



**UFRGS**  
UNIVERSIDADE FEDERAL  
DO RIO GRANDE DO SUL



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

BRUNA ELENARA SZYNWELSKI

**DIVERSIDADE MORFOLÓGICA DA VISTA VENTRAL DO CRÂNIO EM *SAPAJUS***  
***NIGRITUS* (PRIMATES, CEBIDAE)**

PORTO ALEGRE  
2019

BRUNA ELENARA SZYNWELSKI

**DIVERSIDADE MORFOLÓGICA DA VISTA VENTRAL DO CRÂNIO EM *SAPAJUS NIGRITUS* (PRIMATES, CEBIDAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de concentração: Biodiversidade

Orientador: Prof. Dr. Thales Renato Ochotorena de Freitas

PORTO ALEGRE  
2019

BRUNA ELENARA SZYNWELSKI

**DIVERSIDADE MORFOLÓGICA DA VISTA VENTRAL DO CRÂNIO EM *SAPAJUS NIGRITUS* (PRIMATES, CEBIDAE)**

Aprovada em \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de \_\_\_\_.

BANCA EXAMINADORA

---

Dra. Flávia Pereira Tirelli

---

Dra. Gislene Lopes Gonçalves

---

Dr. Rodrigo Fornel

## AGRADECIMENTOS

Venho aqui agradecer a todos que estiveram comigo ao longo desses dois anos e que através de diversas formas contribuíram para a realização deste trabalho. Ao professor Thales, pelo apoio, pelas orientações e por ter aceitado trabalhar com os macacos capuchinhos. Ao Renan Maestri pelas discussões sobre o trabalho e pela ajuda nas análises estatísticas. Ao Rafael Carvalho, pela grande ajuda na parte prática do trabalho, nas análises estatísticas e pelas inúmeras discussões sobre os resultados, muitas vezes às duas da madrugada. A Priscila pela ajuda com os mapas e a Luiza pela ajuda com o inglês. Ao Sérgio Maia Vaz do Museu Nacional e a Letícia Lima do Museu de História Nacional do Capão da Imbuia pela receptividade. Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal por todo suporte e pelas necessidades que sempre foram atendidas, sou grata de poder ter em minha formação acadêmica a passagem por esse Programa. E a Capes pelo fomento da pesquisa.

Gostaria também agradecer aqueles que estiveram ao meu lado nesses dois anos, seja nos momentos alegres ou nos tristes, incentivando minha caminhada. A minha família, aos meus amigos da Biologia, aos amigos do Laboratório de Citogética e Evolução, que se tornou uma segunda casa.

Muito obrigada!

## SUMÁRIO

RESUMO .....	01
PALAVRAS-CHAVE .....	01
ABSTRACT .....	02
KEYWORDS .....	02
INTRODUÇÃO .....	03
Os primatas.....	04
O gênero <i>Sapajus</i> (Kerr, 1792).....	05
<i>Sapajus nigritus</i> (Goldfuss, 1809).....	07
OBJETIVO .....	11
Objetivos específicos.....	11
MATERIAL E MÉTODOS .....	12
Coleta de dados biológicos .....	12
Procedimentos de Morfometria Geométrica .....	17
Análises estatísticas .....	19
RESULTADOS.....	21
Taxonomia.....	21
Forma .....	21
Tamanho.....	25
Subespécies .....	27
Forma .....	27
Tamanho.....	28
Dimorfismo sexual.....	29
Forma .....	29

Tamanho.....	31
Fitofisionomia .....	32
Forma .....	32
Tamanho.....	34
Crista sagital.....	35
Forma .....	35
Tamanho.....	37
Alometria.....	37
DISCUSSÃO .....	38
CONCLUSÃO .....	50
ANEXOS.....	51
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	59

## RESUMO

Este estudo investiga a variação morfológica do crânio na espécie *S. nigritus* e sua relação com variáveis taxonômicas, fitofisionômicas, crista sagital e também as diferenças entre os sexos. Essa espécie de capuchinho tem extensa distribuição no bioma Mata Atlântica e habita suas diferentes composições fitotaxonômicas. Há descrição de duas subespécies *S. n. nigritus* e *S. n. cucullatus* feita com base em caracteres de morfologia externa. Na literatura há dados contraditórios sobre a taxonomia das populações que ocorrem acima do rio Tietê, pois não se tem certeza se há ocorrência de apenas *S. nigritus* ou também da espécie *S. libidinosus*. A espécie assim como outras do gênero, apresenta crista sagital devido à durofagia, mas a estrutura não está presente em todos os indivíduos. Foram amostrados 176 crânios de indivíduos adultos de *S. nigritus*. Também foram amostrados 24 indivíduos de *S. libidinosus* para serem usados comparativamente nas análises com os indivíduos acima do rio Tietê. A investigação morfológica foi feita através da técnica de morfometria geométrica avaliando a vista ventral do crânio. As principais tendências na variação da forma alométrica foram visualizadas através da PCA. E as diferenças entre grupos através da CVA. A forma foi avaliada através da MANCOVA com particionamento do efeito alométrico e do sexo. As diferenças de tamanho foram analisadas via ANOVA, e Teste de Tukey. Após a investigação morfológica dos indivíduos acima do rio Tietê e a permanência da dúvida taxonômica, esses indivíduos foram excluídos e a amostra passou a contar com 95 indivíduos de certeza taxonômica. A vista ventral separou as espécies *S. nigritus* e *S. libidinosus* apenas através do tamanho. Não houve diferenças da forma entre as espécies. As diferentes variáveis ambientais que estão inseridas em cada fitofisionomia não foram suficientes para fazer com que essa espécie expressasse morfologias específicas em cada fitofisionomia. As duas subespécies apresentaram diferenças entre a forma alométrica e isométrica. A crista sagital mostrou ser um caráter difundido em várias categorias. E, não houve relação de forma ou tamanho usando essa estrutura como inferência de uma dieta diferencial. Por fim, a alometria foi a variável que teve maior influência sobre a forma, inclusive gerando as mudanças de forma encontradas entre os sexos.

Palavras-chave: *Sapajus nigritus*, fitofisionomia, alometria e dimorfismo sexual.

## ABSTRACT

In this study we investigated the morphological variation of skull of *Sapajus nigrinus* and its relationship with taxonomical variables, different fitofisionomies, presence of sagittal crest and sex. The capuchin monkey has a wide distribution on Brazilian Atlantic Forest and inhabits different fitotaxonomical compositions of this biome. There are two subspecies, *S. n. nigrinus* and *S. n. cucullatus*, described using only external morphological characters. In literature, there are conflicting data concerning the taxonomy of populations occurring above Tiête river, because of the uncertainty of occurrence of *S. nigrinus* and/or *S. libidinosus* in this location. The species presents sagittal crest due to durophagous diet, as the other species of the gender, however this structure is not present in all individuals. We sampled 176 skulls of adult individuals of *S. nigrinus*. We also sampled 24 skulls of *S. libidinosus* to compare with individuals of *S. nigrinus* that occur above Tiête river. We used geometric morphometrics to investigate morphological variation using ventral view of the skull. The main trends in allometric form variation was visualized through PCA. The differences between groups was accessed through CVA. We used MANCOVA with allometric and sex effects partitioned to evaluate form. The differences of size were analyzed using ANOVA and Tukey's test. After morphological investigation of individuals occurring above Tiête river, and the maintenance of taxonomical doubt, those individuals were excluded from analysis, remaining 95 individuals with taxonomic certainty. Ventral view only divided *S. nigrinus* and *S. libidinosus* through size. There were no differences between both species considering form. Environmental variables inserted in each fitofisionomy was not efficient to express specific morphologies. Both species presented differences among isometric and allometric forms. Sagittal crest showed to be a feature spread in several categories. There was no relation of form and size using this structure as a sign of a differential diet. Ultimately, allometry was the variable that had most influence on form, including causing changes founded between sexes.

Keywords: *Sapajus nigrinus*, fitofisionomie, allometry and sexual dimorphism.

## INTRODUÇÃO

A diversidade de formas morfológicas representada nos táxons biológicos nos despertam curiosidade e são fonte de investigação constante (Foote, 1997). Os processos evolutivos criaram uma fabulosa diversidade de formas (Caroll, 2006). Aristóteles (384 a.C. - 322 a.C.) foi uns dos primeiros a usar essa diversidade para classificar os organismos pela sua similaridade morfológica.

Foi através de caracteres morfológicos apenas, que no século XVIII Carolus Linnaeus (1707-1778) criou o primeiro sistema de classificação dos seres vivos (*Systema Naturae*). Apesar de nem sempre a morfologia refletir as relações filogenéticas entre as espécies (Patterson et al., 1993), a comparação morfológica naquele período já nos deu compreensão sucinta sobre a classificação dos seres vivos (Kardong, 2016).

Com o surgimento da biologia molecular e sua alta capacidade de reconstrução filogenética a classificação taxonômica a partir da forma orgânica foi sendo usada cada vez mais como informação suplementar na sistemática (Boero, 2010). O que não a desvaloriza nas comparações taxonômicas (Gura, 2000). Ao compararmos diferentes tipos de dados podemos obter uma melhor compreensão de como os organismos evoluem (Cardini e Elton, 2008; Hillis e Wiens, 2000). Além do mais, em alguns casos, como na reconstrução filogenética de organismos já extintos, muitas vezes não é possível utilizar a ferramenta molecular, e então, o uso de dados morfológicos é o único meio de inferir sua classificação taxonômica (Benton, 2001; Costello et al., 2013).

Mas o estudo da morfologia dos organismos não se limita apenas a Sistemática (Kardong, 2016). A diversidade de formas nos traz um leque de perguntas biológicas (Foote, 1997; Caroll, 2016). Quais são os fatores que influenciam a diversidade morfológica? O quanto fatores ambientais repercutem na morfologia dos organismos? Existe alguma função

para cada novo padrão morfológico que surge, forma e função caminham necessariamente juntas? Essas perguntas podem ser investigadas no nível interespecífico, comparado táxons entre si (Nagamine et al., 2013; Cáceres et al., 2013; Cardini e Elton, 2009). Mas essa análise também pode ser tomada ao nível de espécie, afinal, a diversidade morfológica também se expressa intraespecificamente (Albrecht, 1982; Monteiro et al., 2003; O'Higgins e Jones, 1998).

## Os primatas

A ordem Primates é um dos grupos mais ricos em espécies de mamíferos, superado apenas pelas ordens Chiroptera (morcegos, ~1151 espécies) e Rodentia (roedores, ~2256 espécies) (Wilson e Reeder, 2005). São reconhecidas atualmente 496 espécies de primatas, e um total de 695 espécies e subespécies. Novas espécies e subespécies estão continuamente sendo descritas: 103 desde 1990, 74 delas desde 2000 (IUCN-Primate Specialist Group, 2016). O Brasil é o país com a maior diversidade de espécies de primatas do mundo. São 116 espécies, destas 61 endêmicas (53%), 139 táxons (espécies e subespécies) distribuídos em cinco famílias e 19 gêneros (Mittermeier *et al.*, 2013).

Os primatas não humanos são de importância para muitas funções, processos e serviços ecológicos. Eles são nossos parentes biológicos vivos mais próximos, oferecendo percepção da evolução, biologia e do comportamento humano (Estrada *et al.*, 2017). Logo, estudos comparativos entre a morfologia dos hominídeos e de outros primatas nos dá compreensão das mudanças morfológicas que ocorreram na nossa trajetória evolutiva (Beard et al., 1988). Análises filogenéticas comparativas da mudança corporal em primatas sugerem que o ancestral comum entre chimpanzés e hominídeos possuía massa corporal semelhante aos chimpanzés modernos (Grabowski e Jungers, 2017).

Muitos primatas foram identificados como importantes polinizadores devido à sua alimentação não destrutiva em flores e néctar (Heymann, 2011). Nas florestas neotropicais, os primatas que consomem frutos grandes desempenham papéis ecológicos importantes como agentes na dispersão dessas grandes sementes (Nunez-Iturri e Howe 2007). Os estudos morfológicos podem contribuir para o conhecimento da dieta dos organismos (Strait, 1997; Wright et al., 2009), e dessa forma, elucidar as relações ecológicas dessas espécies. Além disso, a dieta é reconhecida como componente chave da história natural e evolução dos primatas (Fleagle, 1998). Sendo assim, as relações entre a morfologia do sistema de alimentação, comportamento alimentar e dieta não só explicam a diversidade morfológica de primatas existentes como podem ser usadas para reconstruir o comportamento alimentar e dieta em táxons fósseis (Ross e Iriarte-Diaz, 2014).

### O gênero *Sapajus* (Kerr, 1792)

O gênero *Sapajus* pertence à família Cebidae, que é endêmica da região neotropical (Rylands e Mittermeier, 2013). Os macacos do gênero *Sapajus* juntamente com os do gênero *Cebus* são conhecidos como capuchinhos. Os do gênero *Cebus* como capuchinhos graciosos ou caiararas e os do gênero *Sapajus* como capuchinhos robustos (Rímoli *et al.*, 2015). Eles formam um grupo monofilético que divergiu dos macacos-esquilo (*Saimiri*) há aproximadamente 15,5 milhões de anos atrás (12,5-19,6 Ma) (Lynch-Alfaro *et al.*, 2012). Até pouco tempo ambos eram inseridos no mesmo gênero, o gênero *Cebus*. E todas as espécies eram incluídas em *Cebus apella*, com a diversidade sendo apenas representada através das subespécies (Hill, 1960).

Com base na morfologia externa Hershkovitz (1949) usou a presença e ausência de tufo de pelos na cabeça para separar os capuchinhos em dois grupos dentro de *Cebus*. Em

2001 Silva Junior realizou um dos trabalhos mais completos em termos morfológicos e de cobertura geográfica. Através de comparações de uma série de caracteres o autor propôs a existência de dois subgêneros em *Cebus*. O grupo ‘sem tufos’ classificado como *Cebus* e o grupo ‘com tufos’ como *Sapajus*.

Cerca de uma década depois Lynch-Alfaro (2012) e colaboradores estudaram a história biogeográfica das espécies do gênero *Cebus*. Ao comparar sequências do gene citocromo b e sequências da região 12S ribossomal os autores encontraram dois clados monofiléticos bem suportados, que condizem com os grupos propostos por Silva Júnior (2001). A data da separação de *Cebus* e *Sapajus* é de aproximadamente 5,8 milhões de anos (Lima et al., 2017), cada gênero diversificou-se independentemente, *Sapajus* na Mata Atlântica e *Cebus* na Amazônia. Após um período de isolamento *Sapajus* expandiu seu território em direção à Amazônia e hoje os dois gêneros possuem áreas de simpatria (Lynch-Alfaro et al., 2012).

Devido à sua recente radiação evolutiva, os macacos capuchinhos representam um grupo ideal para investigar as adaptações ecomorfológicas em relação à geografia e ao clima (Cáceres et al., 2013). Eles habitam uma ampla variedade de formações vegetais, desde as florestas úmidas da Amazônia e Mata Atlântica, até áreas mais secas, como a Caatinga e o Cerrado, assim como o Pantanal, e o Chaco seco na Bolívia e Paraguai (Freese, 1981; *appud* Rylands e Mittermeier, 2013). Um estudo biogeográfico com todas as espécies de capuchinhos demonstrou que a variação na forma do crânio entre as espécies está relacionada à variação climática e latitude. No qual as espécies distribuídas em localidades do sul apresentam crânio estreito, focinho alongado e dentes maiores (Cáceres et al., 2013)

Esses primatas possuem uma dieta extremamente generalista, consumindo desde pequenos vertebrados, ovos, insetos, flores, folhas (Janson e Boinski 1992), frutos duros (Lynch-Alfaro et al., 2012), invertebrados aquáticos (Port-Carvalho et al., 2004; Fernandes,

1991) e inclusive outras espécies de primatas (Sampaio e Ferrari 2005; Galleti, 1990). Embora todos os capuchinhos sejam onívoros as espécies de *Sapajus* parecem estar melhor equipadas para processar alimentos duros (Byron, 2009; Taylor e Vinyard, 2009; Wright et al., 2009). O consumo de alimentos duros reflete na morfologia do crânio, tornando-o mais robusto, e isso tem sido investigado por vários trabalhos (Wright, 2005; Byron, 2009; Wright et al., 2009; Taylor e Vinyard, 2010; Makedonska et al., 2012). A crista sagital, que é uma proeminência ao longo da linha média no topo do crânio, fornece uma superfície para a fixação do grande músculo mastigatório, o temporal (Bilsborough e Rae, 2007). E sugere excepcional força nos músculos da mandíbula (Balolia et al., 2017) por exemplo, só está presente nas espécies de *Sapajus* (Lynch-Alfaro et al., 2012).

Logo, compreendemos que a variação de componentes ambientais e a variação na dieta direcionam mudanças morfológicas entre as espécies de capuchinhos. Mas se encontramos esse padrão para estudos comparativos entre espécies e gêneros nesse grupo taxonômico, será que as mesmas tendências são encontradas em análises intraespecíficas?

### *Sapajus nigritus* (Goldfuss, 1809)

O organismo alvo deste estudo *Sapajus nigritus* (Goldfuss, 1809) faz parte do gênero *Sapajus* juntamente com mais sete espécies. Ele também é conhecido como macaco-prego preto (*black capuchin*) e tem distribuição na Mata Atlântica ao sul do Rio Doce, nos estados de Minas Gerais e Espírito Santo, ao sul ao longo da costa através do Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. E se estende até a ponta mais setentrional da província argentina de Misiones (Rylands e Mittermeier, 2013) (Figura 1).



Figura 1: Distribuição de *Sapajus nigritus* segundo Rylands e Mittermeier, 2013.

Em toda sua extensão, a Mata Atlântica apresenta uma variedade de formações, e engloba um diversificado conjunto de ecossistemas florestais com estruturas e composições florísticas bastantes diferenciadas, acompanhando as características climáticas e geográficas (Moreira e Camelier, 1977). O macaco-prego preto é uma espécie essencialmente arborícola porém habita uma série de ecossistemas florestais diferentes, a floresta ombrófila de baixada, floresta ombrófila submontana e montana, floresta estacional semidecidual subtropical e florestas ripárias (Kierulff et al., 2015).

Existem informações divergentes sobre os limites geográficos desta espécie. O rio Grande, entre os estados de Minas Gerais e São Paulo, é o limite norte da distribuição desta espécie (Rylands e Mittermeier, 2013; Kierulff et al., 2015). E, tanto a distribuição descrita por Rylands e Mittermeier (2013) como por Kierulff e colaboradores (2015) não incluem zona de simpatria entre essa e outras espécies de macaco-prego abaixo desse limite. No entanto, Kinzey (1982) relatou a existência de híbridos entre estes dois táxons, na latitude aproximada do rio Grande. De acordo com o autor as amostras oriundas de Fernandópolis, São Jerônimo e Franca,

São Paulo, bem como de Delfinópolis, Cássia e Passos, Minas Gerais representariam populações de uma zona híbrida. Além disso, Aquino e colaboradores (2010) revisaram 94 exemplares de macacos-prego provenientes do estado de São Paulo. Os autores usaram os morfotipos de coloração (Silva Júnior, 2001) e medidas cranianas (Vivo, 1991). Os resultados mostraram que os espécimes acima da margem direita do rio Tietê apresentaram o morfotipo de *S. libidinosus*. E medidas cranianas para o fator tamanho separaram esses espécimes agrupando-os com espécimes de *S. libidinosus*.

