



Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Instituto de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal
Curso de Especialização em
Diversidade e Conservação da Fauna

**Variação morfológica no crânio de *Alouatta clamitans* e
Alouatta caraya (Primates, Atelidae).**

Fabiana Müller Corrêa

Porto Alegre
2012

Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Instituto de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal
Curso de Especialização em
Diversidade e Conservação da Fauna

**Variação morfológica no crânio de *Alouatta clamitans* e
Alouatta caraya (Primates, Atelidae).**

Fabiana Müller corrêa

Orientador: Dr. Ignacio Benites Moreno

Co-orientadora: Dra. Daniela Sanfelice

Trabalho apresentado no Departamento de Zoologia da UFRGS como pré-requisito para a obtenção de Certificado de Conclusão de Curso Pós-graduação *Lato Sensu*, na área de Especialização em Diversidade e Conservação da Fauna.

Porto Alegre
2012

Fabiana Müller Corrêa

**Varição morfológica no crânio de *Alouatta clamitans* e
Alouatta caraya (Primates, Atelidae).**

Trabalho apresentado no Departamento de Zoologia da UFRGS como pré-requisito para a obtenção de Certificado de Conclusão de Curso Pós-graduação *Lato Sensu*, na área de Diversidade e Conservação da Fauna.

Orientador: Dr. Ignacio Benites Moreno

Co-orientador: Dra. Daniela Sanfelice

Porto Alegre, _____ de _____ de 2012

Banca Examinadora

Prof^a. Dr^a. Carmem Fedrizzi
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Prof. Dr. Luiz Roberto Malabarba
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

SUMÁRIO

Sumário	i
Dedicatória	ii
Agradecimentos	iii
Lista de Figuras	v
Lista de Tabelas	vii
Resumo	viii
Apresentação	ix
1. Introdução	1
1.1 Gênero <i>Alouatta</i> Lacépède, 1799	1
1.2 As espécies do gênero <i>Alouatta</i> no Rio Grande do Sul	2
1.3 Variação morfológica	4
1.4 Morfometria geométrica	4
2. Materiais e Métodos	6
2.1 Material examinado	6
2.2 Registro fotográfico	7
2.3 Métodos em morfometria geométrica	7
2.4 Terminologia básica inerente às técnicas de morfometria geométrica para análise da forma	10
3. Resultados	11
3.1 Análise comparativa entre <i>Alouatta caraya</i> e <i>Alouatta clamitans</i>	11
3.2 Análise comparativa do dimorfismo sexual em <i>Alouatta caraya</i>	20
3.3 Análise comparativa do dimorfismo sexual em <i>Alouatta clamitans</i>	26
4. Discussão	32
5. Bibliografia	36
6. Anexo	40



Foto: Germano Woehl Junior - Fêmea de *Alouatta clamitans* com filhote

*“Não existem bons biólogos cuja
vocação não tenha nascido de
uma profunda alegria perante
as belezas da criatura viva”*

Konrad Lorenz

AGRADECIMENTOS

Agradeço à:

Ignacio Benites Moreno pela orientação, disponibilidade, ajuda com o texto, dicas e pela paciência.

Daniela Sanfelice pela enorme ajuda com os resultados, pelas conversas, pelos esclarecimentos sobre Morfometria Geométrica. Sem você este trabalho não teria sido realizado, muito obrigada Dani!!!

Minha família, por serem as melhores pessoas que eu podia desejar estar ao meu lado. Por sempre me apoiar, encorajar, incentivar, desejar o melhor, e é claro financiar! Vocês pra mim sempre estarão em primeiro lugar!

Professora **Laura Verrastro**, pela oportunidade de fazer este curso, por todo esforço e pela paciência durante este período.

Halina Kondak, pela grande amizade, parceria e pela ajuda na coleta dos dados no Museu Nacional da UFRJ, sem você eu não teria conseguido tirar todas as fotos e com certeza não teria sido tão divertido. Ao **Sílvio**, pai da Halina, pelo pouso nos dias de aula e pelos banquetes deliciosos que fez.

