



**MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA
CURSO DE MESTRADO EM ZOOLOGIA**

DESENVOLVIMENTO DO DIMORFISMO SEXUAL EM ESPÉCIES DE MACACOS-
PREGO, GÊNERO *CEBUS* ERXLEBEN, 1777 (PRIMATES, CEBIDAE).

CLEUTON LIMA MIRANDA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, curso de mestrado, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito parcial para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. José de Sousa e Silva Júnior

BELÉM-PA

2008

CLEUTON LIMA MIRANDA

DESENVOLVIMENTO DO DIMORFISMO SEXUAL EM ESPÉCIES DE MACACOS-
PREGO, GÊNERO *CEBUS* ERXLEBEN, 1777 (PRIMATES, CEBIDAE).

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, curso de mestrado, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito parcial para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. José de Sousa e Silva Júnior

BELÉM-PA

2008

CLEUTON LIMA MIRANDA

Data: ___ __/_____/_____

Banca examinadora

Profº Dr. _____ Instituição: _____

Assinatura: _____ Julgamento: _____

Profº Dr. _____ Instituição: _____

Assinatura: _____ Julgamento: _____

Profº Dr. _____ Instituição: _____

Assinatura: _____ Julgamento: _____

BELÉM-PA

2008

AGRADECIMENTOS

Ao Cazuya (Dr. José de Sousa e Silva Júnior) pela orientação, paciência e amizade. Pela confiança depositada, ao dar-me a oportunidade de trabalhar com um grupo tão complexo e intrigante como *Cebus*, e por chamar a minha atenção para a importância da escrita e outras questões que passavam tão despercebidas.

Ao Sal (Dr. Rogério Rossi) por compartilhar comigo um pouco de seu grande conhecimento sobre sistemática, por sempre me escutar e incentivar em todas as fases deste trabalho seja em momentos de euforia ou de completa frustração. Também pelo auxílio com o abstract e com as fotos.

Ao Dr. Marcos Pérsio D. Santos (UFPI), a quem devo reconhecimento, pelos primeiros ensinamentos sobre mamíferos, pela valiosa orientação durante toda a graduação e por incentivar-me tanto a fazer mestrado em Belém.

À minha maninha, Dijane, pelo companheirismo irrestrito, pelas infindáveis discussões sobre evolução, inércia filogenética, organização social e outros temas tão “cabeludos”, ou melhor, “com tufo tão desenvolvidos”, pelas dicas valiosas de estatística e por ter me aturado de manhã cedo no Rio e em Sampa, puxando a minha orelha para medir todos aqueles crânios.

A Izaura Muniz por me ajudar tanto no início do trabalho, dividindo comigo a experiência que adquiriu em seu trabalho com *Saimiri*. Estendo este agradecimento ao meu amigo e irmão do arco-romano, Adê Avelar, por sempre se dispor a me ajudar.

À minha querida amiga Silvia Tereza (Silvão Jr) pela companhia sempre agradável, pela paciência infinita e por ter me ajudado tanto na etapa final do trabalho com as referências e com suas fotos tão bonitas dos crânios e peles de *Cebus*.

Aos amigos que se dispuseram a ler a versão preliminar deste manuscrito e contribuir com valiosas críticas e sugestões: Marco Antônio, Silvia Pavan e Adê Avelar.

Aos amigos que me acolheram em suas casas durante a visita à coleção do Rio de Janeiro (Simone Martins e Tomazzo), São Paulo (Tami Mott), Manaus (Fabio Rohe) e Tefé (Fernanda Paim). Muito obrigado pessoal!

Aos curadores das coleções de mamíferos do MZUSP (Dr. Mario de Vivo), MNRJ (Dr. João Alves de Oliveira) e INPA (Dra. Maria Nazareth F. da Silva). Em especial, ao Dr. Helder Queiroz pelas facilidades concedidas para o exame do material depositado no IDSM e pela breve e ocasional, porém proveitosa conversa sobre organização social e dimorfismo.

Aos técnicos e pessoas que tanto me auxiliaram nas seguintes instituições: Fábio (MZUSP); Ingrid, Fabio Rohe, Manu, Carla e Manoel (INPA); Gérson e João Valsech (IDSM) e Maria Paula, Patrícia Guedes e Stella Franco (MNRJ). Agradecimento especial faço ao querido amigo Sérgio Maia Vaz (MNRJ) por todo o auxílio prestado e pelas conversas tão interessantes sobre viajantes naturalistas.

À galera da mastozoologia do MPEG: Abílio pelo auxílio com a lista de material examinado, Vitor e Paula pela organização dos crânios de *Cebus* na coleção do MPEG e também Silvia Pavan, Liliane, Tamara, Alex e Carol, pelo bom convívio e por tornarem o nosso ambiente de trabalho o mais dinâmico e agradável possível.

Ao João Alberto (MPEG) e Arlindo Júnior (UFPA) pela amizade e incentivo constante.

Às meninas da pós-graduação do MPEG, Dorotéia e Anete, pelas conversas tão agradáveis e por tornarem a minha vida menos difícil no MPEG, lembrando-me sempre dos compromissos.

Ao Thiago (Cenp-PB) e Patrícia Izar (IB-USP) pelo envio de material bibliográfico.

Aos meus amigões (Favela S.A.) por fazerem parte de minha vida e pelas proveitosas, descontraídas e inusitadas conversas regadas a muita cerveja, do Atlanta da Primeiro de Dezembro ao boteco da Brás de Aguiar: Juliana Silveira (Ju), Marco Antônio, Jerriane Rodrigues (Raulzito), Fernanda Paim, Maya Faccio, Gláucia Machado, Patrícia Palheta, Elinete Batista (Lili),

Waldma Rocha, Inês Serrano, Crisalda e Paulo Guilherme, Stepheson, Priscila e Fabrício, Annelise e Márcio.

Aos meus queridos amigos do Piauí, sempre presentes em pensamento: Camilinha Marinho, Mônica Nataly, Lise Maria, Marcelo Sousa (Irmão Doroth), Vitor Hugo (Vrivri), Douglas Danilo (*in memorian*), Regiane, Ívina, Marcélia Basto, Fabiana e prof. Janete Paranhos.

Aos meus pais (José e Ana Lúcia), Maira Luiza, Juninho, Alex e demais familiares. Agradecimento especial faço à minha avó Socorro, por incentivar-me ao longo dos últimos sete anos de estudo.

Ao CNPq pelo auxílio financeiro através da concessão de bolsa de mestrado e à Pós-Graduação em Zoologia do MPEG.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	viii
LISTA DE FIGURAS	x
Resumo.....	xii
Abstract	xiv
1. Introdução	1
1.1 História taxonômica do gênero <i>Cebus</i> Erxleben, 1777	2
1.2. Organização social de <i>Cebus</i>	9
1.3. Dimorfismo sexual em primatas	10
1.4. Justificativa.....	16
2. Objetivos.....	17
2.1. Objetivo geral.....	17
2.2. Objetivos específicos	17
3. Material e Métodos	18
3.1. Determinação das classes etárias	18
3.2. Dados morfométricos.....	19
3.3. Dados morfológicos.....	23
3.3.1. Morfologia craniana.....	23
3.3.2. Tufos do capuz.....	24
3.3.3. Análise dos dados quantitativos.....	25
4. Resultados	27
4.1. Refinamento de classes etárias em adultos	27
4.2. Análises morfométricas	32
<i>Cebus apella</i> (Linnaeus, 1758)	32
<i>Cebus macrocephalus</i> Spix, 1823.....	37
<i>Cebus libidinosus</i> Spix, 1823	38
<i>Cebus cay</i> (Illiger, 1815)	42
<i>Cebus robustus</i> Kuhl, 1820	46
4.2.1. Comparações interespecíficas.....	46
4.3. Morfologia craniana	48
4.3.1. Diferenciação sexual.....	48

4.4. Desenvolvimento dos tufo do capuz.....	51
5. Discussão	58
6. Conclusões.....	71
7. Referências Bibliográficas.....	73
8. Anexos.....	83
8.1. Estatística descritiva	83
8.2. Material examinado	92

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Principais arranjos taxonômicos propostos para os <i>Cebus</i> sem tufo, subgênero <i>Cebus</i> ..	6
Tabela 2: Principais arranjos taxonômicos propostos para os <i>Cebus</i> com tufo, subgênero <i>Sapajus</i>	7
Tabela 3: Descrição das classes etárias utilizadas inicialmente neste estudo.....	18
Tabela 4: Teste de Hotelling para as duas classes de fêmeas adultas de <i>C. apella</i> , utilizando classe etária como variável de agrupamento.	29
Tabela 5: Análise de Função Discriminante para as classes etárias dos machos de <i>C. apella</i> , utilizando classe etária como variável de agrupamento.....	31
Tabela 6: Resumo descritivo das duas classes refinadas de adultos de <i>C. apella</i>	32
Tabela 7: Análises de Função Discriminante realizadas separadamente em machos e fêmeas de <i>C. apella</i> , utilizando classe etária como variável de agrupamento.....	33
Tabela 8: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas jovens de <i>C. apella</i> através do teste t.....	35
Tabela 9: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas subadultos de <i>C. apella</i> através do teste t.....	35
Tabela 10: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas adultos de <i>C. apella</i> através do teste t.....	36
Tabela 11: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas AD1 de <i>C. apella</i> através do teste t.....	36
Tabela 12: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas AD2 de <i>C. apella</i> através do teste t.....	37
Tabela 13: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas adultos de <i>C. macrocephalus</i> através do teste t.	37
Tabela 14: Análise de Função Discriminante para as classes etárias dos machos de <i>C. libidinosus</i> , utilizando classe etária como variável de agrupamento.....	38
Tabela 15: Teste de Hotelling para as duas classes de fêmeas de <i>C. libidinosus</i> , utilizando classe etária como variável de agrupamento.	39
Tabela 16: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas jovens de <i>C. libidinosus</i> através do teste t.....	40
Tabela 17: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas subadultos de <i>C. libidinosus</i> através do teste t.....	41
Tabela 18: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas adultos de <i>C. libidinosus</i> através do teste t.....	41

Tabela 19: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas adultos de <i>C. cay</i> através do teste t.....	42
Tabela 20: Análise de Função Discriminante para as classes etárias dos machos de <i>C. nigrinus</i> , utilizando classe etária como variável de agrupamento.....	43
Tabela 21: Teste de Hotelling para as duas classes de fêmeas de <i>C. nigrinus</i> , utilizando classe etária como variável de agrupamento.....	44
Tabela 22: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas subadultos de <i>C. nigrinus</i> através de teste t.....	45
Tabela 23: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de <i>C. nigrinus</i> adultos através de teste t.....	45
Tabela 24: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de <i>C. robustus</i> adultos através de teste t.....	46
Tabela 25: Índices de dimorfismo sexual craniano, obtidos através do valor do teste t para as cinco espécies de <i>Sapajus</i> analisadas no presente estudo.....	47
Tabela A: Estatística descritiva para as medidas cranianas de jovens de <i>C. apella</i>	83
Tabela B: Estatística descritiva para as medidas cranianas de subadultos de <i>C. apella</i>	84
Tabela C: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de <i>C. apella</i>	85
Tabela D: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de <i>C. macrocephalus</i>	86
Tabela E: Estatística descritiva para as medidas cranianas de jovens de <i>C. libidinosus</i>	87
Tabela F: Estatística descritiva para as medidas cranianas de subadultos de <i>C. libidinosus</i>	88
Tabela G: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de <i>C. libidinosus</i>	89
Tabela H: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de <i>C. cay</i>	90
Tabela I: Estatística descritiva para as medidas cranianas de subadultos de <i>C. nigrinus</i>	91
Tabela J: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de <i>C. nigrinus</i>	92
Tabela L: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de <i>C. robustus</i>	93

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Distribuição geográfica do gênero <i>Cebus</i>	2
Figura 2: Distribuições geográficas das quatro espécies de caiararas (<i>Cebus</i>) reconhecidas por Silva Júnior (2001).....	8
Figura 3: Distribuições geográficas das sete espécies de <i>Sapajus</i> reconhecidas por Silva Júnior (2001).....	8
Figura 4: Medidas cranianas utilizadas no presente estudo, sob uma perspectiva da caixa craniana.....	21
Figura 5: Vista lateral do crânio de <i>Cebus</i> com as medidas cranianas utilizadas no presente estudo.....	21
Figura 6: Vista ventral do crânio de <i>Cebus</i> com as medidas cranianas utilizadas no presente estudo.....	22
Figura 7: Vista lateral da mandíbula de <i>Cebus</i> com as respectivas medidas utilizadas no presente estudo.....	22
Figura 8: Vista superior da mandíbula de <i>Cebus</i> com as respectivas medidas utilizadas no presente estudo.....	23
Figura 9: Padrão da morfologia do capuz no variante geográfico de <i>Cebus nigrinus</i> , ao sul do rio Paraíba do Sul.....	25
Figura 10: Morfologia craniana mais freqüente nas fêmeas adultas dos macacos-prego (<i>Sapajus</i>).....	28
Figura 11: Gráfico discriminante do Teste de Hotelling para as duas classes de fêmeas adultas de <i>C. apella</i>	29
Figura 12: Morfologia craniana mais freqüente nos machos adultos dos macacos-prego (<i>Sapajus</i>).....	30
Figura 13: Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da Análise Discriminante para as classes etárias refinadas dos machos adultos de <i>C. apella</i>	31
Figura 14: Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da Análise Discriminante para as classes etárias dos machos de <i>C. apella</i>	34
Figura 15: Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da Análise Discriminante para as classes etárias das fêmeas de <i>C. apella</i>	34
Figura 16: Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da Análise Discriminante para as classes etárias dos machos de <i>C. libidinosus</i>	39
Figura 17: Gráfico discriminante do Teste de Hotelling para as classes etária das fêmeas de <i>C. libidinosus</i>	40

Figura 18: Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da Análise Discriminante para as classes etárias dos machos de <i>C. nigrinus</i> .	43
Figura 19: Gráfico discriminante do teste T ² de Hotelling para as classes etárias das fêmeas de <i>C. nigrinus</i> .	44
Figura 20: Crânios de exemplares jovens de <i>C. apella</i> .	48
Figura 21: Crânios de exemplares subadultos de <i>C. apella</i> .	49
Figura 22: Crânios de exemplares pertencentes à primeira classe de adultos (AD1) de <i>C. apella</i> .	50
Figura 23: Crânios de exemplares pertencentes à segunda classe de adultos (AD2) de <i>C. apella</i> .	50
Figura 24: Frequência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufo do capuz de <i>C. cay</i> por classes etárias e sexuais.	52
Figura 25: Grau de desenvolvimento dos tufo do capuz de exemplares adultos de <i>C. cay</i> .	52
Figura 26: Frequência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufo do capuz de <i>C. libidinosus</i> por classes etárias e sexuais.	53
Figura 27: Grau de desenvolvimento dos tufo do capuz de exemplares jovens de <i>C. libidinosus</i> .	53
Figura 28: Grau de desenvolvimento dos tufo do capuz de exemplares subadultos de <i>C. libidinosus</i> .	53
Figura 29: Grau de desenvolvimento dos tufo do capuz de exemplares adultos de <i>C. libidinosus</i> .	54
Figura 30: Frequência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufo do capuz de <i>C. macrocephalus</i> por classes etárias e sexuais.	54
Figura 31: Grau de desenvolvimento dos tufo do capuz de exemplares adultos de <i>C. macrocephalus</i> .	54
Figura 32: Frequência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufo do capuz de <i>C. nigrinus</i> por classes etárias e sexuais.	55
Figura 33: Frequência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufo do capuz de <i>C. robustus</i> por classes etárias e sexuais.	55
Figura 34: Frequência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufo do capuz de <i>C. apella</i> por classes etárias e sexuais.	56
Figura 35: Grau de desenvolvimento dos tufo do capuz de exemplares jovens de <i>C. apella</i> .	56
Figura 36: Grau de desenvolvimento dos tufo do capuz de exemplares subadultos de <i>C. apella</i> .	56
Figura 37: Grau de desenvolvimento dos tufo do capuz de exemplares adultos de <i>C. apella</i> .	57

Resumo

Os trabalhos sobre dimorfismo sexual em *Cebus* disponíveis na literatura apontam *Cebus apella* como a espécie mais dimórfica do gênero. Contudo, vale ressaltar que diversas espécies de macacos-prego eram consideradas anteriormente subespécies de *C. apella*, sendo analisadas em conjunto nestes estudos. O arranjo taxonômico que segui neste estudo considera tais táxons como espécies válidas, com considerável grau de diferenciação morfológica. A maior parte destes estudos utilizou somente exemplares adultos, assumindo que os indivíduos cessariam seu crescimento assim que a sua dentição estivesse completa. A falta de estudos sobre idades anteriores à idade adulta pode resultar em um entendimento incompleto sobre a natureza do dimorfismo sexual, pois níveis similares deste dimorfismo podem ser gerados por diferentes processos ontogenéticos, refletindo causas evolutivas distintas. Com base nestas informações, os objetivos do presente estudo foram verificar as diferenças sexuais cranianas e no grau de desenvolvimento dos tufo do capuz da cabeça ao longo da ontogenia de seis espécies de macacos-prego, todas pertencentes ao subgênero *Sapajus* (*Cebus apella*, *C. macrocephalus*, *C. libidinosus*, *C. cay*, *C. nigritus* e *C. robustus*) e confrontar os resultados obtidos entre as espécies para constatar se existem diferenças interespecíficas. Para tanto, examinei 774 espécimes depositados em coleções científicas brasileiras. Mensurei 20 variáveis craniométricas, examinei 12 caracteres cranianos discretos e estabeleci quatro estados de caráter para o grau de desenvolvimento dos tufo do capuz. Avaliei o dimorfismo sexual através do teste *t* de Student com ajustamento de Bonferroni e empreguei Análise de Componentes Principais (ACP), seguida de Análise de Função Discriminante (AFD) para testar a significância dos agrupamentos etários (infantes, jovens, subadultos e adultos, sendo este último grupo dividido em AD1 e AD2 para *C. apella*). Os resultados mostraram que diferenças sexuais cranianas podem ser evidenciadas no subgênero *Sapajus* somente a partir da idade subadulta (aproximadamente 3,5 anos de idade), sendo o comprimento dos caninos a mais conspícua. Contudo, estas diferenças ainda não são estatisticamente significativas. Somente a partir da idade adulta (cerca de 5 anos de idade) a maior parte das variáveis cranianas passou a apresentar dimorfismo sexual significativo, com as espécies comportando-se de modo distinto em relação ao tipo e número de variáveis dimórficas. As espécies que apresentaram maior número de variáveis significativas foram *C. apella* e *C. robustus* (N=15), seguidas de *C. nigritus* (N=13), *C. libidinosus* (N=10), *C. cay* (N=7) e *C. macrocephalus* (N=3). Estudos anteriores apontam que o dimorfismo sexual craniano em *Cebus* (*Sapajus*) surge em indivíduos jovens (cerca de 27 meses de idade). Os resultados obtidos neste estudo não corroboram esta idéia, pois demonstram que o dimorfismo sexual significativo surge apenas em

indivíduos adultos. Tais resultados ainda sugerem que o processo heterocrônico da taxa de hipermorfose representa o principal fator para o padrão ontogenético de dimorfismo sexual craniano exibido. Apesar do dimorfismo sexual craniano, as espécies de macacos-prego diferem entre si em relação ao grau de desenvolvimento dos tufo do capuz. Constatei que o desenvolvimento dos tufo do capuz em *Cebus* (*Sapajus*) está diretamente relacionado à idade, não existindo dimorfismo sexual quanto ao grau de desenvolvimento desta estrutura em *C. cay*, *C. robustus* e *C. nigritus*. Em contrapartida, parece existir dimorfismo sexual negativo em relação ao desenvolvimento dos tufo em *C. libidinosus*, fato que carece de maiores investigações. Por fim, os resultados deste estudo sugerem que as espécies de macacos-prego podem ter experimentado diferentes graus e/ou tipos de pressões seletivas quanto ao dimorfismo sexual ao longo de sua história evolutiva.

Palavras-chave: *Cebus*, *Sapajus*, dimorfismo sexual, ontogenia, morfologia craniana, tufo do capuz.

Abstract

The studies on sexual dimorphism available in the scientific literature have shown that *Cebus apella* is the most dimorphic species within the genus *Cebus*. However, it is worthy to say that several species of *Cebus* currently recognized were previously considered subspecies of *C. apella*, and were grouped as one single species in the studies mentioned above. This is not the case for the present report, in which I recognize six species previously assigned to *C. apella*. Additionally, most studies on sexual dimorphism in *Cebus* were based only on adult specimens, assuming that individuals exhibit no more growth after reaching complete permanent dentition. The lack of studies that take into account young or subadult specimens may result in a deficient knowledge about the origins of sexual dimorphism, because different ontogenetic processes may be related to the development of sexual dimorphism, all of them leading to similar results in adult specimens. Considering the issues mentioned above, the aims of the present study are to assess the sexual dimorphism in the skull and in the development degree of head tufts through different ontogenetic stages in six capuchin monkey species, all of them assigned to the subgenus *Sapajus* (*Cebus apella*, *C. macrocephalus*, *C. libidinosus*, *C. cay*, *C. nigritus* e *C. robustus*), and to evaluate the existence of taxonomic variation in the development and the amount of sexual dimorphism found. I examined 774 specimens housed in Brazilian institutions. I measured 20 cranial variables, examined 12 qualitative cranial characters, and established four character states for the development degree of the head tufts. I used the Student t Test with Bonferroni adjustment to evaluate the sexual dimorphism, and the Principal Component Analysis (PCA) followed by the Discriminant Analysis (DA) to test the statistical significance among the age classes herein recognized (infants, juveniles, subadults, and adults; the latter group was divided in AD1 and AD2 in *C. apella*). The results show that sexual differences in the skull of species of *Sapajus* can be found in subadult specimens (ca. 3.5 years old), of which the most conspicuous is the length of the upper canine. In this life stage, the sexual differences are not statistically significant. In adult specimens (ca. 5 years old), most cranial variables showed significant sexual dimorphism. The number and composition of the dimorphic variables varied among the different species included in this study. The species with more dimorphic variables were *C. apella* and *C. robustus* (N=15), followed by *C. nigritus* (N=13), *C. libidinosus* (N=10), *C. cay* (N=7), and *C. macrocephalus* (N=3). Different from previous studies available in the scientific literature, which states that sexual dimorphism in the skull of *Cebus* (*Sapajus*) arises in young specimens (ca. 27 months old), my results showed that a significant sexual dimorphism in this subgenus appears only in adult specimens. My results suggest that the heterocronic process of the hypermorphose rate is the

main cause of the sexual dimorphism pattern exhibited by *Sapajus*. The species of capuchin monkeys included in this study exhibited different degree of development in the head tufts. In general, the development degree of this character in *Cebus* (*Sapajus*) is related to the age class to which the specimen belongs. Moreover, there is no sexual dimorphism in this character in *C. cay*, *C. robustus*, and *C. nigrinus*. By contrast, female specimens of *C. libidinosus* appear to exhibit more developed head tuft than male specimens. Finally, my results suggest that the species of capuchin monkeys analyzed herein may have experienced different kinds or intensities of selective pressure relative to sexual dimorphism during their evolutionary history.

Keywords: *Cebus*, *Sapajus*, sexual dimorphism, ontogeny, cranial morphology, head tufts.

1. Introdução

O gênero *Cebus* Erxleben, 1777 está incluído na família Cebidae, da qual também faz parte o gênero *Saimiri* (Harada *et al.*, 1995; Rylands *et al.*, 2000; Schneider *et al.*, 1996). Esta relação é apoiada tanto por dados morfológicos (morfologia dentária, morfologia craniana geral e outras características do esqueleto), como por estudos moleculares recentes (Fleagle, 1999; Schneider, 2000; Schneider & Rosenberger, 1996).

Os macacos-prego e caiararas, como são conhecidos vulgarmente os primatas pertencentes a este gênero, são mamíferos de médio porte, com peso corpóreo entre 2 e 4 kg e cauda semi-preênsil, não tão sensitiva e tátil como a de *Ateles*, *Lagothrix*, *Brachyteles* e *Alouatta* (Freese & Oppenheimer, 1988). Estudos recentes têm evidenciado a grande capacidade cognitiva destes primatas, sendo este o único macaco platirrino capaz de utilizar ferramentas na natureza com o intuito de facilitar a exploração de recursos (Fragaszy *et al.*, 2004a).

Cebus apresenta a segunda maior distribuição geográfica entre os primatas do Novo Mundo (Figura 1), ocorrendo desde Honduras, na América Central, até o norte da Argentina (Eisenberg & Redford, 1999; Emmons & Feer, 1997; Groves, 2005; Nowak, 1999; Silva Júnior, 2001). Ao longo de sua distribuição, os macacos-prego e caiararas ocupam diversos tipos de ambientes, que incluem desde os mais secos, como as florestas da costa da Colômbia e da Venezuela, Cerrados e Caatingas no Brasil, até os mais úmidos, como a Amazônia e a Mata Atlântica (Bicca-Marques *et al.*, 2006; Freese & Oppenheimer, 1981).