Dados filogeográficos sugerem que *S. nigritus* tem diversificado mais tempo como espécie, e é táxon irmão de todos os outros macacos-prego robustos (Lynch-Alfaro et al., 2012). Com base na coloração do pelo em 2001 Grooves listou três subespécies *Cebus nigritus nigritus* (Goldfuss, 1809), *Cebus nigritus robustus* (Kuhl, 1820) e *Cebus nigritus cucullatus* (Spix, 1823). No mesmo ano, foi sugerida a categorização da subespécie *Cebus nigritus robustus* como espécie *S. robustus* (Silva Junior, 2001) que foi corroborada após complementação de dados genéticos (Lima et al., 2017; Lynch Alfaro et al., 2012).

Mesmo assim, ainda restam duas subespécies segundo Grooves (2001) *Cebus nigritus robustus* com distribuição na costa da cidade Rio de Janeiro até 20°S. E *Cebus nigritus cucullatus* com distribuição de 24°S até 30°S. Essas subespécies são citadas no Handbook of the Mammals of the World (2013), os autores tratam as duas subespécies como morfotipos. O morfotipo do norte com coloração escura e o morfotipo do sul com coloração clara (Rylands e Mittermeier, 2013).

Sobre o status de conservação de *S. nigritus*, o tamanho da população total remanescente não é conhecido (Martins, 2015). Apesar de ser uma espécie com hábitos generalistas está classificada como quase ameaçada (NT) pela União Internacional para Conservação da Natureza, IUCN (2015) e citada no apêndice II da Convenção Internacional sobre o Comércio de Espécies Ameaçadas da Fauna e da Flora, CITES. Embora *S. nigritus*

ocorra uma vasta distribuição e ocorra em áreas protegidas as populações remanescentes são fragmentadas e estão em contínuo declínio (previsão de declínio de 30% em 48 anos). A espécie necessita de grandes áreas e não persiste em pequenos fragmentos (Kierulff *et al.*, 2015).

Portanto, a extensa distribuição geográfica de *S. nigritus* sobre o bioma Mata Atlântica torna este táxon um candidato ideal para investigação da variação morfológica de um primata desta floresta que possui diferentes formações ecossistêmicas. A possibilidade de existir duas subespécies (Grooves, 2001) ou morfotipos (Rylands e Mittermeier, 2013) agrega relevância ao estudo morfológico a fim de verificar se a morfologia resgata essas classificações taxonômicas.

## OBJETIVO

Este trabalho tem como objetivo geral investigar a variação morfológica em *Sapajus nigrinus*, representada através da vista ventral do crânio. E, investigar se a variação encontrada está associada a variáveis fitofisionômicas e taxonômicas que a espécie apresenta.

### Objetivos específicos

1. Averiguar se existe variação na morfologia entre as diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica para esse primata.
2. Analisar se as duas subespécies apresentam morfologia distinta.
3. Através do uso da crista sagital como inferência de dieta composta de alimentos mais duros, avaliar se há diferenças morfológicas entre os indivíduos que possuem e os que não possuem esse carácter.
4. Avaliar se existe dimorfismo sexual para a forma e tamanho em *S. nigrinus*.
5. Investigar comparativamente a morfologia de *S. nigrinus* e *S. libidinosus* com a dos indivíduos que ocorrem acima do Rio Tietê.

## MATERIAL E MÉTODO

### Coleta de dados biológicos

Os organismos apresentam uma infinidade de estruturas morfológicas que podemos analisar. Dependendo da nossa pergunta biológica, e de nosso grupo de estudo, algumas estruturas podem ser mais interessantes que outras. Por exemplo, nos vertebrados, a história da função e da evolução está escrita na arquitetura do esqueleto (Kardong, 2016). Das partes que compõe o esqueleto o crânio é uma das estruturas mais complexas. Ele faz parte do sistema de alimentação, e para os mamíferos, a mastigação teve influência profunda em seu desenho (Kardong, 2016).

Dessa forma, foram coletados dados de 176 crânios de indivíduos adultos, reconhecidos pela erupção completa da dentição adulta e suturas fechadas (Fleagle et al., 2010). Foi usada a classificação de sexo da etiqueta de tombo de cada indivíduo, com as classificações de Macho (M), Fêmea (F) ou não identificado (NI). Totalizando 65 machos, 88 fêmeas e 23 indivíduos com sexo não informado de 39 localidades (Tabela 7, Anexos)

A amostra foi obtida nas coleções científicas do Museu Nacional (MN), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e Museu de História Natural do Capão da Imbuia (MC). A atribuição da espécie foi feita com base na sua atual distribuição geográfica (Mittermeier e Rylands, 2013). Pois a maioria dos espécimes de macaco-prego tombados em coleções foi depositada anteriormente à revisão taxonômica do gênero e dessa forma estão identificados como *Cebus apella*.

No entanto como Aquino e colaboradores (2010) verificaram que indivíduos acima da margem direita do rio Tietê apresentaram o morfotipo de *S. libidinosus* e Kinzey (1982) sugeria

a existência de híbridos nessa região. Para trabalhar com este conjunto de dados que pode estar incluindo indivíduos de *S. libidinosus* ou até mesmo indivíduos híbridos foi criado o classificador “TIETÊ”. Neste classificador os espécimes acima do rio Tietê foram incluídos separadamente em um grupo (grupo “M”), enquanto os indivíduos do restante da distribuição foram incluídos em outro grupo (grupo “F”). Além disso, foram amostrados 24 espécimes de *S. libidinosus* para serem usados comparativamente com esses grupos. Compreendendo sete localidades, Goiânia (n=1), Anicuns (n=2), Catalão (n=1), Itapuranga (n=2), Miritiba (n=9), Cocalinho (n=6) e Jataí (n=3).

Essa amostragem abrange toda distribuição de *S. nigritus*, com exceção da região de Misiones na Argentina. Os 176 indivíduos compreendem 39 localidades como mostra a Figura 2:

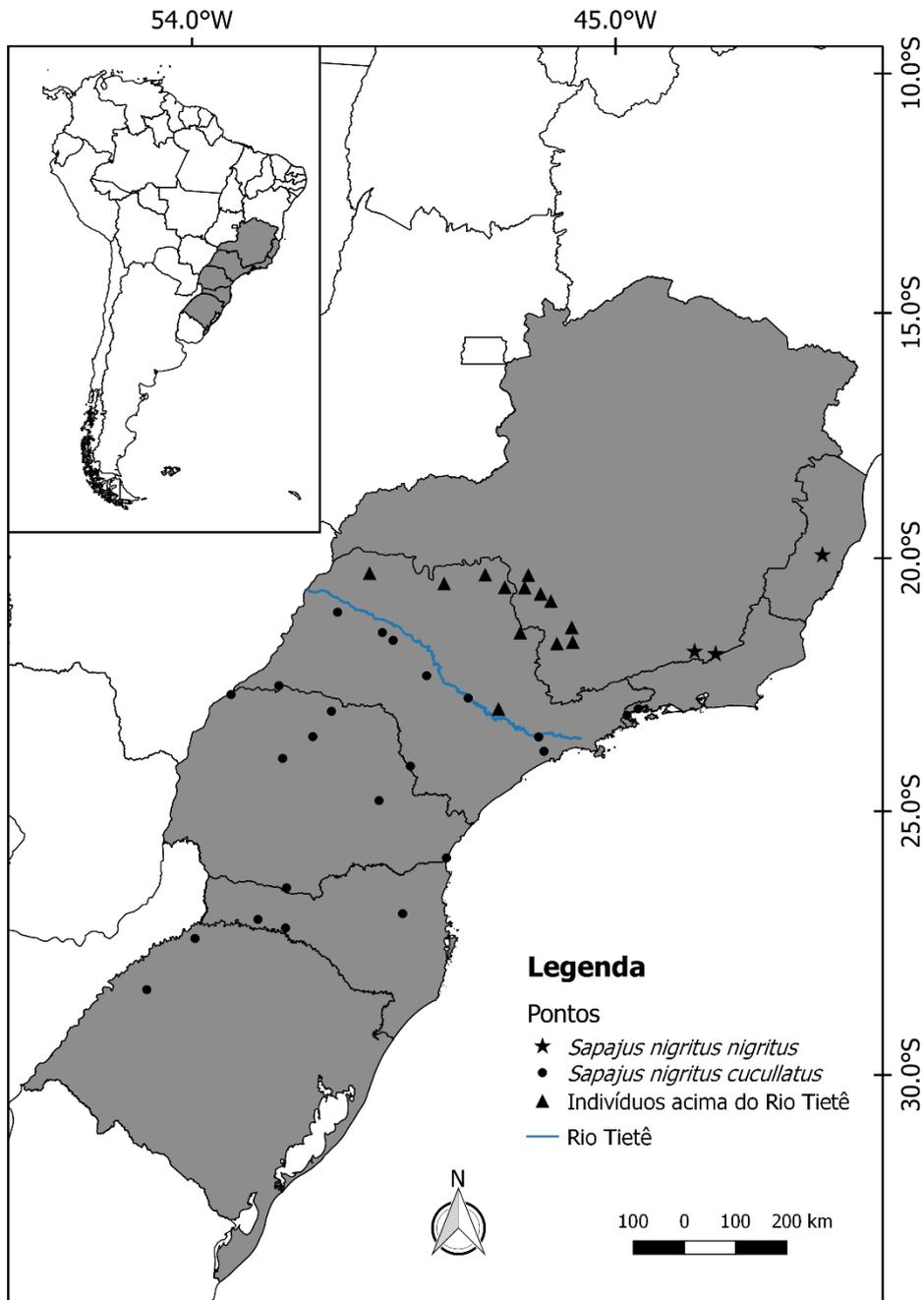


Figura 2: Mapa com as localidades de *S. nigrinus* amostradas neste trabalho.

A partir da sucinta descrição geográfica das subespécies feita por Grooves (2001), na qual não há limite preciso entre a ocorrência de cada uma delas, os indivíduos foram separados em dois grupos. No grupo que integra as localidades Mathias Barbosa MG (n=7), Além Paraíba MG (n=8) e Santa Teresa ES (n=8). Para representar o táxon *S. nigrinus nigrinus* que ocorre da costa da cidade Rio de Janeiro até nas proximidades do Rio Doce (20°S) chamado de grupo

“NIGRITUS”. E no grupo que compõe as outras 36 localidades (n=155) chamado de “CUCULLATUS”.

Para analisar diferenças morfológicas entre os diferentes ecossistemas que ocorre esta espécie foi atribuído o tipo de fitofisionomia de cada localidade. Para a atribuição da fitofisionomia foi usado o Mapa de Vegetação do Brasil (IBGE, 1993) (figura 3). A fitofisionomia foi classificada em Floresta Ombrófila Densa (FOM), Floresta Ombrófila Aberta (FOA), Floresta Ombrófila Mista (FOM), Floresta Estacional Decidual (FED) ou Floresta Estacional Semidecidual (FES). Indivíduos de localidades que se encontram na transição entre diferentes fitofisionomias não foram utilizados nessa análise. E, considerando que *S. nigrinus* é uma espécie exclusivamente florestal (Kierulff, 2015), quando a localidade encontra-se na classificação de Campos de Altitude foi usada a fitofisionomia florestal mais próxima.

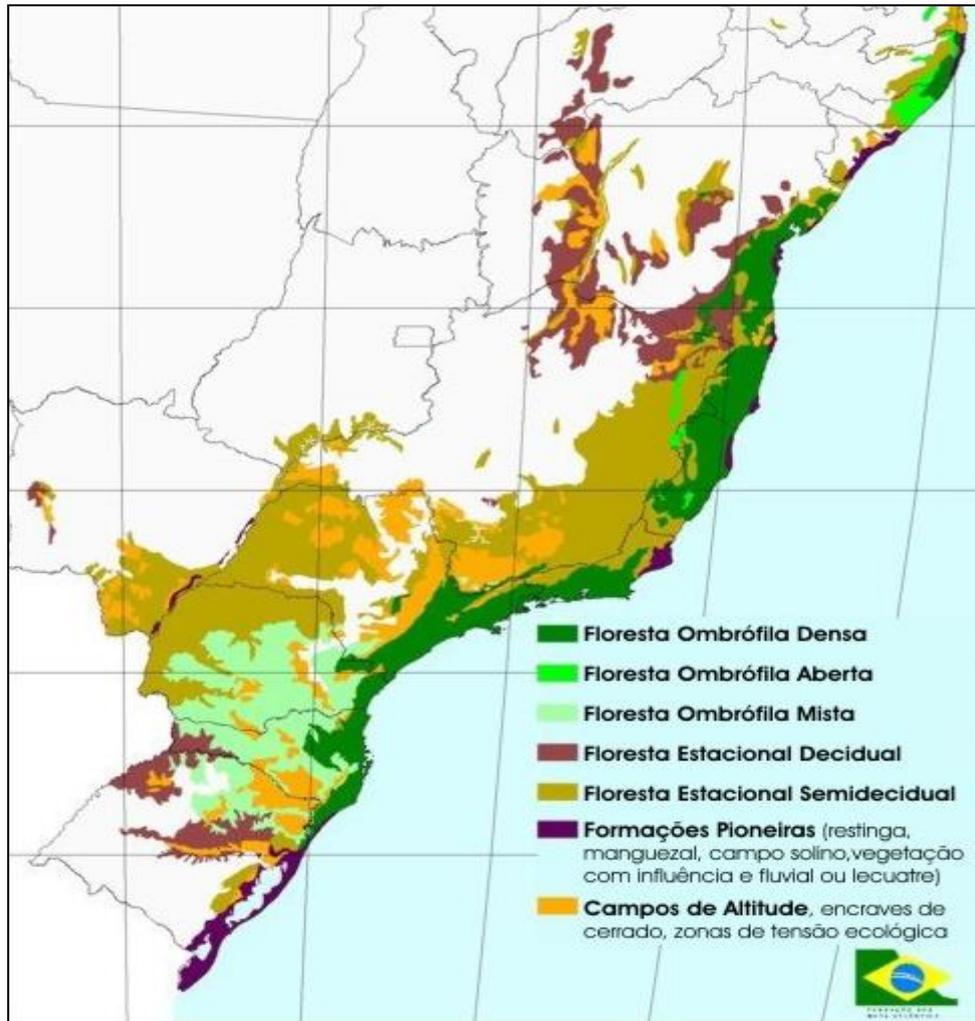


Figura 3: Fitofisionomias da Mata Atlântica. Fonte: Digitalização do Mapa de Vegetação do Brasil, IBGE, 1993, escala 1.5.000.000 - Instituto Socioambiental/Fundação SOS Mata Atlântica

Tabela 1: Número amostral por fitofisionomia.

Fitofisionomia	Localidades	N	Machos	Fêmeas	NI
Floresta Ombrófila Densa	6	14	8	6	0
Floresta Ombrófila Aberta	0	0	0	0	0
Floresta Ombrófila Mista	4	5	1	4	0
Floresta Estacional Decidual	5	28	5	4	19
Floresta Estacional Semidecidual	22	126	48	74	4
Região de Transição	2	3	3	0	0
<b>Total</b>	39	176	65	88	23

Foi coletada a informação da presença ou ausência do caráter morfológico crista sagital para inferir grupos que podem ter dieta distinta. A crista sagital é uma proeminência ao longo da linha média no topo do crânio e estudos sugerem que sua presença está relacionada com o

consumo de alimentos mais duros (Balolia, 2017). Dessa forma, a presença de crista poderia sugerir que tais indivíduos possuem uma dieta composta principalmente de alimentos mais duros e isso poderia refletir na morfologia da face ventral do crânio. A informação da presença de crista foi obtida de 136 indivíduos da amostra. Sendo que desses, 46 apresentaram crista e 90 não apresentaram.

### Procedimentos de Morfometria Geométrica

Para avaliar as diferenças morfológicas foi utilizada a técnica de morfometria geométrica que captura a variação da forma como um todo (Monteiro e Reis, 1999) e fornece uma separação eficiente de tamanho e forma (Adams et al., 2004). Foi usada a vista ventral do crânio por estar envolvida diretamente no processo alimentar e apresentar uma série de estruturas homólogas com clara identificação. Dessa forma, o crânio foi disposto verticalmente, deixando o arco zigomático alinhado ao plano vertical a fim de evitar distorções. Uma escala em papel milimetrado foi utilizada para mensurar a escala em cada imagem e transformar as unidades de pixels em unidades métricas.

Para a obtenção das imagens do MN e MZUSP foi utilizada uma câmera Nikon COOLPIX P900. Com uma lente de distância focal de 39mm. As configurações de velocidade ISO foi ISO-100, escala de número f de f/8 e zoom automático. Enquanto que para as imagens do MC foi utilizada uma câmera modelo Canon EOS Rebel T6. Com uma lente de distância focal de 50mm. As configurações de velocidade ISO foi ISO-100, escala de número f de f/2.5 e zoom digital.

Nas fotografias com a lente Nikon COOLPIX P900 a captura da imagem foi feita a uma distância de 1,15 m do crânio até a lente estendida para evitar distorções na imagem causadas

pela sua curvatura. A lente de 50 mm não apresenta curvatura e dessa forma não é gerada nenhuma distorção na imagem independente da distância utilizada.

Para nivelar a câmera com o crânio foi utilizado um tripé e um nível. A utilização do modo flash ocorreu de acordo com o grau de iluminação do ambiente. Nas fotos capturadas no Museu Nacional e Museu de História Natural do Capão da Imbuia foi utilizado flash, enquanto que nas do Museu de Zoologia da USP não foi utilizado. O uso de flash não interferiu na qualidade da marcação dos pontos.

A partir do arquivo das imagens foi criado um arquivo de *Thin-Plate Spline* (TPS) no programa TPSUtil (Rohlf, 2015). Esse arquivo foi inserido no programa TPSDig (Rohlf, 2015) para a atribuição dos marcos anatômicos.

Foram utilizados 51 marcos anatômicos (figura 4). Os marcos número 1 a 31, 38 e 44 a 47 já haviam sido utilizados no estudo biogeográfico do gênero *Sapajus* e *Cebus* (Cáceres et al., 2013). Os marcos restantes foram definidos com base em representar estruturas importantes do ponto de vista morfológico em macacos do novo mundo, como a bula timpânica e o arco zigomático (Marroig e Cheverud 2001). Não foram utilizados indivíduos com marcos faltantes.

O arquivo TPS com as coordenadas dos marcos anatômicos foi inserido no programa MorphoJ (Klingenberg, 2011). Foi realizada a Análise Generalizada de Procrustes (Generalized Procrustes Analysis - GPA) para remoção das diferenças de posição, tamanho e orientação entre as imagens, usando o alinhamento pelos principais eixos (Rohlf e Slice 1990). A GPA também fornece o tamanho centroide, calculado com a raiz quadrada da soma das distâncias quadradas do conjunto de pontos de referência a partir do centro geométrico da figura para cada indivíduo (Rohlf e Slice, 1990), que foi usado como variável de tamanho do crânio.

## Análises estatísticas

A ANOVA de Procrustes no MorphoJ (Klingenberg 2011) foi realizada para avaliar o erro na inserção dos marcos anatômicos através da comparação entre as médias dos quadrados (MS) da variação total das configurações de marcos ( $\alpha=0,01$ ).

