales du Museum national d'Histoire naturelle**, Paris, p. 85-122, 1812.

GREGORIN, R. Taxonomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède (Primates, Atelidae) no Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 1, p. 64-144, 2006.

GROVES, C. **Primate taxonomy**. Washington, Smithsonian Institution Press, VIII+350p., 2001.

HAMMER, O.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n. 1, p. 9, 2001.

HERSHKOVITZ, P. Mammals of Northern Colombia, Preliminary Report No. 4: Monkeys (Primates), with Taxonomic Revisions of Some Forms. **Proceedings of the United States National Museum**, 1949.

HERSHKOVITZ, P. Primates. Comparative anatomy and taxonomy, [volume] V, Cebidae, part B. A Monograph, by WC Osman Hill. Edinburgh University Press. 1962, xxix 537 pp., 31 pls., 94 figs., 3 maps. \$32.00. A critical review with a summary of the volumes on New World Primates. 1963.

HILL, W. C. O. **Primates: comparative anatomy and taxonomy V Cebidae Part B**. Edinburgh University Press, Edinburgh, 1962.

HIRSCH, A; LANDAU, E. C.; TEDESCHI, A. C. de M.; MENEGHETI, J. O. Estudo comparativo das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Platyrrhini, Atelidae) e sua distribuição geográfica na América do Sul. **A primatologia no Brasil**, v. 3, p. 239-262, 1991.

HUMBOLDT, A. de. Recueil d'observations de zoologie et d'anatomie comparée, faites dans l'océan Atlantique, dans l'intérieur du nouveau continent et dans la mer du sud pendant les années 1799, 180, 1802 et 183. In: A. de Humboldt & A. Bonpland (EDS.). **Voyage aux régions équinoxiales du nouveau continent, fait en 1799-1804**. Paris, v. 1, VIII+368p, 1812.

ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). International Code of Zoological Nomenclature. London. The Natural History Museum, 4 ed., 1999.

ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). Under suspension *Simia*, *Simia satyrus* and *Pithecus*: Opinion 114. **Smithsonian Miscellaneous Collections**, Washington, v. 73, n. 6, p. 25-26, 1922.

IHERING, H. V. Os bugios do gênero *Alouatta*. **Revista do Museu Paulista**, São Paulo, v. 9, p. 231-280, 1914.

ILLIGER, J. C. W. Prodomus Systematics Mammalium et Avium Additis Terminis Zoographicis Utriusque Classis, Eorunque Versione Germanica. Berlim, Berolini, Sumptibus C. Salfeld, XVIII+301p, 1811. JACKSON, D. A. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. **Ecology**, v. 74, n. 8, p. 2204–2214, 1993.

JERUSALINSKY, L.; CORTES-ORTÍZ, L.; DE MELO, F.R.; MIRANDA, J.; ALONSO, A.C.; BUSS, G.; ALVES, S.L.; BICCA-MARQUES, J.; NEVES, L.; INGBERMAN, B.; FRIES, B.; DA CUNHA, R.; MITTERMEIER, R.A.; TALEBI, M. 2020. *Alouatta guariba*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020*: e.T39916A17926390. DOI: 10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T39916A17926390.en.

JONES, A. L.; DEGUSTA, D.; TURNER, S. P.; CAMPBELL, C. J.; MILTON, K. Craniometric variation in a population of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*): evidence of size selection in females and growth in dentally mature males. **American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists**, v. 113, n. 3, p. 411-434, 2000.

KLINGENBERG, C. P. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications. **Symmetry**, v. 7, n. 2, p. 843-934, 2015.

KLINGENBERG, C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular ecology resources**, v. 11, n. 2, p. 353-357, 2011.