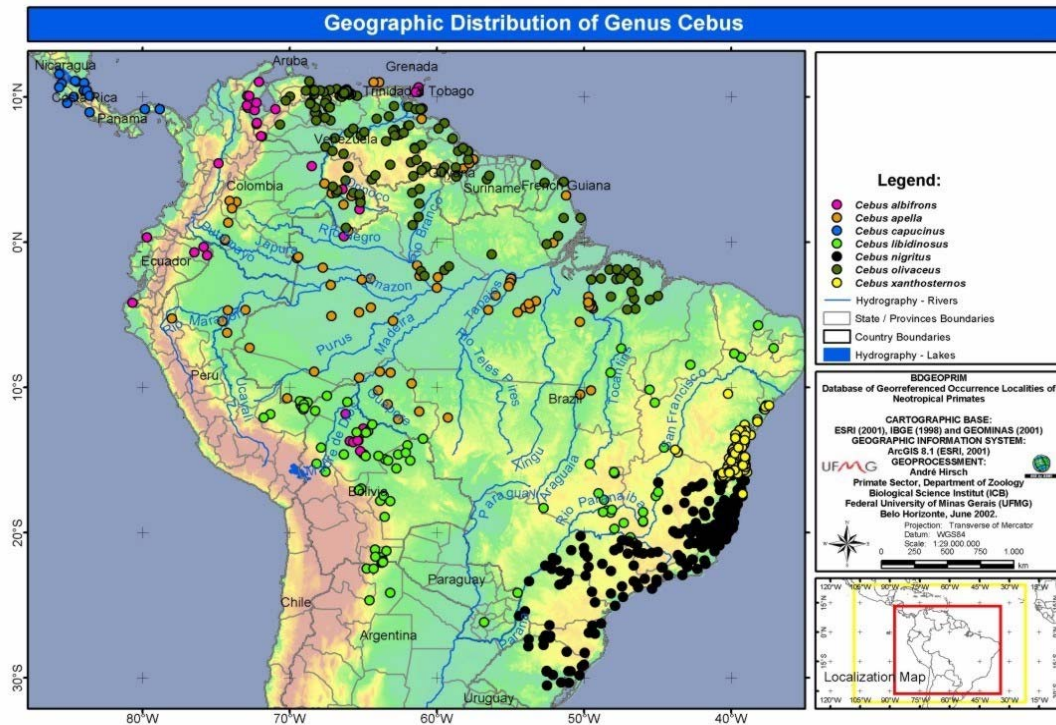


Figura 1: Distribuição geográfica do gênero *Cebus*, retirado do BDGEOPRIM (2006).

1.1 História taxonômica do gênero *Cebus* Erxleben, 1777

Cebus é considerado um dos grupos com taxonomia mais confusa entre os mamíferos neotropicais (Silva Júnior, 2001; Torres de Assumpção, 1983). A questão sobre a diversidade de táxons neste gênero tem sido investigada por vários autores, que divergem entre si quanto ao número de espécies e subespécies reconhecidas como válidas, propondo diferentes arranjos taxonômicos (Tabelas 1e 2). De acordo com Torres de Assumpção (1983) e Silva Júnior (2001), problemas de amostragem e grande polimorfismo são as principais fontes de confusão acerca do conhecimento da diversidade taxonômica de *Cebus*.

Erxleben (1777) propôs a criação do gênero *Cebus* com o intuito de alocar várias espécies de primatas neotropicais, incluindo *Simia capucina* Linnaeus, 1758, *Simia apella* Linnaeus, 1758, *Simia trepida* Linnaeus, 1766 e *Simia fatuella* Linnaeus, 1766. Nenhuma espécie foi denominada como tipo desse gênero, até que Elliot (1907: 560) elegeu *Simia capucina* como tal.

A partir do trabalho de Hershkovitz (1949), tornou-se consenso a existência de dois grupos de espécies dentro de *Cebus*, principalmente com base na presença ou não de um conjunto de pêlos alongados na região frontal da cabeça. Neste trabalho, o grupo com tufo, apesar de polimórfico, foi considerado constituído por uma única espécie, *C. apella* (Linnaeus, 1758); e o grupo sem tufo constituído por três espécies e 23 subespécies, sendo cinco subespécies de *C. capucinus* (Linnaeus, 1758), cinco de *C. nigrivittatus* Wagner, 1848 e 13 de *C. albifrons* (Humboldt, 1812). Neste mesmo trabalho, Hershkovitz (1949) incluiu uma revisão das formas sem tufo (caiararas), deixando a revisão das formas com tufo (macacos-prego) para seu colega Remington Kellog, que faleceu antes de completar seu estudo. Assim, as 16 subespécies de *C. apella* reconhecidas por Hill (1960) foram baseadas apenas em comunicação pessoal de Remington Kellog, não constituindo uma revisão taxonômica propriamente dita.

No Catálogo de Mamíferos da América do Sul, Cabrera (1957) reconheceu três espécies e 18 subespécies para o grupo sem tufo (*C. albifrons*, *C. capucinus* e *C. nigrivittatus*), e uma espécie e 10 subespécies para o grupo com tufo (*C. apella*) através da compilação de informações disponíveis na literatura.

Torres de Assumpção (1983), por sua vez, deu início à maior revisão sistemática das formas de *Cebus* com tufo. Esta autora examinou 15 caracteres morfológicos em uma amostra de 750 espécimes (peles e crânios) oriundos de 163 localidades, listando também 42 nomes científicos aplicados a supostos táxons. Ela também identificou seis áreas onde o grupo mostrava alguma estabilidade nos caracteres examinados e formulou hipóteses acerca dos possíveis mecanismos de especiação. No entanto, Torres de Assumpção faleceu antes de publicar sua nova avaliação baseada em uma amostra aumentada de 1250 exemplares e 230 localidades, o que fez com que a questão taxonômica não fosse discutida, de fato, na parte da obra que veio a ser publicada (Torres de Assumpção, 1988).

Mais recentemente, Rylands *et al.* (2000) avaliaram a diversidade de táxons de primatas do Novo Mundo a partir da compilação de informações presentes na literatura, considerando

quatro espécies (*C. apella*, *C. libidinosus*, *C. nigritus* e *C. xanthosternos*) com 14 subespécies para o grupo de *Cebus* com tufo, e três espécies (*C. albifrons*, *C. capucinus* e *C. olivaceus*) com 19 subespécies para o grupo de *Cebus* sem tufo.

Utilizando-se de caracteres morfológicos, morfométricos, moleculares, comportamentais e ecológicos, Silva Júnior (2001) indicou que os grupos com tufo e sem tufo deveriam ser tratados como subgêneros de *Cebus*, devido às grandes diferenças observadas em vários sistemas biológicos e ao padrão de distribuição simpátrida. O grupo sem tufo foi classificado como o subgênero nominal. O nome subgenérico disponível aplicado ao outro grupo (*Cebus* com tufo) foi *Sapajus* Kerr, 1792. Dessa forma, quatro espécies foram reconhecidas por este autor no subgênero *Cebus*: *C. capucinus* (Linnaeus, 1758), *C. albifrons* (Humboldt, 1812), *C. olivaceus* Schomburgk, 1818 e *C. kaapori* Queiroz, 1992. Para o subgênero *Sapajus*, foram reconhecidas sete espécies: *Cebus apella* (Linnaeus, 1758), *C. macrocephalus* Spix, 1823, *C. libidinosus* Spix, 1823, *C. cay* (Illiger, 1815), *C. xanthosternos* Wied, 1820, *C. robustus* Kuhl, 1820 e *C. nigritus* (Goldfuss, 1809) [ver Figuras 2 e 3].

Em seu livro sobre taxonomia de primatas, Groves (2001) também propôs um arranjo taxonômico para as espécies de *Cebus* com tufo, no qual reconheceu, com base em dados morfológicos, quatro espécies e 14 subespécies e revalidou uma série de nomes sob sinonímia. Tal arranjo taxonômico foi publicado mais recentemente no livro “Mammal Species of the World” considerado a maior referência em taxonomia e distribuição geográfica de mamíferos do mundo (Groves, 2005).

As discussões sobre a taxonomia dos *Cebus* com tufo foram novamente acirradas com a descrição de uma nova espécie com distribuição restrita à Mata Atlântica nordestina, ao norte do rio São Francisco: *C. queirozi* Pontes, Malta & Asfora, 2006. Esta forma tem sido há muito alvo de extensivas e inconclusivas discussões. Logo após a descrição desta espécie, Oliveira & Langutth (2006) publicaram um trabalho minucioso, incluindo coleta de espécimes e levantamento bibliográfico extensivo. Estes autores concluíram que esta forma realmente diferia

das outras duas espécies de macacos-prego geograficamente mais próximas (*C. libidinosus* e *C. xanthosternos*), mas verificaram que já havia um nome disponível para ela, *Símia flavia* Schreber, 1774. Eles então revalidaram *Símia flavia*, que por combinação passou a se chamar *Cebus flavius*, e designaram um neótipo para a espécie.

No presente estudo, eu sigo o arranjo taxonômico proposto por Silva Júnior (2001, 2005) pelos seguintes motivos: (1) o autor examinou um número expressivo de espécimes (N=2369), (2) seu trabalho possui ampla cobertura geográfica dos táxons (412 localidades), (3) ele utilizou um número considerável de caracteres morfológicos (o maior até então), e (4) integrou várias ferramentas (morfologia, morfometria, dados ecológicos, citogenéticos e moleculares) para investigar a diversidade taxonômica do grupo.

Tabela 1: Principais arranjos taxonômicos propostos para os *Cebus* sem tufo, subgênero *Cebus*. Em negrito: espécies reconhecidas por cada autor. Em itálico: as respectivas subespécies.

Herskovitz (1949)	Hill (1960)	Rylands et al. (2000)	Groves (2001)	Silva Júnior (2005)
Cebus capucinus	Cebus capucinus	Cebus capucinus	Cebus capucinus	Cebus (Cebus) capucinus
<i>C. c. limitaneus</i>	<i>C. c. limitaneus</i>	<i>C. c. limitaneus</i>		
<i>C. c. imitator</i>	<i>C. c. imitator</i>	<i>C. c. imitator</i>		
<i>C. c. capucinus</i>	<i>C. c. capucinus</i>	<i>C. c. capucinus</i>		
<i>C. c. nigripectus</i>	<i>C. c. nigripectus</i>	<i>C. c. nigripectus</i>		
<i>C. c. curtus</i>	<i>C. c. curtus</i>	<i>C. c. curtus</i>		
Cebus nigrivittatus	Cebus griseus	Cebus olivaceus	Cebus olivaceus	Cebus (Cebus) olivaceus
<i>C. n. nigrivittatus</i>	<i>C. n. griseus</i>	<i>C. o. olivaceus</i>		
<i>C. n. castaneus</i>	<i>C. n. castaneus</i>	<i>C. o. castaneus</i>		
<i>C. n. brunneus</i>	<i>C. n. brunneus</i>	<i>C. o. brunneus</i>		
<i>C. n. apiculatus</i>		<i>C. o. apiculatus</i>		
<i>C. n. olivaceus</i>	<i>C. n. leporinus</i>	<i>C. o. kaapori</i>	Cebus kaapori	Cebus (Cebus) kaapori
Cebus albifrons	Cebus albifrons	Cebus albifrons	Cebus albifrons	Cebus (Cebus) albifrons
<i>C. a. hypoleucus</i>	<i>C. a. hypoleucus</i>			
<i>C. a. militiosus</i>	<i>C. a. militiosus</i>	<i>C. a. militiosus</i>		
<i>C. a. cezarae</i>	<i>C. a. cezarae</i>	<i>C. a. cezarae</i>		
<i>C. a. pleei</i>	<i>C. a. pleei</i>			
<i>C. a. versicolor</i>	<i>C. a. versicolor</i>	<i>C. a. versicolor</i>		
<i>C. a. leucocephalus</i>	<i>C. a. leucocephalus</i>	<i>C. a. leucocephalus</i>		
<i>C. a. adustus</i>	<i>C. a. adustus</i>	<i>C. a. adustus</i>		
<i>C. a. albifrons</i>	<i>C. a. albifrons</i>	<i>C. a. albifrons</i>		
<i>C. a. unicolor</i>	<i>C. a. unicolor</i>			
<i>C. a. yaracus</i>	<i>C. a. yaracus</i>	<i>C. a. yaracus</i>		
<i>C. a. cuscinus</i>	<i>C. a. cuscinus</i>	<i>C. a. cuscinus</i>		
<i>C. a. aequatorialis</i>	<i>C. a. aequatorialis</i>	<i>C. a. aequatorialis</i>		
<i>C. a. trinitatus</i>	<i>C. a. trinitatus</i>	<i>C. a. trinitatus</i>		

Tabela 2: Principais arranjos taxonômicos propostos para os *Cebus* com tufo, subgênero *Sapajus*. Em negrito: espécies reconhecidas por cada autor. Em itálico: as respectivas subespécies.

Hershkovitz (1949)	Hill (1960)	Torres de Assumpção (1983)	Rylands et al. (2000)	Groves (2001, 2005)	Silva Júnior (2001, 2005)
Cebus apella	Cebus apella <i>C. a. apella</i> <i>C. a. margaritae</i> <i>C. a. fatuellus</i> <i>C. a. tocaninus</i> <i>C. a. macrocephalus</i> <i>C. a. magnus</i> <i>C. a. juruanus</i> <i>C. a. maranonis</i> <i>C. a. peruanus</i> <i>C. a. pallidus</i> <i>C. a. cay</i> <i>C. a. libidinosus</i> <i>C. a. xanthosternos</i> <i>C. a. robustus</i> <i>C. a. frontatus</i> <i>C. a. nigrinus</i>	Cebus apella <i>C. a. apella</i> <i>C. a. macrocephalus</i> <i>C. a. cay</i> <i>C. a. xanthosternos</i> <i>C. a. robustus</i>	Cebus apella <i>C. a. apella</i> <i>C. a. margaritae</i> <i>C. a. fatuellus</i> <i>C. a. tocaninus</i> <i>C. a. macrocephalus</i> <i>C. a. peruanus</i> Cebus libidinosus <i>C. l. libidinosus</i> <i>C. l. pallidus</i> <i>C. l. paraguayanus</i> <i>C. l. juruanus</i> Cebus nigrinus <i>C. n. nigrinus</i> <i>C. n. robustus</i> <i>C. n. cucullatus</i> Cebus xanthosternos	Cebus apella <i>C. a. apella</i> <i>C. a. margaritae</i> <i>C. a. fatuellus</i> <i>C. a. tocaninus</i> <i>C. a. macrocephalus</i> <i>Cebus a. peruanus</i> Cebus libidinosus <i>C. l. libidinosus</i> <i>C. l. pallidus</i> <i>C. l. paraguayanus</i> <i>C. l. juruanus</i> Cebus nigrinus <i>C. n. nigrinus</i> <i>C. n. robustus</i> <i>C. n. cucullatus</i> Cebus xanthosternos	Cebus (Sapajus) apella Cebus (Sapajus) macrocephalus Cebus (Sapajus) cay Cebus (Sapajus) libidinosus Cebus (Sapajus) nigrinus Cebus (Sapajus) robustus Cebus (Sapajus) xanthosternos

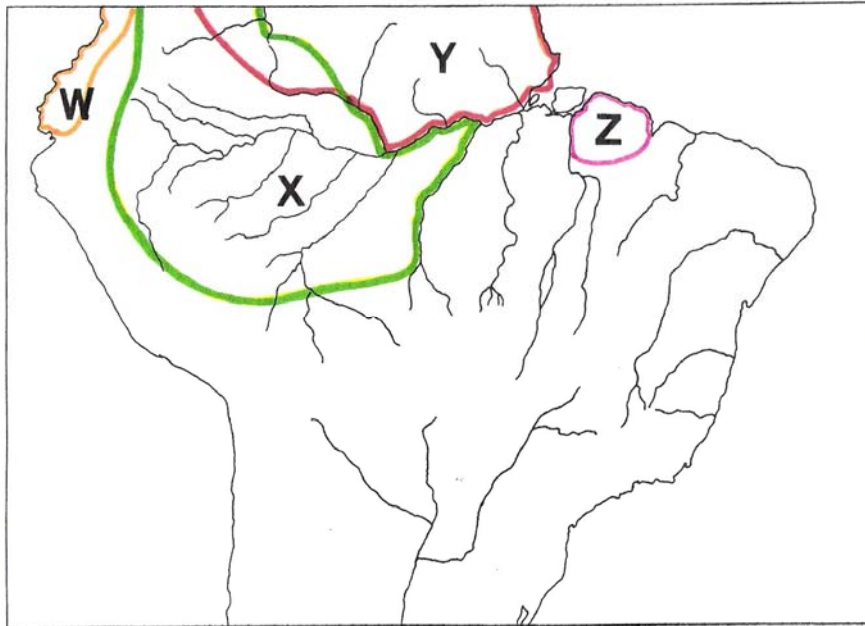


Figura 2: Distribuições geográficas das quatro espécies de caiararas (*Cebus*) reconhecidas por Silva Júnior (2001). W= *Cebus capucinus*, X= *C. albifrons*, Y= *C. olivaceus* e Z= *C. kaapori*.

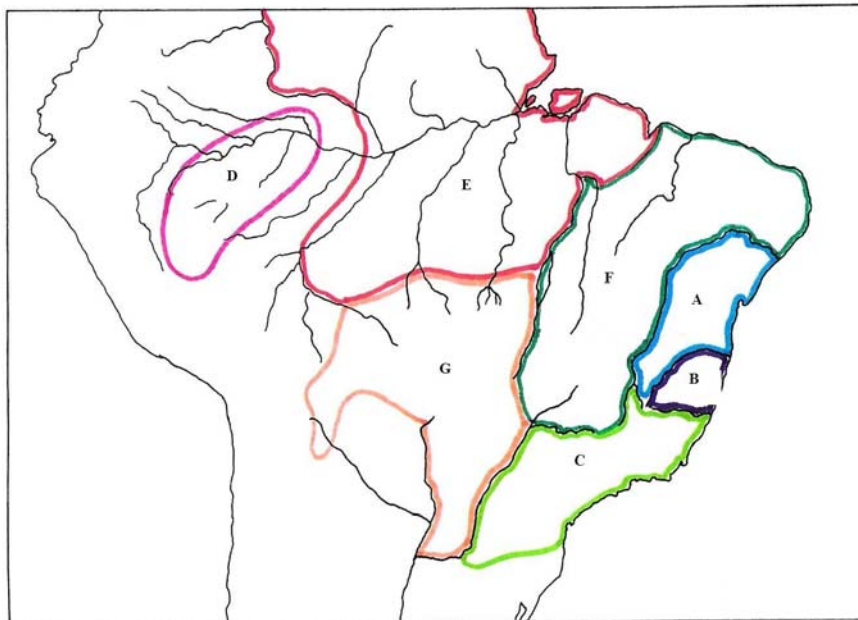


Figura 3: Distribuições geográficas das sete espécies de *Sapajus* reconhecidas por Silva Júnior (2001). A= *Cebus xanthosternus*, B= *C. robustus*, C= *C. nigritus*, D= *C. macrocephalus*, E= *C. apella* e F= *C. libidinosus*.

1.2. Organização social de *Cebus*

O tipo de organização social e o nível de competição entre machos têm sido considerados extremamente relacionados ao grau de dimorfismo sexual exibido pelos primatas (Ford, 1994; Kay *et al.*, 1988; Leigh, 1995; Masterson, 1997, 2003). Por este motivo, torna-se relevante apresentar uma breve revisão da ecologia comportamental do grupo.

Há um volume considerável de informações disponíveis na literatura sobre organização social das espécies de *Cebus*, a maioria proveniente de trabalhos realizados com *C. capucinus*, na Costa Rica (Fedigan, 1993; Perry, 1997), *C. olivaceus*, na Venezuela (O'Brien & Robinson, 1993; Robinson, 1988a,b), *C. apella* (= *C. macrocephalus*) em sítios de estudo na Amazônia peruana e colombiana (Izawa, 1980; Terborgh, 1983) e *C. albifrons* em Manu, Peru (Terborgh, 1983). Quanto às espécies da Mata Atlântica, há informações disponíveis apenas para *C. apella* (= *C. nigritus*) no Estado de São Paulo (Izar, 2004) no Estado de Minas Gerais (Lynch & Rímoli, 2000; Rímoli, 2001) e no Parque Nacional de Iguazu (Di Bitetti & Janson, 2001). Não há dados publicados para *C. robustus*. Mais recentemente, Fragaszy *et al.* (2004b,c) realizaram uma compilação abrangente dos resultados obtidos em vários trabalhos sobre a estrutura social das espécies de macacos-prego e caiararas, a qual será amplamente utilizada ao longo deste trabalho.

Os estudos mencionados têm apontado a existência de um sistema multimacho-multifêmea em *Cebus*. A presença de um macho alfa, cuja dominância baseia-se na idade e tamanho corpóreo foi o padrão observado por Izawa (1980) e Janson (1986) para *C. macrocephalus* e *C. olivaceus*. Por outro lado, a dominância de um macho alfa não parece seguir um padrão típico em *C. capucinus* e *C. albifrons* (Fragaszy *et al.*, 2004a). Perry (1998) sugeriu um decréscimo do nível de despotismo (intolerância) exibido pelos machos dominantes das espécies de *Cebus*, onde *C. apella* (*Sapajus*) seria o táxon com despotismo mais pronunciado, seguido por *C. olivaceus*, *C. capucinus* e *C. albifrons* (*Cebus*).

De acordo com Fragaszy *et al.* (2004b), os grupos de *C. apella* e *C. olivaceus* contam com a presença de um macho alfa que tem maior acesso às fontes de alimento, exibe dominância

sobre os demais machos adultos, e é preferencialmente solicitado pelas fêmeas reprodutivas. Os demais machos adultos ocupariam porções periféricas, não formando alianças para a defesa do grupo. Em contraste às duas espécies mencionadas, *C. albifrons* e *C. capucinus* apresentam um sistema social em que, apesar da existência de um macho dominante, mais de um macho adulto pode ser socialmente ativo e reprodutivo. Como consequência disso, o macho alfa não possuiria exclusividade sobre as fêmeas reprodutivas e sobre os recursos alimentares, havendo cooperação entre os machos adultos na defesa de cada grupo. Estas espécies diferem ainda na intensidade com que as fêmeas exibem preferência pelos machos dominantes como parceiros. De maneira geral, a escolha de parceiros pelas fêmeas em *C. apella* e *C. olivaceus* é orientada pelo macho dominante numa proporção maior que a das outras duas espécies (Fragaszy *et al.*, 2004c).

Enquanto a hierarquia nos machos é estabelecida através da idade e tamanho corpóreo e tem como objetivo o maior acesso às fêmeas reprodutivas e às melhores fontes de alimento, nas fêmeas ela é matrilinear, com a formação de grupos de maior proximidade parental, com o objetivo de defender os recursos necessários à sua sobrevivência (alimento, água e espaço) e proteger a sua prole (Fragaszy *et al.*, 2004c).

1.3. Dimorfismo sexual em primatas

As causas e implicações do dimorfismo sexual em primatas têm sido investigadas em diferentes táxons através de uma variedade de dados morfológicos como peso corpóreo, comprimento do canino, coloração e ornamentação da pelagem (Ford, 1994; Ford & Davis, 1992; Kay *et al.*, 1988; Plavcan *et al.*, 1995; Plavcan & van Schaik, 1992, 1997). Esses trabalhos geralmente lançam mão de duas hipóteses para explicar os padrões de dimorfismo sexual observados: a seleção sexual e a seleção natural. A primeira operaria através da competição intra ou intersexual por parceiros, baseada em diferenças sexuais nas estratégias reprodutivas (Trivers, 1972). A segunda, por sua vez, produziria diferenças sexuais na morfologia e/ou comportamento

através da divergência de nicho, como forma de reduzir a competição por alimento (Selander, 1972).

Supõe-se que diferentes pressões seletivas constituam a base dos diferentes padrões de dimorfismo sexual observados nos primatas, sendo propostos vários modelos teóricos para explicar, por exemplo, a evolução do dimorfismo do canino e do tamanho corpóreo. Leutenegger & Cheverud (1982) indicaram que o nível de dimorfismo sexual em uma determinada espécie parece ser uma função do tamanho do corpo e/ou inércia filogenética. Por outro lado, Plavcan & van Schaik (1992, 1997) atribuíram o padrão de dimorfismo do canino às várias formas de competição intraespecífica. Alguns autores sugeriram ainda que a organização social pudesse representar a função chave na determinação do grau de dimorfismo sexual (Kay *et al.*, 1988; Leigh, 1995; Ford, 1994; Plavcan & van Schaik, 1992, 1997). De acordo com Ford (1994), a organização social e, principalmente, o nível de competição entre os machos parece estar extremamente associado ao padrão de dimorfismo observado nas espécies de primatas.

Masterson & Hartwig (1998) consideraram os macacos do Novo Mundo como um grupo favorável para se investigar hipóteses relacionadas ao dimorfismo sexual. Neste grupo, existem desde espécies com dimorfismo positivo, onde os machos são maiores que as fêmeas (caso de *Alouatta*, *Saimiri* e *Cebus*), passando por grupos que aparentam ser sexualmente monomórficos (como as espécies do gênero *Callicebus*), até espécies com dimorfismo sexual negativo, onde as fêmeas são maiores que os machos, como em *Ateles paniscus* (Ford & Davis, 1992). O dicromatismo sexual, apesar de mais raro nas espécies do Novo Mundo, é observado em *Alouatta caraya*, nas populações meridionais de *A. guariba* (Gregorin, 2006), em *Pithecia pithecia* (Ayres, 1986; Hershkovitz, 1987) e, em menor grau, em *Saimiri* (Hershkovitz, 1984; Muniz, 2005).

Quanto ao gênero *Cebus*, este tem sido abordado em vários estudos sobre dimorfismo sexual em primatas (ver, por exemplo, Ford & Davis, 1992; Ford, 1994; Masterson, 1997; Masterson & Hartwig, 1998, Plavcan & van Schaik, 1992). Os autores que realizaram as duas revisões taxonômicas mais recentes do grupo, Torres de Assumpção (1983) e Silva Júnior (2001),

também perceberam dimorfismo sexual em certos caracteres morfológicos (tufos do capuz e morfologia do crânio) e morfométricos (medidas cranianas). No entanto, os padrões de dimorfismo sexual em *Cebus* foram estudados de forma mais detalhada por Corner & Richtsmeier (1991); Masterson (1997, 2003) e Masterson & Hartwig (1998).