Foi gerada uma matriz de covariância para elaboração da Análise de Componentes Principais (PCA) a fim de representar as principais tendências na variação da forma no MorphoJ (Klingenberg 2011).

As diferenças de forma entre os grupos também foram avaliadas através da Análise de Variáveis Canônicas (CVA). Na CVA também foi realizada o teste de validação cruzada com 1000 permutações no MorphoJ (Klingenberg 2011) para as variáveis com duas categorias (taxonomia, subespécie, sexo e crista sagital) e no programa R, pacote Morpho (Schlager, 2017) para a variável fitofisionomia que possui quatro categorias.

As diferenças de tamanho entre as espécies, subespécies, sexos, fitofisionomias e indivíduos com crista foi avaliada através de uma ANOVA. A variação dos tamanhos entre as categorias foi visualizada através de um boxplot. O Teste de Tukey foi realizado para averiguar diferenças entre os pares de categorias quando a ANOVA apresentou valor de p significativo. Para avaliar a alometria foi realizada uma regressão entre tamanho e forma, com os resíduos de forma, usando como variável do tamanho o log do centroide.

Através de uma MANCOVA, controlando o efeito alométrico e particionando o efeito do sexo foram exploradas as diferenças de forma entre as espécies, subespécies, fitofisionomias e indivíduos com crista. Essa análise também foi feita para extrair o efeito alométrico e avaliar o dimorfismo sexual.

As ANOVAs, MANCOVAs e Teste de Tukey foram realizados no programa R versão 3.5.2 disponível em [www.r-project.org/about.html](http://www.r-project.org/about.html), com a utilização dos pacotes: Ape (Paradis

e Schliep, 2018), Geomorph (Adams et al., 2018), MASS (Venables e Ripley, 2002), Morpho (Schlager, 2017), Rvcg (Schlager, 2017), Stats (R Core Team, 2018) e Vegan (Oksanen et al., 2018).

As mudanças de forma com grades de deformação foram visualizadas através de um *wireframe* no programa MorphoJ (Klingenberg 2011).

## RESULTADOS

A ANOVA de Procrustes mostrou que a variação entre indivíduos ( $MS=7,79 \times 10^{-5}$ ), bem como entre os lados de cada indivíduo ( $MS=8,07 \times 10^{-5}$ ), foi cerca de dez vezes maior que a variação entre os conjuntos de dados principal e réplica (erro;  $MS=3,66 \times 10^{-6}$ ), portanto foram utilizadas para as análises apenas o conjunto principal.

### Taxonomia

#### Forma

A fim de elucidar a questão taxonômica, diante da possibilidade de existir mais de uma espécie, ou híbridos nesse conjunto de dados, as primeiras análises foram feitas para verificar diferença morfológica entre as espécies *S. nigrinus* e *S. libidinosus* e como os indivíduos acima do rio Tietê (grupo “M”) se inserem neste espaço morfológico.

Utilizando somente os indivíduos de *S. libidinosus* e os de *S. nigrinus* (abaixo do rio Tietê), há grande sobreposição entre as formas das duas espécies (figura 4). A variação foi explicada principalmente pelo PC1 (35,8%) e PC2 (14,9%).

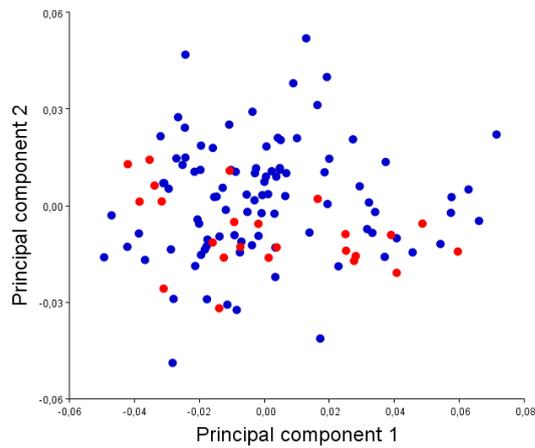


Figura 4: Análise de Componentes Principais da forma de *S. nigrilus* em azul e *S. libidinosus* em vermelho.

Inserindo os indivíduos de *S. nigrilus* (acima do rio Tietê), a PCA mostra uma grande sobreposição entre a morfologia desses, de *S. nigrilus* (abaixo do rio Tietê) e *S. libidinosus* (figura 5). Os dois principais componentes explicaram 35,5% e 13,6% respectivamente.

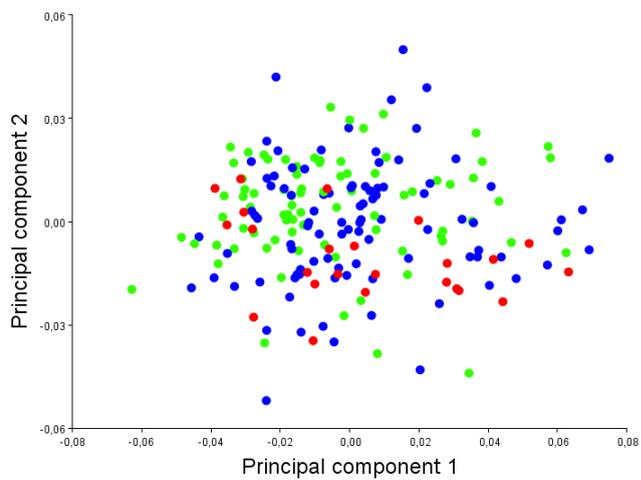


Figura 5: Análise de Componentes Principais da forma de *S. nigrilus* em azul escuro, grupo "Tietê" em verde e *S. libidinosus* em vermelho.

Na CVA sem o grupo "Tietê", as duas espécies apresentaram estruturação (figura 6) porém sem significância estatística ( $p=0,066$ ).

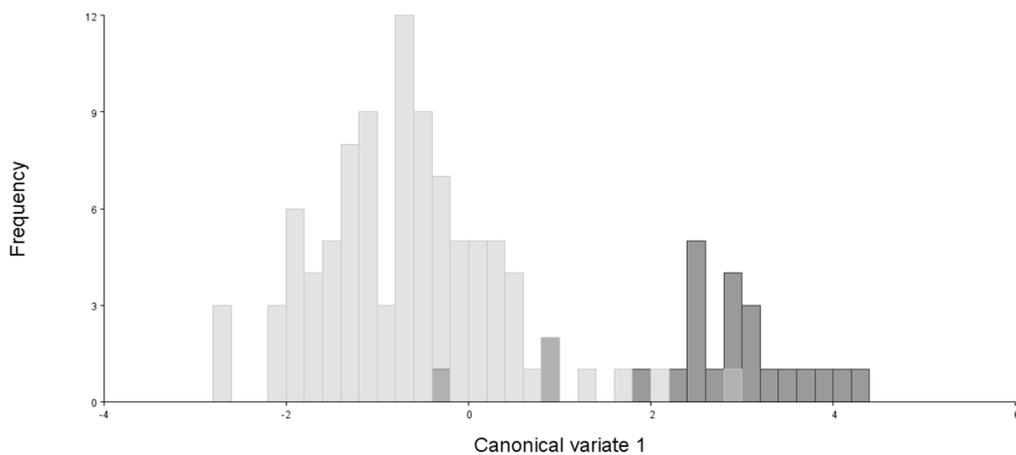


Figura 6: Análise de Variáveis Canônicas entre *S. nigrinus* (sem o grupo "Tietê") em cinza claro e *S. libidinosus* em cinza escuro.

Na validação cruzada sem o grupo "Tietê" 83% dos indivíduos de *S. libidinosus* (N=24) e 82% dos indivíduos de *S. nigrinus* (N=95) foram classificados corretamente.

Já no histograma da CVA, com os indivíduos acima do rio Tietê inseridos em *S. nigrinus*, houve estruturação entre as duas espécies *S. libidinosus* e *S. nigrinus*, com valor de p significativo ( $p=0,01$ ):

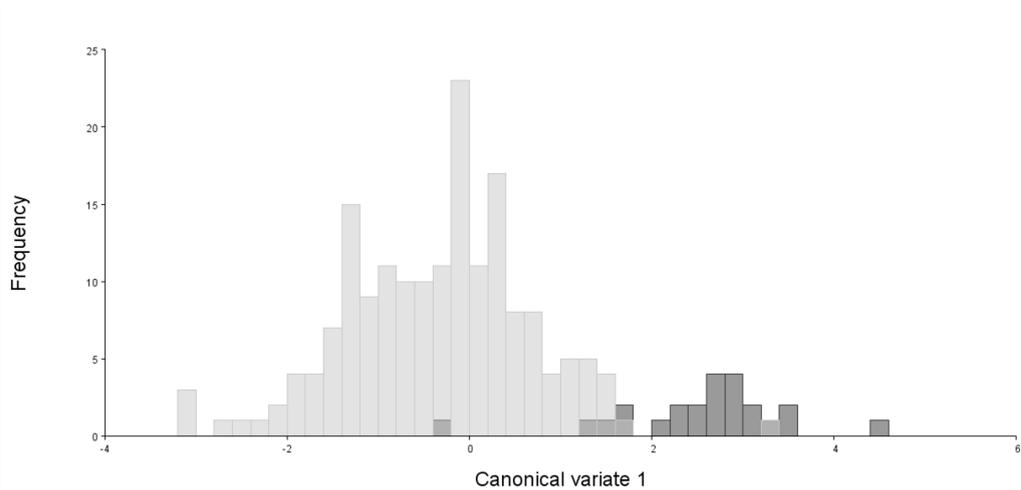


Figura 7: Análise de Variáveis Canônicas entre *S. nigrinus* (com o grupo "Tietê") em cinza claro e *S. libidinosus* em cinza escuro.

No teste de validação cruzada para esse conjunto de dados, 75% dos indivíduos de *S. libidinosus* (N=24) e 86% dos indivíduos de *S. nigrinus* (N=176) foram classificados corretamente.

A CVA usando o grupo “Tietê” como um grupo separado de *S. nigrinus* apresenta valores significativos entre esse grupo e as duas espécies (figura 8). Não há diferenças significativas entre a morfologia das duas espécies (tabela 2).

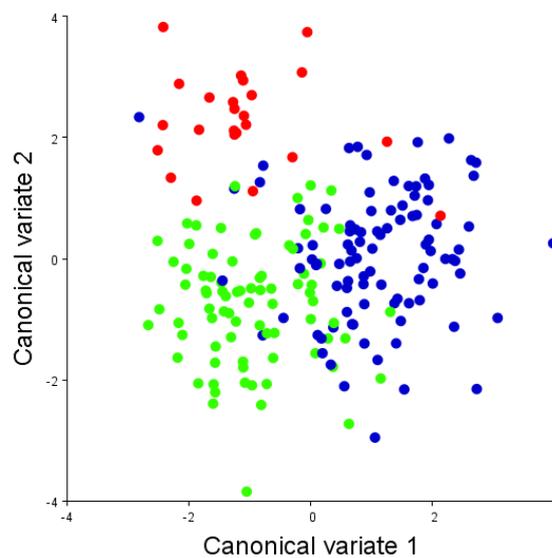


Figura 6: Análises de Variáveis Canônicas entre *S. nigrinus* em azul, "Tietê" em verde e *S. libidinosus* em vermelho.

Tabela 2: Diferenças entre *S. nigrinus*, "Tietê" e *S. libidinosus* apresentadas pela CVA.

	<b>Distância de Procrustes</b>	<b>Valor de p</b>
<i>S. nigrinus</i> - <i>S. libidinosus</i>	0,0142	0,0716
<i>S. nigrinus</i> - "Tietê"	0,0124	0,0066
<i>S. libidinosus</i> - "Tietê"	0,0217	0,0015

Para esse conjunto de dados no qual o grupo “Tietê” é excluído o teste de permutação apresentou classificação correta de 79% dos indivíduos de *S. libidinosus* e 82% dos indivíduos de *S. nigrinus* (p=0,0001).

Na análise da forma da MANCOVA, controlando a alometria e particionando o efeito do sexo sobre a forma, houve diferenças significativas ( $p=0,0003$ ) para o fator espécie, porém com um baixo percentual de explicação sobre a forma (1,2%).

## Tamanho

O efeito do sexo sobre o tamanho foi retirado na ANOVA, que demonstrou que há diferenças de tamanho entre as espécies ( $p=0,02$ ). A variável categórica espécie foi responsável por 1,6% da explicação do tamanho dos indivíduos ( $F=4,31$ ). A distribuição dos valores pode ser visualizadas na figura 9.

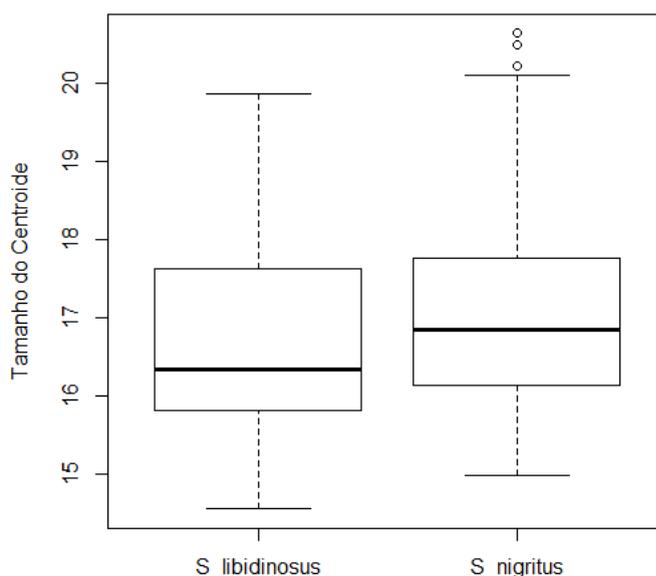


Figura 7: ANOVA do tamanho do crânio entre *S. nigrinus* e *S. libidinosus*.

Na ANOVA aonde o grupo “Tietê” é separado de *S. nigrinus*, há diferenças significativas de tamanho entre *S. nigrinus*, *S. libidinosus* e “Tietê” ( $p=1e-04$ ). O fator que distingue estes grupos é responsável por 8,7% das diferenças de tamanho. ( $F=13,28$ ). As diferenças podem ser visualizadas na figura 10:

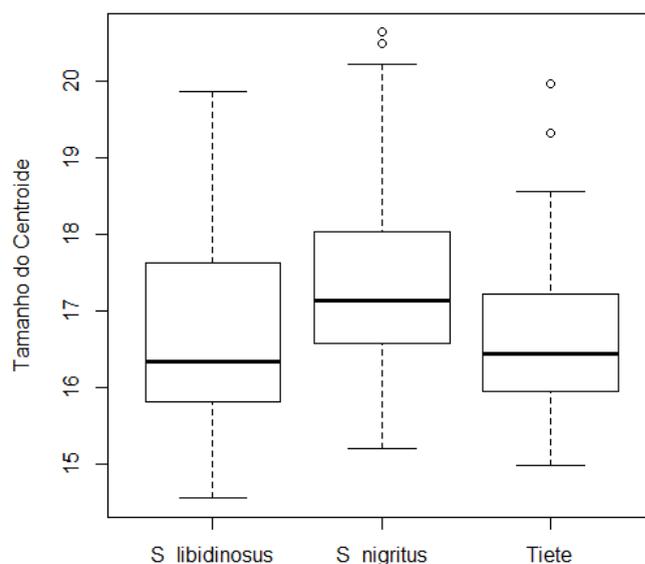


Figura 8: Análise da Variância de tamanho entre *S. nigrinus*, grupo "Tietê" e *S. libidinosus*.

O teste de Tukey para diferenças de tamanho entre os três grupos anteriores foi significativo entre os pares *S. nigrinus* – *S. libidinosus* e Tietê – *S. nigrinus*:

Tabela 3: Teste de Tukey para o tamanho entre *S. nigrinus*, grupo "Tietê" e *S. libidinosus*.

	<b>diff</b>	<b>lwr</b>	<b>upr</b>	<b>p</b>
<b><i>S. nigrinus</i> – <i>S. libidinosus</i></b>	0.742	0.227	1.258	0.002
<b>Tietê – <i>S. libidinosus</i></b>	0.100	-0.423	0.625	0.892
<b>Tietê – <i>S. nigrinus</i></b>	-0.642	-0.983	-0.300	$4,4 \cdot 10^{-5}$

Dessa forma, a taxonomia não separa as espécies através da forma como demonstra a CVA na qual foram usados somente indivíduos de taxonomia clara. E não houve diferenças significativas de tamanho entre o grupo "Tietê" e *S. libidinosus* no teste de Tukey. Diante da dúvida sobre qual espécie pertencem os indivíduos acima do rio Tietê o grupo "Tietê" foi excluído do conjunto de dados.

Portanto, a amostra passa a contar com um total de 95 indivíduos, sendo 41 fêmeas, 34 machos e 20 indivíduos sem o sexo informado.

## Subespécies

### Forma

Não houve separação da forma alométrica das subespécies *S. nigrinus nigrinus* e *S. nigrinus cucullatus* na PCA (Figura 11). O PC1 explicou 34% da forma enquanto que o PC2 explicou 15,7 %.

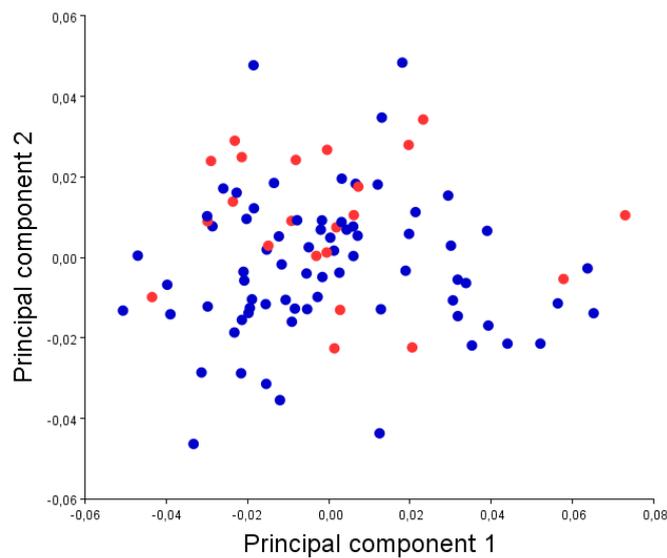


Figura 9: Análise de Componentes Principais da forma das subespécies *S. nigrinus cucullatus* em azul e *S. nigrinus nigrinus* em vermelho

Na CVA, houve estruturação entre as duas subespécies como mostra a figura 12. As diferenças entre as duas subespécies foram significativas ( $p=0,012$ ).