Colegas de aula e amigas, em especial **Vanessa Scalco, Karen Trindade, Gabriela Hass, Veridiana Spies, Natalia Matias e Claudia Mata**, pela grande parceria, discussões e risadas. Vocês me proporcionam ótimos momentos!!!

Cíntia da Equipe de segurança da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, que nos ajudou em tudo e mais um pouco.

Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, por terem disponibilizado os crânios que compuseram a mostra, para que eu pudesse examinar e fotografar.

Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, especialmente ao curador **João Alves de Oliveira** e ao técnico da coleção **Sergio**, por me permitirem examinar os crânios dos espécimes de *Alouatta* e pela confiança.

Bolsistas da Fundação Zoobotânica, **Álvaro** pelas discussões sobre as análises e por ter me ajudado com os gráficos, e **Manu** pelas conversas e dicas de apresentação.

Pessoal do **Setor de Paleontologia da Fundação Zoobotânica do RS**, por terem me cedido espaço para fotografar os crânios inúmeras vezes.

Rodrigo Fornel, pela ajuda com a Morfometria Geométrica em momentos de dúvida.

Núcleo de Extensão Macacos Urbanos, por lutar pela conservação do bugio-ruivo e seu hábitat desde 1993 e por todo conhecimento que me proporcionam.

E á todos que contribuíram de alguma forma para que este trabalho tenha sido realizado, um **Muito Obrigada!!!**

RELAÇÃO DE FIGURAS

Figura 1. Crânio de um espécime da espécie *Alouatta caraya* com os marcos anatômicos utilizados nas análises.

Figura 2. a) Gráfico dos escores das espécies *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans* nos dois primeiros componentes principais na vista dorsal, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

Figura 3. a) Gráfico dos escores das espécies *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans* nos dois primeiros componentes principais na vista ventral, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

Figura 4. Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista dorsal, para as espécies *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*.

Figura 5. Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista ventral, para as espécies *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*.

Figura 6. Sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos para a vista ventral, de: a) *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*, b) fêmeas de *Alouatta caraya* e fêmeas *Alouatta clamitans*, c) machos de *Alouatta caraya* e machos *Alouatta clamitans*, d) representação do crânio com marcos anatômicos na vista dorsal.

Figura 7. Sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos para a vista ventral, de: a) *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*, b) fêmeas de *Alouatta caraya* e fêmeas *Alouatta clamitans*, c) machos de *Alouatta caraya* e machos *Alouatta clamitans*, d) representação do crânio com marcos anatômicos na vista ventral.

Figura 8. a) Gráfico dos escores indicando dimorfismo sexual em *Alouatta caraya* nos dois primeiros componentes principais em vista dorsal, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

Figura 9. a) Gráfico dos escores indicando dimorfismo sexual em *Alouatta caraya* nos dois primeiros componentes principais em vista ventral, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

Figura 10: Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista dorsal, para fêmeas e machos da espécie *Alouatta caraya*.

Figura 11: Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista ventral, para fêmeas e machos da espécie *Alouatta caraya*.

Figura 12: Diferença na configuração média da forma entre machos e fêmeas de *Alouatta caraya*, na vista dorsal a) sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos, b) representação do crânio com marcos anatômicos na vista dorsal.

Figura 13: Diferença na configuração média da forma entre machos e fêmeas de *Alouatta caraya*, na vista ventral a) sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos, b) representação do crânio com marcos anatômicos na vista ventral.

Figura 14. a) Gráfico dos escores de fêmeas e machos de *Alouatta clamitans* nos dois primeiros componentes principais na vista dorsal, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

Figura 15. a) Gráfico dos escores do dimorfismo sexual em *Alouatta clamitans* nos dois primeiros componentes principais na vista ventral, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

Figura 16. Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista dorsal, para *Alouatta clamitans*.

Figura 17. Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista ventral, para *Alouatta clamitans*.

Figura 18: Diferença na configuração média da forma entre machos e fêmeas de *Alouatta clamitans*, na vista dorsal a) sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos, b) representação do crânio de um espécime da amostra com indicação dos marcos anatômicos na vista dorsal.