Vários dos caracteres cranianos examinados por Torres de Assumpção (1983) mostraram-se sexualmente dimórficos, o que fez com que ela analisasse machos e fêmeas separadamente. Torres de Assumpção (1988) notou que a alteração do formato do capuz estaria associada à idade. Esta autora também constatou variação geográfica na forma do capuz dos exemplares examinados, com a detecção de cinco áreas de estabilidade para este caráter. Ela notou ainda uma tendência das fêmeas a apresentarem tufos mais desenvolvidos que os machos.

Silva Júnior (2001), por sua vez, encontrou forte variação sexual em quatro dos 52 caracteres de morfologia examinados. O primeiro foi quanto à morfologia dos dentes caninos, com os machos apresentando caninos significativamente maiores do que as fêmeas. O segundo referiu-se à morfologia da sutura interparietal, com a presença de crista sagital, que é exclusiva dos machos, sendo esta de grande importância para o reconhecimento dos grupos supra-específicos. Outros dois caracteres, morfologia do capuz e morfologia das asas do vômer, também mostraram alguma tendência neste sentido, mas esta não foi uma tendência muito clara. De acordo com este autor, o desenvolvimento dos tufos do capuz estaria claramente relacionado às classes etárias. Assim como Torres de Assumpção (1988), ele também notou uma tendência das fêmeas a apresentarem este caráter de forma mais conspícua que os machos, porém relatou que a grande sobreposição exibida por *Cebus* o levou a descartar a ligação deste caráter a classes sexuais (Silva Júnior, 2001).

Corner & Richtsmeier (1991) investigaram o crescimento craniofacial de *C. apella* (*Sapajus*), concluindo que o padrão de dimorfismo sexual craniano exibido pelo grupo seria causado primariamente pelo crescimento mais rápido dos machos em relação às fêmeas, durante o mesmo espaço de tempo.

Masterson (1997) investigou os padrões ontogenéticos do dimorfismo sexual e as formas cranianas interespecíficas em duas espécies, *C. apella* (*Sapajus*) e *C. albifrons*. Nesse estudo, a primeira espécie mostrou-se mais dimórfica que a segunda em variáveis relacionadas ao aparato mastigatório e à região orbital. Estes autores associaram os resultados obtidos às informações disponíveis sobre ecologia e organização social das espécies, o que revelou diferenças sexuais significativas na dieta e estratégia de forrageio (Janson, 1986; Janson & Boinski, 1992; Robinson & Janson, 1987; Terborgh, 1983), sugerindo que a seleção sexual poderia estar relacionada ao surgimento do dimorfismo no crânio e no peso corpóreo.

Masterson & Hartwig (1998) verificaram o nível de dimorfismo em *Cebus* e outros gêneros de primatas neotropicais (*Alouatta*, *Aotus*, *Ateles*, *Callicebus*, *Cacajao*, *Lagothrix*, *Saguinus* e *Saimiri*). De maneira geral, as taxas de dimorfismo diferiram consideravelmente entre os domínios funcionais neurais e não-neurais do crânio, sendo *Cebus* e *Alouatta* os gêneros mais dimórficos quanto às dimensões cranianas. Estes autores consideraram que os níveis relativos de dimorfismo em diferentes regiões funcionais do crânio são afetados por ações independentes da seleção natural. Nesse estudo, *C. apella* (*Sapajus*) mostrou-se consistentemente mais dimórfica em relação às outras espécies de *Cebus* para as medidas faciais (aparelho mastigatório), mas não para as medidas neurais e de peso corpóreo. Esses autores também sugeriram que as diferenças sexuais observadas em *C. apella* podiam estar relacionadas às diferenças no comportamento de forrageio e dieta entre machos e fêmeas (ver tópico anterior).

A maior parte dos trabalhos que investigaram dimorfismo sexual em primatas (Ford, 1994; Ford & Davis, 1992; Kay *et al.*, 1988; Masterson & Hartwig, 1998; Plavcan & van Schaik, 1992, 1997) utilizou somente exemplares adultos, assumindo que os indivíduos cessariam seu crescimento assim que a sua dentição estivesse completa. No entanto, a falta de estudos sobre idades anteriores à idade adulta pode acarretar um entendimento incompleto acerca da natureza deste dimorfismo. Segundo Masterson (1997), a vantagem de se utilizar uma amostra ontogenética é que os adultos poderiam constituir o resultado de pressões seletivas distintas

agindo sobre diferentes estágios do desenvolvimento de um organismo. Neste sentido, níveis similares de dimorfismo sexual podem ser gerados por diferentes processos ontogenéticos, refletindo causas evolutivas distintas (Leigh, 1992).

Estudos demonstraram a existência de dois processos ontogenéticos responsáveis pelo padrão de dimorfismo sexual exibido pelos primatas antropóides (ver Leigh, 1992, 1995; Shea, 1986). O primeiro caracteriza-se pela ausência de bimaturosexual (diferença na idade de maturidade sexual), no qual a maior taxa de crescimento dos machos seria o principal fator responsável pelo padrão de dimorfismo observado. Por essa perspectiva, machos e fêmeas teriam períodos de crescimento muito semelhantes, e a diferença estaria basicamente nas taxas de crescimento. O segundo, por sua vez, implicaria na presença de bimaturosexual, onde os machos possuiriam a mesma taxa de crescimento das fêmeas, mas cresceriam por um período prolongado. Neste caso, o principal fator responsável seria o tempo e não a taxa de crescimento. Ravosa & Ross (1994) chamaram a atenção para a possibilidade de que estes dois processos pudessem agir em conjunto ou mesmo em diferentes fases do desenvolvimento de um indivíduo.

Vale ressaltar que nos trabalhos de Ford (1994), Masterson (1997, 2003) e Masterson & Hartwig (1998), *C. apella* mostrou-se mais dimórfica em relação às demais espécies do gênero, sendo que todas as espécies de macacos-prego eram anteriormente consideradas subespécies de *C. apella*, sendo analisadas em conjunto por estes autores. O arranjo taxonômico seguido neste estudo, proposto por Silva Júnior (2001), considera tais táxons como espécies válidas, que experimentaram considerável grau de diferenciação morfológica. Supõe-se também que estes táxons estejam sujeitos a diferentes pressões seletivas, uma vez que ocupam diferentes tipos de ambientes, que incluem desde os mais secos, como as caatingas (*C. libidinosus*) e cerrados (*C. libidinosus* e *C. cay*) até os mais úmidos, como a Mata Atlântica (*C. robustus*, *C. flavius*, *C. xanthosternos* e *C. nigritus*) e a Amazônia (*C. apella* e *C. macrocephalus*).

Com base nas informações expostas, parti da hipótese de que os trabalhos sobre o dimorfismo sexual no gênero (Masterson, 1997, 2003; Masterson & Hartwig, 1998) tenham

superestimado ou mesmo subestimado o grau de dimorfismo presente nos macacos-prego. Por este motivo, decidi investigar os padrões de dimorfismo sexual craniano ao longo do desenvolvimento de seis espécies de *Sapajus*, analisando cada uma separadamente. As exceções foram *C. xanthosternos* e *C. flavius* (espécie recentemente revalidada) pela exigüidade das amostras disponíveis em museus brasileiros.

1.4. Justificativa

O avanço dos estudos de sistemática, biogeografia e biologia geral de primatas neotropicais, especialmente táxons que ocorrem na região Amazônica, ainda está seriamente comprometido pela deficiência de dados básicos (Silva Júnior, 1998). Assim, espero que este trabalho possa auxiliar na compreensão da natureza da variação exibida por *Cebus*, contribuindo para os estudos taxonômicos e filogenéticos (existe uma série de dificuldades na definição de caracteres informativos para filogenia) e também para a compreensão dos mecanismos envolvidos no padrão de dimorfismo sexual exibido pelos primatas neotropicais.

2. Objetivos

2.1. Objetivo geral

Identificar as diferenças existentes entre os sexos no decorrer do desenvolvimento de *C. apella*, *C. macrocephalus*, *C. libidinosus*, *C. cay*, *C. nigrinus* e *C. robustus*, verificando a existência de diferenciação entre os táxons no conjunto de caracteres sexuais secundários, dentro das respectivas classes etárias.

2.2. Objetivos específicos

- Descrever a série de alterações cranianas ao longo do desenvolvimento de seis espécies de *Cebus* (*Sapajus*): *C. apella*, *C. macrocephalus*, *C. libidinosus*, *C. cay*, *C. nigrinus* e *C. robustus* com base em 20 medidas cranianas;

- Descrever a seqüência de alterações qualitativas na morfologia craniana ao longo do desenvolvimento das mesmas espécies, verificando possíveis diferenças entre os sexos nas diversas faixas etárias;

- Verificar diferenças sexuais em relação ao desenvolvimento dos tufo do capuz nas seis espécies em questão;

- Confrontar os resultados obtidos entre as espécies estudadas, com o intuito de verificar possíveis diferenças interespecíficas quanto ao grau e padrão de dimorfismo sexual exibido.

3. Material e Métodos

Examinei 774 espécimes depositados nas coleções de mamíferos do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Instituto de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Coleção de Referência do Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (IDSMA).

3.1. Determinação das classes etárias

Em princípio, cada crânio foi alocado em uma das quatro classes etárias definidas a partir dos estudos de Melhem (1962), Muniz (2005), Silva Júnior (2001), Torres de Assumpção (1983) e Vivo (1988). Determinei estas classes de acordo com a morfologia da arcada, descrita com base na seqüência eruptiva dos dentes decíduos e permanentes (Della Serra, 1952) e do grau de fechamento das suturas cranianas (Tabela 3). Segundo Della Serra (1952), a seqüência eruptiva dos dentes permanentes de *Cebus* seria a seguinte: M1, I1, I2, M2, P1, P3, P2, C e M3. A nomenclatura dentária que adotei neste trabalho foi a mesma utilizada por Rosenberger & Kinzey (1976).

Tabela 3: Descrição das classes etárias utilizadas inicialmente neste estudo.

IDADE	DESCRIÇÃO
Infante	Exemplar com dentição decídua completa ou incompleta, sem qualquer dente permanente
Jovem	Exemplar cuja dentição apresenta estágios intermediários entre a idade infante e subadulta
Subadulto	Exemplar com terceiros molares, quando existentes, canino ou ambos incompletamente irrompidos
Adulto	Exemplar com dentição permanente completa

3.2. Dados morfométricos

Após alocar cada crânio em sua respectiva classe etária, measurei 20 caracteres definidos a partir dos estudos feitos por Muniz (2005) e Silva Júnior (2001). Estes caracteres estão inseridos nos três domínios cranianos utilizados no trabalho de Masterson & Hartwig (1998): neural, facial e neutro.

A obtenção dos dados foi realizada através do uso de um paquímetro digital com aferição mínima 0,01 mm. Os valores foram dispostos em uma ficha desenhada para exemplares individuais, onde foram anotadas informações sobre o número de registro em museu, sexo, origem geográfica, dados morfométricos, dados da morfologia do crânio, dados do desenvolvimento dos tufos do capuz e outras observações.

Segue abaixo a descrição dos caracteres craniométricos examinados por domínio craniano (ver também Figuras 4 a 8):

Domínio neural

LBO (largura entre as órbitas): entre os pontos mais externos das bordas orbitárias, aproximadamente no plano horizontal.

EEU (maior largura craniana): entre os pontos mais laterais entre as faces laterais da caixa craniana. Em *Cebus* ocorre variação individual, com estes pontos ocorrendo ora no osso parietal, ora no osso temporal (Silva Júnior, 2001).

FOM (largura do *Foramen Magnum*): medida entre os pontos situados nos rebordos laterais do buraco occipital

Domínio Facial

ACM (altura do ramo mandibular): da base da mandíbula à borda superior do côndilo mandibular.

CMA (comprimento da mandíbula): do infradentário ao ponto mais saliente da borda do ramo mandibular.

BCS (distância entre os caninos superiores): considerando as bordas externas dos alvéolos como pontos de referência.

EKS (maior largura entre os molares superiores): entre os dentes molares superiores, tendo as bordas externas dos alvéolos como pontos de referência.

BCI (largura entre os caninos): entre os caninos inferiores, tendo as bordas externas dos alvéolos como pontos de referência, o que permite a mensuração mesmo quando os dentes já estiverem perdidos.

EKI (largura máxima dos molares inferiores): medida entre os dentes molares inferiores, tendo as bordas externas dos alvéolos como pontos de referência.

CMS (distância canino-terceiro molar superior): entre os dentes canino e terceiro molar superior.

CMI (distância canino-terceiro molar inferior): entre os dentes canino e terceiro molar inferior, tendo as bordas externas dos alvéolos como pontos de referência.

IGN (distância infradental-gnático): entre a extremidade inferior e superior da sínfise mandibular.

ZIG (distância bi-zigomática): medida nos pontos correspondentes à maior largura entre as margens exteriores dos arcos zigomáticos.

PAL (comprimento do palato): medido na linha média, desde um ponto entre os incisivos até a borda posterior da espinha palatal.

LPA (largura do palato): entre as bordas internas dos alvéolos dos terceiros molares superiores.

CAN (comprimento do canino): medida da base alveolar até a extremidade livre do canino.

Domínio neutro

NPR (distância násio-próstio): do násio ao próstio.

BVE (altura craniana): do básio ao ponto mais alto da sutura interparietal.

POP (distância próstio-opstocrânio): do ponto mais saliente da borda alveolar do maxilar superior entre os incisivos médios, ao ponto que na parte superior do crânio mais se afasta da glabella.

LNA (largura nasal): entre os pontos mais externos das bordas nasais.

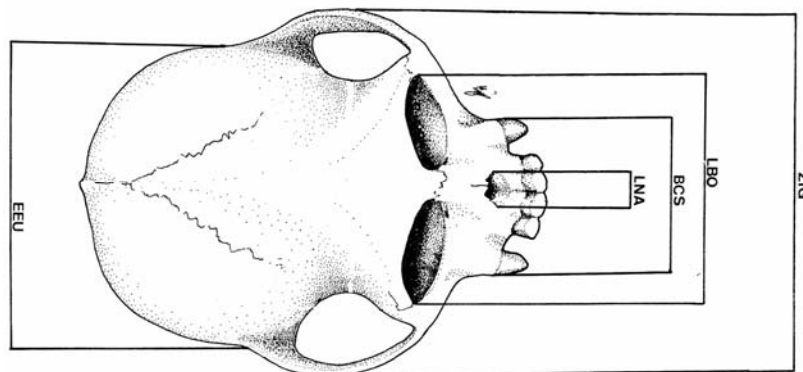


Figura 4: Medidas cranianas utilizadas no presente estudo, sob uma perspectiva da caixa craniana (Modificado de Silva Júnior, 2001).

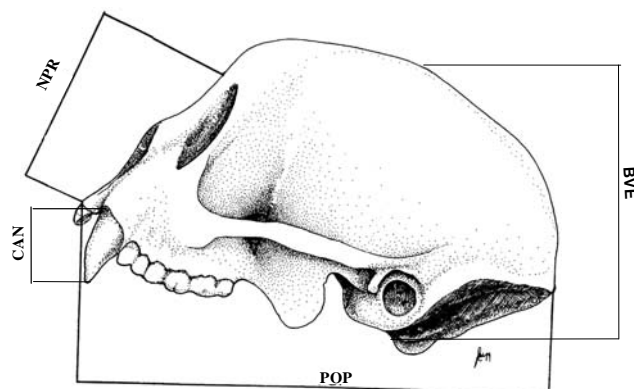


Figura 5: Vista lateral do crânio de *Cebus* com as medidas cranianas utilizadas no presente estudo (Modificado de Silva Júnior, 2001).

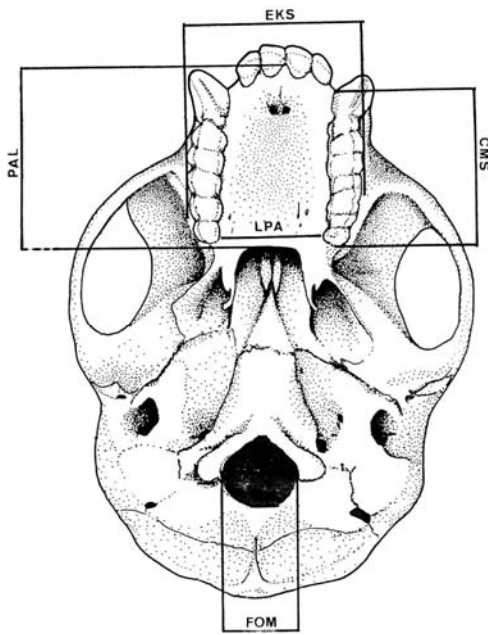


Figura 6: Vista ventral do crânio de *Cebus* com as medidas cranianas utilizadas no presente estudo (Modificado de Silva Júnior, 2001).

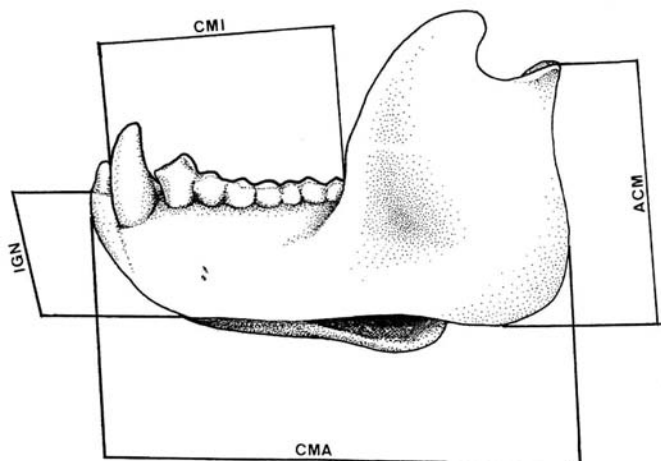


Figura 7: Vista lateral da mandíbula de *Cebus* com as respectivas medidas utilizadas no presente estudo (Modificado de Silva Júnior, 2001).

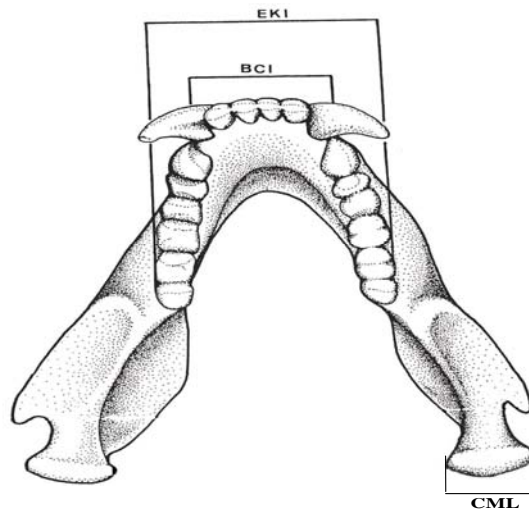


Figura 8: Vista superior da mandíbula de *Cebus* com as respectivas medidas utilizadas no presente estudo (Modificado de Silva Júnior, 2001).

3.3. Dados morfológicos

3.3.1. Morfologia craniana

Examinei 12 caracteres cranianos discretos utilizados por Silva Júnior (2001), comparando-os em suas respectivas classes sexuais e etárias, com o objetivo de verificar a existência de possíveis diferenças sexuais em cada espécie e entre os táxons estudados. Além destes caracteres, verifiquei a existência de outros que também pudessem demonstrar dimorfismo sexual. Os trabalhos de Hershkovitz (1977) e Hill (1960) serviram de base para o reconhecimento destas possíveis diferenças sexuais.

Os caracteres morfológicos cranianos examinados foram os seguintes:

1. Morfologia da base da mandíbula
2. Morfologia do osso frontal
3. Morfologia dos dentes caninos
4. Morfologia do ramo mandibular ascendente
5. Morfologia da sutura interparietal (crista sagital)

6. Morfologia dos côndilos mandibulares
7. Morfologia dos côndilos occipitais
8. Morfologia das cavidades orbitais
9. Morfologia da região da sínfise mandibular
10. Morfologia da disposição dos ramos mandibulares
11. Morfologia da caixa craniana
12. Morfologia dos arcos zigomáticos

3.3.2. Tufos do capuz

Com o intuito de verificar possíveis diferenças sexuais relacionadas ao desenvolvimento dos tufos do capuz, examinei peles incorporadas às três coleções visitadas, agrupadas por sexo, classe etária e localidade. Estabeleci quatro categorias de desenvolvimento dos tufos do capuz, utilizando como base a descrição realizada por Silva Júnior (2001) para cada táxon. Os resultados serão apresentados na forma de histogramas.

Segue uma breve descrição de cada estado de caráter (ver também, como exemplo, morfologia dos tufos de *C. nigrinus*, Figura 9).

0- tufos não desenvolvidos;

1- tufos pouco desenvolvidos, a maioria dos pêlos com o mesmo comprimento, não formando ainda a morfologia descrita por Silva Júnior (2001) para cada táxon;

2- tufos desenvolvidos, correspondendo à moda descrita por Silva Júnior (2001) para cada espécie;

3- tufos bem desenvolvidos, correspondendo à exacerbação da moda descrita por Silva Júnior (2001).

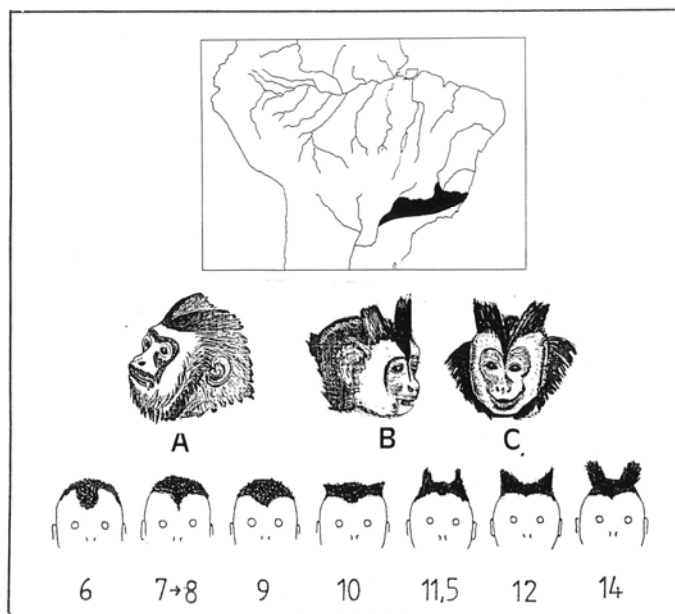


Figura 9: Padrão da morfologia do capuz no variante geográfico de *Cebus nigritus*, ao sul do rio Paraíba do Sul - ilustração retirada de Hill, 1960. Parte inferior: seqüência cronológica de transformação do capuz de *C. nigritus*, à esquerda do rio Paraíba do Sul - ilustração retirada de Torres de Assumpção, 1983 (Retirado de Silva Júnior, 2001).

3.3.3. Análise dos dados quantitativos

Submeti os caracteres quantitativos ao teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov. Uma vez verificada a normalidade dos dados, submeti-os ao teste *t de Student* (Sokal & Rolf, 1981; Zar, 1996) com nível de significância alfa corrigido através do ajuste de Bonferroni para comparação entre as médias dentro das classes etárias reconhecidas para verificar possíveis diferenças sexuais (Rice, 1989; Zar, 1996).

Em seguida, transformei todos os dados em logaritmos naturais de base 10, submetendo-os, posteriormente, às análises multivariadas.

Analisei as classes etárias estabelecidas através de Análise de Componentes Principais (ACP), seguida de Análise de Função Discriminante (AFD), utilizando o método da distância de Mahalanobis para testar a significância dos agrupamentos identificados. Empreguei também uma ACP, seguida do Teste de Hotelling, quando apenas dois grupos etários foram confrontados.

A ACP é uma técnica utilizada para examinar as relações entre um conjunto de p variáveis correlacionadas, transformando-as em um novo conjunto de variáveis não

correlacionadas denominadas Componentes Principais. Estas novas variáveis são combinações lineares das variáveis originais (Manly, 1994). De acordo com Monteiro & Reis (1999), o objetivo desta análise é verificar se alguns componentes podem “explicar” a maior parte da variação nos dados originais, tentando reduzir em poucas dimensões a maioria da variabilidade apresentada por um número grande de descritores.

Através da AFD é possível observar como dois ou mais grupos de objetos podem ser separados a partir de várias medidas simultaneamente (Klecka, 1980; Manly, 1994) e quais destas medidas estão separando-os mais (Klecka, 1980). A porcentagem de casos corretamente agrupados é um indicativo de quão bem os grupos podem ser separados a partir das variáveis (Manly, 1994). As observações para a AFD são aplicáveis ao Teste de Hotelling, que pode ser considerado uma AFD para dois grupos estabelecidos *a priori*.

Todos os procedimentos estatísticos foram realizados com o auxílio dos *softwares* Systat 10, Statistica 6.0 e Past 2.0.

4. Resultados

4.1. Refinamento de classes etárias em adultos

Durante exame do material depositado na coleção de mamíferos do MPEG, verifiquei a possibilidade de refinar a classe de adultos estabelecida *a priori*. Percebi heterogeneidade considerável quanto ao nível de desgaste dentário exibido e grande variação na morfologia craniana, principalmente em relação ao tamanho do crânio, fechamento das suturas cranianas e morfologia do osso frontal e da crista sagital. Em princípio, observei apenas o grau de desgaste dos molares, sem levar em consideração as demais características utilizadas para estabelecer as classes etárias. Decidi por não considerar o desgaste dos pré-molares, por ter constatado forte variação no intervalo de tempo e na ordem de erupção dos mesmos. Pelos motivos citados, estes dentes são considerados pouco confiáveis para a estimativa de idade em *Cebus* (Della Serra, 1952; P. Guedes, comunicação pessoal). Somente após alocar os indivíduos em suas classes etárias, com base apenas no grau de desgaste dos molares, foi que descrevi as características mais freqüentes e a variação dentro de cada grupo.