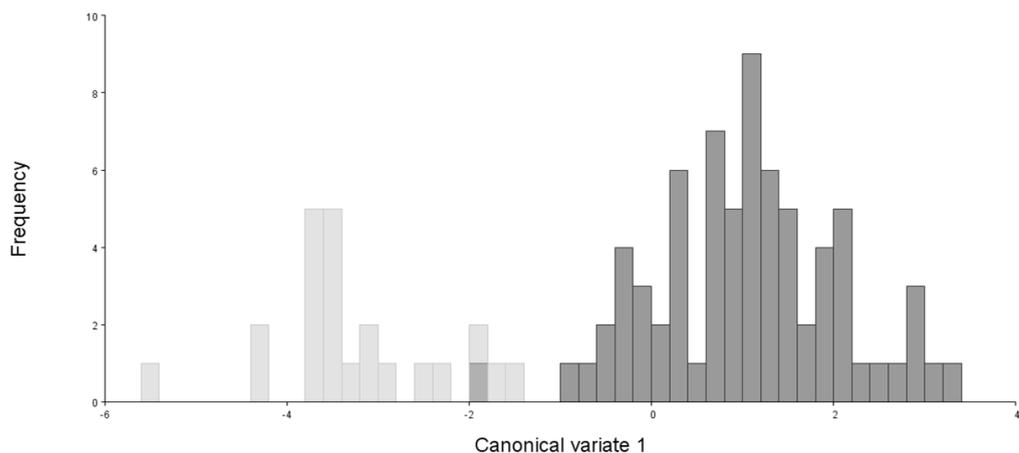


Figura 10: Análise de Variáveis Canônicas entre *S. nigrinus nigrinus* em cinza claro e *S. nigrinus cucullatus* em cinza escuro.

No teste de validação cruzada, 79% dos indivíduos de *S. nigrinus cucullatus* (N=72) e 74% dos indivíduos de *S. nigrinus nigrinus* (N=23) foram classificados corretamente.

Na MANCOVA, controlando o efeito do tamanho e particionando a influência do sexo sobre a forma, o fator subespécie foi significativo ( $p=1e-04$ ). E a subespécie explica 3,7% da variação da forma ( $F= 5.03$ ).

## Tamanho

Não há diferenças de tamanho entre a categoria subespécies como demonstra a figura 13. Na ANOVA controlando o efeito do sexo sobre o tamanho, a subespécie teve 0,3% de explicação sobre o tamanho, esse valor não foi significativo entre as duas subespécies ( $p=0,53$ ), ( $F=0,32$ ).

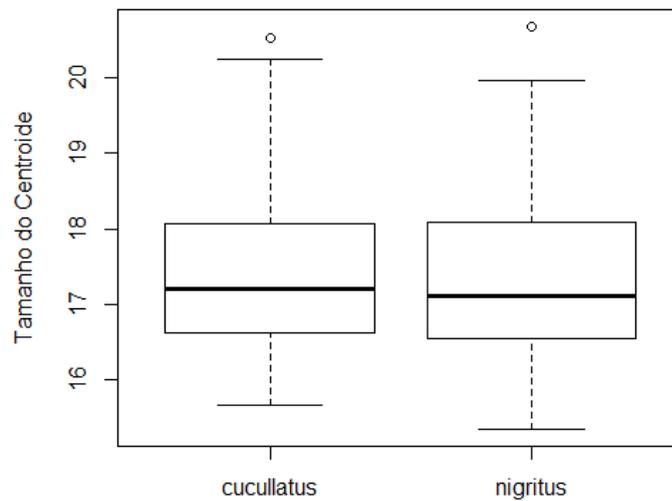


Figura 11: Análise de Variância do tamanho entre *S. nigrinus nigrinus* e *S. nigrinus cucullatus*.

## Dimorfismo Sexual

### Forma

Para as análises de dimorfismo sexual foram utilizados 75 indivíduos com sexo identificado. Nos resultados da variação da forma entre os sexos, a PCA mostrou uma sutil diferenciação entre machos e fêmeas, com os machos se concentrando mais à direita e abaixo enquanto que as fêmeas estão mais acima e à esquerda do morfoespaço definidos pelos scores dos dois primeiros PC (Figura 14). O PC1 explicou 36,4% e o PC2 16,1% da variação na forma.

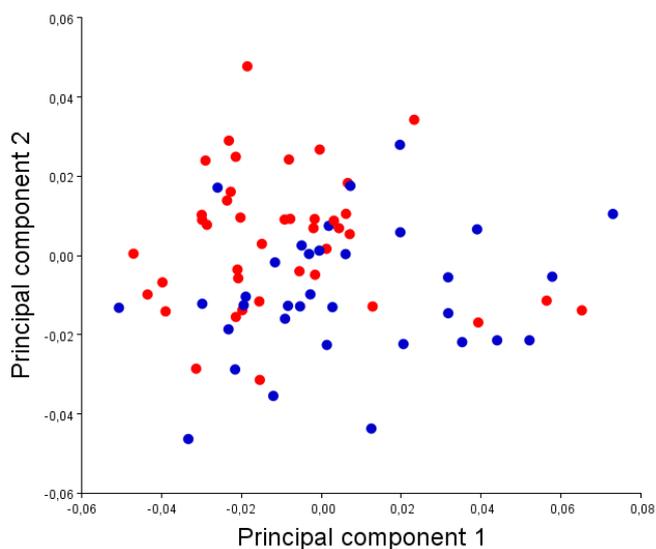


Figura 12: Análise de Componentes Principais da forma de machos em azul e fêmeas em vermelho.

Na CVA machos e fêmeas ficaram bem estruturados (figura 15), e a diferença entre suas formas cranianas foi significativa ( $p=0,0008$ ).

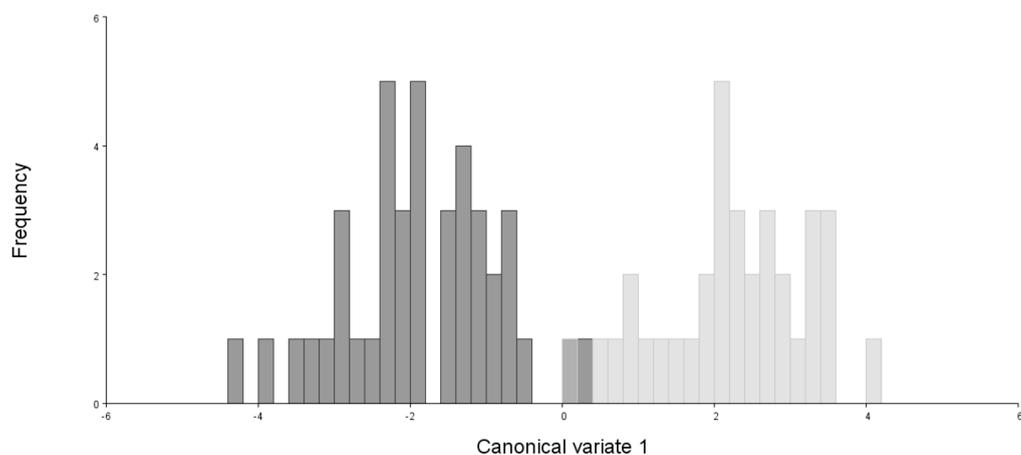


Figura 13: Análise de Variáveis Canônicas da forma de fêmeas em cinza escuro e machos em cinza claro.

No teste de validação cruzada 58% das fêmeas e 68% dos machos foram classificados corretamente. As diferenças ressaltadas pela CVA entre as médias dois sexos podem ser visualizadas nas figuras 25 e 26 dos anexos e na tabela 4.

Tabela 4: Diferenças das médias entre machos e fêmeas apresentadas pela CVA (CV1).

<b>Estrutura</b>	<b>Machos</b>	<b>Fêmeas</b>
<b>Forame magno</b>	Menor	Maior
<b>Bula timpânica</b>	Mais posterior	Mais anterior
<b>Basisfenoide x Occipital</b>	Mais posterior	Mais anterior
<b>Arco zigomático</b>	Maior	Menor
<b>Focinho</b>	Menos largo	Mais largo
<b>Canino</b>	Maior	Menor

Controlando o efeito do tamanho sobre a forma, a MANCOVA apresentou diferença significativa ( $p=0,0011$ ) da forma entre os dois sexos. O sexo do indivíduo teve 2,8% de influência sobre sua forma ( $F=3,99$ ).

## Tamanho

Além de dimorfismo de forma, houve significativo dimorfismo sexual para o tamanho ( $p=0,00001$ ), demonstrado pelo boxplot (figura 16) da ANOVA. Sendo que o sexo teve 24,4% de influência sobre o tamanho ( $F=23,8$ ).

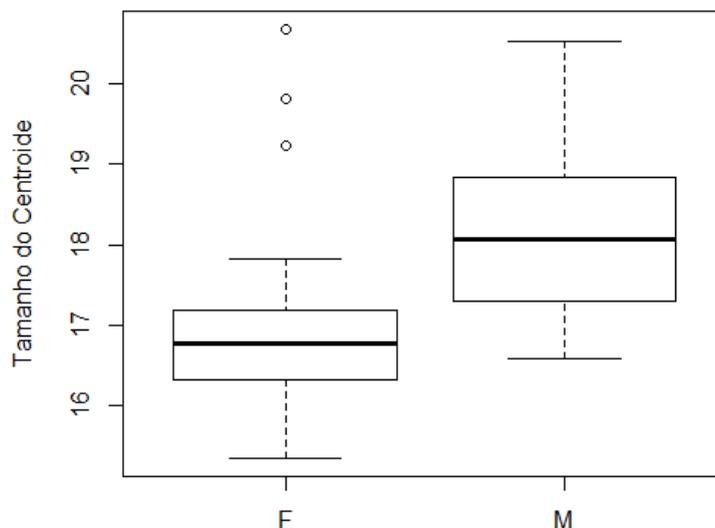


Figura 14: Análise da Variância do tamanho entre fêmeas (F) e machos (M).

## Fitofisionomia

### Forma

Nas análises da fitofisionomia foram usados 92 indivíduos para os quais foi possível atribuir a fitofisionomia. Três indivíduos não foram usados porque se encontram em áreas de transição de duas ou mais fitofisionomias. Na PCA da fitofisionomia houve sobreposição de indivíduos de todas as fitofisionomias como mostra a figura 17. O PC1 foi responsável por 32,8% da variação da forma e o PC2 por 15,9%.

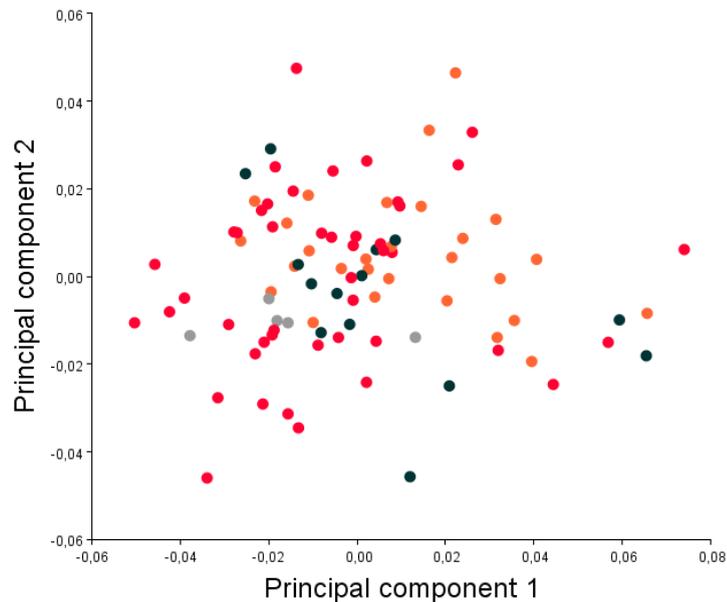


Figura 15: Análises de Componentes Principais da forma alométrica das diferentes fitofisionomias. FED (em laranja), FES (em vermelho), FOD (em preto) e FOM (em cinza).

Na CVA houve separação no morfoespaço entre as fitofisionomias Floresta Estacional Decidual, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Densa. Os indivíduos que pertencem à Floresta Ombrófila Mista foram agrupados juntos aos indivíduos da Floresta Estacional Semidecidual (figura 18). Os valores de  $p$  foram significativos apenas entre as comparações Floresta Estacional Decidual versus Floresta Estacional Semidecidual ( $p=0,0006$ ),

Floresta Ombrófila Mista versus Floresta Estacional Decidual ( $p=0,005$ ) e Floresta Estacional Semidecidual versus Floresta Ombrófila Densa ( $p=0,04$ ).

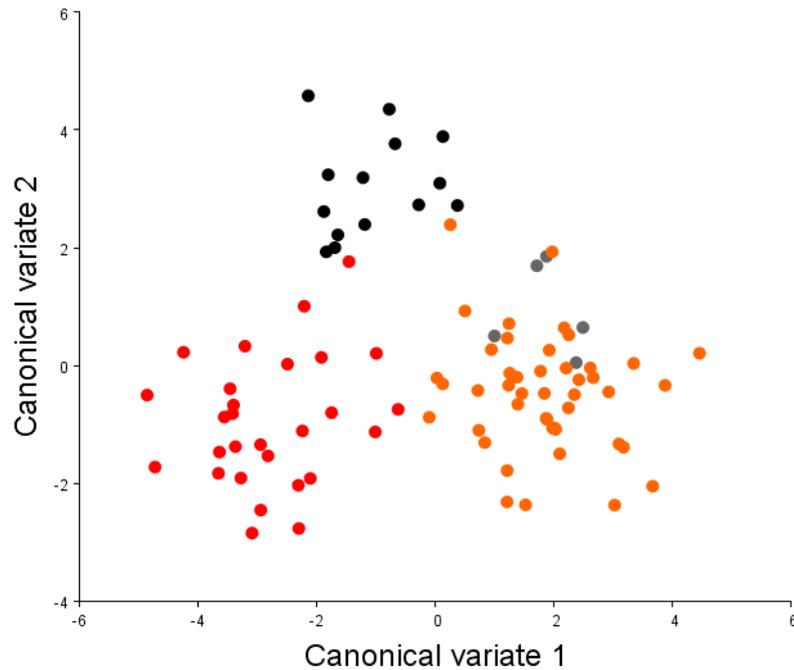


Figura 16: Análise de Variáveis Canônicas da forma alométrica das diferentes fitofisionomias. FED (em vermelho), FES (em laranja), FOD (em preto) e FOM (em cinza).

No teste de validação cruzada 71,4% dos indivíduos da Floresta Estacional Decidual ( $N=28$ ), 66,6% da Floresta Estacional Semidecidual ( $N=126$ ) e 42,8% da Floresta Ombrófila Densa ( $N=14$ ) foram classificados corretamente em sua fitofisionomia. Todos indivíduos da Floresta Ombrófila Mista ( $N=5$ ) foram classificados como pertencentes à Floresta Estacional Semidecidual.

Na CVA, o CV1 separa FED e FES. As diferenças entre FES e FED estão representadas pelos marcos do arco zigomático e da bula timpânica. O CV2 separa a forma de FOD e FED/FES. As diferenças na forma média de FOD e FED/FES são mais sutis e estão representadas pelos marcos do arco zigomático, sutura do basisfenoide com occipital e forame magno. Os *wireframes* podem ser visualizados nas figuras 27, 28, 29 e 30 dos anexos.

Na MANCOVA controlando o efeito do tamanho e particionando a influência do sexo sobre a forma, a fitofisionomia teve influência significativa sobre a forma ( $p=0,001$ ). O tipo de fisionomia em que o indivíduo se encontra é responsável por 3,8% da sua forma ( $F=1,56$ ). Além disso, 69% das diferenças estão entre os indivíduos da fitofisionomia.

## Tamanho

A ANOVA não apresentou diferenças significativas de tamanho entre as diferentes fitofisionomias ( $p=0,08$ ). E o teste de Tukey não apresentou diferenças significativas entre o tamanho de nenhum dos pares:

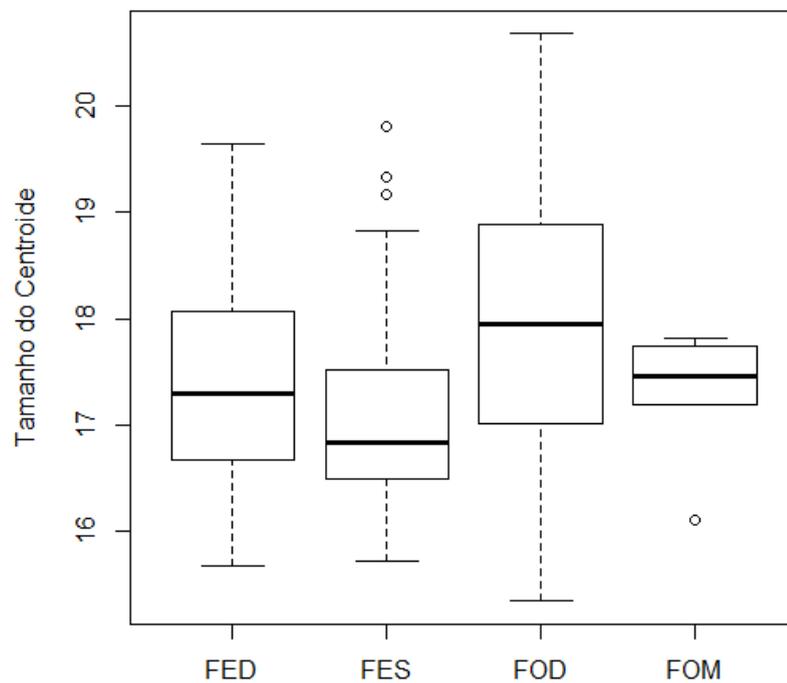


Figura 17: Análise de Variância de Tamanho entre as diferentes fitofisionomias.

Tabela 5: Teste de Tukey para o tamanho das Fitofisionomias *diff* = diferenças brutas, *lwr/upr* = intervalo de confiança.

	<b>diff</b>	<b>lwr</b>	<b>upr</b>	<b>Valor de p</b>
<b>FES-FED</b>	- 0.315	- 0.958	0.327	0.574
<b>FOD-FED</b>	0.369	- 0.505	1.244	0.686
<b>FOM-FED</b>	0.034	- 1.263	1.332	0.999
<b>FOD-FES</b>	0.684	- 0.133	1.503	0.133
<b>FOM-FES</b>	0.349	- 0.910	1.609	0.885
<b>FOM-FOD</b>	- 0.335	- 1.727	1.057	0.921

## Crista Sagital

### Forma

Dos 66 indivíduos de *S. nigrinus* 18 apresentaram crista sagital como mostra a tabela a seguir:

Tabela 6: Indivíduos com o carácter crista sagital.

	<b>Presença de crista</b>	<b>Ausência de crista</b>	<b>Informação não coletada</b>
<b>Fêmeas</b>	10	17	14
<b>Machos</b>	6	13	15
<b>NI</b>	3	17	-
<b>Total</b>	19	47	29

Os indivíduos com e sem crista permaneceram agrupados na PCA como mostra a figura 20. O PC1 foi responsável por 34,6% e o PC2 por 12,6% da variação na forma.

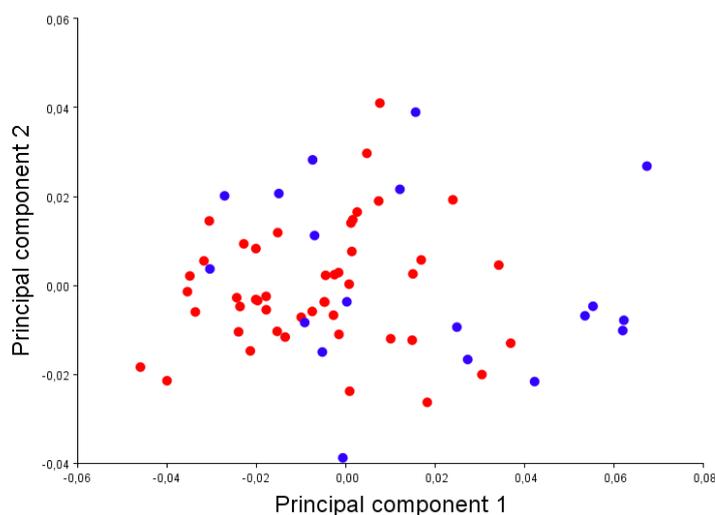


Figura 18: Análise de Componentes Principais da forma alométrica dos indivíduos com crista sagital em azul e sem crista sagital em vermelho.