Figura 19: Diferença na configuração média da forma entre machos e fêmeas de *Alouatta clamitans*, na vista ventral a) sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos, b) representação do crânio de um espécime da amostra com indicação dos marcos anatômicos na vista ventral.

RELAÇÃO DE TABELAS

Tabela 1. Distribuição da amostra em relação às espécies e sexo.

Tabela 2. Caracterização da amostra para análise entre *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans* e tamanho do centróide (min. e máx.) para as respectivas vistas do crânio VD= Vista Dorsal, VV= Vista Ventral.

Tabela 3. Agrupamento por distância da Função Discriminante em *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*. Grupos originais nas linhas e agrupamento da Função Discriminante nas colunas. Os números sublinhados representam os espécimes que foram classificados erroneamente em outro grupo. a) Vista dorsal, b) Vista ventral.

Tabela 4: Diferenças nas configurações médias, nas análises interespecíficas, para a vista dorsal.

Tabela 5. Diferenças nas configurações médias, nas análises interespecíficas, para a vista ventral.

Tabela 6. Caracterização da amostra para análise de dimorfismo sexual em *Alouatta caraya* e tamanho do centróide (min. e máx.) para as respectivas vistas do crânio VD= Vista Dorsal, VV= Vista Ventral.

Tabela 7. Agrupamento por distância da Função Discriminante em fêmeas e machos de *Alouatta caraya*. Grupos originais nas linhas e agrupamento da Função Discriminante nas colunas. Os dados são referentes a vista dorsal e ventral, considerando que as duas vistas foram corretamente classificadas.

Tabela 8: Diferenças nas configurações médias, na análise interespecífica, para a duas vistas.

Tabela 9. Caracterização da amostra para análise de dimorfismo sexual em *Alouatta clamitans* e tamanho do centróide (min. e máx.) para as respectivas vistas do crânio VD= Vista Dorsal, VV= Vista Ventral.

Tabela 10. Agrupamento por distância da Função Discriminante em fêmeas e machos de *Alouatta clamitans*. Grupos originais nas linhas e agrupamento da Função Discriminante nas colunas. Os dados são referentes à vista dorsal e ventral, considerando que as duas vistas foram corretamente classificadas.

Tabela 11. Diferenças nas configurações médias, na análise intraespecífica, para as duas vistas.

RESUMO

Varição morfológica no crânio de *Alouatta guariba clamitans* e *Alouatta caraya* (Primates, Atelidae).

O estudo da variação fenotípica dentro e entre populações e espécies é crucial para a maneira como dividimos e ordenamos a diversidade da vida, assim como para o entendimento de como esta diversidade surge e é mantida. Dentro deste contexto, os objetivos deste trabalho foram comparar os crânios de *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans* quanto ao tamanho e forma, e avaliar o dimorfismo sexual nas duas espécies. Foram analisados crânios de 31 espécimes de *A. caraya* e 23 espécimes de *A. clamitans*. Foram analisados e digitalizados em duas dimensões 12 marcos anatômicos nas vistas dorsal e ventral do crânio. Para as análises de tamanho e forma utilizaram-se técnicas de morfometria geométrica empregando a sobreposição de Procrustes e considerando as deformações parciais como variáveis. Com as coordenadas dos marcos para diferentes vistas, foram feitas análises de componentes principais (PCA), análise de variáveis canônicas (CVA) e análise das distâncias de Procrustes entre as formas médias. Os resultados da análise interespecífica mostraram significância na diferença entre as duas espécies quanto à forma no CVA e na análise da distância entre as formas médias. Entretanto o dimorfismo sexual ficou mais evidente que a diferença entre as espécies no PCA. As análises intraespecíficas confirmaram o forte dimorfismo sexual em *A. caraya* e *A. clamitans*. Com os resultados obtidos pode-se estabelecer um padrão de variação das estruturas analisadas nas vistas dorsal e ventral, onde a porção central do crânio teve a maior parte da variação, confrontando os dados de outros trabalhos.