LEUTENEGGER, W.; CHEVERUD, J. M. Sexual dimorphism in primates. In: **Size and scaling in primate biology**. Springer, Boston, MA, 1985. p. 33-50

LINNAEUS, C. *Systema Naturae per Regna tria naturae, classes, ordines, genera, species cum bracteribus, differentiis, synonymis, locis. Regnum Animale. Estocolmo, Holmiae, 12 ed., v. 1, 532 p., 1766.*

LÖNNBERG, E. **Notes on members of the genera *Alouatta* and *Aotus***. Friedländer, 1941.

MENDES, S. L. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na estação biológica de Caratinga, MG. **RevNordestBiol**, v. 6, p. 71-104, 1989.

MIRANDA, J.; PASSOS, F. C. Composição e dinâmica de grupos de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera (Primates, Atelidae) em Floresta Ombrófila Mista no estado do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, n. 1, p. 99-106, 2005.

MIRANDA, J.; PASSOS, F. C. Hábito alimentar de *Alouatta guariba* (Humboldt) (Primates, Atelidae) em Floresta de Araucária, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 4, p. 821–826, 2004.

MITTEROECKER, P.; GUNZ, P.; BERNHARD, M.; SCHAEFER, K.; BOOKSTEIN, F. L. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. **Journal of Human Evolution**, v. 46, p. 679–698, 2004.

NEVILLE, M. K.; GLANDER, K. E.; BRAZA, F.; RYLANDS, A. B. The howling monkeys, genus *Alouatta*. **Ecology and behavior of neotropical primates**, v. 2, p. 349-453, 1988.

PLAVCAN, J. M. Sexual dimorphism in primate evolution. **American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists**, v. 116, n. S33, p. 25-53, 2001.

PLAVCAN, J. M. Taxonomic variation in the patterns of craniofacial dimorphism in primates. **Journal of Human Evolution**, v. 42, n. 5, p. 579-608, 2002.

- RAVOSA, M. J.; ROSS, C. F. Craniodental allometry and heterochrony in two howler monkeys: *Alouatta seniculus* and *A. palliata*. **American Journal of Primatology**, v. 33, n. 4, p. 277-299, 1994.
- ROHLF, F. J. The tps series of software. **Hystrix. Ital J Mammal**, v. 26, n. 1, p. 9–12, 2015.
- RYLANDS, A. B.; BRANDON-JONES, D. Scientific nomenclature of the Red Howlers from the northeastern Amazon in Brazil, Venezuela, and the Guianas. **International Journal of Primatology**, New Yprk, n. 19, v. 5, 879925, 1998.
- RYLANDS, A. B.; MITTERMEIR, R. A.; RODRÍGUEZ-LUNA, E. A species list for the New World primates (Platyrrhini): distribution by country, endemism, and conservation status according to the Mace-Lande system. **Neotropical Primates**, Washington, 3 (Suppl.), p. 113-160, 1995.
- SANGER, T. J. Sherratt, E.; McGlothlin, J. W.; Brodie III, E. D.; Losos, J. B.; Abzhanov, A. Convergent evolution of sexual dimorphism in skull shape using distinct developmental strategies. **Evolution**, v. 67, n. 8, p. 2180-2193, 2013.
- SCHNEIDER, H.; SAMPAIO, I. The systematics and evolution of New World primates—A review. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 82, p. 348-357, 2015.
- SCHÖN, M. A. The anatomy of the resonating mechanism in howling monkeys. **Folia Primatologica**, v. 15, n. 1-2, p. 117-132, 1971.
- SCHULTZ, A. H. Age changes and variability in the skulls and teeth of the Central American monkeys *Alouatta*, *Cebus* and *Ateles*. In: **Proceedings of the Zoological Society of London**. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd, 1960. p. 337-390.
- STRIER, K. B.; MENDES, S. L.; SANTOS, R. R. Timing of births in sympatric brown howler monkeys (*Alouatta fusca clamitans*) and northern muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). **American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists**, v. 55, n. 2, p. 87-100, 2001.
- THOMAS, O. New mammals from South America. **Annals and Magazines of Natural History**, London, v. 8, n. 12: 567-574. 1913.
- VON IHERING, H. Os bugios do gênero *Alouatta*. **Revista do Museu Paulista, São Paulo**, v. 9, n. 1, p. 231-280, 1914.
- WEBSTER, M. A. R. K.; SHEETS, H. David. A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. **The Paleontological Society Papers**, v. 16, p. 163-188, 2010.
- YOULATOS, D.; COUETTE, S.; HALENAR, L. B. Morphology of howler monkeys: a review and quantitative analyses. In: **Howler monkeys**. Springer, New York, NY, 2015. p. 133-176.