Na CVA houve estruturação entre os indivíduos que possuíam crista e os sem crista (figura 21), com diferenças significativas na morfologia ( $p=0,0003$ ). No teste de validação cruzada 70% dos indivíduos sem crista ( $N=47$ ) e 53% ( $N=19$ ) dos indivíduos com crista foram classificados corretamente em sua categoria.

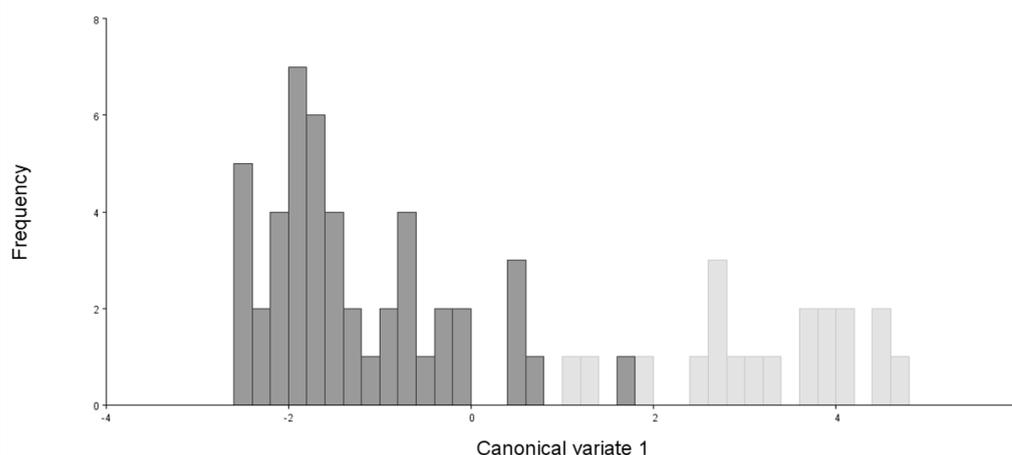


Figura 19: Análise de Variáveis Canônicas dos indivíduos com crista em cinza claro e sem crista em cinza escuro.

A crista sagital sugere aumento da força de mordida pois possibilita uma maior inserção de músculos. Dessa forma, foi gerada uma PCA somente com os marcos anatômicos da região da face, uma somente com os marcos anatômicos do neurocrânio e outra somente com os

marcos anatômicos do arco zigomático. Mesmo assim, não houve diferença da forma entre os indivíduos que apresentavam e que não apresentavam a crista sagital. A MANCOVA controlando o tamanho e particionando o efeito do sexo não apresentou valores significativos.

## Tamanho

A ANOVA para o tamanho não apresentou valores significativos para a categoria “Crista”.

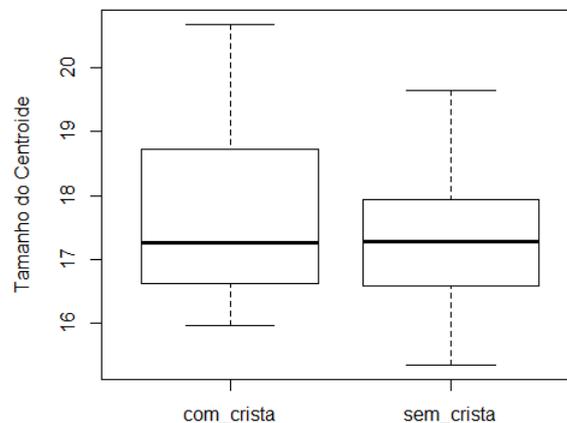


Figura 20: Análise de Variância do tamanho dos indivíduos com e sem crista sagital.

## Alometria

A regressão entre a forma e o tamanho apresentou uma linha de tendência positiva (figura 23), evidenciando que a forma do indivíduo está relacionada ao seu tamanho ( $p < 0,0001$ ).

A alometria teve um percentual de 22,8% na forma total.

Essa linha de tendência que ocorre dentro da espécie, serve também para os indivíduos que compartilham o mesmo sexo, como mostram as elipses que englobam cada sexo na figura 23.

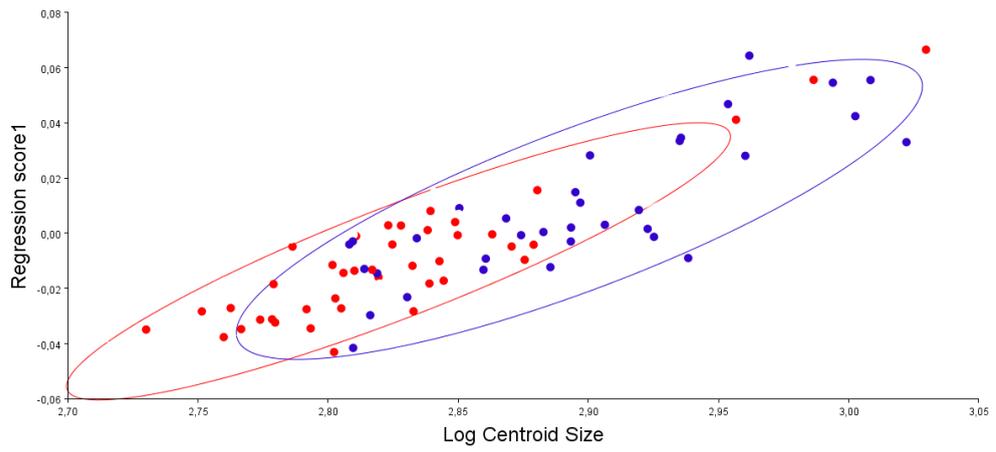


Figura 21: Regressão dos resíduos de forma com o tamanho (log do centroide).

## DISCUSSÃO

A Taxonomia funciona como um pilar nas Ciências Biológicas. As pesquisas científicas que usam organismos biológicos, desde as mais simples até as mais complexas, necessitam da correta classificação taxonômica do seu alvo de estudo já que o uso de uma amostra que inclui mais de uma espécie pode produzir resultados enganosos. Dessa forma, como no estado de São Paulo é descrita somente a ocorrência do macaco-prego da espécie *S. nigritus* (Mittermeier e Rylands, 2013), mas Kinzey (1982) e Aquino e colaboradores (2010) questionaram esta distribuição. Assim as primeiras análises do presente estudo tiveram objetivo de elucidar a taxonomia do grupo “Tietê”.

As análises aqui feitas, não tiveram a intenção de identificar quais espécies ocorrem no estado de São Paulo, pois a metodologia aqui usada não fornece dados para tal. Porém através da investigação da morfologia da vista ventral do crânio, e com a comparação de indivíduos de *S. nigritus* e *S. libidinosus*, procuramos compreender como os indivíduos acima do rio Tietê se comportam no conjunto de dados. Além disso, a partir dos resultados tentar fazer inferências sobre o lugar taxonômico a qual pertence esse grupo.

No entanto, os resultados encontrados reforçam a dúvida taxonômica sobre o grupo “Tietê”. Na PCA há completa sobreposição entre as duas espécies. E quando o grupo “Tietê” é inserido neste morfoespaço, ele é compartilhado igualmente com as duas espécies. Na CVA usando o grupo “Tietê” dentro de *S. nigritus*, há separação entre as duas espécies. Porém, tirando o grupo “Tietê”, não há mais diferenças significativas entre as espécies, podendo a significância estatística estar sendo causada apenas pelo número amostral e não por reais diferenças na forma entre as espécies.

Na CVA usando “Tietê” como um grupo único, separado de *S. nigritus* e *S. libidinosus*, os três grupos ficam estruturados no morfoespaço. No entanto, só ocorre diferença estatística

entre os pares *S. libidinosus* versus “Tietê”. Não há diferenças significativas entre “Tietê” e *S. nigritus* ao passo que também não há diferenças significativas entre as duas espécies.

Apesar da forma craniana ter separado “Tietê” de *S. libidinosus*, ela não pode ser usada para sugerir que o grupo poderia pertencer a *S. nigritus* já que a mesma não foi capaz de separar as duas espécies no morfoespaço. O fator que causa a separação de *S. libidinosus* e “Tietê” para a forma alométrica deve ser outro se não o taxonômico. O tamanho, pelo contrário, separa as duas espécies, além de apresentar diferenças entre “Tietê” e *S. nigritus* e agrupar “Tietê” com *S. libidinosus*.

Considerando que *S. nigritus* ocorre na Mata Atlântica e *S. libidinosus* no Cerrado, em habitats mais secos, é de se esperar que o clima que direciona mudanças entre as espécies desse gênero pudesse resultar em diferenças na forma do crânio dessas duas espécies. No entanto, não houve diferenças entre elas para essa estrutura. Cáceres e colaboradores (2013) também não encontraram diferenças morfológicas nas comparações par a par de *S. nigritus* e *S. libidinosus*, nem para a forma e nem para tamanho.

Como houve recente radiação desse grupo (Lima et al., 2017), a similaridade na forma entre *S. nigritus* e *S. libidinosus* poderia estar relacionada ao curto período de divergência das duas espécies. Entretanto, outras espécies de *Sapajus* exibem diferenças morfológicas entre si, como é o caso das espécies amazônicas (*S. macrocephalus* e *S. apella*) comparadas com a espécie de Mata Atlântica *S. nigritus* (Lynch-Alfaro, et al., 2012)

Das espécies de *Sapajus*, *S. libidinosus* é amplamente estudada devido à sua capacidade de usar ferramentas (Proffitt et al., 2016; Falótico et al., 2018; Mendes et al., 2015). O uso de ferramentas para modificar o alimento, como a pedra para quebrar frutos duros, são adaptações comportamentais que podem substituir adaptações na morfologia do crânio (Ross e Iriarte-Diaz, 2014). À vista disso, e considerando que foi avaliada a variação da vista ventral do crânio, que

está diretamente envolvida com o sistema de alimentação, talvez *S. libidinosus* não necessite de uma morfologia diferenciada para ocupar os ambientes secos do Cerrado. Outra hipótese pode ser que, a informação contida na vista ventral do crânio talvez não seja suficiente para resgatar a diferença morfológica causada pelas diferenças de hábitat e taxonômicas entre *S. nigrinus* e *S. libidinosus*. De fato, análises usando a face e estruturas pós cranianas mostraram que *S. libidinosus* é a espécie mais distinta de todas as outras do gênero, pois diferentemente das demais, está associada à terrestrialidade (Wright *et al.*, 2015; Verdane, 2010).

Como não há diferenças na forma entre as duas espécies, se torna inviável fazer inferências sobre a taxonomia desses indivíduos com os resultados aqui encontrados. Ao mesmo tempo, é de suma importância a investigação mais profunda desses indivíduos para o esclarecimento de que espécie ocorre nessa região. O uso de outros caracteres morfológicos, como a mandíbula e elementos pós-craniais, pode contribuir com informações complementares e elucidar essa questão. Sobretudo, porque *S. libidinosus* é uma espécie que pode ocupar ambientes terrestres (Visalberghi *et al.*, 2008), enquanto *S. nigrinus* é essencialmente arborícola (Kierulff *et al.*, 2015), e o esqueleto pós-craniano poderia refletir as adaptações necessária a esses diferentes hábitos de vida.

O conhecimento da taxonomia dos macacos-prego da região acima do rio Tietê é fundamental para a elaboração dos limites exatos de distribuição das espécies envolvidas. No momento há a possibilidade de ocorrência da espécie *S. nigrinus* ou *S. libidinosus*, da ocorrência simpátrica das duas espécies ou até mesmo a possibilidade da existência de híbridos.

Nesse contexto, a descrição de zonas de hibridação é necessária para a conservação das espécies (Mullen, 2017). Recentemente foram avaliadas localidades com ocorrência histórica da espécie *S. robustus*, classificado como ameaçado (IUCN, 2015). Martins e colaboradores (2017), constataram a ausência da espécie em várias localidades e, além disso, descobriram que

em algumas localidades, onde só era conhecida a presença de *S. robustus* ocorre concomitantemente a espécie *S. nigrinus*. Os autores analisaram caracteres externos dos capuchinhos dessas localidades e detectaram características externas intermediárias entre as espécies *S. robustus* e *S. nigrinus*. Dessa forma, sugeriram a existência de uma zona híbrida, entre o rio Santo Antônio e o rio Suaçuí em Minas Gerais. A partir disso, foram sugeridas ações emergenciais para a proteção da espécie ameaçada *S. robustus*.

Nesse sentido, é necessária a investigação genética do grupo “Tietê”, para o esclarecimento completo sobre a taxonomia desse grupo. O conhecimento da estrutura genética das populações acima do rio Tietê poderá indicar a sua taxonomia, bem como, se existem híbridos nessa região.

Outra questão taxonômica que foi explorada no presente estudo foi a investigação morfológica das subespécies descritas por Grooves (2001). Os resultados apontam diferenças significativas entre a forma do crânio das duas subespécies. O fator subespécie teve um valor baixo de explicação sobre a forma se comparado com a influência causada pela alometria. No entanto, a subespécie e o fator fitofisionomia foram as variáveis que tiveram os maiores percentuais de explicação sobre a forma total (3,7 e 3,8%, respectivamente) se comparados com o sexo e taxonomia (2,8 e 1,2% respectivamente).

Na diagnose feita por Grooves (2001), o autor separa as duas subespécies a partir da coloração do pelo. Porém, o gênero *Sapajus* é conhecido por apresentar uma ampla variação na cor da pelagem, manifestada tanto entre espécies como entre populações de uma mesma espécie (Silva Júnior, 2001). A espécie *S. nigrinus* inclusive é uma das espécies que apresenta grande variação morfológica nesse carácter (Silva Junior, 2001). Outro problema da classificação de Grooves (2001) é a imprecisão na definição dos limites geográficos de *S. nigrinus nigrinus* e *S. nigrinus cucullatus*. As coordenadas geográficas citadas pelo autor não representam barreiras

físicas como rios ou cadeia de montanhas. E, devido à grande capacidade de mobilidade desses indivíduos (Jack e Fedigan, 2004), é duvidoso pensar que essas distribuições representam subespécies.

Apesar disso, os dados aqui encontrados mostram diferenciação morfológica entre esses dois grupos. No entanto, considero que as diferenças encontradas entre os dois grupos que compõe as subespécies não são suficientes a ponto de representar subespécies. Subespécies são constituídas de populações de um organismo que vivem marcadas pelo isolamento geográfico ou evolutivas de outras populações da mesma espécie e devem apresentar algum grau de distinção genética (Fünfstück et al., 2015). Caso houvesse uma maior diferença morfológica do que foi encontrada em meus resultados, mesmo assim seriam necessárias análises complementares para poder afirmar com salvaguarda a existência de subespécies em *S. nigritus*. Aqui, cabe novamente a investigação genética, a fim de verificar se essas subespécies representam Unidades de Manejo ou Unidades Evolutivamente Significativas.

Em *S. nigritus* há dimorfismo sexual para forma e tamanho. O sexo foi o único fator biológico que separou os indivíduos de cada categoria no morfoespaço da PCA. Na CVA houve estruturação entre os sexos, porém os percentuais de classificação correta da função discriminante foram mais baixos se comparados aos percentuais da espécie e subespécie. Se avaliarmos o gráfico da PCA encontramos algumas fêmeas ocupando o morfoespaço dos machos e vice-versa. A classificação do sexo pode ter sido feita erroneamente para esses indivíduos, já que o clitóris das fêmeas se assemelha a um pênis e dificulta a identificação dos sexos (Fragaszy et al., 2004).

Existe um forte dimorfismo de tamanho entre machos e fêmeas. Somente as variáveis espécie (1,6%) e sexo (24,4%) apresentaram influência significativa sobre o tamanho do crânio, sendo que o sexo teve um percentual bem maior que o fator espécie. Já a influência do sexo

sobre a forma não foi tão alta (2,8%), sendo inclusive menor que a influência causada pela fitofisionomia (3,8%). No entanto, considerando as análises da forma total como a PCA e CVA vemos que há notória separação entre os sexos. Dessa maneira, percebe-se que é o tamanho do crânio que mais influencia o dimorfismo sexual.

Essa conclusão é apoiada pela regressão entre forma e tamanho que mostra que machos são maiores e são separados das fêmeas através do tamanho e forma alométrica ao longo da linha de tendência da egressão. Simplificando, machos possuem forma de machos principalmente porque têm tamanho maior e fêmeas forma de fêmeas porque têm tamanho menor. A alometria parece ser o fator que predispõe o dimorfismo sexual em *S. nigritus*.

As diferenças morfológicas entre os sexos é amplamente observado em primatas (Leigh, 1995; Ravosa, 1991; Plavcan e van Schaik, 1997; Schaefer et al., 2004). O dimorfismo sexual é marcante nesse grupo e varia em magnitude e padrão entre as espécies (Schaefer et al., 2004). O caminho biológico que leva as espécies para encontrar essas diferenças morfológicas é variável. Enquanto que, em algumas espécies de primatas machos são maiores porque têm um período de crescimento mais longo que fêmeas em outras machos são maiores porque crescem mais rápido (Leigh, 1995).

Em *Sapajus libidinosus*, um estudo de longo prazo que avaliou o tamanho através da massa corporal demonstrou que os machos exibem um padrão de crescimento mais rápido que as fêmeas após o primeiro ano de vida. E, crescem por 2 anos a mais do que elas (10 anos versus 8 anos). Assim, essa espécie apresenta dois modos de gerar dimorfismo sexual na massa corporal (Fragazy et al., 2015). Devido à proximidade filogenética é provável que um padrão assim seja característico em *S. nigritus*.

---

O aumento do tamanho do corpo, tende a conferir uma vantagem na fecundidade em mulheres e vantagem competitiva para ambos os sexos em primatas (Kappeler et al., 2017). Em

espécies com histórias de vida aonde existe uma hierarquia social, como nas espécies de *Sapajus*, o macho alfa é parceiro preferencial das fêmeas (Flack et al., 2006). Majoritariamente ele é o indivíduo com maior tamanho dentro do grupo, a ascensão ao status alfa inclusive faz com que o capuchinho aumente seu tamanho, fato observado em *S. libidinosus* (Fragazy et al., 2015) e *Cebus capucinus* (Jack et al., 2014).

As diferenças das médias da forma entre machos e fêmeas demonstram que machos possuem arco zigomático e dentes caninos maiores. O aumento do arco zigomático possibilita um aumento do músculo temporal e do masseter (Bilsborough e Rae, 2007), e consequentemente aumento da força de mordida (Fragazy et al., 2004; Byron, 2009). Essa característica juntamente com caninos maiores provavelmente está relacionada com a competitividade entre machos por fêmeas para reprodução como também competitividade para ocupar a posição de macho alfa.