Apesar de ter feito observações qualitativas para todas as espécies, pude realizar análises morfométricas apenas para os adultos de *C. apella*, pois não existiam amostras suficientes das demais espécies para a realização de análises de dimorfismo sexual para classes refinadas de adultos. Mesmo com a grande variação exibida pelos macacos-prego, verifiquei que na maioria dos exemplares o desgaste dentário é mais intenso nas cúspides linguais da arcada superior e inferior. A abrasão do esmalte se inicia na região distal do primeiro molar superior, avançando em direção às cúspides mesiais. Este desgaste parece geralmente se iniciar nos M1, seguindo em direção aos M3. Em relação à seqüência eruptiva, constatei ainda variação na eclosão do último dente permanente, sendo ora o terceiro molar (M3), ora o canino (C). Seguem as descrições de cada grupo de adulto e as análises morfométricas somente para os adultos de *C. apella*.

As fêmeas adultas se mostraram mais estáveis, sendo relativamente fácil o reconhecimento de dois grupos distintos. O primeiro (AD1) caracterizou-se por apresentar linhas

temporais formando uma faixa larga e projetada ao longo dos ossos frontal e parietal, com os exemplares apresentando M2 e M3 pouco desgastados, com cúspides paracone e protocone apresentando desgaste estreito. O segundo (AD2), por apresentar linhas temporais formando uma faixa estreita na região central da caixa craniana e mais larga na extremidade anterior (região superciliar) e posterior (próximo à crista lambdoideal), com os exemplares possuindo desde M2 e M3 com cúspides apresentando desgaste pronunciado até molares com vários graus de exposição de dentina.

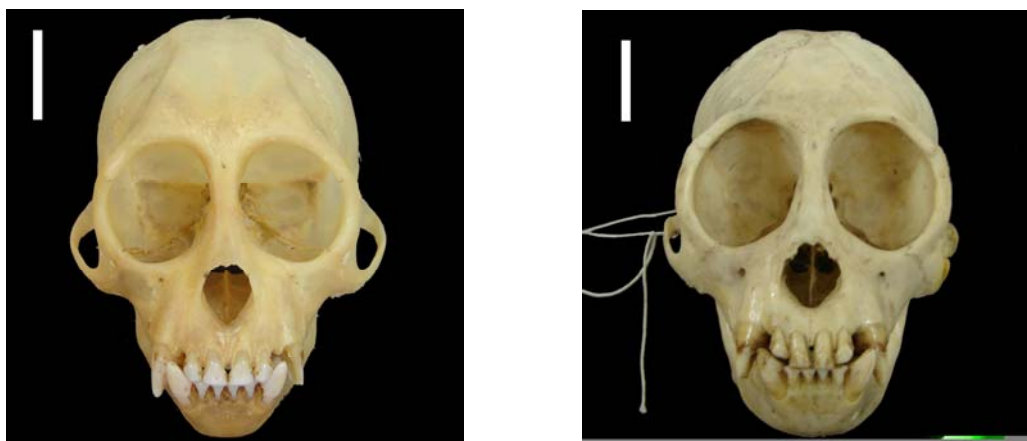


Figura 10: Morfologia craniana mais freqüente nas fêmeas adultas dos macacos-prego (*Sapajus*). À esquerda um exemplar pertencente ao primeiro grupo (AD1) e à direita, (AD2). Barras= 2 cm

O resultado da análise discriminante (Teste de Hotelling) para as duas classes de fêmeas adultas de *C. apella* (AD1 e AD2) foi estatisticamente significativo ($p= 0,02$; Tabela 4), com as equações desta análise classificando 70% dos indivíduos corretamente. As variáveis que mais contribuíram para a separação dos grupos foram BCS, CMS e NPR, as duas primeiras relacionadas ao aparato mastigatório e a última à região neutra do crânio.

Tabela 4: Teste de Hotelling para as duas classes de fêmeas adultas de *C. apella*, utilizando classe etária como variável de agrupamento (Classes etárias consideradas: AD1 e AD2).

Caráter	T²	Caráter	T²
CAN	10,524	CMS	-13,927
CMA	-10,798	BCS	-14,485
NPR	-12,16	ACM	4,6995
LNA	2,2057	--	--

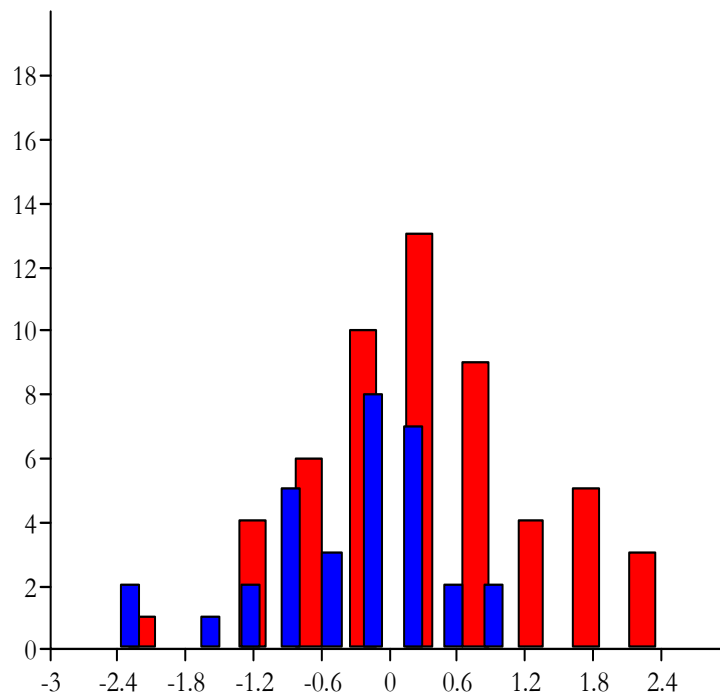


Figura 11: Gráfico discriminante do Teste de Hotelling para as duas classes de fêmeas adultas de *C. apella*. As barras azuis representam as fêmeas AD1 e as vermelhas as AD2.

Os machos adultos, por sua vez, mostraram grande variação nos três grupos distinguíveis *a priori*. No primeiro (AD1), os exemplares apresentaram M2 e M3 com desgaste superficial nas cúspides mesiais (paracone e protocone) e sem exposição de dentina, crânios pouco robustos quando comparados aos dos espécimes dos outros dois grupos de adultos (AD2 e AD3) e presença de faixa craniana estreita e pouco projetada, semelhante à dos indivíduos subadultos. No segundo (AD2), os exemplares também apresentavam dentes sem exposição de dentina, porém possuíam M2 e M3 com maior grau de desgaste das cúspides mesiais, além da presença de cristas sagitais que iam desde pouco até bem desenvolvidas. Os crânios destes

espécimes mostraram-se mais robustos que os crânios dos exemplares do primeiro grupo (AD1). Por fim, o terceiro grupo (AD3) caracterizou-se por apresentar molares com vários graus de exposição de dentina, crânios tão robustos quanto os da segunda classe e cristas sagitais que também iam desde pouco a bem desenvolvidas.



Figura 12: Morfologia craniana mais freqüente nos machos adultos dos macacos-prego (*Sapajus*). À esquerda um exemplar pertencente ao primeiro grupo (AD1) e à direita, (AD2). Barras= 2 cm

Para os três grupos de machos adultos, duas funções discriminantes foram consideradas estatisticamente significativas ($p= 0,0000$). Entretanto, houve grande sobreposição de indivíduos, principalmente entre os pertencentes às classes AD2 e AD3. As equações da AFD classificaram corretamente apenas 60% dos indivíduos (ver Tabela 5 e Figura 13). As variáveis que mais contribuíram para a separação de tais grupos foram ZIG, CMI e ACM, todas pertencentes ao aparelho mastigatório.

Tabela 5: Análise de Função Discriminante para as classes etárias dos machos de *C. apella*, utilizando classe etária como variável de agrupamento (Classes etárias consideradas: jovens, subadultos e adultos)

Lambda de Wilk	0,6902	
F	3,7238	
gl	14,256	
p	0,0000	
Coefficientes canônicos	I	II
NPR	2,005	16,943
ZIG	34,68	-44,265
BCS	-5,917	37,24
CAN	-1,38	-5,373
ACM	14,194	19,249
CMA	-2,849	14,073
CMI	-23,79	-19,265

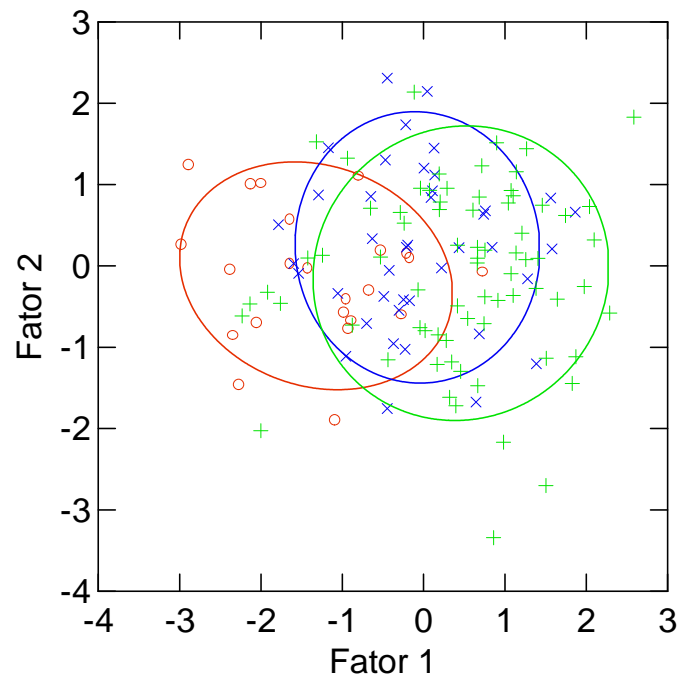


Figura 13: Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da Análise Discriminante para as classes etárias refinadas dos machos adultos de *C. apella* (AD1, AD2 e AD3). As elipses representam a área de 95% dos pontos para cada classe. Em vermelho AD1, azul AD2 e verde AD3.

Baseando-me nos resultados morfométricos e nos morfológicos, decidi por considerar apenas dois grupos de adultos para as análises de dimorfismo sexual em *C. apella* (AD1 e AD2). Para tanto, reuni os dois grupos de machos adultos que apresentaram maior sobreposição na

AFD e que exibiram maiores semelhanças morfológicas (AD2 e AD3), os quais, em conjunto, passaram a ser tratados no presente trabalho como AD2 (Tabela 6).

Tabela 6: Resumo descritivo das duas classes refinadas de adultos de *C. apella*, AD1 e AD2.

Características	Machos adultos		Fêmeas adultas	
	AD1	AD2	AD1	AD2
Desgaste dentário	Espécimes com desgaste estreito nas cúspides distais do M2 e M3 e sem exposição de dentina	Desde espécimes com desgaste largo nas cúspides distais e estreito nas mesiais do M2 e M3, até os com exposição de dentina	Desgaste estreito nas cúspides mesiais do M2 e M3, sem exposição de dentina	Desde espécimes com desgaste largo nas cúspides distais e estreito nas mesiais do M2 e M3, até os com exposição de dentina
Faixa/crista sagital	Faixa estreita e pouco projetada	Crista sagital pouco a bem desenvolvida	Faixa larga e projetada	Faixa estreita, chegando a formar uma linha em alguns espécimes

4.2. Análises morfométricas

Cebus apella (Linnaeus, 1758)

Esta foi a única espécie em que pude testar diferenças sexuais nos jovens e nas duas classes de adultos separadamente (AD1 e AD2). As Tabelas A, B e C (Anexo) contêm a estatística descritiva dos jovens, subadultos e adultos deste táxon.

A ACP demonstrou que a maior parte da variação apresentada pelos grupos etários dos machos de *C. apella* pode ser explicada pelos três primeiros componentes (88,72%), e que as variáveis que melhor descreveram esta variação foram NPR, ZIG, BCS, CAN, ACM, CMA e CMI, todas pertencentes à região facial, principalmente ao aparelho mastigatório.

Os resultados da AFD para as classes etárias de machos e fêmeas de *C. apella* podem ser vistos na Tabela 7 (ver também Figuras 13 e 14). Duas funções discriminantes foram consideradas estatisticamente significativas ($p= 0,0000$), com as equações desta análise

classificando corretamente 94% dos indivíduos machos e 92% das fêmeas. As variáveis com o maior poder de discriminação entre os grupos de machos foram CMI, ACM e NPR; para as fêmeas, CMS, CAN e LNA.

Tabela 7: Análises de Função Discriminante realizadas separadamente em machos e fêmeas de *C. apella*, utilizando classe etária como variável de agrupamento (Classes etárias consideradas: jovens, subadultos e adultos)

	Machos			Fêmeas	
Lambda de Wilk	0,1257		Lambda de Wilk	0,2352	
F	44,747		F	16,5376	
gl	14,344		gl	14,218	
p	0,0000		p	0,0000	
Coefficientes canônicos	I	II	Coefficientes canônicos	I	II
NPR	6,123	4,796	CAN	0,372	0,796
ZIG	3,225	1,697	CMA	0,112	-0,167
BCS	2,041	7,766	NPR	0,21	-0,355
CAN	-0,953	26,14	LNA	0,334	0,12
ACM	11,379	-7,049	CMS	0,493	-0,306
CMA	3,402	-4,601	BCS	0,18	0,259
CMI	12,991	-27,41	ACM	0,011	-0,137

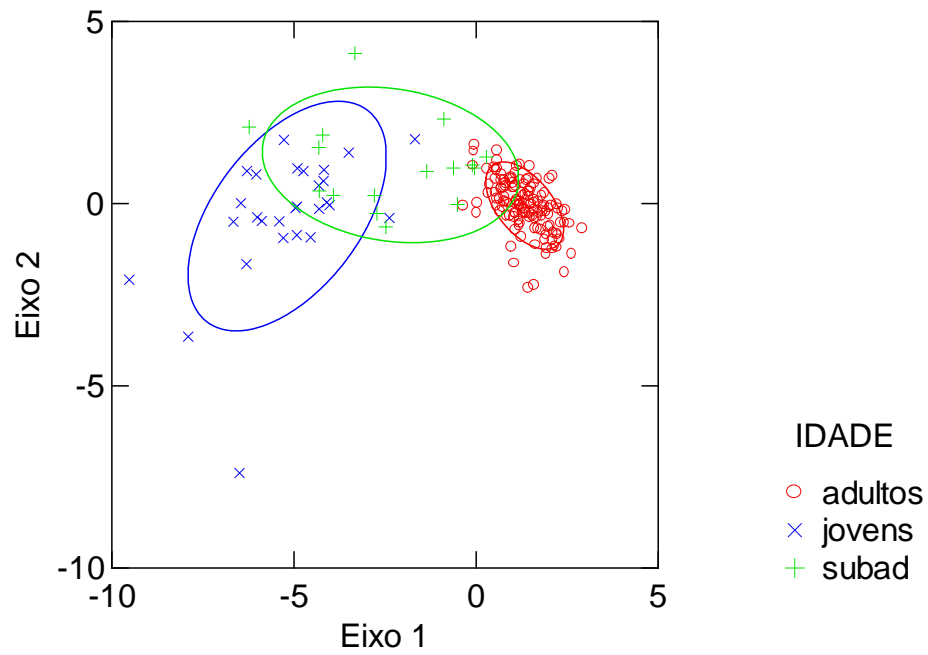


Figura 14: Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da Análise Discriminante para as classes etárias dos machos de *C. apella*. As elipses representam a área de 95% dos pontos para cada classe.

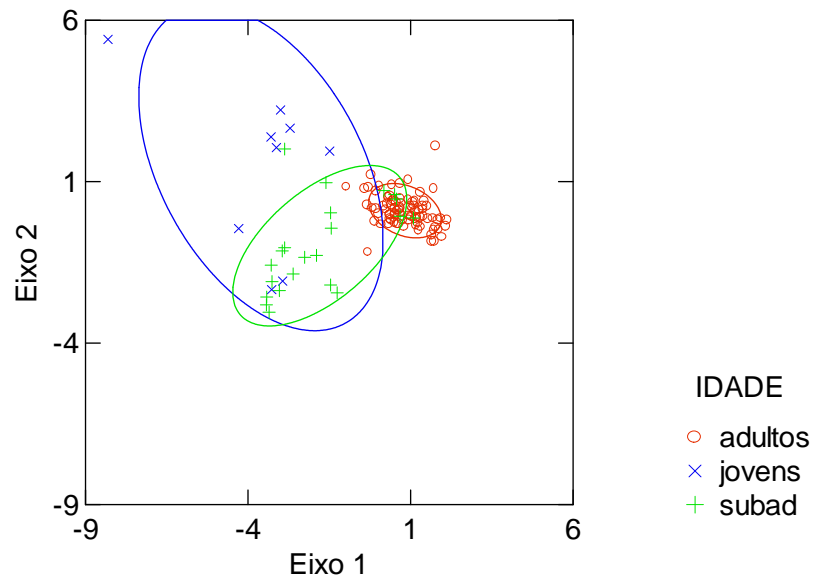


Figura 15: Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da Análise Discriminante para as classes etárias das fêmeas de *C. apella*. As elipses representam a área de 95% dos pontos para cada classe.

As fêmeas jovens apresentaram médias levemente maiores que as dos machos. A partir da idade subadulta, as médias dos machos foram maiores que as das fêmeas para a maior parte das variáveis. Apesar disso, a análise univariada indicou que ainda não há diferença estatisticamente significativa entre os sexos para estas duas classes etárias (ver Tabelas 8 e 9).

Tabela 8: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas jovens de *C. apella* através do teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	1,429	1,000	FOM	-0,040	1,000
BVE	0,305	1,000	PAL	0,762	1,000
NPR	2,506	0,344	LPA	-1,406	1,000
CMS	0,152	1,000	EKS	-0,293	1,000
EEU	1,506	1,000	ACM	0,309	1,000
LBO	-0,845	1,000	CMA	-1,162	1,000
ZIG	0,167	1,000	CMI	0,915	1,000
LNA	-1,784	1,000	IGN	0,528	1,000
BCS	0,120	1,000	EKI	-0,596	1,000
CAN	0,211	1,000	BCI	-0,272	1,000

Tabela 9: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas subadultos de *C. apella* através do teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	-0,875	1,000	FOM	-0,363	1,000
BVE	-0,277	1,000	PAL	0,111	1,000
NPR	-1,407	1,000	LPA	1,167	1,000
CMS	-0,666	1,000	EKS	-1,114	1,000
EEU	-0,482	1,000	ACM	-1,204	1,000
LBO	-1,508	1,000	CMA	-0,253	1,000
ZIG	-1,320	1,000	CMI	-0,752	1,000
LNA	-1,229	1,000	IGN	-1,548	1,000
BCS	-1,386	1,000	EKI	-0,855	1,000
CAN	-2,331	0,509	BCI	-1,970	1,000

Houve a emergência de um novo padrão de dimorfismo sexual craniano nos adultos, no qual a maioria das variáveis passou a apresentar diferenças significativas (N=15), sendo 10 destas relacionadas ao aparelho mastigatório (Tabela 10).

Tabela 10: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas adultos de *C. apella* através do teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	-8,775	0,000	FOM	-1,287	1,000
BVE	-7,158	0,000	PAL	-7,203	0,000
NPR	-4,765	0,000	LPA	-2,753	0,158
CMS	-8,700	0,000	EKS	-5,180	0,000
EEU	-3,536	0,016	ACM	-7,741	0,000
LBO	-6,015	0,000	CMA	-2,492	0,312
ZIG	-10,751	0,000	CMI	-6,215	0,000
LNA	-5,190	0,000	IGN	-7,563	0,000
BCS	-7,833	0,000	EKI	-4,162	0,002
CAN	-11,030	0,000	BCI	-8,009	0,000

Realizei também os testes de dimorfismo sexual para as duas classes de adultos separadamente (AD1 e AD2). Percebi um aumento gradual do número de caracteres significativamente dimórficos, com o primeiro grupo de adultos (AD1) possuindo 17 variáveis dimórficas, e o segundo (AD2) 19.

Tabela 11: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas AD1 de *C. apella* através do teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	-9,300	0,000	FOM	-3,548	0,013
BVE	-6,927	0,000	PAL	-7,897	0,000
NPR	-6,102	0,000	LPA	-3,833	0,005
CMS	-10,689	0,000	EKS	-6,319	0,000
EEU	-5,071	0,000	ACM	-6,946	0,000
LBO	-7,652	0,000	CMA	-0,833	1,000
ZIG	-11,184	0,000	CMI	-11,136	0,000
LNA	-5,187	0,000	IGN	-8,966	0,000
BCS	-9,290	0,000	EKI	-5,069	0,000
CAN	-5,234	0,000	BCI	-10,246	0,000

Tabela 12: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas AD2 de *C. apella* através do teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	-13,165	0,000	FOM	-4,366	0,001
BVE	-10,868	0,000	PAL	-10,654	0,000
NPR	-9,788	0,000	LPA	-7,934	0,000
CMS	-9,692	0,000	EKS	-10,356	0,000
EEU	-7,667	0,000	ACM	-13,045	0,000
LBO	-11,533	0,000	CMA	-1,318	1,000
ZIG	-19,391	0,000	CMI	-11,163	0,000
LNA	-10,705	0,000	IGN	-10,838	0,000
BCS	-14,811	0,000	EKI	-7,162	0,000
CAN	-5,600	0,000	BCI	-11,930	0,000

Cebus macrocephalus Spix, 1823

Pude testar diferenças nas médias sexuais somente na classe dos adultos desta espécie.

A Tabela D (Anexo) contém o tamanho da amostra, a média e o desvio padrão de machos e fêmeas deste táxon.

Apenas três variáveis apresentaram dimorfismo sexual significativo nos adultos, todas relacionadas ao aparelho mastigatório (Tabela 13). A variável CAN não pôde ser testada devido ao número insuficiente de espécimes ($N < 4$).

Tabela 13: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas adultos de *C. macrocephalus* através do teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonferroni	Caráter	t	p Bonferroni
POP	-3,387	0,053	FOM	-1,241	1,000
BVE	-3,229	0,077	PAL	-5,332	0,000
NPR	-3,136	0,096	LPA	-1,797	1,000
CMS	-2,965	0,143	EKS	0,071	1,000
EEU	-1,068	1,000	ACM	-3,822	0,019
LBO	-1,970	1,000	CMA	-9,461	0,000
ZIG	-5,300	0,001	CMI	-3,136	0,096
LNA	1,524	1,000	IGN	-3,068	0,113
BCS	-4,533	0,003	EKI	-1,330	1,000
CAN	--	--	BCI	-1,293	1,000

Cebus libidinosus Spix, 1823

Para esta espécie, pude testar dimorfismo sexual em três classes etárias: jovens, subadultos e adultos. As Tabelas E, F e G (Anexo) contêm o tamanho da amostra, a média e o desvio padrão das variáveis cranianas de machos e fêmeas deste táxon.

A ACP demonstrou que a maior parte da variação apresentada pelos grupos etários dos machos de *C. libidinosus* pode ser explicada pelos três primeiros componentes (90,34%), e que as variáveis que melhor descreveram esta variação foram CAN, CMS, ACM, CMI, IGN, BCS e ZIG, todas relacionadas ao aparato mastigatório.

O resultado da AFD para verificar o comportamento das classes etárias dos machos mostrou-se significativo ($p= 0,0000$), como pode ser visto na Tabela 14. As equações desta análise classificaram corretamente 69% dos indivíduos. As variáveis que mais contribuíram para a separação de tais grupos foram CAN, ACM e IGN, todas relacionadas ao aparato mastigatório.

Tabela 14: Análise de Função Discriminante para as classes etárias dos machos de *C. libidinosus*, utilizando classe etária como variável de agrupamento (Classes etárias consideradas: jovens, subadultos e adultos).

Lambda de Wilk	0,1117	
F	11,1023	
gl	14,78	
p	0,0000	
Coefficientes canônicos	I	II
CAN	0,337	0,399
CMS	0,83	0,4
ACM	0,324	0,867
CMI	0,04	0,041
IGN	0,113	-0,403
BCS	0,139	-0,136
ZIG	-0,55	-1,43

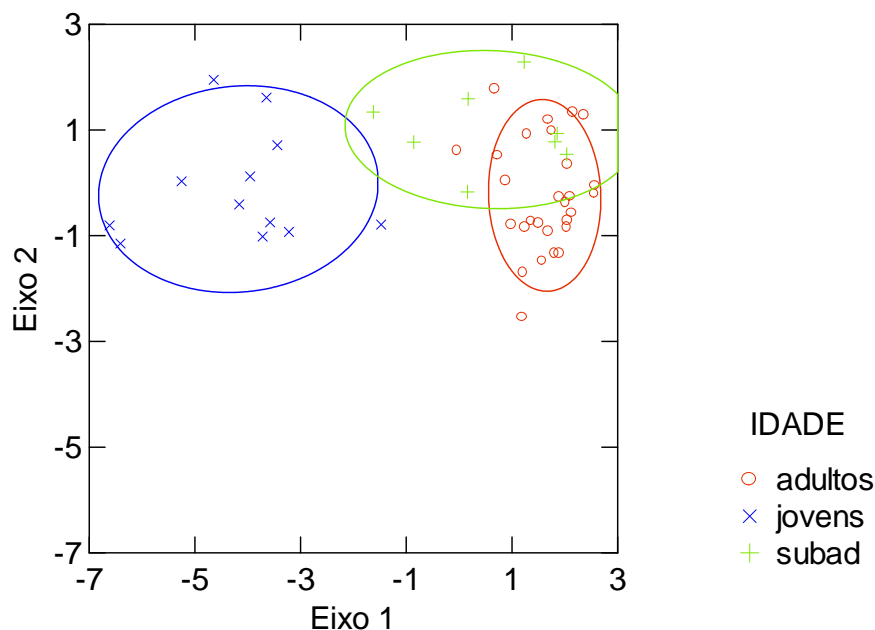


Figura 16: Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da Análise Discriminante para as classes etárias dos machos de *C. libidinosus*. As elipses representam a área de 95% dos pontos.