Palavras-chave: Morfometria Geométrica, dimorfismo sexual, forma, bugio.

APRESENTAÇÃO

Este trabalho está sendo apresentado em forma de Monografia. Para divisão e formatação do texto, foram seguidas as regras propostas no Manual de elaboração de Monografia do Curso de Especialização em Diversidade e Conservação de Fauna, em que divide o trabalho em: Introdução, Materiais e Métodos, Resultados e Discussão. A maneira como os autores são citados no texto, bem como a lista de referências bibliográficas, seguem as normas da Revista Zoologia.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Gênero *Alouatta* Lacépède, 1799

O gênero *Alouatta*, família Atelidae, é o maior dentre os primatas do Novo Mundo (NEVILLE *et al.* 1988). Segundo GREGORIN (2006) o gênero possui grande distribuição por toda região neotropical, ocorrendo desde o Estado de Vera Cruz no México, até o Estado do Rio Grande do Sul, no Brasil e Província de Corrientes, na Argentina. Apresentam uma grande variabilidade de características fenotípicas e genotípicas, o que indica a necessidade de maiores estudos sobre as espécies pertencentes a este gênero (HIRSCH *et al.* 1991).

Possuem como característica marcante um poderoso ronco, proporcionado pelo osso hióide que é amplo e complexo (NEVILLE *et al.* 1988). O hióide é modificado possuindo forma ovalada, resultando em uma alta frequência de vocalização (EISENBERG & REDFORD 1999). Outra característica importante, que reflete a adaptação destes primatas ao hábito arborícola, é a cauda preênsil, móvel e dotada de cristas papilares na parte dista-inferior, funcionando como um quinto membro na locomoção (NEVILLE *et al.* 1988).

Os bugios são considerados os mais folívoros dentre os primatas neotropicais. Por não possuírem adaptação morfológica associada à dieta folívora, possuem a necessidade de descansar a maior parte do dia, facilitando assim a digestão. Dessa forma, são mais apropriadamente chamados de folívoros comportamentais (MILTON 1980, AURICCHIO 1995, BICCA-MARQUES & CALEGARO-MARQUES 1995).

Os primatas do gênero *Alouatta*, de uma maneira geral, mostram grande diversidade no grau e direção do dimorfismo sexual, tanto em peso e tamanho do corpo, como no comprimento do canino e outras dimensões corpóreas, havendo nas espécies dimorfismo marcadamente positivo (machos maiores que fêmeas). De fato, os indivíduos adultos de todas as espécies deste gênero exibem algum grau de dimorfismo sexual quanto ao peso (NEVILLE *et al.* 1988), que varia de acordo com a espécie, sendo sempre os machos maiores que as fêmeas.

A organização social e, principalmente, o nível de competição entre machos parece ter papel relevante na determinação do padrão de dimorfismo observado nas espécies de primatas. Como mostrado por FORD (1994), um maior nível de competição entre machos conduz a um maior grau de dimorfismo sexual. No mesmo trabalho, Ford mostrou que as espécies de hábito predominantemente folívoro são mais sexualmente dimórficas que as demais. Supõe-se que diferentes pressões seletivas constituam a base dos diferentes

padrões de dimorfismo sexual observados nos primatas, sendo suas causas e implicações investigadas em diferentes táxons através de uma variedade de dados morfológicos.

Recentemente, duas revisões taxonômicas foram publicadas considerando primatas neotropicais. RYLANDS *et al.* (2000), reconhecem nove espécies para o gênero: *Alouatta palliata* (Gray, 1849), *Alouatta pigra* Lawrence, 1933, *Alouatta coibensis* Thomas, 1902, *Alouatta seniculus* (Linnaeus, 1766), *Alouatta sara* Elliot, 1910, *Alouatta nigerrima* Lönnberg, 1941, *Alouatta belzebul* (Linnaeus, 1766), *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) e *Alouatta guariba* (Humboldt, 1812). Os autores listam 21 subespécies. GROVES (2001) considera, além das espécies citadas acima, *Alouatta macconnelli* (Linnaeus, 1766), antiga subespécie de *A. seniculus*, como espécie plena. O autor, entretanto, não reconhece as subespécies de *A. palliata*, *A. coibensis* e *A. belzebul*, listadas por RYLANDS *et al.* (2000).