A crista sagital foi designada como caracter morfológico apenas dos machos em *Sapajus* (Corner e Richtsmeier, 1991; Masterson, 1997; Silva Junior, 2001). Corner e Richtsmeier (1991) até mesmo sugerem que essa característica seja devido aos machos crescerem mais rápido que as fêmeas. No entanto, das amostras que apresentaram a crista sagital, no presente estudo, metade eram fêmeas. Durante a avaliação desse caracter pude observar que há grande variação de tamanho dessa estrutura. Talvez os conceitos para definir a presença de crista sagital adotados por mim e pelos autores citados anteriormente não tenham sido os mesmos. Para esclarecer essa questão seria interessante o uso da metodologia de morfometria geométrica em 3D, a fim, de verificar as alturas de crista presente nos indivíduos de *S. nigritus* e se há diferenças significativas de tamanho de crista entre machos e fêmeas.

Além do fato do conjunto amostral com crista apresentar fêmeas, verifiquei que no conjunto amostral sem crista está incluído um número considerável de machos. Se a

característica é devido aos machos crescerem mais rápido (Corner e Richtsmeier, 1991), se espera que todos ou então a maioria deles apresentem essa característica. De qualquer forma, a crista sagital se mostrou um caracter com ampla distribuição em todos as categorias. Ela esteve presente em ambas subespécies, em localidades do sul e do norte da distribuição e nas diferentes fitofisionomias.

A crista sagital está presente em outras espécies de primatas. Nos macacos do velho mundo é comumente vista em machos de gorilas e orangotangos adultos. As cristas sagitais são raras em chimpanzés machos adultos e gorilas fêmeas, e são desconhecidas em chimpanzés fêmeas, orangotangos fêmeas e humanos e bonobos de ambos os sexos (Bilsborough e Rae, 2007). Ela está relacionada em *Sapajus* à durofagia, o consumo de alimentos mais duros (Lynch-Alfaro et al., 2012), pois possibilita a inserção do músculo temporal (Bilsborough e Rae, 2007). Para investigações futuras, seria interessante avaliar junto com a crista sagital a morfologia da mandíbula já que essa estrutura também está envolvida na inserção do músculo temporal. A fim de verificar se os indivíduos que com crista sagital possuem uma mandíbula mais robusta que os indivíduos que não possuem a crista.

Essa continua sendo uma questão intrigante, já que caso exista relação entre a presença de crista e a durofagia permanece a pergunta de porquê segundo a literatura essa estrutura só está presente em machos. Será que existe uma dieta diferencial entre machos e fêmeas? De qualquer forma, segundo os resultados aqui encontrados, sugiro um aprofundamento na investigação desse caracter morfológico para ver se realmente ele está presente somente em machos. A partir disso, podemos investigar com mais clareza a funcionalidade dessa estrutura.

Os resultados das análises da fitofisionomia para a forma total separam os indivíduos das diferentes fitofisionomias apenas através da CVA. Apenas os indivíduos da Floresta Ombrófila Mista não são separados e ficam incluídos dentro da Floresta Estacional

Semidecidual. Apesar da clara separação na CVA, os percentuais de classificação correta foram baixos se comparados aos percentuais de classificação das espécies, subespécies e sexo. A fitofisionomia foi a variável com maior influência sobre a forma (3,8%). Quanto ao tamanho, não houve diferenças entre as diferentes fitofisionomias, nem sequer na comparação par a par. Com uma grande variância de tamanho dos crânios dentro de cada fitofisionomia.

Analisando o *wireframe* das fitofisionomias nos CV1 e CV2 podemos observar que as maiores diferenças entre FOD e FES/FED estão representadas pelos marcos anatômicos do neurocrânio. Principalmente através da sutura do basisfenoide com o occipital. As diferenças apresentadas entre FED e FES pelo CV1 aponta principalmente mudança da bula timpânica e do arco zigomático. Apesar da CVA separar essas fitofisionomias no morfoespaço, não há nenhum padrão nas diferenças encontradas entre as fitofisionomias.

Existe um gradiente climático entre a FOD, FES e FED. A Floresta Ombrófila Densa, tem maior estabilidade climática, precipitação bem distribuída durante o ano e praticamente sem período seco. Já a Floresta Estacional Semidecidual é condicionada à dupla estacionalidade climática, uma estação com chuvas intensas de verão, seguidas por um período de estiagem. E a Floresta Estacional Decidual é caracterizada por duas estações, uma chuvosa seguida de um período longo de estiagem (IBGE, 2012). Caso houvesse alguma influência do clima sobre as diferenças entre essas fitofisionomias, poderíamos esperar que houvessem diferenças nos mesmos marcos anatômicos entre FOD, FES e FED. No entanto, as diferenças principais que separam os grupos fitofisionômicos não são as mesmas.

Através da MANCOVA observa-se que grande parte das diferenças estão presentes dentro das fitofisionomias e apenas um baixo percentual das diferenças se encontra entre as fitofisionomias. Desse modo, verifica-se que avaliando a forma da vista ventral do crânio, não encontra-se um padrão de variação na forma entre as fitofisionomias que seja biologicamente

explicável. A baixa correlação entre forma e fitofisionomia pode estar relacionada à dieta de *S. nigritus*, que é extremamente generalista (Galleti, 1990; Fernandes, 1991; Janson e Boinski 1992; Port-Carvalho *et al.*, 2004; Sampaio e Ferrari 2005; Lynch-Alfaro *et al.*, 2012), bem como, à grande capacidade de locomoção dessa espécie (Jack e Fedigan, 2004).

Os morcegos têm grande capacidade de locomoção (Carvalho *et al.*, 2017) assim como os primatas, mas exibem diferenças morfológicas determinadas pela sua dieta especialista (Santana e Cheung, 2016). Os morcegos carnívoros por exemplo, exibem morfologias cranianas e dentárias especializadas no processamento de músculos (Christiansen e Wroe, 2007). Igualmente as diferentes fitofisionomias poderiam oferecer diferentes fontes alimentares aos capuchinhos e assim um reflexo sobre a morfologia do crânio. No entanto, as espécies de *Sapajus* possuem uma dieta extremamente generalista, consumindo desde pequenos vertebrados, ovos, insetos, flores, folhas, frutos duros, invertebrados aquáticos e inclusive outras espécies de primatas (Galleti, 1990; Fernandes, 1991; Janson e Boinski 1992; Port-Carvalho *et al.*, 2004; Sampaio e Ferrari 2005; Lynch-Alfaro *et al.*, 2012), tanto que, podemos encontrar macacos-prego vivendo em ambientes altamente antropizados, como florestas de *Pinus sp.* (Liebsch *et al.*, 2015).

Em roedores, como *Oxymycterus nasutus* são encontradas diferenças morfológicas na forma do crânio entre o ambiente do Pampa e os campos de altitude (Peçanha *et al.*, 2017). Entretanto, os primatas possuem uma mobilidade muito maior que roedores, não só por seu tamanho, mas também pela sua história de vida. Os machos migram ainda na juventude para buscar ou formar outros grupos (Fragazy *et al.*, 2015; Jack e Fedigan, 2004). Assim, o fluxo de indivíduos pode ocorrer através de diferentes fitofisionomias, dificultando a adaptação morfológica a uma fitofisionomia específica.

Por fim a alometria, correlação de tamanho e forma (Klingenberg, 1998), foi a variável que teve maior influência sobre a forma total em *S. nigritus*. A variação no tamanho é um determinante importante para a variação de muitas outras características orgânicas. De fato, a diversificação evolutiva frequentemente envolve diferenciação do tamanho do corpo entre táxons relacionados (Klingenberg, 2016). Estudos com macacos do novo mundo apontam que a radiação adaptativa desse grupo foi desencadeada por uma associação entre a evolução do tamanho e a diversificação da dieta (Marroig e Cheverud, 2004).

No entanto, analisando as PCAs da forma alométrica nas análises taxonômicas (espécies e subespécies) não observa-se ainda diferenças nessa característica entre esses possíveis grupos taxonômicos. Claro que devemos considerar a dubiedade da classificação taxonômica destes grupos, como já foi discutido anteriormente. Assim, deve-se ressaltar que o componente alométrico foi responsável pelas mudanças na forma apresentadas entre machos e fêmeas, discutido no dimorfismo sexual. Mostrando que o dimorfismo sexual, gerado pelo componente alométrico, fornece um exemplo impressionante do poder de seleção para gerar diferenças entre machos e fêmeas da mesma espécie apesar de vias genéticas e de desenvolvimento compartilhadas (Masterson e Hartwig, 1998).

## CONCLUSÕES

*Sapajus nigrinus* apresenta distribuição em diferentes composições taxonômicas da Mata Atlântica. No entanto, as diferentes variáveis ambientais que estão inseridas em cada fitofisionomia não foram suficientes para fazer com que essa espécie expressasse morfologias específicas em cada fitofisionomia. Grande parte da variação da forma se encontra entre indivíduos e não entre fitofisionomias. A vista ventral separou as espécies *S. nigrinus* e *Sapajus libidinosus* apenas através do tamanho. Não houve diferenças entre as espécies considerando a forma alométrica. Assim, continua a dúvida sobre a taxonomia dos indivíduos do grupo “Tietê”. As duas subespécies apresentaram diferenças entre a forma alométrica e não-alométrica. Contudo, análises moleculares devem ser feitas a fim de verificar se há estruturação genética entre as duas subespécies e também para elucidar a taxonomia dos indivíduos do grupo “Tietê”. A crista sagital mostrou ser um carácter difundido em várias categorias e, não houve relação com a forma ou tamanho usando essa estrutura como inferência de uma dieta diferencial. Por fim, a alometria foi a variável que teve maior influência sobre a forma dos indivíduos de *S. nigrinus*, inclusive gerando as mudanças de forma encontradas entre os sexos.

## ANEXOS

Tabela 7: Número amostral por localidade.

Localidade	UF	Machos	Fêmeas	NI	Total
Santa Teresa ES	ES	4	4	0	8
Além Paraíba	MG	4	4	0	8
Alfenas	MG	3	0	0	3
Alpinópolis	MG	3	4	0	7
Campestre	MG	0	1	0	1
Cássia	MG	2	4	1	7
Delfinópolis	MG	3	1	0	4
Machado	MG	0	1	0	1
Mathias Barbosa	MG	2	4	1	7
Passos	MG	8	19	1	28
Mambucaba	RJ	1	0	0	1
Paratí	RJ	0	2	0	2
Anhembi	SP	1	2	0	3
Avanhandava	SP	5	5	0	10
Barretos	SP	1	0	0	1
Bauru	SP	2	3	0	5
Capivari	SP	1	0	0	1
Fernandópolis	SP	8	6	1	15
Franca	SP	1	5	0	6
Itararé	SP	2	0	0	2
Ituverava	SP	4	0	0	4
Lins	SP	1	2	0	3
Mocóca	SP	2	2	0	4
São Bernardo do Campo	SP	1	0	0	1
São Paulo	SP	1	0	0	1
Teodoro Sampaio	SP	1	1	0	2
Valparaíso	SP	0	1	0	1
Apucarama	PR	0	2	0	2
Castro	PR	0	1	0	1
Fênix	PR	1	0	0	1
Guaratuba	PR	1	0	0	1
Palmas	PR	0	1	0	1
Porto São José	PR	0	2	0	2
Sertanópolis	PR	1	3	0	4
Chapecó	SC	4	3	0	7
Concórdia	SC	1	0	6	7
Ibirama	SC	0	0	5	5
São Luiz Gonzaga	RS	0	0	1	1
Três Passos	RS	0	1	9	10
Total		69	84	25	178



Figura 22: Crânio de *Sapajus nigritus* com os marcos anatômicos aqui utilizados.

Marco 1: encontro dos dentes incisivos; marcos 2 e 17: ponto mais posterior do alvéolo dos incisivos laterais; marcos 3 e 18: ponto mais anterior do alvéolo dos caninos; marcos 4, 16, 31 e 19: encontro entre o canino e o primeiro pré-molar; marcos 5, 15, 30 e 20: encontro entre o primeiro e o segundo pré-molar; marcos 6, 14, 29 e 21: encontro entre o segundo pré-molar e o primeiro molar; marcos 7, 13, 28 e 22: encontro entre o primeiro e o segundo molar; marcos 8, 12, 27 e 23: encontro entre o segundo e terceiro molar; marcos 9, 11, 26 e 24: encontro entre o terceiro e quarto molar; marcos 10 e 25: limite posterior do terceiro molar; marcos 32 e 35: limite ventral da sutura entre o maxilar e o jugal; marcos 33 e 36: limite ventral da sutura entre o jugal e o esquamosal; marcos 34 e 37: ponto de maior circunflexão do parietal; marco 38: ponto mais posterior do palato (obs. excluindo a região da espinha nasal posterior); marcos 39 e 40: ponto de maior circunflexão entre o pterigoide e o palato; marcos 41, 42 e 43: sutura entre o basisfenoide e occipital; marco 44: limite anterior do forame magno; marcos 45 e 46: base do côndilo occipital; marco 47: limite posterior do forame magno; marcos 48 e 49: ponto de maior circunflexão anterior da bula timpânica e marcos 50 e 51: extremidade do processo mastoide. Escala referenciada em centímetros.

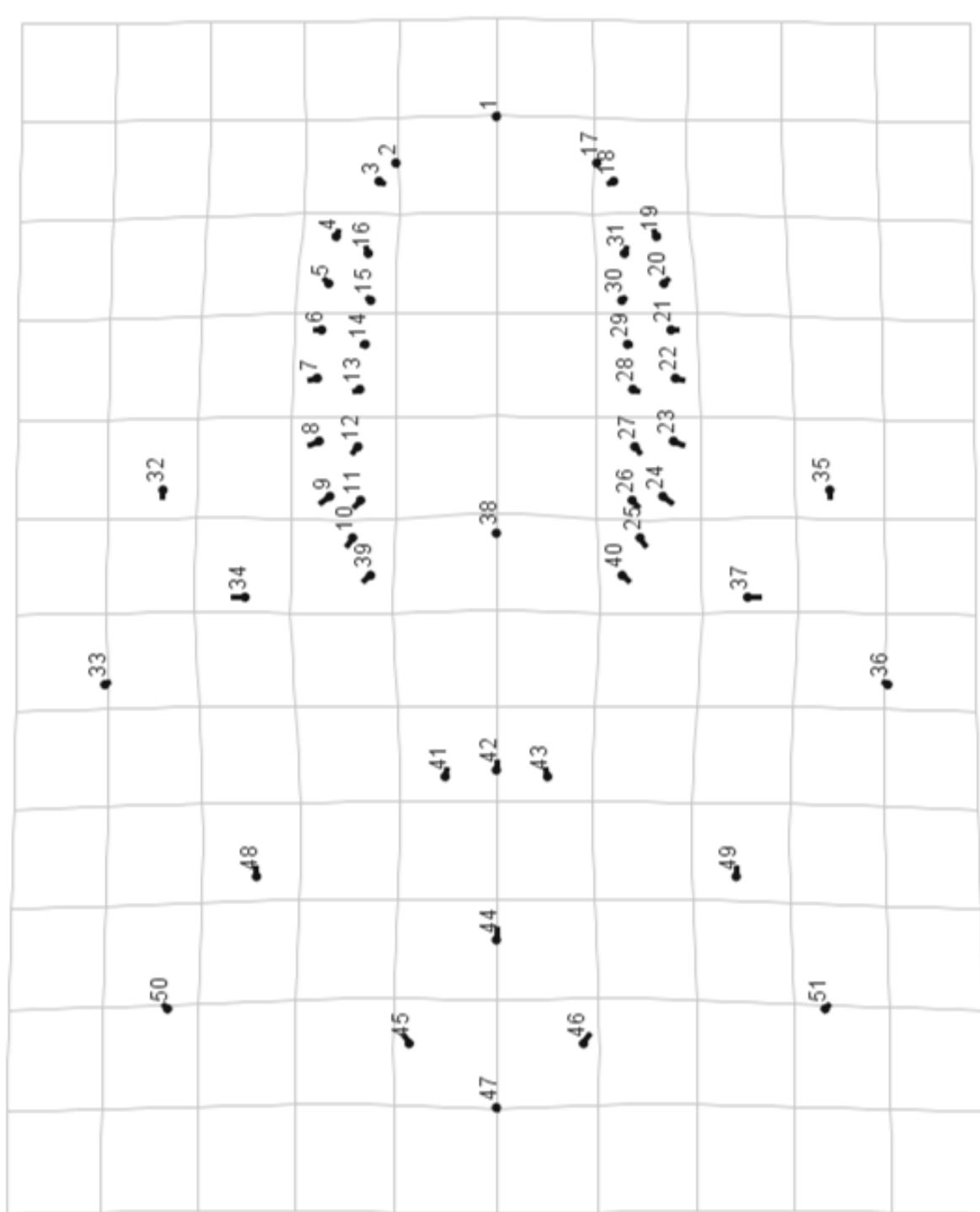


Figura 25: Wireframe da forma das fêmeas (CV1, Scaling Factor =-4).

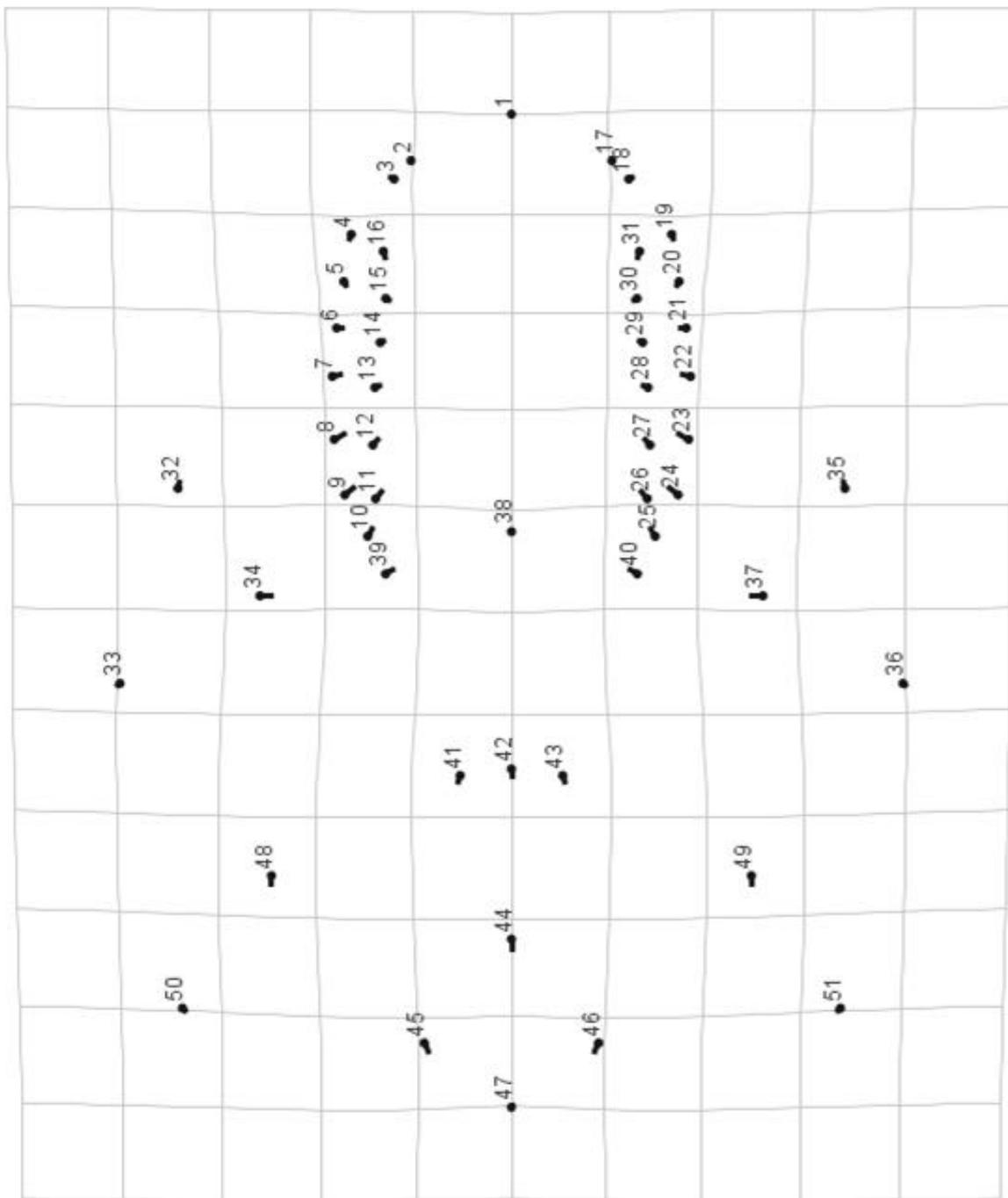


Figura 236: Wireframe da forma dos machos (CV1, Scaling Factor=4).