A ACP demonstrou que a maior parte da variação apresentada pelos grupos etários das fêmeas de *C. libidinosus* pode ser explicada pelos três primeiros componentes (87,27%), e que as variáveis que melhor descreveram esta variação foram CMS, LNA, BCS, CAN, ACM e CMA, relacionadas a principalmente ao aparato mastigatório.

O resultado da análise discriminante (Teste de Hotelling) para as classes etárias das fêmeas foi estatisticamente significativo ($p= 0,0000$) e as equações desta análise classificaram corretamente 92,16% dos indivíduos (Tabela 15 e Figura 17). As variáveis com maior poder de distinção entre os grupos foram BCS, ACM e CMA.

Tabela 15: Teste de Hotelling para as duas classes de fêmeas de *C. libidinosus*, utilizando classe etária como variável de agrupamento (Classes etárias consideradas: subadultas e adultas).

Caráter	T²	Caráter	T²
CMS	12,474	CAN	-18,941
LNA	-2,6486	ACM	-42,382
BCS	-53,999	CMA	-33,051

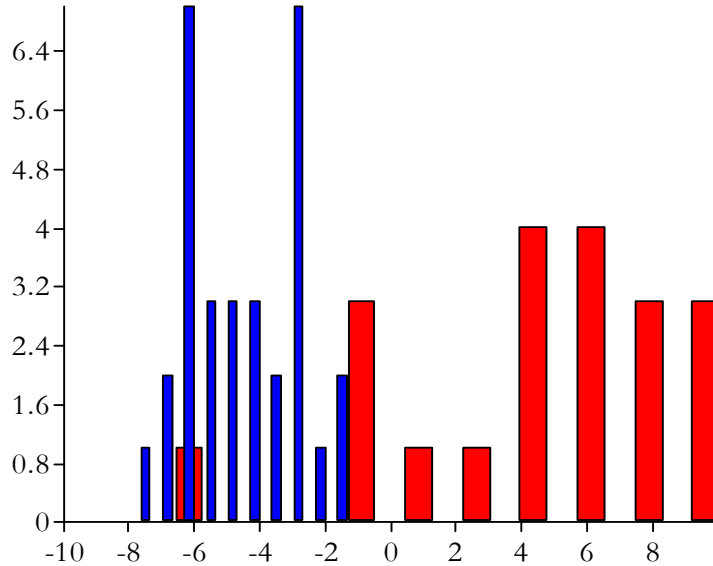


Figura 17: Gráfico discriminante do Teste de Hotelling para as classes etária das fêmeas de *C. libidinosus*. As barras azuis representam as fêmeas subadultas e as vermelhas as fêmeas adultas.

Apesar dos machos jovens apresentarem médias maiores que as das fêmeas, nenhuma variável foi significativamente dimórfica nesta idade. Apenas o comprimento do canino (CAN) apresentou dimorfismo sexual significativo na idade subadulta (Tabelas 16 e 17).

Tabela 16: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas jovens de *C. libidinosus* através do teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	-1,730	1,000	FOM	-0,182	1,000
BVE	-1,547	1,000	PAL	-1,369	1,000
NPR	-0,218	1,000	LPA	-0,910	1,000
CMS	-1,160	1,000	EKS	-1,047	1,000
EEU	-1,141	1,000	ACM	-1,302	1,000
LBO	-1,113	1,000	CMA	-1,431	1,000
ZIG	0,201	1,000	CMI	-1,548	1,000
LNA	-1,888	1,000	IGN	-1,880	1,000
BCS	-1,849	1,000	EKI	-1,215	1,000
CAN	-2,306	0,679	BCI	-1,333	1,000

Tabela 17: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas subadultos de *C. libidinosus* através do teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	-0,863	1,000	FOM	-1,376	1,000
BVE	-0,623	1,000	PAL	-0,403	1,000
NPR	-1,258	1,000	LPA	-0,873	1,000
CMS	-1,938	1,000	EKS	-1,892	1,000
EEU	-0,296	1,000	ACM	-2,757	0,225
LBO	-2,097	0,944	CMA	-1,443	1,000
ZIG	-2,210	0,746	CMI	-0,342	1,000
LNA	-1,214	1,000	IGN	-1,715	1,000
BCS	-3,681	0,025	EKI	-1,405	1,000
CAN	-4,917	0,002	BCI	-3,185	0,083

Um novo padrão foi evidenciado nos adultos, que apresentaram 10 variáveis com diferenças significativas, das quais sete estavam relacionadas ao aparelho mastigatório, duas à região facial e uma ao domínio neutro craniano (Tabela 18).

Tabela 18: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas adultos de *C. libidinosus* através do teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	-5,889	0,000	FOM	0,349	1,000
BVE	-1,838	1,000	PAL	-5,034	0,000
NPR	-4,558	0,001	LPA	0,601	1,000
CMS	-7,932	0,000	EKS	-3,008	0,078
EEU	-1,613	1,000	ACM	-4,232	0,002
LBO	-3,017	0,076	CMA	0,300	1,000
ZIG	-4,206	0,002	CMI	-1,847	1,000
LNA	-1,961	1,000	IGN	-8,773	0,000
BCS	-5,314	0,000	EKI	-0,861	1,000
CAN	-5,458	0,001	BCI	-6,231	0,000

Cebus cay (Illiger, 1815)

Nesta espécie, os testes para comparação entre os sexos só puderam ser realizados para a classe de adultos. A Tabela H (Anexo) resume a estatística descritiva realizada para machos e fêmeas deste táxon.

Os resultados do teste t apontaram apenas sete variáveis sexualmente dimórficas, seis pertencentes à região do aparelho mastigatório e apenas uma ao domínio neutro do crânio (Tabela 19).

Tabela 19: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas adultos de *C. cay* através do teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonferroni	Caráter	t	p Bonferroni
POP	-4,880	0,001	FOM	-1,145	1,000
BVE	-3,493	0,031	PAL	-2,812	0,175
NPR	-1,306	1,000	LPA	-0,801	1,000
CMS	-6,588	0,000	EKS	-2,856	0,157
EEU	-2,409	0,451	ACM	-3,720	0,017
LBO	-2,935	0,129	CMA	-0,795	1,000
ZIG	-5,736	0,000	CMI	-2,782	0,188
LNA	-2,088	0,914	IGN	-5,980	0,000
BCS	-4,803	0,001	EKI	-1,808	1,000
CAN	-8,295	0,000	BCI	-5,119	0,000

Cebus nigrinus (Goldfuss, 1809)

Para esta espécie, pude testar dimorfismo sexual em duas classes etárias, subadultos e adultos. As Tabelas I e J (Anexo) contém o tamanho da amostra, a média e o desvio padrão de machos e fêmeas deste táxon.

A ACP demonstrou que a maior parte da variação apresentada pelos grupos etários dos machos de *C. nigrinus* pode ser explicada pelos três primeiros componentes (74,62%), e que as variáveis que melhor descreveram esta variação foram CMS, ZIG, LNA, CAN, ACM, CMI e IGN, todas relacionadas à região facial, principalmente ao aparelho mastigatório.

Os resultados da AFD para verificar o comportamento das classes etárias dos machos mostraram-se significantes ($p= 0,000$), como pode ser visto na Tabela 20. As equações desta análise classificaram corretamente 86% dos indivíduos (Figura 19).

Tabela 20: Análise de Função Discriminante para as classes etárias dos machos de *C. nigrinus*, utilizando classe etária como variável de agrupamento (Classes etárias consideradas: jovens, subadultos e adultos)

Lambda de Wilk	0,1736	
F	9,6003	
gl	14,96	
P	0,0000	
Coefficientes canônicos	I	II
CMS	0,669	1,274
ZIG	0,045	0,12
LNA	-0,098	-0,542
CAN	0,168	-0,158
ACM	0,645	-0,634
CMI	-0,051	-0,484
IGN	-0,229	0,251

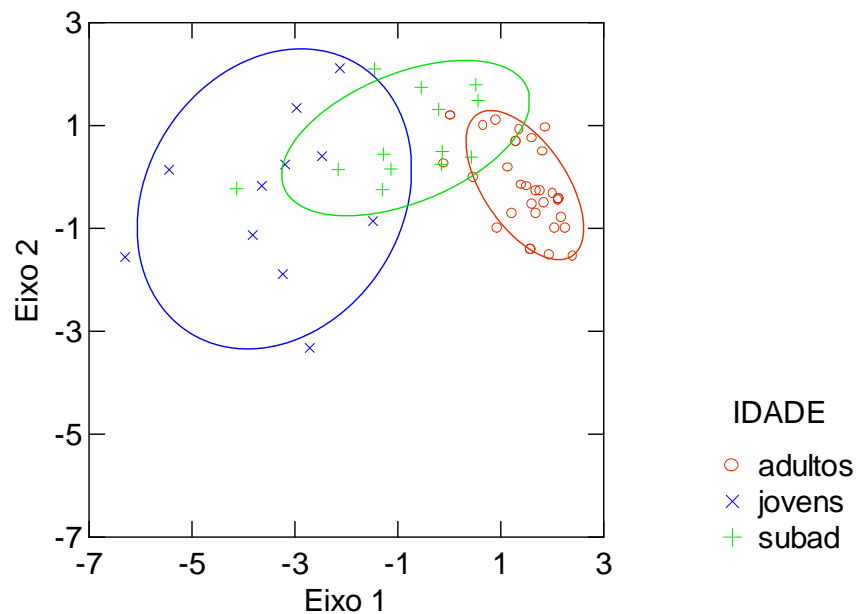


Figura 18: Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da Análise Discriminante para as classes etárias dos machos de *C. nigrinus*. As elipses representam a área de 95% dos pontos para cada classe.

A ACP demonstrou que a maior parte da variação apresentada pelos grupos etários das fêmeas de *C. nigrinus* pode ser explicada pelos três primeiros componentes (75,49%), e que as variáveis que melhor descrevem esta variação foram CMS, LNA, BCS, CAN, ACM, CMA e CMI, todas relacionadas ao aparato mastigatório, exceto LNA.

O resultado da análise discriminante (T^2 de Hotelling) para as classes etárias das fêmeas foi altamente significativo ($p=0,0000$). As equações desta análise classificaram 93,94% dos indivíduos corretamente (Tabela 21 e Figura 19).

Tabela 21: Teste de Hotelling para as duas classes de fêmeas de *C. nigrinus*, utilizando classe etária como variável de agrupamento (Classes etárias consideradas: subadultas e adultas).

Caráter	T^2	Caráter	T^2
CMS	-84,652	ACM	-56,809
LNA	-26,848	CMA	-129,92
BCS	-21,562	CMI	21,511
CAN	-2,4042	--	--

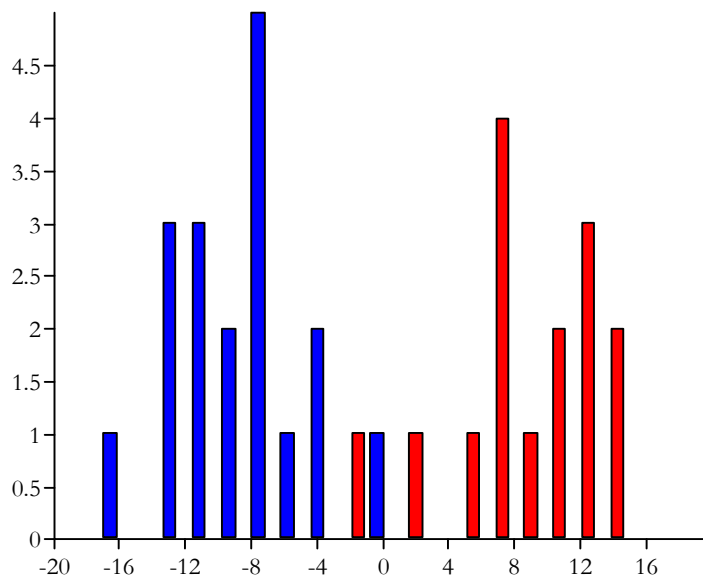


Figura 19: Gráfico discriminante do teste T^2 de Hotelling para as classes etárias das fêmeas de *C. nigrinus*. Em azul as fêmeas subadultas e em vermelho as adultas.

Nos subadultos nenhuma variável foi dimórfica. Já nos adultos, 13 variáveis apresentaram diferenças significativas, nove relacionadas ao aparelho mastigatório, uma ao neurocrânio e duas ao domínio neutro craniano (Tabelas 22 e 23).

Tabela 22: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas subadultos de *C. nigrinus* através de teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	-2,502	0,379	FOM	0,151	1,000
BVE	-1,836	1,000	PAL	-2,034	1,000
NPR	0,693	1,000	LPA	-0,880	1,000
CMS	-1,932	1,000	EKS	-1,704	1,000
EEU	-1,194	1,000	ACM	-1,143	1,000
LBO	0,627	1,000	CMA	-3,043	0,103
ZIG	-2,373	0,519	CMI	-2,902	1,000
LNA	0,445	1,000	IGN	-2,502	0,379
BCS	-2,112	0,889	EKI	-1,886	1,000
CAN	-1,564	1,000	BCI	-3,198	0,072

Tabela 23: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de *C. nigrinus* adultos através de teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	-7,668	0,000	FOM	-3,505	0,015
BVE	-4,899	0,000	PAL	-7,707	0,000
NPR	-5,780	0,000	LPA	-1,722	1,000
CMS	-8,333	0,000	EKS	-1,234	1,000
EEU	-3,378	0,023	ACM	-8,728	0,000
LBO	-6,325	0,000	CMA	1,228	1,000
ZIG	-3,071	0,059	CMI	-10,002	0,000
LNA	-4,009	0,003	IGN	-8,607	0,000
BCS	-11,527	0,000	EKI	-5,171	0,000
CAN	-5,862	0,000	BCI	-10,185	0,000

Cebus robustus Kuhl, 1820

Pude testar diferenças sexuais nas médias somente na classe dos adultos desta espécie. A Tabela L (Anexo) contém o tamanho da amostra, a média e o desvio padrão das variáveis craniométricas de machos e fêmeas deste táxon.

Nos adultos, 15 variáveis apresentaram dimorfismo sexual significativo, 10 relacionadas ao aparelho mastigatório, uma à região neural e duas ao domínio neutro craniano (Tabela 24).

Tabela 24: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de *C. robustus* adultos através de teste t (os valores estatisticamente significativos estão em vermelho). Valor de $\alpha = 0,0025$.

Caráter	t	p Bonf.	Caráter	t	p Bonf.
POP	-7,509	0,000	FOM	-1,054	1,000
BVE	-6,248	0,000	PAL	-6,064	0,000
NPR	-4,543	0,001	LPA	-2,153	0,743
CMS	-7,434	0,000	EKS	-6,377	0,000
EEU	-3,528	0,021	ACM	-6,486	0,000
LBO	-4,294	0,002	CMA	-9,365	0,000
ZIG	-7,420	0,000	CMI	-5,732	0,000
LNA	-2,924	0,111	IGN	-6,312	0,000
BCS	-9,759	0,000	EKI	-2,539	0,298
CAN	12,157	0,000	BCI	-7,248	0,000

4.2.1. Comparações interespecíficas

Como pode ser constatado nos resultados morfométricos, os jovens de *C. apella*, *C. libidinosus* e *C. nigritus* não apresentaram nenhuma variável sexualmente dimórfica. Os subadultos também não exibiram diferenças sexuais significativas, exceto os de *C. libidinosus*, que apresentaram uma única variável dimórfica (CAN).

A partir da idade adulta a maior parte das variáveis utilizadas passou a apresentar dimorfismo sexual significativo. Ainda assim, as espécies comportaram-se de maneiras diferentes quando analisado o tipo e o número de variáveis que acusaram dimorfismo sexual. As espécies que detiveram o maior número de variáveis significativas foram *C. apella* e *C. robustus* (N=15), seguidas de *C. nigritus* (N=13), *C. libidinosus* (N=10), *C. cay* (N=7) e *C. macrocephalus* (N=3).

As variáveis POP (relacionada ao tamanho do crânio) e CMS, BCS, CAN, IGN e BCI (ao aparelho mastigatório) mostraram-se sexualmente dimórficas nos adultos de todas as espécies. Por outro lado, EEU e FOM não apresentaram diferenças significativas para nenhum táxon. A largura entre as órbitas (LBO) mostrou significância apenas para as duas espécies do sul da Mata Atlântica, *C. nigrinus* e *C. robustus*.

As diferenças entre os táxons tornaram-se ainda mais evidentes quando confrontei os índices de dimorfismo sexual obtidos (ver Tabela 25). Apesar da considerável variação, pude constatar que os maiores índices de dimorfismo sexual foram exibidos por *C. apella*, *C. nigrinus* e *C. robustus* (N=12), sendo dois relacionados ao domínio neural, seis ao facial e quatro ao neutro. Contrariamente, *C. libidinosus*, *C. cay* e *C. macrocephalus* apresentaram os menores índices (N=10). De modo geral, *C. macrocephalus* foi a espécie que apresentou o menor índice de dimorfismo sexual craniano (N=9).

Tabela 25: Índices de dimorfismo sexual craniano, obtidos através do valor do teste t para as cinco espécies de *Sapajus* analisadas no presente estudo. Em negrito, o maior índice de dimorfismo para cada variável.

Domínio/variáveis	Índice de dimorfismo craniano – teste t					
	<i>C. apella</i>	<i>C. macrocephalus</i>	<i>C. libidinosus</i>	<i>C. cay</i>	<i>C. nigrinus</i>	<i>C. robustus</i>
Neural						
LBO	0,95	0,31	0,48	0,46	1,00	0,68
EEU	1,00	0,30	0,46	0,68	0,96	1,00
FOM	0,37	0,35	0,10	0,33	1,00	0,30
Facial						
ACM	0,89	0,44	0,48	0,43	1,00	0,74
CMA	0,26	1,00	0,03	0,08	0,13	0,99
BCS	0,68	0,39	0,46	0,42	1,00	0,85
EKS	0,81	0,01	0,47	0,45	0,19	1,00
BCI	0,79	0,13	0,61	0,50	1,00	0,71
EKI	0,80	0,26	0,17	0,35	1,00	0,49
CMS	1,00	0,34	0,91	0,76	0,96	0,85
CMI	0,62	0,31	0,18	0,28	1,00	0,57
IGN	0,86	0,35	1,00	0,68	0,98	0,72
ZIG	1,00	0,49	0,39	0,53	0,29	0,69
PAL	0,93	0,69	0,65	0,36	1,00	0,79
LPA	1,00	0,65	0,22	0,29	0,63	0,78
CAN	0,91	--	0,45	0,68	0,48	1,00
Neutro						
NPR	0,82	0,54	0,79	0,23	1,00	0,79
BVE	1,00	0,45	0,26	0,49	0,68	0,87
POP	1,00	0,39	0,67	0,56	0,87	0,86
LNA	1,00	0,29	0,38	0,40	0,77	0,56

4.3. Morfologia craniana

Examinei a morfologia craniana de espécimes infantes, jovens, subadultos e adultos de cinco táxons: *C. apella* (Taperinha, Pará e UHE Samuel, Rondônia), *C. libidinosus* (algumas localidades dos Estados do Maranhão, Goiás, Bahia e Minas Gerais), *C. cay* (algumas localidades do Estado do Mato Grosso), *C. nigritus* (algumas localidades dos Estados de São Paulo, Minas Gerais e Rio de Janeiro) e *C. robustus* (Sooretama, Espírito Santo, e mais algumas localidades dos Estados de Minas Gerais e Bahia) e poucos exemplares de *C. macrocephalus*, oriundos das Reservas de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá e Amanã, no Estado do Amazonas.

4.3.1. Diferenciação sexual

Não notei diferenças sexuais na morfologia craniana de classes etárias anteriores à idade subadulta para nenhuma das espécies analisadas. A partir da idade subadulta, pude constatar algumas diferenças sexuais, sendo o comprimento dos caninos a mais conspícua (ver Figuras 20 e 21).



Figura 20: Crânios de exemplares jovens de *C. apella*: macho à esquerda e fêmea à direita.

Os machos subadultos, quando comparados às fêmeas, apresentam: (1) caixa craniana maior; (2) linhas temporais formando uma faixa craniana mais estreita e menos proeminente, que se inicia na região superciliar e estende-se até a crista lambdoidal; (3) constrição pós-orbital mais pronunciada; (4) órbitas mais robustas e expandidas na porção lateral e superior; (5) arcos zigomáticos levemente mais robustos e expandidos; (6) caninos maiores e (7) ramos mandibulares mais desenvolvidos, com depressões levemente mais pronunciadas de inserção de musculatura (Figura 21).



Figura 21: Crânios de exemplares subadultos de *C. apella*: macho à esquerda e fêmea à direita.

Os machos AD1, quando comparados às fêmeas, apresentaram: (1) crânios maiores e mais robustos; (2) presença de faixa mais estreita e menos projetada, estendendo-se da região superciliar até a crista lambdoidal (alguns indivíduos chegaram a apresentar uma linha); (3) constrição pós-orbital mais pronunciada; (4) região superciliar mais proeminente; (5) órbitas mais robustas e expandidas nas porções lateral e superior; (6) arcos zigomáticos mais robustos e expandidos; (7) abertura nasal levemente mais alargada; (8) caninos consideravelmente maiores; (9) ramos mandibulares mais desenvolvidos, com depressões pronunciadas de inserção de musculatura (Figura 22).



Figura 22: Crânios de exemplares pertencentes à primeira classe de adultos (AD1) de *C. apella*. Macho à esquerda e fêmea à direita

Os machos AD2, quando comparados às fêmeas, apresentaram: (1) crânios consideravelmente maiores e mais robustos, com aspecto triangular; (2) presença de crista sagital na maioria dos espécimes examinados, desde incipiente até desenvolvida [ver Silva Júnior (2001) para diferenças taxonômicas quanto ao desenvolvimento desta estrutura]. As fêmeas apresentam apenas uma “faixa” estreita e pouco proeminente, chegando a constituir uma linha estreita em alguns exemplares; (3) constrição pós-orbital consideravelmente mais pronunciada; (4) região superciliar mais proeminente; (5) órbitas mais robustas e expandidas nas porções lateral e superior; (6) arcos zigomáticos mais robustos e expandidos; (7) abertura nasal mais alargada; (8) caninos consideravelmente maiores e (9) ramos mandibulares mais desenvolvidos, com depressões pronunciadas de inserção de musculatura (Figura 23).

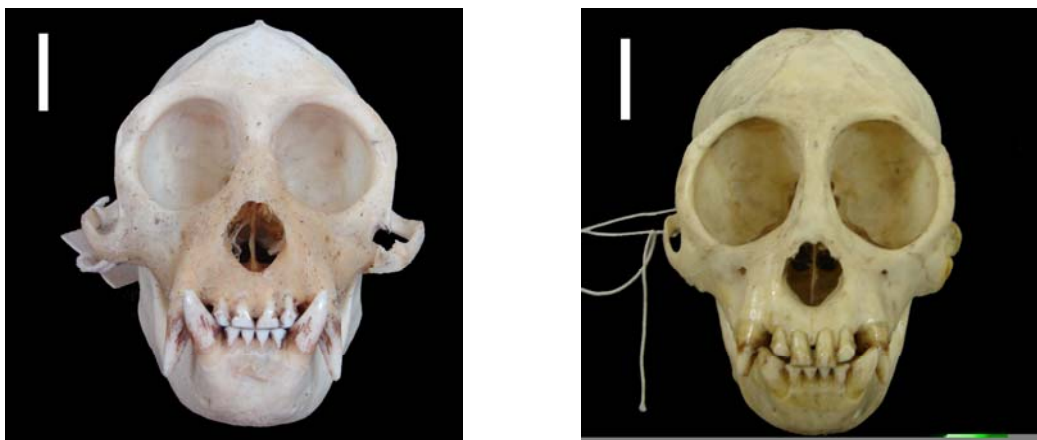


Figura 23: Crânios de exemplares pertencentes à segunda classe de adultos (AD2) de *C. apella*. Macho à esquerda e fêmea à direita

4.4. Desenvolvimento dos tufos do capuz

Examinei 319 exemplares de *Sapajus* que possuíam pele e crânio: *C. apella* (N=35), *C. cay* (N=32), *C. libidinosus* (N=92), *C. macrocephalus* (N=28), *C. nigrinus* (N=56) e *C. robustus* (N=71). Os resultados referentes ao desenvolvimento dos tufos do capuz podem ser vistos nas figuras abaixo.

A maioria dos indivíduos infantes que examinei não apresentava tufos (estado 0). Quanto aos jovens, houve considerável variação, com a presença de exemplares com ausência de tufos (estado 0) até os que possuíam tufos pouco desenvolvidos (estado 1). Apesar da exigüidade de minha amostra, acredito ser provavelmente este o padrão exibido pelos infantes e jovens.

A maioria dos subadultos apresentou tufos pouco desenvolvidos (estado 1). Nesta faixa etária, *C. libidinosus* foi a única espécie em que os exemplares apresentaram tufos desenvolvidos (estado 2), com um número considerável de fêmeas apresentando tufos próximos à moda descrita por Silva Júnior (2001).

Notei também grande variação individual nos adultos, onde os exemplares apresentaram todos os estados de caráter que eu estabeleci. Ainda assim, a partir da idade adulta pude constatar que a maior parte dos exemplares passou a apresentar tufos desenvolvidos (estados 2 e 3). Nesta classe etária, as espécies que ainda apresentaram o maior número de adultos com o estado de caráter 1 foram *C. cay* e *C. macrocephalus*. Em *C. cay*, tanto machos quanto fêmeas exibem um mesmo padrão de desenvolvimento dos tufos, onde o estado 1 é a moda em ambos os sexos, embora existam animais dos dois sexos com este caráter nos estados 2 e 3. Já em *C. macrocephalus* este caráter comporta-se de forma diferente em machos e fêmeas. Os machos de *C. macrocephalus* apresentam o estado 3 como o mais freqüente, enquanto que nas fêmeas o estado 1 é o mais freqüente.