## APÊNDICE A

Quadro com a descrição dos exemplares fotografados. Os espécimes com número de campo (mais de quatro dígitos) ainda não foram tombados em sua coleção de origem. M: machos; F: fêmeas; N: não identificados; AD: adultos; JO: jovens; SA: sub-adultos.

<b>Número de tomo/Número de campo</b>	<b>Cidade</b>	<b>Localidade</b>	<b>Estado</b>	<b>Sexo</b>	<b>Faixa etária</b>
3782	Santa Maria de Jetibá	Santa Luzia	Espírito Santo	M	AD
3770	Itaguaçu		Espírito Santo	M	AD
3775	Santa Maria de Jetibá	Vila Verde	Espírito Santo	N	SA
3786	Santa Maria de Jetibá	São Sebastião do Belém	Espírito Santo	N	SA
3769	Itaguaçu		Espírito Santo	N	JO
3788	Guarapari	Bahia Nova	Espírito Santo	N	SA
3763	Santa Teresa	Alto Caldeirão	Espírito Santo	N	SA
3783	Santa Teresa	Valão de São Pedro	Espírito Santo	M	AD
3780	Santa Leopoldina	Mangaraí	Espírito Santo	F	AD
3778	Santa Teresa	Anto Santo Antônio	Espírito Santo	N	SA
3793	Santa Maria de Jetibá	Rio Lamego	Espírito Santo	N	SA
3768	Santa Maria de Jetibá	Recreio	Espírito Santo	N	SA
3773	Santa Maria de Jetibá	Alto Santa Maria	Espírito Santo	M	AD
3776	Santa Maria de Jetibá	Vila de Jetibá	Espírito Santo	F	AD
3787	Santa Maria de Jetibá	Alto Rio Posmoser	Espírito Santo	N	SA
3831	Santa Maria de Jetibá	Recreio	Espírito Santo	N	SA
3766	Pancas	Córrego Pamital	Espírito Santo	N	SA
3792	Venda Nova do Imigrante	Tapera	Espírito Santo	N	SA
3772	Venda Nova do Imigrante	Tapera	Espírito Santo	F	AD
3777	Santa Teresa	Nova Lombardia	Espírito Santo	M	AD
3779	Santa Maria de Jetibá	Mata do Além	Espírito Santo	M	AD
3781	Santa Teresa	Alto Caldeirão	Espírito Santo	M	AD
3765	Santa Teresa	Alto de Várzea Alegre	Espírito Santo	F	AD