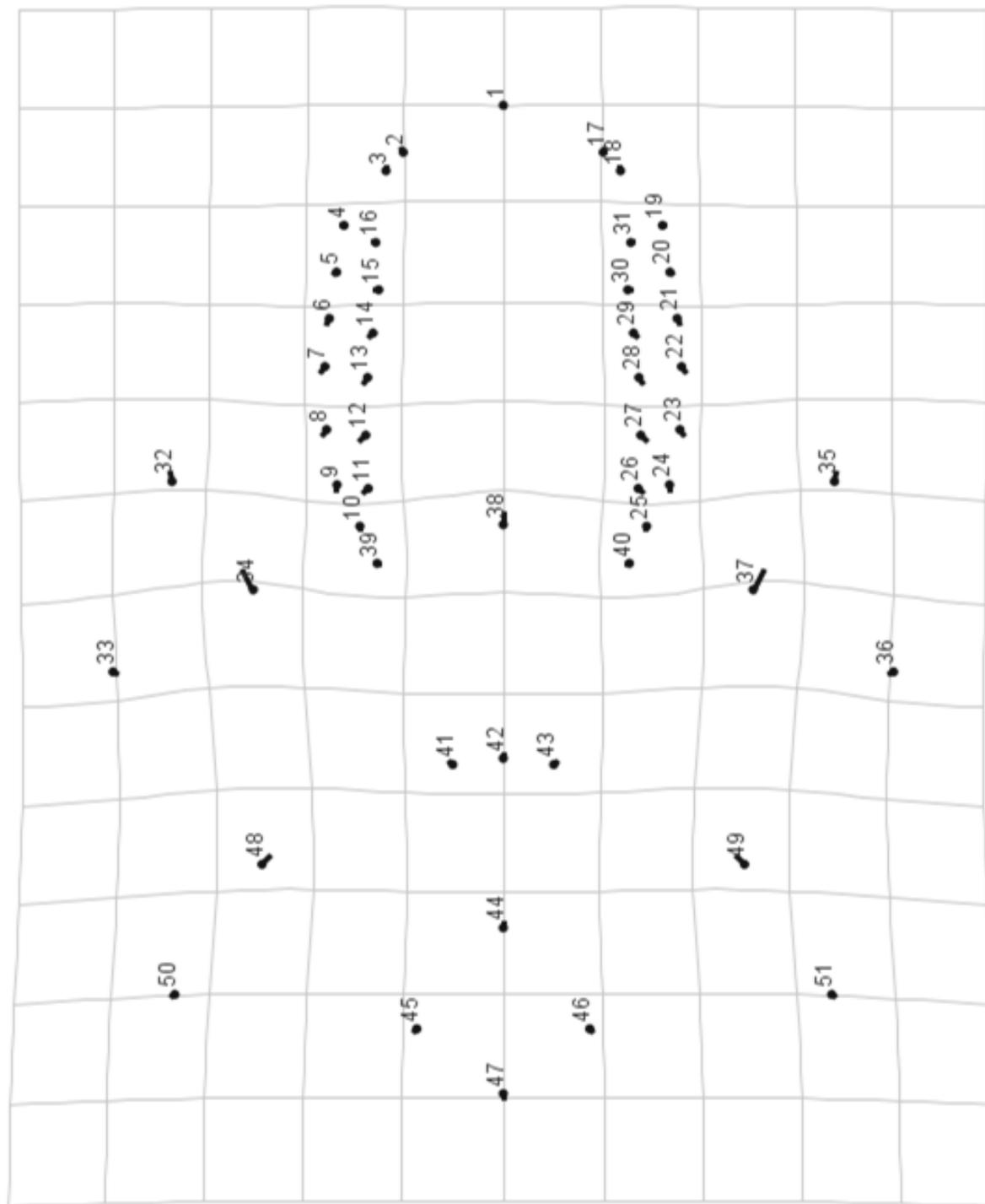


Figura 247: Wireframe da forma da Floresta Estacional Semidecidual (CV1, Scaling Factor = 4).

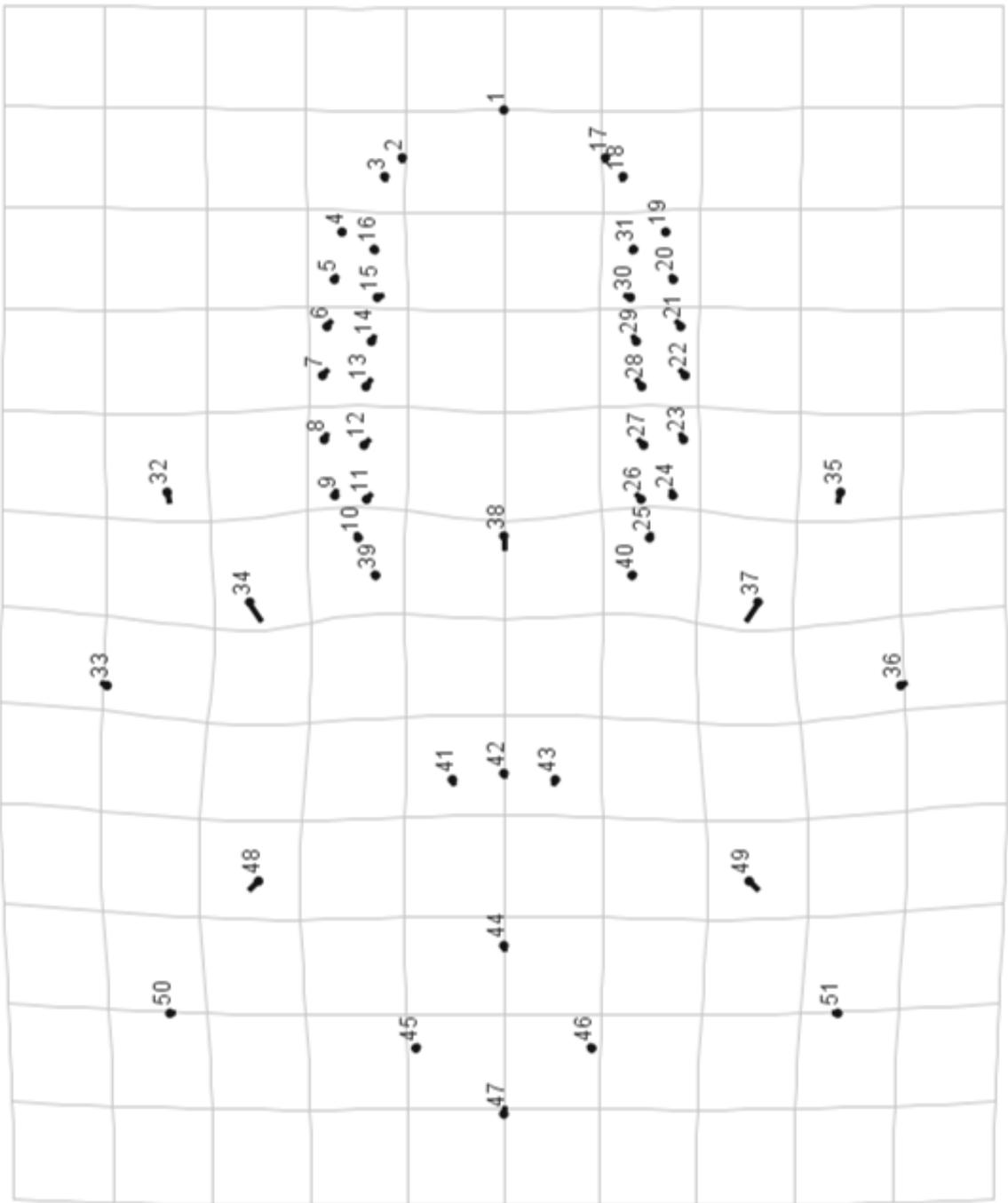


Figura 258: Wireframe da forma da Floresta Estacional Decidual (CV1, Scaling Factor = -4)

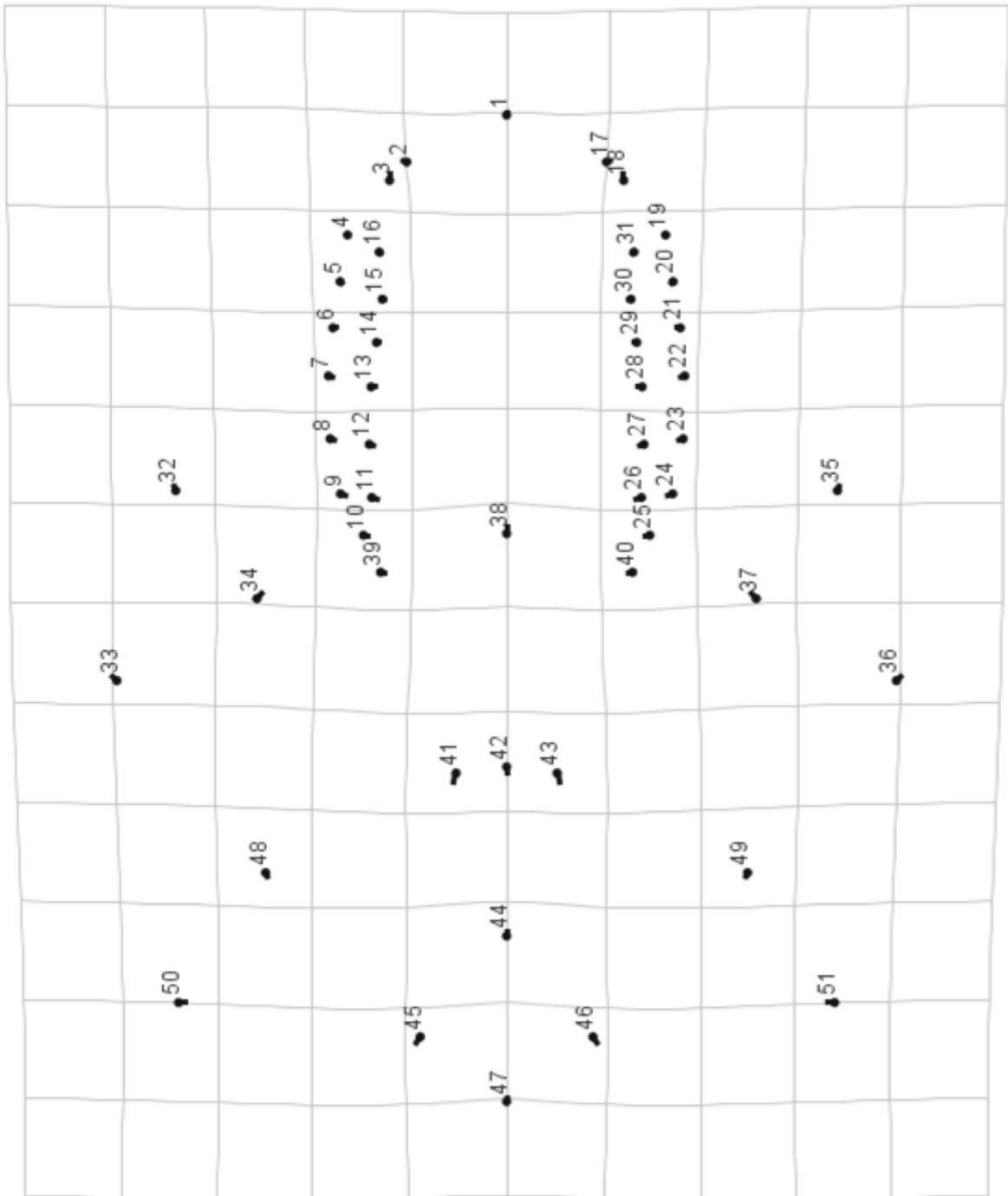


Figura 26: Wireframe da forma da Floresta Ombrófila Densa (CV2, Scaling Factor = 4).

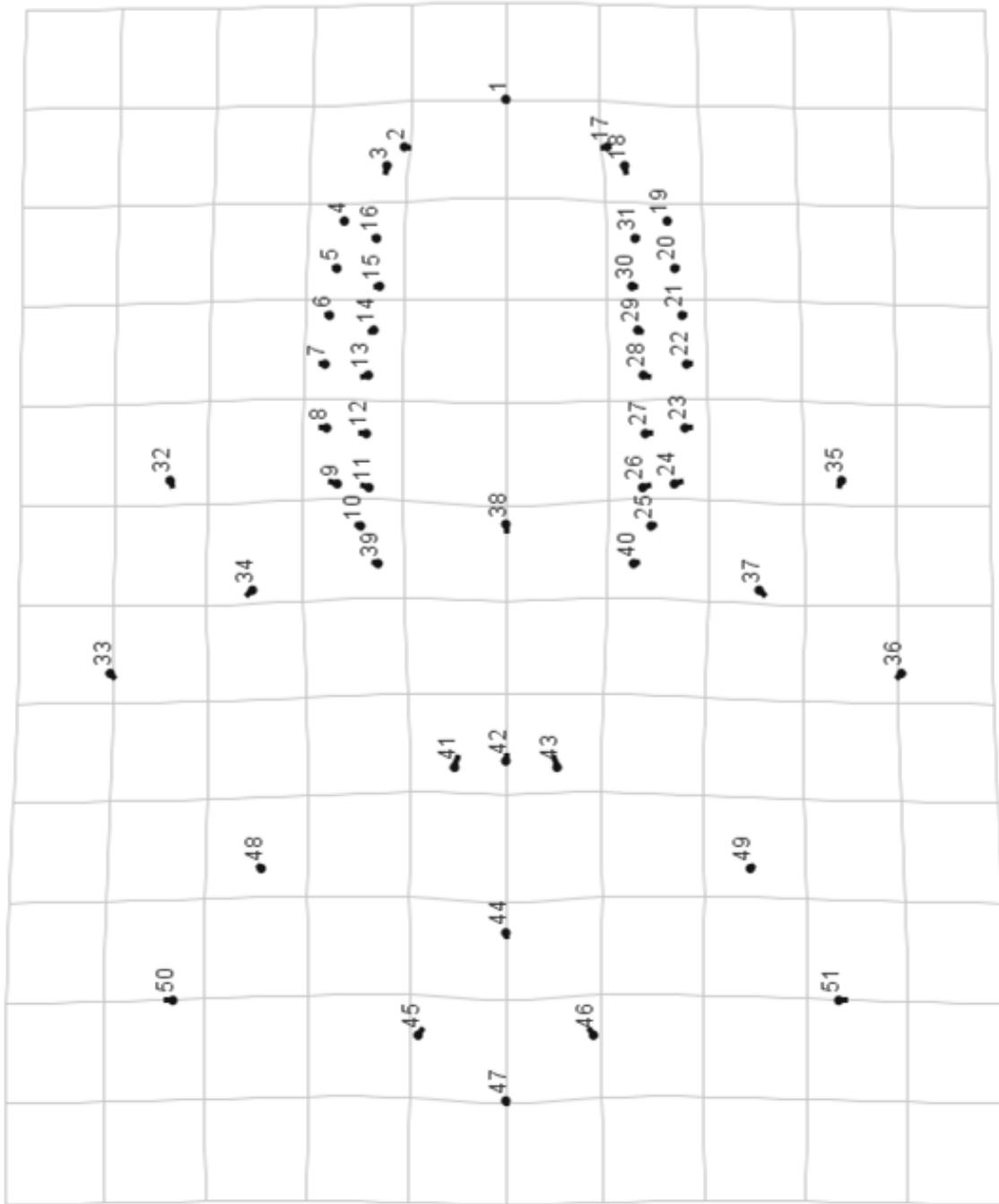


Figura 27: Wireframe da forma da Floresta Estacional Decidual e Floresta Estacional Semidecidual (CV2, Scaling Factor = -4).

## REFERÊNCIAS

Normas referenciadas segundo as regras da revista *American Journal of Primatology*.

Adams, D. C.; M. L. Collyer; & Kaliontzopoulou. A. (2018). Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.0.6. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>

Adams, D. C.; Rohlf, F. J.; & Slice, D. E. (2013). A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24(1), 7-14. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6283>

Adams, D.C; Rohlf, F.J; Slice DE (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Ital J Zool* 71, 5-16.

Albrecht, G. H. (1982). The relationships between size, latitude, and habitat in the South American primate, *Calthnx jacchus*. *American Journal of Physical Anthropology*. 57:166.

Alfaro, J. W. L.; Silva, J. D. S. E. & Rylands, A. B. (2012). How Different Are Robust and Gracile Capuchin Monkeys? An Argument for the Use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 273–286. doi:10.1002/ajp.22007

Aquino, C. C. & Nascimento, F. O. (2010) . Distribuição geográfica das espécies de macaco-prego *Cebus nigrinus* (Goldfuss, 1809) e *Cebus libidinosus* Spix, 1823 (Primates:Cebidae) no Estado de São Paulo. In: V Congresso Brasileiro de Mastozoologia, 2010, São Pedro. A construção da Mastozoologia no Brasil, 2010.

Balolia, K. L.; Soligo, C. & Wood, B. (2017). Sagittal crest formation in great apes and gibbons. *Journal of Anatomy* , 230 (6) pp. 820-832. doi.10.1111/joa.12609.

Beard, K. C., Dagosto, M., Gebo, D. L., & Godinot, M. (1988). Interrelationships among primate higher taxa. *Nature*, 331(6158), 712–714. doi:10.1038/331712a0

Benton, M. J. (2001). Finding the tree of life: matching phylogenetic trees to the fossil record through the 20th century. *Proceedings. Biological sciences*, 268(1481), 2123-30.

Bilsborough, A. & Rae, T. C. (2007). 7 Hominoid Cranial Diversity and Adaptation. *Handbook of Paleoanthropology*, 1031–1105. doi:10.1007/978-3-540-33761-4\_35

Boero, F. (2010). The study of species in the era of biodiversity: A tale of stupidity. *Diversity* 2: 115–126.

Byron, C. D. (2009). Cranial Suture Morphology and its Relationship to Diet in *Cebus*. *Journal of Human Evolution*. 57 (6): 649-655.