Não verifiquei diferenças sexuais quanto ao desenvolvimento dos tufos, mas apenas uma tendência das fêmeas adultas exibirem tufos mais desenvolvidos que os machos (estado 3), sendo esta tendência mais clara para *C. robustus* e, principalmente, *C. libidinosus*. De modo geral, o caráter

2, correspondente à moda descrita por Silva Júnior (2001), foi o mais freqüente nos indivíduos adultos de *Sapajus*.

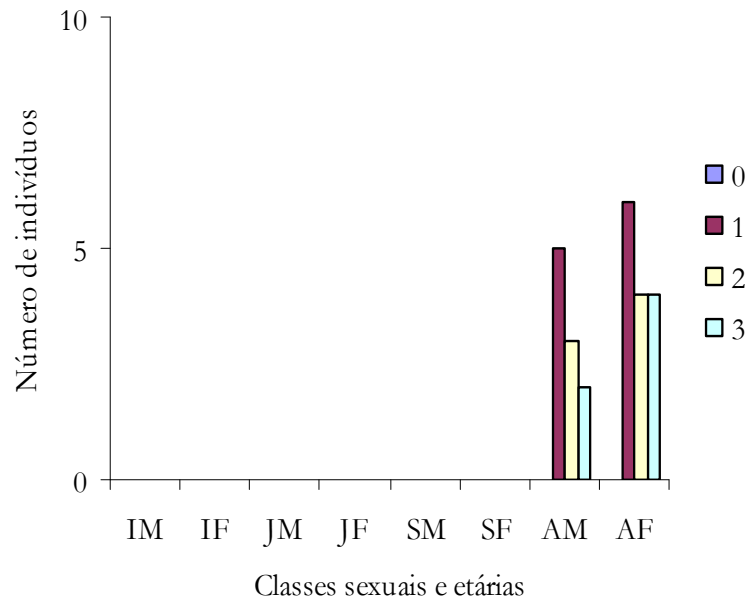


Figura 24: Freqüência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufos do capuz de *C. ay* por classes etárias e sexuais. IM corresponde aos machos infantis, IF às fêmeas infantis, JM aos machos jovens, JF às fêmeas jovens, SM aos machos subadultos, SF às fêmeas subadultas, AM aos machos adultos e AF às fêmeas adultas. Para maiores detalhes vide materiais e métodos.



Figura 25: Grau de desenvolvimento dos tufos do capuz de exemplares adultos de *C. ay*: macho (estado 0) à esquerda e fêmea (estado 3) à direita.

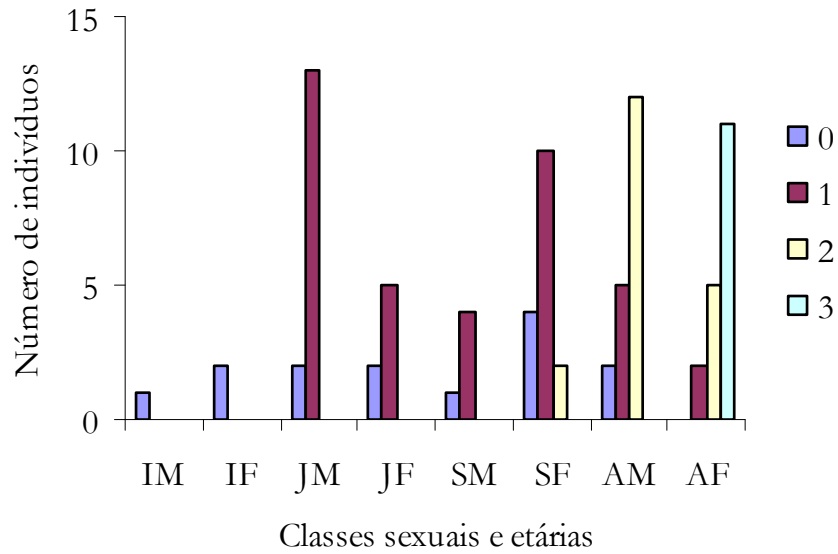


Figura 26: Frequência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufos do capuz de *C. libidinosus* por classes etárias e sexuais. IM corresponde aos machos infantis, IF às fêmeas infantis, JM aos machos jovens, JF às fêmeas jovens, SM aos machos subadultos, SF às fêmeas subadultas, AM aos machos adultos e AF às fêmeas adultas. Para maiores detalhes vide materiais e métodos.



Figura 27: Grau de desenvolvimento dos tufos do capuz de exemplares jovens de *C. libidinosus*: macho (estado 1) à esquerda e fêmea (estado 1) à direita.



Figura 28: Grau de desenvolvimento dos tufos do capuz de exemplares subadultos de *C. libidinosus*: macho (estado 0) à esquerda e fêmea (estado 2) à direita.



Figura 29: Grau de desenvolvimento dos tufos do capuz de exemplares adultos de *C. libidinosus*: macho (estado 1) à esquerda e fêmea (estado 3) à direita.

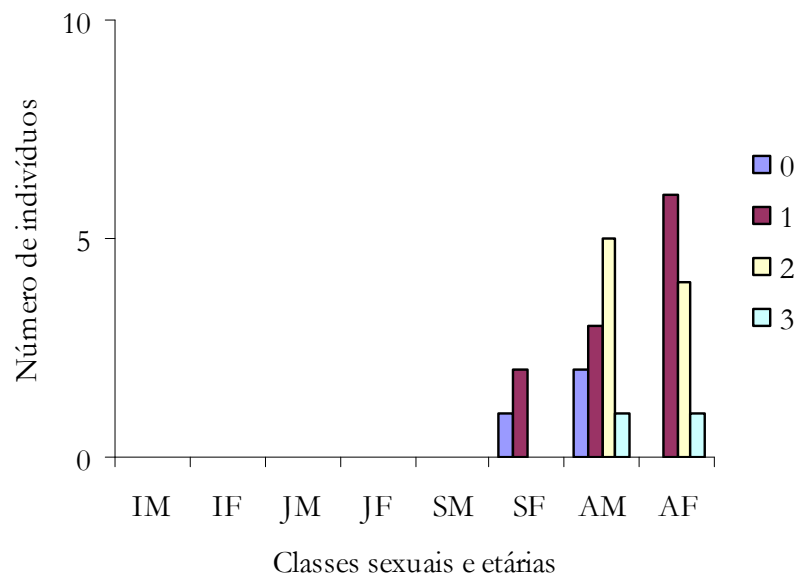


Figura 30: Freqüência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufos do capuz de *C. macrocephalus* por classes etárias e sexuais. IM corresponde aos machos infantis, IF às fêmeas infantis, JM aos machos jovens, JF às fêmeas jovens, SM aos machos subadultos, SF às fêmeas subadultas, AM aos machos adultos e AF às fêmeas adultas. Para maiores detalhes vide materiais e métodos.



Figura 31: Grau de desenvolvimento dos tufos do capuz de exemplares adultos de *C. macrocephalus*: macho (estado 3) à esquerda e fêmea (estado 1) à direita

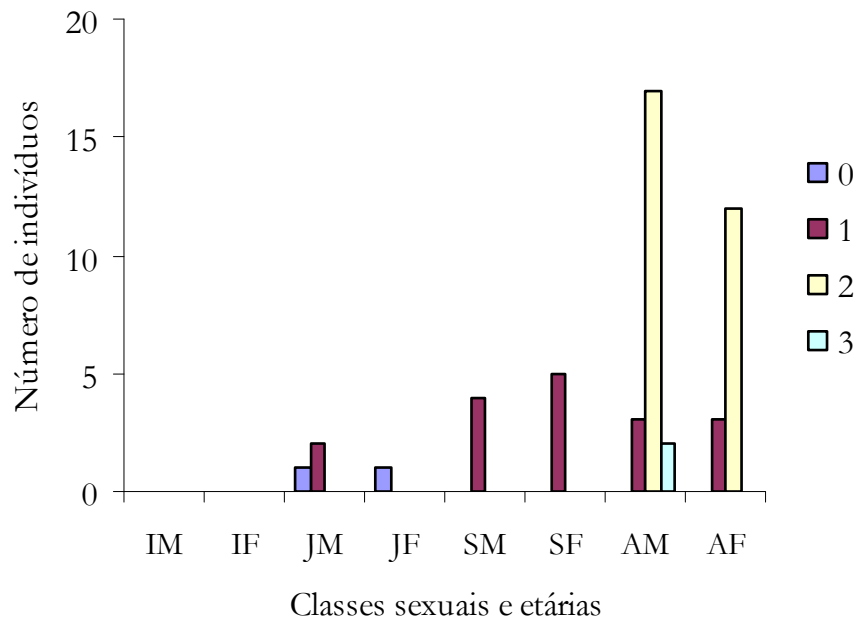


Figura 32: Frequência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufos do capuz de *C. nigratus* por classes etárias e sexuais. IM corresponde aos machos infantis, IF às fêmeas infantis, JM aos machos jovens, JF às fêmeas jovens, SM aos machos subadultos, SF às fêmeas subadultas, AM aos machos adultos e AF às fêmeas adultas. Para maiores detalhes vide materiais e métodos.

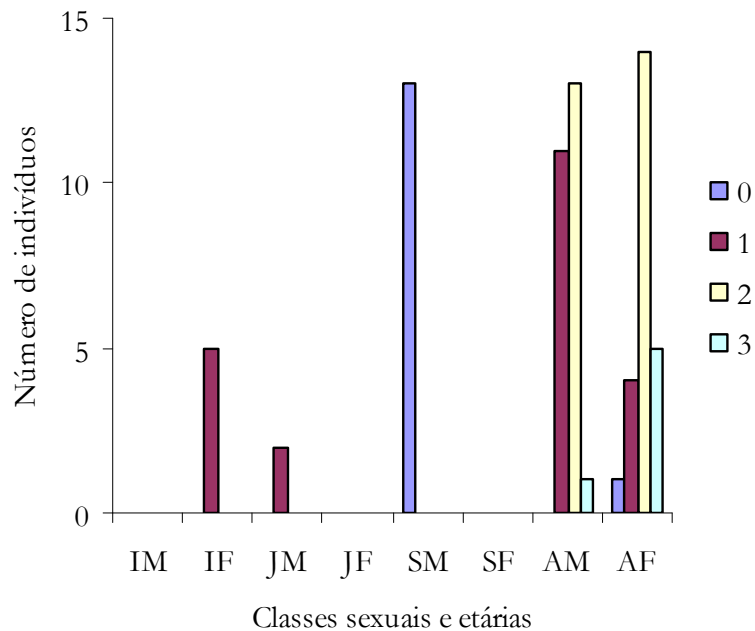


Figura 33: Frequência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufos do capuz de *C. robustus* por classes etárias e sexuais. IM corresponde aos machos infantis, IF às fêmeas infantis, JM aos machos jovens, JF às fêmeas jovens, SM aos machos subadultos, SF às fêmeas subadultas, AM aos machos adultos e AF às fêmeas adultas. Para maiores detalhes vide materiais e métodos.

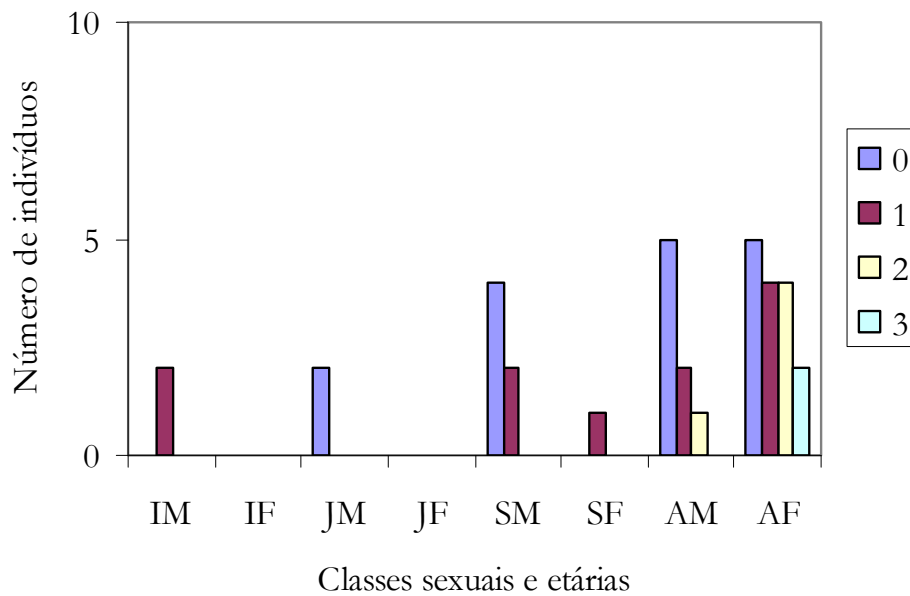


Figura 34: Frequência dos diferentes estados de desenvolvimento dos tufos do capuz de *C. apella* por classes etárias e sexuais. IM corresponde aos machos infantis, IF às fêmeas infantis, JM aos machos jovens, JF às fêmeas jovens, SM aos machos subadultos, SF às fêmeas subadultas, AM aos machos adultos e AF às fêmeas adultas. Para maiores detalhes vide materiais e métodos.



Figura 35: Grau de desenvolvimento dos tufos do capuz de exemplares jovens de *C. apella*: macho (estado 1) à esquerda e fêmea (estado 1) à direita



Figura 36: Grau de desenvolvimento dos tufos do capuz de exemplares subadultos de *C. apella*: macho (estado 1) à esquerda e fêmea (estado 0) à direita.



Figura 37: Grau de desenvolvimento dos tufos do capuz de exemplares adultos de *C. apella*: machos (estados 1 e 2) à esquerda e fêmeas (estados 1, 2 e 3) à direita.

5. Discussão

De acordo com Smith (1989), a dentição representa uma importante marca de crescimento e maturação, relativamente resistente a extremos nutricionais, apresentando desenvolvimento altamente herdável e integrado ao crescimento do crânio, maturação dos músculos do aparelho mastigatório e crescimento somático. Na ausência de dados que permitam a determinação exata da idade cronológica de exemplares de *Cebus* através do exame de características morfológicas, a estimativa de idade com base na seqüência eruptiva dos dentes, do nível de desgaste dentário e do grau de fechamento das suturas cranianas constitui um método alternativo, permitindo uma estimativa aproximada e relativamente confiável da idade de um determinado indivíduo (Masterson, 1997; Smith, 1989; Smith *et al.*, 1994).

Contudo, acredito ser relevante mencionar algumas inconsistências deste método, destacadas por Corner & Richtsmeier (1991), entre as quais, a possível diferença na taxa de desenvolvimento nos intervalos de cada classe etária, a possibilidade de alocação equivocada de um indivíduo que apresente dentição precocial ou altricial em um determinado grupo etário e as possíveis diferenças sexuais na ordem de erupção dentária. Assim como Masterson (1997), eu assumo que a quantidade de erro na alocação de indivíduos em suas respectivas classes sexuais e etárias pode ter representado apenas uma parcela desprezível de minha amostra, e que não há diferenças sexuais significativas entre a seqüência eruptiva dos dentes permanentes, fato já verificado por Della Serra (1952).

Informações sobre características morfológicas associadas à idade cronológica das espécies de *Cebus* são escassas, restringindo-se a informações oriundas de estudos com espécimes em cativeiro. Estes estudos disponibilizam alguns dados sobre a idade cronológica da erupção dos dentes deciduais e permanentes de duas espécies, *C. apella* (Sapajus) e *C. albifrons* (Fleagle & Schaffer, 1982; Galliari, 1985). De acordo com estes trabalhos, as classes etárias estabelecidas no presente estudo correspondem aproximadamente às seguintes idades cronológicas: infantes

(cinco meses), jovens (14 a 27 meses) e subadultos (aproximadamente 42 meses). Não há informações sobre a idade dos espécimes alocados nas classes de adultos, porém Fleagle & Schaffler (1982) relataram que os caninos permanentes dos indivíduos que eles examinaram irromperam por volta dos 54 meses de idade. Como descrito por Della Serra (1952), os caninos definitivos seriam geralmente os penúltimos dentes a irromper, sendo precedidos pelos M3 na maioria dos espécimes que este autor examinou. Com base nestas informações, estabeleci que a idade cronológica dos indivíduos adultos jovens deste estudo (AD1) seria de aproximadamente cinco anos de idade.

Admito que as duas classes de adultos que eu estabeleci ainda podem ser relativamente amplas, englobando quantidade considerável de indivíduos de diferentes idades cronológicas, principalmente os que apresentam vários níveis de exposição de dentina (AD2). Entretanto, a grande variação e a sobreposição exibida pelo grupo dificultaram o estabelecimento de um refinamento mais acurado das classes de adultos. Ademais, não seria possível testar dimorfismo sexual para classes mais refinadas para a maioria das espécies de *Cebus* devido à insuficiência de amostras disponíveis em museus brasileiros, problema já discutido por Silva Júnior (1998) para primatas, e Vivo (1996) para mamíferos em geral. Das cinco espécies de *Sapajus* investigadas neste estudo, apenas *C. apella* possui número suficiente de exemplares depositados em museus brasileiros que permita a realização de análises apropriadas e a obtenção de resultados consistentes para dimorfismo sexual em classes refinadas de adultos.

Este problema foi verificado também por Avelar (2007) em seu trabalho sobre dimorfismo sexual em espécies de guaribas vermelhos (*Alouatta*). Este autor concluiu que o procedimento de estratificação empregado (cinco classes de adultos) possibilitou resultados mais refinados, mas ao mesmo tempo intensificou os problemas de amostragem, impedindo a realização de análise de dimorfismo sexual para algumas das classes estabelecidas. Ainda assim, reconheço que um maior grau de refinamento das classes etárias de *Cebus* possibilitaria que o padrão de dimorfismo sexual craniano fosse visto de maneira mais detalhada. Tal refinamento

seria também relevante para estudos de outra natureza, tais como os taxonômicos e os de estimativa de impacto de caça sobre a estrutura demográfica das populações de uma determinada espécie (Bodmer & Rodrigues, 1994; Bodmer *et al.*, 1994). Como destacado por Avelar (2007), grande parte dos estudos realizados com primatas assume, de forma implícita, que o crescimento craniano dos animais cessaria quando a dentição estivesse completa. Por este critério, animais adultos têm sido agrupados indistintamente. Neste sentido, por exemplo, duas amostras que não diferem quanto às dimensões craniométricas podem ser consideradas diferentes se em uma delas existir mais adultos velhos que em outra, ou vice-versa. Os resultados obtidos neste estudo para *Sapajus* e no de Avelar (2007) para as espécies de guaribas vermelhos demonstraram que o crescimento e as modificações cranianas continuam após a maturidade dentária destes dois grupos. Portanto, considero pertinente a apresentação de resultados com classes de adultos ainda pouco refinados até que estas informações estejam disponíveis na literatura científica, quando então os padrões de dimorfismo sexual observados para *Sapajus* poderão ser devidamente reavaliados.

Hipóteses sobre as possíveis causas do dimorfismo sexual apresentam diferentes suposições acerca de qual o estágio da ontogenia em que este dimorfismo seria determinado (Shine, 1990). Neste sentido, dois processos ontogenéticos são apontados como responsáveis pelo grau de dimorfismo sexual exibido pelos primatas. O primeiro propõe que, ao longo do desenvolvimento, as diferenças sexuais na taxa de crescimento constituiriam o fator primário para a determinação de dimorfismo sexual. O segundo admite que o dimorfismo seria causado, primariamente, pelo crescimento prolongado dos machos.

Neste contexto, os resultados dos estudos de Corner & Richtsmeier (1991) e Masterson (1997) são congruentes com o primeiro processo ontogenético. Masterson (1997) verificou que as primeiras diferenças sexuais significativas em *C. apella* surgiram ainda nos jovens (15 meses de idade), e que um novo padrão de dimorfismo sexual craniano emergiu ainda em sua última classe

de jovens (27 meses de idade), intensificando-se nas idades posteriores. Este mesmo padrão foi observado no trabalho de Corner & Richtsmeier (1991).

Por outro lado, para o dimorfismo no peso corpóreo de *C. apella* (*Sapajus*), Leigh (1992) obteve resultados que corroboram o segundo processo ontogenético. Este autor constatou que o tempo prolongado de crescimento dos machos seria o responsável primário pelo grau de dimorfismo exibido pelos adultos. Ele concluiu ainda que uma pausa abrupta de crescimento nas fêmeas teria grande contribuição para o incremento do dimorfismo nos macacos-prego.

Apesar de não ter investigado dimorfismo sexual e sim as trajetórias alométricas de *Cebus*, Marroig (2007) verificou que a trajetória de crescimento da maior parte dos caracteres cranianos que ele utilizou (67%) seria consistente com a maturidade sexual tardia do grupo. Em resumo, os resultados de Marroig (2007) demonstraram que ocorrem modificações cranianas na idade adulta, que parecem ser coincidentes com o período de maturidade sexual.

Os resultados do presente estudo corroboraram apenas em parte os achados de Corner & Richtsmeier (1991) e Masterson (1997). Contrariando as observações destes autores, não verifiquei dimorfismo sexual significativo em minha classe de jovens (15 a 27 meses de idade), apesar dos machos já apresentarem médias sensivelmente maiores que as das fêmeas. Pude notar algumas diferenças sexuais somente a partir da idade subadulta, sendo o comprimento dos caninos a mais conspícua. Contudo, os resultados dos testes univariados demonstraram que não há dimorfismo sexual estatisticamente significativo em idades anteriores à adulta. A única exceção foi *C. libidinosus*, cujos subadultos apresentaram uma única variável significativa, o comprimento do canino (CAN).

Constatei a emergência de um novo padrão de dimorfismo sexual craniano somente a partir da idade adulta (aproximadamente 5 anos de idade), quando a maior parte das variáveis passou a apresentar diferenças significativas, principalmente aquelas relacionadas ao aparato mastigatório. Estas modificações intensificaram-se ao longo da idade adulta, sendo mais pronunciadas nos machos que nas fêmeas. Apesar dos machos adultos mais jovens (AD1) já

apresentarem o novo padrão citado, estes ainda se assemelhavam morfológicamente aos subadultos, apresentando algumas características juvenis, como a presença de uma faixa craniana ao longo dos ossos frontal e parietal. As modificações mais intensas nos machos ocorrem em indivíduos que apresentam molares com desgaste pronunciado, mas sem exposição de dentina (AD2), com características mais robustas (crânio com formato triangular, presença de crista sagital, região superciliar projetada, constrição pós-orbital pronunciada, entre outras). Esta morfologia é a mesma exibida pelos adultos com alto grau de exposição de dentina. Contrariamente, as fêmeas adultas mais jovens (AD1) já apresentavam morfologia diferenciada das subadultas, sendo mais semelhantes às fêmeas adultas velhas (AD2). Estas observações foram corroboradas pelos resultados morfométricos para *C. apella*, uma vez que no primeiro grupo de adultos (AD1) 17 variáveis foram significativamente dimórficas, e no segundo grupo (AD2) 19 variáveis apresentaram diferenças sexuais significativas. Várias informações também reforçaram a idéia de que ocorrem modificações (crescimento) em indivíduos que já possuem dentição completa: (1) as epífises dos ossos permanecem infundidas até aproximadamente 5,5 anos de idade (Jungers & Fleagle, 1980), (2) várias suturas cranianas podem permanecer abertas após a dentição estar completa (Schultz, 1960), e (3) o peso corpóreo ainda pode sofrer algum incremento (Leigh, 1992).

Assim, concordo com Corner & Richtsmeier (1991) e Masterson (1997) quanto à idéia de que o processo heterocrônico da taxa de hipermorfose representa o fator primário para o padrão ontogenético de dimorfismo sexual craniano exibido por *Sapajus*, ou seja, que ao longo do desenvolvimento os machos apresentam uma taxa de crescimento maior e modificações cranianas mais pronunciadas que as fêmeas. Por outro lado, contrariando estes autores, meus resultados sugerem que diferenças sexuais cranianas também estariam relacionadas ao período de maturidade sexual, ocorrendo modificações cranianas drásticas nos machos que já possuem dentição completa e algum nível de desgaste dentário (AD2) e modificações menos intensas nas fêmeas deste mesmo grupo etário (AD2). Creio ser mais parcimoniosa a idéia de que o

surgimento de dimorfismo sexual craniano se daria em indivíduos adultos (cerca de 5 anos de idade) e não em indivíduos jovens (27 meses de idade), estando este associado, supostamente, ao período de maturidade sexual e posterior maturidade física.

Como já mencionado, as informações disponíveis na literatura apontam que a maturidade sexual em *Cebus* seria alcançada tardiamente: as fêmeas a alcançariam por volta dos quatro anos de idade, e os machos por volta dos sete anos (Fragaszy *et al.*, 2004a). De acordo com Shea (1986), os primatas tendem a alcançar a maturidade física e sexual em períodos distintos, sendo que os machos de *Cebus* atingem maturidade física somente por volta dos 10 anos de idade. Esta linha de raciocínio me leva a supor que a aquisição do fenótipo craniano adulto nos machos estaria provavelmente relacionada à obtenção de maturidade física. Isso poderia explicar o fato das fêmeas adultas jovens (AD1) já apresentarem fenótipo adulto e os machos da mesma idade ainda exibirem algumas características juvenis, assemelhando-se aos subadultos. A idade cronológica que eu estimei para os indivíduos pertencentes a AD1 foi de 5 anos. Com esta idade, suponho que as fêmeas já tenham alcançado maturidade sexual e física, e que os machos só as alcançariam mais à frente.