3764	Santa Teresa	Alto Caldeirão	Espírito Santo	N	JO
3701	Afonso Cláudio	Alto Guandu	Espírito Santo	M	AD
3699	Afonso Claudio	Alto Guandu	Espírito Santo	F	SA
3713	Santa Teresa	Vale do Tabocas	Espírito Santo	F	AD
3714	Santa Teresa	Pedra Alegre	Espírito Santo	M	SA
3823	Irupi	Córrego Tia Velha	Espírito Santo	F	SA
3722	Santa Maria de Jetibá	Rio Claro	Espírito Santo	M	AD
3719	Santa Maria de Jetibá	Belém	Espírito Santo	N	JO
3707	Santa Maria de Jetibá	Rio Bonito	Espírito Santo	N	SA
3721	Santa Maria de Jetibá	Rio Taquara	Espírito Santo	N	SA
3833	Santa Maria de Jetibá	Virada Recreio	Espírito Santo	F	AD
3728	Santa Teresa	Cabeceira de Santa Lúcia	Espírito Santo	N	SA
3706	Afonso Cláudio	Alto Planalto - Vila Pontões	Espírito Santo	N	SA
3703	Santa Maria de Jetibá	Barra do Rio Posmoser	Espírito Santo	N	SA
3696	Santa Maria de Jetibá		Espírito Santo	F	AD
3689	Itaguaçu		Espírito Santo	N	SA
3723	Santa Maria de Jetibá	Córrego do Ouro	Espírito Santo	N	SA
3710	Santa Maria de Jetibá	Rio Posmoser	Espírito Santo	M	AD
3711	Pancas	Córrego Pamital	Espírito Santo	M	AD
3724	Santa Maria de Jetibá	Virada-Society Pomerano	Espírito Santo	M	AD
3732	Santa Maria de Jetibá	Caramuru	Espírito Santo	M	AD
3726	Marechal Floriano		Espírito Santo	N	SA
3734	Santa Teresa	Alto Caldeirão	Espírito Santo	N	SA
20180116MT02			Espírito Santo	N	JO
20170224RR02			Espírito Santo	N	SA
20170117MT01			Espírito Santo	M	AD
20170209AFS02			Espírito Santo	M	AD

20170321BP01			Espírito Santo	M	AD
20170330VV01			Espírito Santo	F	AD
20170202AG05			Espírito Santo	N	SA
20170316APJ01			Espírito Santo	M	AD
20170227RR01			Espírito Santo	M	AD
20170128AG01			Espírito Santo	N	SA
20170223NG02			Espírito Santo	N	JO
20170226RR02			Espírito Santo	M	AD
20170207BP01			Espírito Santo	F	AD
20170226RR03			Espírito Santo	N	SA
20170310LSB02			Espírito Santo	N	JO
20170121JZ01			Espírito Santo	N	JO
20170308BP03			Espírito Santo	N	SA
20170215BP02			Espírito Santo	M	AD
20170121JZ04			Espírito Santo	M	AD
20170123JZ01			Espírito Santo	F	AD
20170224RR06			Espírito Santo	N	SA
20170216BP02			Espírito Santo	N	SA
20170121JN05			Espírito Santo	F	AD
20170707JZ01			Espírito Santo	N	SA
20170309RFS06			Espírito Santo	N	SA
20170301RR04			Espírito Santo	M	AD
20170308BP01			Espírito Santo	N	SA
20170310LSB01			Espírito Santo	N	SA
20170126SL01			Espírito Santo	M	AD
7454	Bom Repouso		Minas Gerais	M	AD
7448	Abre Campo		Minas Gerais	M	AD
7452	Marliéria		Minas Gerais	M	AD
7460	Rio Doce		Minas Gerais	M	AD

7446	Santa Rita	Cascavel	Minas Gerais	M	AD
7453	Borda da M.		Minas Gerais	M	AD
7458	Congonhal		Minas Gerais	F	AD
7451	Santa Rita		Minas Gerais	N	SA
7457	Icaraí de M.		Minas Gerais	N	JO
7464			Minas Gerais	M	AD
7468			Minas Gerais	F	AD
7463	Rio Doce		Minas Gerais	N	SA
7467	Senador Na.		Minas Gerais	F	AD
7465			Minas Gerais	N	SA
7462	São Doming.		Minas Gerais	M	AD
7444	Sem Peixe		Minas Gerais	M	AD
7447			Minas Gerais	N	JO
7449	Bom Jesus		Minas Gerais	M	AD
7466			Minas Gerais	M	AD
7445			Minas Gerais	F	AD
7442	Chapada G.		Minas Gerais	N	JO

## APÊNDICE B

Ilustrações do crânio digitalizadas utilizadas para os testes de erro. Vistas do crânio: A: dorsal; B: lateral; C: ventral. Os pontos vermelhos indicam os marcos anatômicos numerados em azul na ordem de digitalização. Escala: 1 cm