Cáceres, N., Meloro, C., Carotenuto, F., Passaro, F., Sponchiado, J., Melo, G. L., & Raia, P. (2013). Ecogeographical variation in skull shape of capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*, 41(3), 501–512. doi:10.1111/jbi.12203

Cardini, A. & Elton, S. (2008). Variation in guenon skulls I: species divergence, ecological and genetic differences. *Journal of Human Evolution*, 54, 615–637.

Cardini, A. & Elton, S. (2009). Geographical and taxonomic influences on cranial variation in red colobus monkeys (Primates, Colobinae): introducing a new approach to “morph” monkeys. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 248–263. doi:10.1111/j.1466-8238.2008.00432.x

Carroll, S. B. (2006). *Infinitas Formas de Grande Beleza: como a evolução forjou a grande quantidade de criaturas que habitam o nosso planeta*. Rio de Janeiro, Jorge Zahar Ed., 303 p.

Carvalho, F.; Bôlla, D. S.; Miranda, J. M. D. & Zocche, J. J. (2017). Deslocamentos de morcegos frugívoros (Chiroptera: Phyllostomidae), entre diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica, no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*. 15(2), 78-82

Christiansen, P. & Wroe, S. (2007). Bite Forces and Evolutionary Adaptations to Feeding Ecology in Carnivores. *Ecology*, 88(2), 347–358. doi:10.1890/0012-9658(2007)88[347:bfaeat]2.0.co;2

Corner, B. D. & Richtsmeier, J. T. (1991). Morphometric analysis of craniofacial growth in *Cebus apella*. *American Journal of Physical Anthropology*. 84(3): 323-342. doi:10.1002/ajpa.1330840308

Costello, M. J.; May, R. M.; & Stork, N. E. (2013). Can We Name Earth’s Species Before They Go Extinct? *Science*, 339(6118), 413–416. doi:10.1126/science.1230318

Estrada, A., Garber, P. A., Rylands, A. B., Roos, C., Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A., Nekaris, K.A.; Nijman, V.; Heymann, E.W.; Lambert, J.E.; Rovero, F.; Barelli, C.;

Setchell, J.M.; Gillespie, T.R.; Mittermeier, R.A.; Arregoitia, L.V.; Guinea, M.; Gouveia, S.; Dobrovolski, R.; Shanee, S.; Shanee, N.; Boyle, S.A.; Fuentes, A.; Mackinnon, K.C.; Amato, K.R.; Meyer, A.L.S.; Wich, S.; Sussman, R.W.; Pan, R.; Kone, I. & Li, B. (2017). Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Science Advances*, 3(1), e1600946.doi:10.1126/sciadv.1600946

Falótico, T., Coutinho, P. H. M., Bueno, C. Q., Rufo, H. P., & Ottoni, E. B. (2018). Stone tool use by wild capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) at Serra das Confusões National Park, Brazil. *Primates*, 59(4), 385–394

Fernandes, M. E. B. (1991). Tool use and predation of oysters (*Crassostrea rhizophorae*) by the tufted capuchin, *Cebus apella appella*, in brackish water mangrove swamp. *Primates*, 32(4), 529–531.doi:10.1007/bf02381944

Flack, J. C., Girvan, M., de Waal, F. B. M., & Krakauer, D. C. (2006). Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature*, 439(7075), 426–429. doi:10.1038/nature04326

Fleagle, J. G., Gilbert, C. C., & Baden, A. L. (2010). Primate cranial diversity. *American Journal of Physical Anthropology*, 142(4), 565–578.doi:10.1002/ajpa.21272

Fleagle, J.G. (1998). *Primate Adaptation and Evolution*. Academic Press: New York.

Foote, M. (1997). The Evolution of Morphological Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 129–152. doi:10.1146/annurev.ecolsys.28.1.129

Fragaszy, D. M., Izar, P., Liu, Q., Eshchar, Y., Young, L. A., & Visalberghi, E. (2015). Body mass in wild bearded capuchins, (*Sapajus libidinosus*): Ontogeny and sexual dimorphism. *American Journal of Primatology*, 78(4), 473–484.doi:10.1002/ajp.22509

Fragaszy, D.M.; Visalberghi, E. & Fedigan, L.M. (2004). The body. *The Complete Capuchin: The Biology of Genus Cebus*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 83–106. ISBN 0-521-66116

Fünfstück, T., Arandjelovic, M., Morgan, D. B., Sanz, C., Reed, P., Olson, S. H., Cameron, K., Ondzie, A., Peeters, M. & Vigilant, L. (2014). The sampling scheme matters: *Pan troglodytes troglodytes* and *P. t. schweinfurthii* are characterized by clinal genetic variation rather than a strong subspecies break. *American Journal of Physical Anthropology*, 156(2), 181–191.doi:10.1002/ajpa.22638

Galetti, M. (1990). Predation on the squirrel, *Sciurus aestuans* by capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Mammalia*. 54 (1): 152-154. doi:10.1515/mamm.1990.54.1.147

Grabowski, M., & Jungers, W. L. (2017). Evidence of a chimpanzee-sized ancestor of humans but a gibbon-sized ancestor of apes. *Nature Communications*, 8(1).doi:10.1038/s41467-017-00997-4

Groves, C. P. (2001). *Primate taxonomy*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Gura, T. (2000). Bones, molecules...or both? *Nature*, 406(6793), 230–233.doi:10.1038/35018729

Hershkovitz, P. (1949). Mammals of northern Colombia. Preliminary report No. 4: monkeys (primates), with taxonomic revisions of some forms. *Proc U. S. Natl Museum* 98:323–427.

Heymann, E.W. (2011). Florivory, Nectarivory, And Pollination – A Review Of Primate-Flower Interactions. *Ecotropica* 17: 41–52

Hill, W. C. O. 1960. *Primates: comparative anatomy and taxonomy*. IV. Cebidae, Part A. Edinburgh: Edinburgh University Press.

Hillis, D. M. & Wiens, J. J. (2000). Molecules versus morphology in systematics: Conflicts, artifacts, and misconceptions. – In: Wiens, J. J. (ed.): *Phylogenetic analysis of morphological data*. – Smithsonian Institution Press, Washington D.C.: 1–19.

IBGE (1993). *Mapa de Vegetação do Brasil*. Ministério do Planejamento e Orçamento.

IBGE (2012). *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. 2a ed. Rio de Janeiro: IBGE. Disponível em: <https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/livros/liv63011.pdf>

IUCN-PRIMATE SPECIALIST GROUP (2017). Contributors: Jim Bowman, Jim Johnston, Courtenay Lanier, Eileen Lee Lavergne, Thomas E. Lacher, Jr., Nyki, aka Moodville, Jason Paisley-Robbins, Anthony B. Rylands, Liz Williamson. Disponível em: <http://www.primatesg.org/>

Jack, K. M., & Fedigan, L. (2004). Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, 67(4), 761–769. doi:10.1016/j.anbehav.2003.04.015

Jack, K. M., Schoof, V. A. M., Sheller, C. R., Rich, C. I., Klingelhofer, P. P., Ziegler, T. E., & Fedigan, L. (2014). Hormonal correlates of male life history stages in wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *General and Comparative Endocrinology*, 195, 58–67. doi:10.1016/j.ygcen.2013.10.010

Janson, C. H., & Boinski, S. (1992). Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalist primates: the case of the cebines. *American Journal of Physical Anthropology*. 88 (4): 483-498. doi:10.1002/ajpa.1330880405

Kappeler, P. M. (2017). Sex roles and adult sex ratios: insights from mammalian biology and consequences for primate behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1729), 20160321. doi:10.1098/rstb.2016.0321

Kardong, K.. (2016). *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. Oxford:W.C. Brown.

Kierulff, M. C. M., Mendes, S. L. & Rylands, A. B. (2015) *Sapajus nigritus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-1.RLTS.T136717A70614145.en>.

Kinzey, W.G. (1982). Distribution of primates and forest reserves. In: G.T. Prance (ed). *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York. pp. 455-482

Kirk, E. C. (2004). Comparative morphology of the eye in primates. *The Anatomical Record*, 281A(1), 1095–1103. doi:10.1002/ar.a.20115

Klingenberg, C. P. (1998). Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews*. 73:79-123.

Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353-357.

Klingenberg, C. P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, 226(3), 113–137. doi:10.1007/s00427-016-0539-2

Leigh, S. R. (1995). Socioecology and the ontogeny of sexual size dimorphism in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology* 97:339–356.

Liebsch, D.; Mikich, S. B.; Moreira, J. M. A. P. & Oliveira, E. B. (2015). Descascamento de *Pinus taeda* por macacos-prego (*Sapajus nigritus*): tipos e intensidades de danos e seus impactos sobre o crescimento das árvores. *Scientia Forestalis*, 43(105) 37-49

Lima, M.G.M., J.C. Buckner, J.S.S. Silva-Júnior, A. Aleixo, A.B. Martins, J.P. Boulbi, A. Link, I.P. Farias, M.N.F. da Silva, F. Röhe, H. Queiroz, K.L. Chiou, A. Di Fiori, M.E. Alfaro & J.W.L. Alfaro. (2017). Capuchin monkey biogeography: understanding *Sapajus* Pleistocene range expansion and the current sympatry between *Cebus* and *Sapajus*. *Journal of Biogeography*. 44: 810–820.

Makedonska, J., Wright, B. W., & Strait, D. S. (2012). The Effect of Dietary Adaption on Cranial Morphological Integration in Capuchins (Order Primates, Genus *Cebus*). *PLoS ONE*, 7(10), e40398.doi:10.1371/journal.pone.0040398

Marroig, G. & Cheverud, J. M. (2004). Did Natural Selection or Genetic Drift Produce the Cranial Diversification of Neotropical Monkeys? *The American Naturalist*, 163(3), 417–428.doi:10.1086/381693

Marroig, G., & Cheverud, J. M. (2001). A Comparison of Phenotypic Variation and Covariation Patterns and the Role of Phylogeny, Ecology, and Ontogeny During Cranial Evolution of New World Monkeys. *Evolution*, 55(12), 2576–2600.doi:10.1111/j.0014-3820.2001.tb00770.x

Martins, W. P., Lynch Alfaro, J., & Rylands, A. B. (2017). Reduced range of the endangered crested capuchin monkey (*Sapajus robustus*) and a possible hybrid zone with *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*, 79(10), e22696.doi:10.1002/ajp.22696

Martins, W. P.; Miranda, J. M. D.; Alfaro, J. W. L. Alonso, A. C.; Ludwig, G.; Martins, J. N. (2015). Avaliação do Risco de Extinção de *Sapajus nigritus nigritus* (Goldfuss, 1809) no Brasil. Processo de avaliação do risco de extinção da fauna brasileira. ICMBio.

Masterson, T. J. & Hartwig, W. C. (1998). Degrees of sexual dimorphism in *Cebus* and other new world monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 107(3), 243–256. doi:10.1002/(sici)1096-8644(199811)107:3<243::aid-ajpa2>3.0.co;2-g

Masterson, T. J. (1997). Sexual dimorphism and interspecific cranial form in two capuchin species: *Cebus albifrons* and *C. apella*. *American Journal of Physical Anthropology*, 104 (4): 487-511. doi:10.1002/(SICI)1096-8644(199712)104:4<487::AID-AJPA5>3.0.CO;2-P

Mendes, F. D. C., Cardoso, R. M., Ottoni, E. B., Izar, P., Villar, D. N. A., & Markezan, R. F. (2015). Diversity of nutcracking tool sites used by *Sapajus libidinosus* in Brazilian Cerrado. *American Journal of Primatology*, 77(5), 535–546. doi:10.1002/ajp.22373

Mittermeier, R.A., Rylands, A.B. & Wilson, D.E. eds. (2013). *Handbook of the Mammals of the World - Volume 3*. [S.l.]: Lynx. 952 páginas. ISBN 978-84-96553-89-7

Monteiro, L. R.; Duarte, L. C.; & dos Reis, S. F. (2003). Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punar rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology*, 261(1), 47–57. doi:10.1017/s0952836903003893

Monteiro, L. R.; Reis, S. F. (1999). *Princípios de Morfometria Geométrica*. Holos, Ribeirão Preto.

Moreira, A. A. N. & Camelier C. (1977). Relevô. In: IBGE. Geografia do Brasil/ Região Sudeste, v.3. Rio de Janeiro, FIBGE.

Mullen, C. P. (2007). Hybrid Zones. DOI: 10.1093/OBO/9780199941728-0040

Nagamine, Y.; Satoh, Y.; Shimizu, D.; Iwasaki, S.; & Terada, K. (2013). Relationship between masticatory rhythm, body mass and mandibular morphology in primates. *Archives of Oral Biology*, 58(9), 1084–1091. doi:10.1016/j.archoralbio.2013.02.009

Núñez-Iturri, G. & Howe, H. F. (2007). Bushmeat and the Fate of Trees with Seeds Dispersed by Large Primates in a Lowland Rain Forest in Western Amazonia. *Biotropica*, 39: 348–354. doi:10.1111/j.1744-7429.2007.00276.x

O'Higgins, P. & Jones, N. (1998). Facial growth in *Cercocebus torquatus*: an application of three-dimensional geometric morphometric techniques to the study of morphological variation. *Journal of anatomy*, 193 ( Pt 2)(Pt 2), 251-72.

Oksanen, J.; Blanchet, G.; Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; McGlinn, D.; Minchin, P. R.; O'Hara, R. B.; Simpson, G. L.; Solymos, P.; Stevens, M. H.; Szoecs, E. & Wagner, H. (2018). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Paradis, E. & Schliep K. (2018). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* xx: xxx-xxx.

Patterson, C.; Williams, D. M.; & Humphries, C. J. (1993). Congruence Between Molecular and Morphological Phylogenies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 153–188.doi:10.1146/annurev.es.24.110193.0011

Peçanha, W. T.; Althoff, S. L.; Galiano, D.; Quintela, F. M.; Maestri, R.; Gonçalves, G. L. & Freitas, T. R. O. (2017). Pleistocene climatic oscillations in Neotropical open areas: Refuge isolation in the rodent *Oxymycterus nasutus* endemic to grasslands. *PLOS ONE*, 12(11). doi:10.1371/journal.pone.0187329

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

Port-Carvalho, M., Ferrari, S. F., & Magalhães, C. (2004). Predation of crabs by tufted capuchins (*Cebus apella*) in eastern Amazonia. *Folia Primatologica*. 75 (3): 154-156. doi:10.1159/000078305

Proffitt, T., Luncz, L. V., Falótico, T., Ottoni, E. B., de la Torre, I., & Haslam, M. (2016). Wild monkeys flake stone tools. *Nature*, 539(7627), 85–88.doi:10.1038/nature20112

R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ravosa, M. J. (1991). The ontogeny of cranial sexual dimorphism in two Old World monkeys: *Macaca fascicularis* (Cercopithecinae), and *Nasalis larvatus* (Colobinae). *Int J Primatol* 12: 403- 426

Rímoli, J.; Melo, F.R.; Santos, M.C. & Ludwig G. (2015). Avaliação do Risco de Extinção de *Sapajus cay* (Illiger, 1815) no Brasil. Processo de avaliação do risco de extinção da fauna brasileira. ICMBio.

Rohlf, F. J. (2015). The Tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 26(1):1-4 DOI: 10.4404/hystrix-26.1-11264

Rohlf, F. J. (1990). Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21:299-316.

Ross, C. F., & Iriarte-Diaz, J. (2014). What does feeding system morphology tell us about feeding? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 23(3), 105–120. doi:10.1002/evan.21410

Rylands, A.B.; Mittermeier, R.A.; Bezerra, B.M; Paim, F.P. & Queiroz, H.L. (2013). Family Cebidae (Squirrel Monkeys and Capuchins). In: Mittermeier, R.; Rylands, A.B.; Wilson, D. E. *Handbook of the Mammals of the World - Volume 3*. [S.l.]: Lynx. 952 páginas. ISBN 978-84-96553-89-7

Sampaio, D. T., & Ferrari, S. F. (2005). Predation of an Infant Titi Monkey (*Callicebus moloch*) by a Tufted Capuchin (*Cebus apella*). *Folia Primatologica*, 76(2), 113–115. doi:10.1159/000083617

Santana, S. E., & Cheung, E. (2016). Go big or go fish: morphological specializations in carnivorous bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1830), 20160615. doi:10.1098/rspb.2016.0615

Schaefer, K., Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., & Bookstein, F. L. (2004). Craniofacial sexual dimorphism patterns and allometry among extant hominids. *Annals of Anatomy - Anatomischer Anzeiger*, 186(5-6), 471–478. doi:10.1016/s0940-9602(04)80086-4

Schlager, S. (2017). Morpho and Rvcg - Shape Analysis in R. In Zheng G, Li S, Szekely G (eds.), *Statistical Shape and Deformation Analysis*, 217-256. Academic Press. ISBN 9780128104934.

Silva Júnior, J. S. (2001). Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae). Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

Strait, S. G. (1997). Tooth use and the physical properties of food. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 5: 199–211.

Szpila, K.; & Wallman, J. F. (2016). Morphology and identification of first instar larvae of Australian blowflies of the genus *Chrysomya* of forensic importance. *Acta Tropica*, 162, 146–154. doi:10.1016/j.actatropica.2016.06.006

Taylor, A. B. & Vinyard, C. J. (2009). Jaw-muscle fiber architecture in tufted capuchins favors generating relatively large muscle forces without compromising jaw gape. *Journal Human Evolution* 57:710–772.

Taylor, A. B. & Vinyard, C. J. (2010). Jaw-muscle fiber architecture in tufted capuchins favors generating relatively large muscle forces without compromising jaw gape. *Journal Human Evolution* 57:710–20.

Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0

Verderane, M. P. (2010). Socioecologia de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) em área de ecótono cerrado/caatinga. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo. doi:10.11606/T.47.2010.tde-27072010-084124. Recuperado em 2019-02-27, de [www.teses.usp.br](http://www.teses.usp.br)

Visalberghi, E.; Sabbatini, G.; Spagnoletti, N.; Andrade, F.R.; Ottoni, E.; Izar, P. & Fragaszy, D. (2008). Physical properties of palm fruits processed with tools by wild bearded capuchins (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, 70: 884-891

Vivo, M. (1991). Taxonomia de *Callithrix*, Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates). Belo Horizonte, *Fundação Biodiversitas*. 105 p.

Wilson D. E. & Reeder D. M. (editors). (2005) *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed), Johns Hopkins University Press, 2,142 pag.

Wright, B. W. (2005). Craniodental biomechanics and dietary toughness in the genus *Cebus*. *Journal Human Evolution* 48:473–492.

Wright, B. W.; Wright, K. A.; Chalk, J.; Verderane, M.P.; Fragaszy, D.; Visalberghi, E.; Izar, P.; Ottoni, E. B.; Constantino, P. & Vinyard, C. (2009). Fallback foraging as a way of life: using dietary toughness to compare the fallback signal among capuchins and implications for interpreting morphological variation. *American Journal of Physical Anthropology*. 140:687–699.

Wright, K. A., Wright, B. W., Ford, S. M., Fragaszy, D., Izar, P., Norconk, M., Masterson, T., Hobbs, D. G., Alfaro, M. E. & Lynch Alfaro, J. W. (2015). The effects of ecology and evolutionary history on robust capuchin morphological diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 455–466.