Baseando-me nos resultados deste estudo e nas informações expostas, sugiro ainda que os dois processos ontogenéticos citados estejam envolvidos com o padrão de dimorfismo craniano observado nas espécies de *Sapajus*. Esta possibilidade já havia sido levantada por Corner & Richtsmeier (1991) e Ravosa & Ross (1994). Sob tal perspectiva, tanto as modificações ocorridas ao longo da ontogenia como aquelas relacionadas ao período de maturidade física e sexual estariam moldando o padrão de dimorfismo sexual craniano exibido pelos macacos-prego.

Quanto à maturidade sexual tardia nos machos de *Sapajus*, Jarman (1983) a apontou como uma estratégia para minimizar a competição entre os machos adultos mais jovens e os machos completamente maduros (maturidade sexual e física). Esta idéia, conhecida como Modelo de Risco Juvenil, foi trabalhada por Janson & van Schaik (1993) para primatas. Acredito ser pertinente citá-la nesta discussão, mesmo sendo uma abordagem um tanto especulativa. Em um

sistema onde a hierarquia entre os machos é estabelecida através da idade e da força física, com alto nível de competição, parece conveniente supor que a retenção de características juvenis em indivíduos sexualmente maduros constitua uma estratégia vantajosa até que os mesmos alcancem plena maturidade física, quando então teriam condições de disputar postos mais altos na hierarquia e, conseqüentemente, fêmeas reprodutivas e melhores fontes de alimento. Em *Alouatta caraya*, por exemplo, os machos mantêm sua coloração semelhante à das fêmeas até atingir a idade de maturidade sexual, como meio de evitar conflitos e injúrias de outros machos adultos (ver Avelar, 2007).

Quando considerados os três domínios cranianos utilizados neste estudo (neural, facial e neutro), percebe-se que as alterações cranianas em *Sapajus* se dão de maneira desigual. O dimorfismo sexual seria mais pronunciado na região facial, principalmente em relação às variáveis pertencentes ao aparato mastigatório. Apenas as duas espécies da Mata Atlântica apresentaram uma única variável dimórfica pertencente à região neural, a largura entre as órbitas (LBO). Estes resultados corroboram as observações de Corner & Richtsmeier (1991) e Masterson (1997). O grau relativo de dimorfismo sexual nas diferentes regiões funcionais do crânio pode ser afetado por ações independentes de pressões seletivas distintas (Masterson & Hartwig, 1998).

De acordo com Hershkovitz (1977), a hipertricose é o processo evolutivo de alongamento de pêlos primitivamente curtos. Padrões localizados de hipertricose podem assumir as formas de mantas, franjas, barbas, cristas e tufos. Além disso, a depilação, a hipertricose ou a combinação de ambos os processos pode gerar padrões distintos de pelagem em grupos supergenéricos, específicos ou mesmo subespecíficos (Hershkovitz, 1977). Neste contexto, encaixam-se os macacos-prego, caracterizados por possuir pêlos alongados na região frontal da cabeça, designados como tufos do capuz. Silva Júnior (2001) concluiu que cada espécie de *Sapajus* reconhecida em seu estudo possui tufos com morfologia distinta, sendo este caráter de valor taxonômico.

Torres de Assumpção (1988) e Silva Júnior (2001) não verificaram dimorfismo sexual em caracteres de pelagem, exceto uma leve tendência das fêmeas apresentarem tufo mais desenvolvidos. Os resultados destes autores me fizeram decidir por não investigar a presença de dimorfismo sexual em outros caracteres de pelagem, mas somente em relação ao desenvolvimento dos tufo do capuz. O possível dimorfismo sexual em relação a este caráter foi verificado apenas de forma superficial por Torres de Assumpção (1988) e Silva Júnior (2001), pelo fato destes autores terem questões taxonômicas como principal objetivo de seus estudos. O desenvolvimento de características sexualmente dimórficas notáveis nos tufo do capuz era certamente uma questão que ainda permanecia por ser investigada de forma mais detalhada.

Os resultados do presente estudo corroboraram as observações feitas por Torres de Assumpção (1983) e Silva Júnior (2001), de que o desenvolvimento dos tufo do capuz está diretamente relacionado à idade. Ainda de acordo com Fragaszy *et al.* (2004a), em *Cebus*, os tufo parecem se desenvolver nas fêmeas por volta dos seis anos de idade, e mais tardiamente nos machos, intensificando-se ao longo da idade.

Apesar da exigüidade das amostras, não verifiquei a presença de tufo desenvolvidos e diferenças sexuais em indivíduos de idades anteriores à adulta, com exceção de *C. libidinosus*, discutido abaixo. Em relação aos adultos, entretanto, notei uma tendência das fêmeas apresentarem tufo mais desenvolvidos que os machos na maioria das espécies.

C. libidinosus foi a única espécie em que as fêmeas subadultas já apresentavam tufo desenvolvidos, correspondentes à moda descrita por Silva Júnior (2001) para a espécie. A partir da idade adulta a maioria dos indivíduos passou a apresentar tufo desenvolvidos (estado 2). Contudo, houve grande variação individual em relação aos estados apresentados, desde a presença de indivíduos sem tufo (estado 0) até os que possuíam tufo exarcebados (estado 3). Como destacado por Torres de Assumpção (1983), em um grupo com variação individual tão marcante como *Cebus*, o que se consegue detectar são as tendências gerais (Torres de Assumpção, 1983), designadas como “moda” por Silva Júnior (2001). Sob esta perspectiva, pude identificar

algumas diferenças específicas sutis, as quais revelaram que as espécies de *Sapajus* comportam-se de modo distinto em relação ao desenvolvimento dos tufo do capuz. Verifiquei então: (1) uma tendência dos machos adultos de *C. macrocephalus* apresentarem tufo mais desenvolvidos, (2) uma tendência das fêmeas adultas de *C. robustus* apresentarem tufo desenvolvidos e (3) uma forte tendência das fêmeas de *C. libidinosus* apresentarem tufo exarcebados e mais conspícuos que os machos. Para as demais espécies, a variação individual foi tão marcante a ponto de eu não conseguir detectar nenhuma tendência.

Estes resultados me levaram a descartar qualquer relação entre o desenvolvimento dos tufo do capuz e as classes sexuais em *C. cay*, *C. robustus* e *C. nigrinus*. Contrariamente, parece existir uma relação consistente entre este caráter e as classes sexuais em *C. libidinosus*, o que implicaria em dimorfismo sexual negativo nesta espécie. No entanto, o exame de um maior número de exemplares permitirá que esta hipótese seja avaliada de modo mais seguro. Particularmente em *C. macrocephalus*, a despeito do dimorfismo sexual craniano, a questão do desenvolvimento dos tufo ainda precisa ser avaliada devido à pequena quantidade de exemplares depositados em museus brasileiros.

Primatólogos costumam utilizar certos detalhes para a identificação individual de componentes em grupos estudados. Para os macacos-prego, a presença e a forma dos tufo são bastante utilizadas (Fragaszy *et al.*, 2004a). Vários observadores de campo têm mencionado uma tendência dos machos adultos apresentarem tufo mais desenvolvidos que os indivíduos mais jovens e que as fêmeas adultas (Fragaszy *et al.*, 2004a). Os resultados do presente estudo demonstraram que esta tendência é verdadeira somente para o primeiro caso, porém não se aplica ao segundo, já que as fêmeas tendem a apresentar tufo mais desenvolvidos que os machos.

A idéia de que a presença de padrões distintos de pelagem pode funcionar como sinalizador intra-específico já é amplamente conhecida (Herskovitz, 1977), aplicando-se perfeitamente ao grupo em questão, pois cada espécie de *Sapajus* possui tufo com morfologia específica (Silva Júnior, 2001). Para indivíduos de uma mesma espécie, entretanto, a morfologia

dos tufos é bastante variável, como discutido anteriormente. Observei que esta variação está, em parte, relacionada às classes de idade, mas não pude constatar uma relação direta entre o estágio de desenvolvimento craniano e o desenvolvimento dos tufos. Examinei exemplares adultos que apresentaram crânios robustos, cristas, ramos mandibulares e caninos desenvolvidos, mas não possuíam tufos desenvolvidos (estado 0). Entretanto, algumas fêmeas subadultas de *C. libidinosus* já possuíam tufos desenvolvidos. Portanto, observei apenas indícios de que este caráter não estaria ligado a classes sociais, ou seja, examinei exemplares machos adultos sem tufos, que possuíam todas as características que lhe permitiriam ocupar altos postos hierárquicos.

O elevado nível de competição entre os machos adultos de *Sapajus*, a ausência de dimorfismo sexual em indivíduos jovens e subadultos (exceto *C. libidinosus*) e o surgimento das diferenças sexuais mais pronunciadas em indivíduos adultos, provavelmente relacionadas ao período de maturidade sexual e física, sugerem que a seleção sexual é a pressão seletiva que melhor pode explicar os padrões de dimorfismo sexual craniano observados no presente estudo. Apesar desta pressão seletiva constituir provavelmente o fator primário para este padrão de dimorfismo, outros fatores devem estar envolvidos, entre os quais, os ontogenéticos (constatados no presente estudo), comportamentais e genéticos, além da seleção natural.

O dimorfismo sexual marcante em variáveis relacionadas à região facial, em especial àquelas pertencentes ao aparato mastigatório, me fez supor que a seleção natural pode estar influenciando o dimorfismo sexual craniano observado em *Sapajus* (Selander, 1972). Apesar de existir um volume considerável de trabalhos sobre a dieta de *Cebus*, ainda são escassas as informações sobre diferenças sexuais quanto à dieta dos caiararas e macacos-prego, podendo ser citados os trabalhos de Janson & Boinski (1992), Robinson & Janson (1987) e Terborgh (1983). Há também uma grande dificuldade de se determinar a ação da seleção natural (Shine, 1989). Esta dificuldade, em conjunto com a superficialidade dos dados sobre diferenças sexuais quanto à dieta e estratégia de forrageio empregada por *Cebus* dificultam a identificação e a separação dos possíveis papéis desempenhados pela seleção sexual e natural (Masterson, 1997). Separar os

efeitos de pressões seletivas que favoreçam características do aparato mastigatório, tais como grandes caninos, ramos mandibulares desenvolvidos, constrição pós-orbital e cristas desenvolvidas é uma tarefa extremamente complexa, uma vez que tais características podem conferir tanto vantagens na disputa entre machos por parceiras (seleção sexual), como a possibilidade de algum grau de divergência sexual de nicho (seleção natural).

Um ponto relevante nesta discussão é o possível papel que as fêmeas podem desempenhar na determinação do dimorfismo sexual em primatas (veja Leigh, 1992; Masterson, 2003; Plavcan, 1998; Plavcan *et al.*, 1995). Estudos sobre dimorfismo sexual geralmente são voltados para os possíveis papéis desempenhados pelos machos, sendo as fêmeas, via de regra, negligenciadas. Estudos recentes têm sugerido que os caninos das fêmeas, por exemplo, podem sofrer incremento como uma forma de resposta correlacionada à variação dos caninos dos machos (Greenfield, 1992), através de alto nível de competição entre fêmeas (Plavcan *et al.*, 1995), ou mesmo por meio de ambos (Plavcan, 1998). Adicionalmente, os estudos ontogenéticos de dimorfismo sexual no peso corpóreo dos macacos antropóides demonstram que em vários casos, o grau de dimorfismo exibido por um determinado táxon seria em grande parte determinado pelo crescimento e desenvolvimento das fêmeas, caso de *Ateles geoffroy* (Leigh, 1992; Shea, 1986).

Como destaquei na introdução, estudos que investigaram dimorfismo sexual em *Cebus* consideraram todas as espécies de *Sapajus* que eu analisei separadamente como *C. apella* (ver, por exemplo, Corner & Richtsmeier, 1991; Ford, 1994; Leigh, 1992; Masterson, 1997, 2003; Masterson & Hartwig, 1998). Nestes estudos, o grau de dimorfismo sexual exibido por *C. apella* foi sempre maior que o das demais espécies (*C. albifrons*, *C. capucinus* e *C. olivaceus*). Contrariando estes estudos, parti da hipótese de que as espécies de *Sapajus* poderiam apresentar diferenças quanto ao nível de dimorfismo sexual craniano baseado nas seguintes informações: (1) de que estas formas estariam provavelmente sujeitas as diferentes pressões seletivas por terem experimentado considerável diferenciação morfológica, ocupando ambientes distintos (Silva

Júnior, 2001), e (2) da existência de diferenças em uma escala de tamanho, sendo *C. macrocephalus* a maior espécie e *C. libidinosus* e *C. cay*, as menores (Silva Júnior, 2001).

De fato, verifiquei as diferenças relatadas por Silva Júnior (2001) quanto ao tamanho dos crânios, como pode ser constatado através do confronto das médias de machos e fêmeas de cada táxon. Aliado a isso, os resultados apresentados demonstraram que as espécies de macacos-prego diferem entre si quanto ao conjunto e ao número de variáveis cranianas que exibem dimorfismo sexual. Neste sentido, *C. apella* (N=15), *C. robustus* (N=15) e *C. nigrinus* (N=13) são as espécies que possuem dimorfismo craniano mais pronunciado. Em contrapartida, as espécies de áreas abertas, *C. libidinosus* (N=10) e *C. cay* (N=7) apresentam um menor número de caracteres dimórficos. Estes resultados sugerem que as espécies de *Sapajus* podem ter experimentado diferentes graus de pressão seletiva quanto ao dimorfismo sexual craniano. No presente estudo, *Cebus macrocephalus* foi a espécie com menor dimorfismo sexual craniano (N=3), porém, em minha opinião, os resultados obtidos podem não refletir o grau de dimorfismo sexual exibido pela espécie. Este táxon possui o menor número de espécimes depositados em museus brasileiros. Mesmo consultando quatro coleções científicas e uma de referência não consegui mensurar um número considerável de crânios que me permitisse obter resultados mais consistentes. Portanto, é patente a necessidade de incremento do material já depositado em coleções brasileiras, o qual permitirá verificar se este é realmente o padrão de dimorfismo exibido por este táxon, ou se tais resultados são apenas artefatos de amostragem.

Diferenças quanto ao grau de dimorfismo sexual exibido pelos macacos-prego (*C. apella*) e caiararas (*C. albifrons*, *C. capucinus* e *C. olivaceus*) já haviam sido notadas por outros autores (Masterson, 1997, 2003; Masterson & Hartwig, 1998). No entanto, esta é a primeira abordagem sobre diferenças quanto ao dimorfismo sexual craniano entre as espécies de macacos-prego (*Sapajus*), tratadas anteriormente como subespécies de *C. apella*, e compondo uma única amostra. Os achados do presente estudo demonstraram a importância de um arranjo taxonômico e filogenético mais consistente para a detecção de padrões mais refinados, mesmo para estudos

desta natureza, pois pressões seletivas distintas podem estar atuando em nível específico ou mesmo populacional, como foi verificado para as populações de *Cercopithecus aethiops* em quatro sítios de estudo no Quênia (Turner *et al.*, 1997).

6. Conclusões

- Diferenças sexuais cranianas podem ser evidenciadas em *Sapajus* somente a partir da idade subadulta (aproximadamente 3,5 anos de idade), sendo o comprimento dos caninos a mais conspícua. Contudo, estas diferenças não são estatisticamente significativas.
- A partir da idade adulta (aproximadamente 5 anos de idade) a maior parte das variáveis craniométricas passa a exibir diferenças sexuais significativas, e o dimorfismo sexual na morfologia craniana torna-se mais pronunciado.
- O processo heterocrônico da taxa de hiperomorfose parece representar o fator primário para o padrão ontogenético de dimorfismo sexual craniano exibido por *Sapajus*, já que ao longo do desenvolvimento, os machos apresentam uma taxa de crescimento maior e modificações cranianas mais pronunciadas que as fêmeas.
- O dimorfismo sexual é mais evidente na região facial que nos outros dois domínios cranianos utilizados no presente estudo (neural e neutro), principalmente nas variáveis relacionadas ao aparato mastigatório.
- Há um incremento do dimorfismo sexual craniano ao longo da idade adulta, como pode ser verificado através de exame morfológico e das análises morfométricas para as duas classes de adultos de *C. apella*.
- As espécies de *Sapajus* diferem entre si quanto ao tipo e número de variáveis cranianas que exibem dimorfismo sexual, sendo *C. apella* e *C. robustus* as mais dimórficas, e *C. macrocephalus* a que

apresenta menor grau de dimorfismo craniano, corroborando a idéia de que o dimorfismo sexual poderia ter sido superestimado ou mesmo subestimado em estudos anteriores.

- O desenvolvimento dos tufo do capuz em *Sapajus* está diretamente relacionado à idade, corroborando as observações de Torres de Assumpção (1983) e Silva Júnior (2001).

- Não há dimorfismo sexual quanto ao grau de desenvolvimento dos tufo do capuz em *C. cay*, *C. robustus* e *C. nigritus*. Em contrapartida, parece existir dimorfismo sexual negativo em relação ao desenvolvimento dos tufo em *C. libidinosus*, fato que carece de maiores investigações.

- As espécies de macacos-prego comportam-se de modo distinto em relação ao desenvolvimento dos tufo do capuz.

- Devido à exigüidade das amostras, os resultados obtidos para dimorfismo sexual craniano e desenvolvimento dos tufo do capuz de *C. macrocephalus* precisam ser reavaliados. Isto reforça a necessidade de coleta urgente de exemplares deste táxon a fim de que seja incrementado o material disponível em coleções brasileiras.

- Por fim, os resultados do presente estudo sugerem que as espécies de macacos-prego podem ter experimentado diferentes graus e/ou tipos de pressões seletivas quanto ao dimorfismo sexual ao longo de sua história evolutiva.

7. Referências Bibliográficas

- AVELAR, A. A. 2007. **Ontogenia e Dimorfismo Sexual nas Espécies de Guaribas Vermelhos, Gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Primates, Cebidae)**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi. 85 pp.
- AYRES, J. M. C. 1986. **Uakaris and Amazonian flooded forest**. Ph.D. Dissertation. Cambridge. 337p.
- BICCA-MARQUES, J. C.; SILVA, V. M. & GOMES, D. F. 2006. Ordem Primates. In **Mamíferos do Brasil**. Reis, N. R.; Peracchi, A. L.; Pedro, W. A. & Lima, I. P. (eds). Londrina, Paraná. 437 pp.
- BODMER, R. E. & RODRIGUES, D. 1992. Importância do manejo da vida silvestre para a caça de subsistência na Amazônia Brasileira. In **Seminário Internacional sobre o Meio Ambiente, Pobreza e Desenvolvimento da Amazônia**. Belém. Anais SIMDAMAZÔNIA. SECTAM 118-125.
- BODMER, R. E., FANG, T. G.; IBANEZ, L. M. & GILL, R. 1994. Managing wildlife to conserve Amazonian forests: population biology and economic considerations of game hunting. **Biological Conservation** 6: 29-35.
- CABRERA, A. 1957. Catalogo de los Mamiferos de America del Sur. **Revista del Museo argentino de Ciências Naturales Bernardino Rivadavia** 4(31): 1-732.
- CORNER, B. D. & RICHTSMEIER J. T. 1991. Morphometric analysis of craniofacial growth in *Cebus apella*. **American Journal of Physical Anthropology** 84: 323-342.
- DELLA SERRA, O. 1952. **A seqüência eruptiva dos dentes definitivos nos símios Platyrrina e sua interpretação filogenética**. Tese de concurso para a Cátedra de Anatomia da Faculdade de Farmácia e Odontologia da Universidade de São Paulo. 98pp.

- DI BITETTI, M. S. & JANSON, C. H. 2001. Reproductive socioecology of tufted capuchins (*Cebus apella nigrinus*) in northeastern Argentina. **International Journal of Primatology** **22**: 127-142.
- EISENBERG, J.F. & REDFORD, K.H. 1999. **Mammals of the Neotropics; The central neotropics: Ecuador, Bolivia, Brazil**. vol.1. University of Chicago Press. Chicago. 609 pp.
- ELLIOT, D.G. 1907. **A Catalogue of the Collections of Mammals in the Field Columbian Museum**. Field Columbian Mus., Publ. N° 115, Zool. Ser., Vol. 18, viii+694 pp., 92 Figs.
- EMMONS, L.H. & FEER, F. 1997. **Neotropical Rainforest Mammals; a field guide**. 2.ed. The University of Chicago Press. Chicago. 307 pp.
- ERXLEBEN, C.P. 1777. **Systema Regni animalis, per Classes, Ordines, Genera, Species, Varietates cum synonymia et Historia Animalium**. Classis I, Mammalia. xviii+636pp. Leipzig.
- FEDIGAN, L. 1993. Sex differences and intersexual relations in adult white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). **International Journal of Primatology** **14**: 853-877.
- FLEAGLE, J. G. & SCHAFFLER, M. B. 1982. Development and eruption of the mandibular cheek teeth in *Cebus albifrons*. **Folia Primatologica** **38**: 158-169.
- FORD, S. M. & DAVIS, L. C. 1992. Systematics and body size: implications for feeding adaptations in New World monkeys. **American Journal of Primatology** **88**: 415-468.
- FORD, S. M. 1994. Evolution of sexual dimorphism body weight in platyrrhines. **American Journal of Primatology** **34**: 221 – 244.
- FRAGASZY, D. M.; VISALBERGHI, E. & FEDIGAN, L. M. 2004a. In **The Complete Capuchin: The Biology of the Genus *Cebus***. University of Cambridge Press, UK. 339 p.
- FRAGASZY, D. M.; VISALBERGHI, E. & FEDIGAN, L. M. 2004a. Life history and demography In: **The Complete Capuchin: The Biology of the Genus *Cebus***. University of Cambridge Press, UK. 339 p.

- FRAGASZY, D. M.; VISALBERGHI, E. & FEDIGAN, L. M. 2004b. Living Together. Social Interactions, Relations and Social Structure. In: **The Complete Capuchin: The Biology of the Genus *Cebus***. University of Cambridge Press, UK. 339 p.
- FRAGASZY, D. M.; VISALBERGHI, E. & FEDIGAN, L. M. 2004c. Erotic Artists. Sexual Behavior, Forms and Courtship and Mating. In: **The Complete Capuchin: The Biology of the Genus *Cebus***. University of Cambridge Press, UK. 339 p.
- FREESE, C. H. & OPPENHEIMER, J. R. 1981. The capuchin monkeys, genus *Cebus*. In **Ecology and Behavior of Neotropical Primates**. Coimbra-Filho, A. F. & Mittermeier, R. A. (eds) Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. **Vol. 1, pp. 331-390**.
- GALLIARI, C. A. 1985. Dental eruption in captive-born *Cebus apella*: From birth to 30 months old. **Primates 26**: 506-510.
- GREGORIN, R. 2006. Taxonomia e variação geográfica do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Primates, Atelidae) no Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia 23**: 63-144.
- GROVES, C. P. 2001. **Primate Taxonomy**. Washington, DC, Smithsonian Institution Press. 350 pp.
- GROVES, C. P. 2005. **Order Primates**. In: Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference. Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (eds). Third edition. Vol. 1. 111-184 pp.
- HARADA, M.L.; SCHNEIDER, H.; SCHNEIDER, M.P.C.; SAMPAIO, M.I.C. CZESLUNIAK, J. & GOODMAN, M. 1995. DAN evidence on the phylogenetic systematic of New World monkeys: support for the sister-gruping of *Cebus* and *Saimiri* from two unlinked nuclear genes. **Molecular Phylogenetic Evolution 4**: 331-349.
- HERSHKOVITZ, P. 1949. Mammals of the northern Colombia preliminary report n° 4: monkeys (Primates), with taxonomic reviews of some forms. **Proc. U. S. Nat. Museum 3232(98)**: 323-427.

- HERSHKOVITZ, P. 1977. **Living New World monkeys (Platyrrhini)**. Vol. 1. Chicago: University of Chicago Press. 1117 pp.
- HERSHKOVITZ, P. 1984. Taxonomy of squirrel monkeys, genus *Saimiri* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report with description of a hitherto unnamed form. **American Journal of Primatology 7**: 155-210.
- HERSHKOVITZ, P. 1987. The taxonomy of South American sakis, genus *Pithecia* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report and critical review with description of a new species. **American Journal of Primatology 12**: 387-468.
- HILL, O. C. 1960. **Primates comparative anatomy and taxonomy. Vol. IV - Cebidae, Part A**. Edinburgh University Press. 523 pp.
- IZAR, P. 2004. Female social relationships of *Cebus apella nigrinus* in a southeastern atlantic forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. **Behaviour 141**: 71-99.
- IZAWA, K. 1980. Social behavior of the black-capped capuchin (*Cebus apella*). **Primates 21**: 443-467.
- JANSON, C. H. & BOINSKI, S. 1992. Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalist Primates: the case of the Cebines. **American Journal of Primatology 88**: 483-498.
- JANSON, C. H. & van SCHAIK, C. P. 1993. Ecological risk aversion in juvenile primates: Slow and steady wins the race. In **Juvenile Primates: Life Story, Development, and Behavior**, ed. M. E. Pereira and L. A. Fairbanks, pp. 57-74. New York: Oxford University Press.
- JANSON, C. H. 1986. The mating system as a determinant of social evolution in capuchin monkeys. In **Primate ecology and conservation**. Else, J. & Lee, P.C. (eds). Cambridge University Press, Cambridge. 169-179 pp.
- JUNGERS, W. L. & FLEAGLE, J. G. 1980. Postnatal growth allometry of the extremities in *Cebus albifrons* and *Cebus apella*: A longitudinal and comparative study. **American Journal of Physical Anthropology 53**: 471-478.

- KAY, R. F.; PLAVCAN, J. M.; GLANDER, K. E. & WRIGHT, P. C. 1988. Sexual selection and canine dimorphism in New World monkeys. **American Journal of Physical Anthropology** **77**: 385-397.
- KLECKA, W. R. 1980. **Discriminant analysis**. London: Sage Publications.
- LEIGH, S. R. 1992. Patterns of variation in the ontogeny of primate body size dimorphism. **J. Hum. Evol.** **23**: 27-50.
- LEIGH, S. R. 1995. Socioecology and the ontogeny of sexual size dimorphism in anthropoid primates. **American Journal of Physical Anthropology** **97**: 339-356.
- LEUTENEGGER, W. & CHEVERUD, J. M. 1982. Correlates of sexual dimorphism in primates: ecological and size variables. **International Journal of Primatology** **3**: 387-402.
- LYNCH, J. W. & RÍMOLI, J. 2000. Demography of one group of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*) at the Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais, Brasil. **Neotropical Primates** **8**: 44-49.
- MANLY, B.J.F. **Multivariate Statistical Methods**. 2 nd Edition. Chapman and Hall, London, 215 pp.
- MARROIG, G. 2007. When size makes a difference: allometry, life-history and morphological evolution of capuchins (*Cebus*) and squirrels (*Saimiri*) monkeys (Cebinae, Platyrrhini). **BMC Evolutionary Biology** **7**: 1-21.
- MASTERSON, T. J. & HARTWIG, W. C. 1998. Degrees of sexual dimorphism in *Cebus* and other New World monkeys. **American Journal of Physical Anthropology** **107**: 243-256.
- MASTERSON, T. J. 1997. Sexual dimorphism and interespecific cranial form in two capuchin species: *C. albifrons* and *C. apella*. **American Journal of Physical Anthropology** **104**: 487-511.
- MASTERSON, T. J. 1997. Sexual dimorphism and interespecific cranial form in two capuchin species: *C. albifrons* and *C. apella*. **American Journal of Physical Anthropology** **104**: 487-511.

- MASTERSON, T. J. 2003. Canine dimorphism and interspecific canine form in *Cebus*. **International Journal of Primatology** 24(1): 159-177.
- MELHEM, S. A. M. 1962. Variações das conexões ósseas do ângulo orbital súpero interno nos símios do gênero *Alouatta* (Primates, Cebidae). **Papéis Avulsos do Dep. de Zool. São Paulo** 15(20): 273-282.
- MONTEIRO, L.R. & REIS, S.F. 1999. **Princípios de Morfometria Geométrica**. Holos Editora, Ribeirão Preto. 188pp.
- MUNIZ, I. C. M. 2005. **Desenvolvimento do dimorfismo sexual nos macacos-de-cheiro (*Saimiri Voigt, 1831*)**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi. 117 pp.
- NOWAK, R. M. 1999. **Walker's Mammals of the World**. Sixth edition, vol 1. Baltimore and London, The John Hopkins University Press. 836 pp.
- O'BRIEN, T. G. & ROBINSON, J. G. 1993. Stability of social relationships in female wedge-capped capuchin monkeys. In **Juvenile Primates: Life History, Development, and Behavior**, ed. M. E. Pereira and L. A. Fairbanks, pp. 197-210. New York: Oxford University Press.
- OLIVEIRA, M. M. & LANGGUTH, A. 2006. Rediscovery of Marcgrave's capuchin monkeys and designation of a neotype for *Simia flavia* Schreber, 1774 (Primates, Cebidae). **Boletim do Museu Nacional** 523: 1-16
- PERRY, S. 1997. Male-female social relationships in wild white-faced capuchins (*Cebus capuinus*). **Behavior** 134: 477-510.
- PERRY, S. 1998. Male-male social relationships in wild white-faced capuchin monkeys, *Cebus capuinus*. **Behavior** 135: 139-172.
- PLAVCAN, J. M. & VAN SCHAIK, C. P. & KAPELLER, P. M. 1995. Competition, coalitions and canine size in primates. **J. Hum. Evol.** 28: 245-276.

- PLAVCAN, J. M. & VAN SCHAIK, C. P. 1992. Intrasexual competition and canine dimorphism in anthropoid primates. **American Journal of Physical Anthropology** **87**: 461-477.
- PLAVCAN, J. M. & VAN SCHAIK, C. P. 1997. Intrasexual competition and body weight dimorphism in anthropoid primates. **American Journal of Physical Anthropology** **103**: 37-68.
- PLAVCAN, J. M. 1998. Correlated response, competition, and female canine size in primates. **American Journal of Physical Anthropology** **107**: 401-416
- PLAVCAN, J. M., VAN SCHAIK, C. P. & KAPELLER, P. M. 1995. Competition, coalitions and canine size in primates. **Journal Human Evolution** **28**: 245-276.
- RAVOSA , M. J. & ROSS, C. F. 1994. Craniodental allometry and heterocrony in two howler monkeys: *Alouatta seniculus* and *A. palliata*. **American Journal of Primatology** **33**: 277-299.
- RICE, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. **Evolution** **43**(1): 223-335.
- RÍMOLI, J. 2001. **Ecologia de macacos-prego (*Cebus apella nigrinus* Goldfuss, 1809) na Estação Biológica de Caratinga (MG): implicações para a conservação de fragmentos de Mata Atlântica**. Tese de Doutorado. Museu Paraense Emílio Goeldi e Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuárias. Belém.
- ROBINSON, J. G. & JANSON, C. H. 1987. Capuchins, squirrel monkeys and Atelines: socioecological, convergence with Old World monkeys. In **Primate Societies**. Smuts, B. B.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W. & Struhsaker (eds). University of Chicago Press, Chicago. 146-154 pp.
- ROBINSON, J. G. 1988a. Demography and group structure in wedge-capped capuchin monkeys *Cebus olivaceus*. **Behavior** **104**: 202-231.

- ROBINSON, J. G. 1988b. Group size in wedge-capped capuchin monkeys *Cebus olivaceus* and the reproductive success of males and females. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **23**: 187-197.
- ROSENBERGER, A.L. & W.G. KINZEY. 1976. Functional patterns of molar occlusion in platyrrhine primates. **American Journal of Physical Anthropology**, **45**:281-298.
- RYLANDS, A. B.; SCHNEIDER, H.; LANGGUTH, A.; MITTERMEIER, A. R.; GROVES, C. P. & RODRÍGUEZ-LUNA, E. 2000. An Assesment of the Diversity of New World Primates. **Neotropical Primates** **8**(2): 1-93.
- SCHNEIDER, H. & ROSENBERGER, A. L. 1996. Molecules, morphology, and Platyrrhini systematics. **In: Adaptive Radiations of Neotropical Primates**. NORCONK, M. A., ROSENBERGER, A. L. & GARBER, P. (eds.). Plenum Press, London. pp.: 3-19.
- SCHNEIDER, H. 2000. The current status of New World Monkey Phylogeny. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** **72**: 165-172.
- SCHNEIDER, H.; SAMPAIO, M. I. C.; HARADA, M. L.; BARROSO, C. M. L.; SCHNEIDER, M. P. C.; CZESLUNIAK, J. & GOODMAN, M. 1996. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates) based on two unlinked nuclear genes: IRBP Intron 1 and e-Golbin sequences. **American Journal of Physical Anthropology** **100**: 153-179.
- SCHULTZ, A. H. 1960. Age changes and variability in skulls and teeth of the central American monkeys *Alouatta*, *Cebus*, and *Ateles*. **Proceedings Zoological Society London** **133**: 337-390.
- SELANDER, R. K. 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. In **Sexual selection and the Descent of Man**. Campbell, B. (ed). Chicago: Aldine Publishing Co., 180-230 pp.
- SHEA, B. T. 1986. Ontogenetic approaches to sexual dimorphism in anthropoids. **Journal Human Evolution** **1**: 97-110.

- SHINE, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. **Q. Rev. Biol.** **64**: 419-441.
- SHINE, R. 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size. **The American Naturalist** **135**(2): 278-283.
- SILVA JÚNIOR, J. S. 1998. Problemas de Amostragem no Desenvolvimento da Sistemática e Biogeografia de Primatas Neotropicais. **Neotropical Primates** **6**(1): 21-22.
- SILVA JÚNIOR, J. S. 2001. **Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae)**. Tese de doutorado. Curso de pós-graduação em Genética, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ. 377 pp.
- SILVA JÚNIOR, J. S. 2005. Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae). **Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia**. **42**: 11-12.
- SMITH, B. H. 1989. Dental development as a measure of life story in primates. **Evolution** **43**: 683-689.
- SMITH, B. H. 1994. CRUMMETT, T. L. & BRANDT, K. L. 1994. Ages of eruption of primate teeth: A compendium for aging individuals and comparing life stories. **Yearbook of Physical Anthropology** **37**: 177-231.
- SOKAL, R. R. & ROLF, J. R. 1981. **Biometry. The principles and practice of statistics in biological research**. Second edition. W H. Freeman and Company, New York. 859 pp.
- TERBORGH, J. 1983. **Five New World Monkeys: a study in comparative ecology**. Princeton University Press. 260 pp.
- TORRES DE ASSUMPÇÃO, C. 1983. **An ecological study of the primates of Southeastern Brazil, with reappraisal of *Cebus apella* races**. Edinburgh, University of Edinburgh. Ph.D. Thesis. 337 pp.

- TORRES DE ASSUMPÇÃO, C. 1988. Resultados preliminares da reavaliação de raças do macaco-prego *Cebus apella* (Primates: Cebidae). **Revista Nordestina de Biologia** 6(1): 15-28.
- TRIVERS, R L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: B. Campbell (ed). **Sexual selection and the descend of man**. Aldine Publishing, Chicago. 136-179 pp.
- TURNER, T. R.; ANAPOL, F. & JOLLY, C. J. 1997. Growth, Development and sexual dimorphism in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) at four sites in Kenya. **American Journal of Physical Anthropology** 103: 19-35.
- VIVO, M. 1988. **Sistemática de *Callithrix* Erxleben, 1777**. Ph.D. Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo. 343 pp.
- VIVO, M. 1996. How many species of mammals are there in Brazil? *In*: C. E. Bicudo & N. A. Menezes (eds.). **Biodiversity in Brazil. A First Approach. Proceedings of the Workshop “Methods for the assesment of Biodiversity in Plants and Animals”**. Campos do Jordão, São Paulo. 313-321 pp.
- ZAR, J. H. 1996. **Biostatistical analysis**. Third edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J. 918 pp.

8. Anexos

8.1. Estatística descritiva

Tabela A: Estatística descritiva para as medidas cranianas de jovens de *C. apella* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	28,00	81,98	4,02	8,00	83,37	2,91
BVE	26,00	44,91	3,05	8,00	45,22	2,06
NPR	28,00	20,83	7,05	8,00	26,74	8,15
CMS	28,00	21,89	3,95	9,00	22,17	3,85
EEU	28,00	50,31	2,65	9,00	51,76	1,76
LBO	28,00	38,25	2,02	9,00	37,61	1,87
ZIG	27,00	51,44	3,92	8,00	50,91	2,66
LNA	25,00	8,72	0,77	9,00	8,37	0,45
BCS	27,00	21,59	1,48	9,00	21,79	1,23
CAN	23,00	6,65	0,90	7,00	6,64	0,57
FOM	26,00	11,70	0,74	8,00	11,69	0,41
PAL	28,00	26,32	3,16	9,00	27,11	3,06
LPA	28,00	16,91	1,37	9,00	16,17	1,48
EKS	28,00	26,68	1,72	9,00	26,45	1,22
ACM	27,00	24,17	3,05	9,00	24,74	2,11
CMA	26,00	45,16	3,91	9,00	43,16	9,82
CMI	27,00	24,50	4,13	9,00	26,36	5,24
IGN	27,00	16,53	1,57	9,00	16,98	1,29
EKI	27,00	24,26	1,91	9,00	23,89	1,40
BCI	27,00	15,92	1,29	9,00	15,85	0,90

Tabela B: Estatística descritiva para as medidas cranianas de subadultos de *C. apella* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	15,00	88,12	3,85	22,00	87,15	3,82
BVE	16,00	48,78	2,63	22,00	48,53	2,77
NPR	16,00	27,12	7,53	20,00	23,03	6,63
CMS	16,00	25,97	2,18	22,00	25,51	2,08
EEU	16,00	51,75	2,40	22,00	51,43	1,74
LBO	16,00	41,01	2,25	22,00	40,02	1,79
ZIG	15,00	57,84	4,38	21,00	56,24	2,94
LNA	16,00	9,41	0,64	22,00	9,09	0,91
BCS	16,00	24,83	2,33	22,00	23,99	1,42
CAN	10,00	9,38	3,64	17,00	7,20	1,64
FOM	16,00	11,92	0,80	22,00	11,80	1,12
PAL	15,00	30,22	2,65	21,00	30,39	4,86
LPA	16,00	16,68	0,86	22,00	17,04	0,98
EKS	16,00	29,07	1,42	22,00	28,60	1,19
ACM	16,00	30,05	6,68	22,00	28,26	1,85
CMA	16,00	53,77	9,18	22,00	53,13	6,43
CMI	16,00	30,05	2,20	22,00	29,04	5,06
IGN	16,00	19,37	1,40	22,00	18,54	1,79
EKI	16,00	26,37	1,94	22,00	25,92	1,34
BCI	16,00	17,65	1,37	22,00	16,90	0,99

Tabela C: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de *C. apella* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	188,00	95,64	3,97	133,00	88,58	3,23
BVE	183,00	53,26	2,18	134,00	49,79	1,87
NPR	190,00	34,45	1,69	134,00	31,98	1,80
CMS	190,00	29,06	1,50	135,00	26,72	1,15
EEU	189,00	52,63	2,02	135,00	51,00	1,76
LBO	189,00	45,64	1,92	133,00	42,71	1,80
ZIG	190,00	69,79	4,90	133,00	59,61	3,03
LNA	190,00	11,20	0,79	134,00	10,08	0,73
BCS	189,00	29,46	1,65	133,00	25,74	1,46
CAN	78,00	15,03	1,80	50,00	10,47	3,57
FOM	183,00	12,63	0,67	133,00	12,26	0,68
PAL	190,00	33,60	1,85	134,00	30,62	1,69
LPA	189,00	18,71	1,23	135,00	17,54	1,35
EKS	190,00	31,08	1,48	135,00	29,47	1,22
ACM	182,00	35,74	3,09	133,00	30,50	2,18
CMA	160,00	64,42	3,90	118,00	63,95	4,16
CMI	182,00	33,35	1,35	133,00	30,79	1,19
IGN	182,00	22,51	1,79	133,00	19,30	1,47
EKI	181,00	27,92	1,13	129,00	26,98	1,08
BCI	182,00	19,14	1,06	132,00	16,89	0,93

Tabela D: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de *C. macrocephalus* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	13,00	107,00	3,89	7,00	104,00	2,16
BVE	11,00	106,00	3,32	6,00	102,83	1,47
NPR	15,00	108,00	4,47	7,00	104,00	2,16
CMS	15,00	108,00	4,47	7,00	104,00	2,16
EEU	14,00	107,50	4,18	7,00	104,00	2,16
LBO	15,00	108,00	4,47	7,00	104,00	2,16
ZIG	13,00	107,00	3,89	5,00	103,00	1,58
LNA	15,00	108,00	4,47	7,00	104,00	2,16
BCS	15,00	108,00	4,47	7,00	104,00	2,16
CAN	1,00	101,00		1,00	101,00	
FOM	11,00	104,55	2,66	6,00	103,50	1,87
PAL	15,00	108,00	4,47	7,00	104,00	2,16
LPA	15,00	108,00	4,47	7,00	104,00	2,16
EKS	15,00	108,00	4,47	7,00	104,00	2,16
ACM	14,00	107,50	4,18	7,00	104,00	2,16
CMA	6,00	103,50	1,87	2,00	101,50	0,71
CMI	14,00	107,50	4,18	7,00	104,00	2,16
IGN	14,00	107,50	4,18	7,00	104,00	2,16
EKI	14,00	107,50	4,18	7,00	104,00	2,16
BCI	14,00	107,50	4,18	7,00	104,00	2,16

Tabela E: Estatística descritiva para as medidas cranianas de jovens de *C. libidinosus* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	11,00	81,68	4,24	7,00	78,84	3,38
BVE	11,00	45,42	3,61	7,00	43,26	2,94
NPR	11,00	28,76	2,53	5,00	27,54	0,96
CMS	12,00	18,31	2,50	7,00	16,95	2,41
EEU	12,00	50,60	3,02	7,00	49,15	1,86
LBO	12,00	36,85	1,95	7,00	35,90	1,46
ZIG	12,00	50,07	3,51	6,00	48,64	2,60
LNA	11,00	8,20	0,57	7,00	7,70	0,64
BCS	12,00	21,44	1,09	7,00	20,42	1,28
CAN	11,00	6,76	0,71	7,00	5,80	0,74
FOM	11,00	11,30	0,56	7,00	11,32	0,73
PAL	12,00	28,33	2,57	7,00	26,69	2,39
LPA	12,00	14,74	1,00	7,00	14,28	1,17
EKS	12,00	25,42	1,27	7,00	24,74	1,51
ACM	12,00	24,75	2,30	7,00	23,36	2,14
CMA	12,00	44,45	3,27	7,00	42,16	3,55
CMI	12,00	21,97	3,22	7,00	19,60	3,22
IGN	12,00	16,84	1,80	7,00	15,37	1,28
EKI	12,00	23,45	1,83	7,00	22,29	2,28
BCI	11,00	15,71	1,02	7,00	15,10	1,39

Tabela F: Estatística descritiva para as medidas cranianas de subadultos de *C. libidinosus* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	8,00	87,15	3,02	20,00	86,30	2,14
BVE	8,00	48,07	2,53	20,00	47,38	2,15
NPR	6,00	32,07	1,72	12,00	31,24	1,82
CMS	8,00	25,83	2,68	20,00	24,08	1,55
EEU	8,00	51,14	1,06	20,00	50,84	1,86
LBO	8,00	40,06	1,42	20,00	38,90	1,12
ZIG	8,00	57,35	2,98	20,00	54,76	2,23
LNA	8,00	9,63	0,90	18,00	9,13	0,70
BCS	8,00	25,35	1,92	20,00	22,96	1,17
CAN	7,00	11,91	2,70	20,00	7,43	1,70
FOM	8,00	12,10	1,06	19,00	11,46	1,00
PAL	8,00	31,87	1,31	20,00	30,98	3,37
LPA	8,00	16,10	1,30	20,00	15,65	1,00
EKS	8,00	28,26	1,50	20,00	27,26	1,01
ACM	8,00	31,04	2,38	20,00	28,41	1,81
CMA	7,00	54,26	6,36	20,00	50,52	4,38
CMI	8,00	27,89	3,16	20,00	27,21	2,18
IGN	8,00	19,91	1,61	20,00	18,92	0,94
EKI	8,00	26,50	1,79	20,00	25,64	1,10
BCI	8,00	17,72	1,14	20,00	16,58	0,66

Tabela G: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de *C. libidinosus* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	27,00	92,25	3,59	31,00	87,85	1,86
BVE	27,00	50,37	2,70	31,00	49,32	1,49
NPR	20,00	33,66	1,33	28,00	31,82	1,50
CMS	27,00	28,49	1,10	31,00	26,53	0,97
EEU	27,00	51,25	2,25	31,00	50,30	1,60
LBO	27,00	42,16	1,74	31,00	41,08	1,14
ZIG	27,00	64,10	5,44	31,00	59,18	3,82
LNA	27,00	10,58	0,88	30,00	10,13	0,82
BCS	27,00	28,03	2,35	31,00	25,60	0,95
CAN	14,00	13,58	2,47	12,00	10,20	1,23
FOM	26,00	12,03	1,02	31,00	12,04	0,91
PAL	27,00	33,05	1,89	31,00	31,16	1,96
LPA	27,00	17,11	0,88	31,00	17,16	0,94
EKS	27,00	29,39	1,15	31,00	28,62	0,69
ACM	27,00	34,43	3,54	31,00	31,51	1,30
CMA	15,00	59,91	6,05	16,00	60,37	6,18
CMI	27,00	31,45	2,82	31,00	30,45	1,13
IGN	27,00	22,29	1,47	31,00	19,69	0,75
EKI	27,00	26,79	1,35	31,00	26,47	0,86
BCI	27,00	18,67	1,32	31,00	16,86	0,81

Tabela H: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de *C. cay* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	15,00	108,00	4,47	15,00	108,00	4,47
BVE	15,00	108,00	4,47	15,00	108,00	4,08
NPR	15,00	108,00	4,47	15,00	108,00	4,47
CMS	15,00	107,33	4,08	15,00	107,33	4,08
EEU	15,00	108,00	4,47	15,00	108,00	4,47
LBO	15,00	107,33	4,08	15,00	107,33	4,13
ZIG	15,00	108,00	4,47	15,00	108,00	21,18
LNA	15,00	107,73	4,13	15,00	107,73	3,44
BCS	15,00	101,33	21,18	15,00	101,33	4,20
CAN	13,00	106,00	3,44	13,00	106,00	4,05
FOM	15,00	107,80	4,20	15,00	107,80	4,05
PAL	15,00	107,40	4,05	15,00	107,40	20,92
LPA	15,00	107,40	4,05	15,00	107,40	27,68
EKS	15,00	102,20	20,92	15,00	102,20	1,00
ACM	15,00	96,60	27,68	15,00	96,60	20,92
CMA	3,00	102,00	1,00	3,00	102,00	4,18
CMI	15,00	102,20	20,92	15,00	102,20	4,18
IGN	14,00	107,50	4,18	14,00	107,50	4,47
EKI	14,00	107,50	4,18	14,00	107,50	4,47
BCI	15,00	108,00	4,47	15,00	108,00	4,47

Tabela I: Estatística descritiva para as medidas cranianas de subadultos de *C. nigrinus* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	13,00	107,00	3,89	15,00	108,00	4,47
BVE	12,00	106,50	3,61	14,00	106,79	3,83
NPR	13,00	107,00	3,89	14,00	107,50	4,18
CMS	13,00	107,00	3,89	15,00	108,00	4,47
EEU	12,00	106,50	3,61	15,00	108,00	4,47
LBO	13,00	107,00	3,89	15,00	108,00	4,47
ZIG	12,00	106,50	3,61	14,00	107,50	4,18
LNA	12,00	106,50	3,61	14,00	107,29	3,89
BCS	13,00	107,00	3,89	15,00	108,00	4,47
CAN	12,00	106,50	3,61	15,00	108,00	4,47
FOM	12,00	106,50	3,61	14,00	107,36	3,97
PAL	12,00	106,50	3,61	15,00	107,20	4,20
LPA	13,00	106,08	3,77	15,00	108,00	4,47
EKS	13,00	107,00	3,89	15,00	108,00	4,47
ACM	13,00	107,00	3,89	15,00	108,00	4,47
CMA	13,00	107,00	3,89	15,00	107,67	4,08
CMI	13,00	107,00	3,89	15,00	108,00	4,47
IGN	13,00	107,00	3,89	15,00	107,67	4,08
EKI	13,00	107,00	3,89	15,00	108,00	4,47
BCI	13,00	106,23	3,59	15,00	108,00	4,47

Tabela J: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de *C. nigritus* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	33,00	114,88	8,40	18,00	108,94	4,90
BVE	33,00	113,58	7,91	18,00	108,94	4,90
NPR	33,00	114,88	8,40	18,00	108,94	4,90
CMS	33,00	114,88	8,40	18,00	108,94	4,90
EEU	33,00	114,88	8,40	18,00	108,94	4,90
LBO	33,00	113,52	7,76	18,00	108,94	4,90
ZIG	33,00	114,88	8,40	18,00	108,94	4,90
LNA	33,00	113,45	7,71	18,00	108,28	4,55
BCS	33,00	114,88	8,40	18,00	108,94	4,90
CAN	14,00	106,21	3,40	8,00	104,50	2,45
FOM	33,00	112,73	7,52	18,00	108,94	4,90
PAL	33,00	114,88	8,40	18,00	108,94	4,90
LPA	33,00	114,88	8,40	18,00	108,94	4,90
EKS	33,00	114,88	8,40	18,00	108,94	4,90
ACM	33,00	114,27	7,98	18,00	108,94	4,90
CMA	8,00	104,25	2,12	9,00	104,78	2,44
CMI	33,00	114,88	8,40	18,00	108,94	4,90
IGN	32,00	113,56	7,83	18,00	108,94	4,90
EKI	33,00	113,70	7,74	18,00	108,44	4,48
BCI	32,00	113,41	8,04	18,00	108,22	4,54

Tabela L: Estatística descritiva para as medidas cranianas de adultos de *C. robustus* (N= número de indivíduos examinados, média e desvio padrão).

	Machos			Fêmeas		
	N	Média	DP	N	Média	DP
POP	20,00	110,50	5,92	24,00	111,54	7,00
BVE	20,00	110,50	5,92	24,00	112,04	6,64
NPR	20,00	110,50	5,92	24,00	112,50	7,07
CMS	20,00	110,50	5,92	24,00	112,13	6,66
EEU	20,00	109,80	5,55	24,00	112,50	7,07
LBO	20,00	110,50	5,92	24,00	112,17	6,68
ZIG	20,00	110,50	5,92	24,00	112,50	7,07
LNA	20,00	110,00	5,48	24,00	111,67	6,83
BCS	20,00	109,90	5,50	24,00	112,00	6,63
CAN	12,00	106,50	3,61	14,00	107,50	4,18
FOM	20,00	110,40	5,76	24,00	111,29	6,27
PAL	20,00	106,15	18,07	24,00	112,50	7,07
LPA	20,00	109,70	5,64	24,00	112,50	7,07
EKS	20,00	110,50	5,92	24,00	111,67	6,83
ACM	20,00	110,50	5,92	24,00	112,50	7,07
CMA	20,00	107,80	11,26	24,00	112,50	7,07
CMI	20,00	110,50	5,92	24,00	111,04	6,56
IGN	20,00	110,50	5,92	24,00	112,50	7,07
EKI	20,00	110,50	5,92	24,00	112,50	7,07
BCI	20,00	110,50	5,92	24,00	111,92	6,65

8.2. Material examinado