Em 2006, GREGORIN estudou a taxonomia do grupo considerando somente as espécies que ocorrem no Brasil. Neste estudo foram reconhecidas 10 espécies: *Alouatta caraya*, *Alouatta fusca* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1812), *Alouatta clamitans* Cabrera, 1940, *Alouatta belzebul*, *Alouatta discolor* (Spix, 1823), *Alouatta ululata* (Elliot, 1912), *Alouatta juara* (Elliot, 1910), *Alouatta macconnelli* (Linnaeus, 1766), *Alouatta puruensis* Lönnberg, 1941 e *Alouatta nigerrima*. O autor não reconheceu subespécies devido a ausência de vários aspectos para seu emprego, entre eles, os pontos de hibridização entre populações inferindo fluxo gênico, e espécies politípicas monofiléticas. O que se nota, são alguns táxons com grande variação morfológica e que se caracterizam por diferenciação fenotípica como o dimorfismo sexual (polimorfismo) e não por uma diversificação significativa como resultado de um isolamento geográfico e de fatores ecológicos (politipismo).

1.2 As espécies do gênero *Alouatta* no Rio Grande do Sul

O Rio Grande do Sul apresenta singularidades na estrutura de seus ecossistemas que refletem na biogeografia das espécies, situando-se na região geográfica que representa o limite austral de distribuição dos primatas neotropicais (PRINTES *et al.* 2001), com ocorrência de dois gêneros: *Alouatta* e *Sapajus*, os quais são representados por *Alouatta clamitans*, *Alouatta caraya* e *Sapajus nigitus* (Goldfuss, 1809).

A. clamitans é a espécie com maior abrangência geográfica no Estado, ocupando Floresta Atlântica, Floresta com Araucária, Floresta Estacional (Semi-decidual e Decidual) até o município de Camaquã. No Brasil ocorre desde o Estado do Espírito Santo até o Rio Grande do Sul (PRINTES *et al.* 2001). É encontrada também no nordeste da Argentina (HIRSCH *et al.* 1991).

Como característica a espécie possui um acentuado dicromatismo sexual em indivíduos adultos, sendo que o macho possui coloração ruiva e a fêmea castanho escuro (NEVILLE *et al.* 1988, MIRANDA & PASSOS 2005). Possui corpo hióideo quadrangular, com tentório trapezóide medianamente desenvolvido (GREGORIN 2006).

Mesmo sendo encontrados em habitats bem diversificados ao longo de sua distribuição geográfica e possuir uma certa flexibilidade na utilização dos itens alimentares, a espécie *A. clamitans* encontra-se enquadrada como “Vulnerável” na Lista das Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção no Rio Grande do Sul (MARQUES *et al.* 2002). Contudo, na lista da IUCN, à subespécie está enquadrada na categoria “pouco preocupante”. As principais ameaças à espécie são a acelerada destruição da Mata Atlântica, a caça e o comércio ilegal (JARDIM 2005).

A. caraya apresenta a maior área de distribuição geográfica dentre as espécies do gênero que ocorrem no Brasil. Este primata ocorre desde o norte do Brasil, nos Estados do Pará, Maranhão e Piauí, até o sul, como Rio Grande do Sul (GREGORIN 2006). Pode ocorrer também no nordeste e norte da Argentina (CRESPO 1952), nas regiões norte, sul e leste do chaco no Paraguai (BROOKS 1996) e nas regiões leste e norte da Bolívia (ANDERSON 1997). Devido a sua ampla distribuição, a espécie está enquadrada na categoria “pouco preocupante” na lista da IUCN. Entretanto, na Lista das Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção no Rio Grande do Sul (MARQUES *et al.* 2002), a espécie se encontra “vulnerável”.

Assim como *A. clamitans*, *A. caraya* também apresenta um forte dicromatismo sexual, possuindo a fêmea coloração castanho-amarelado claro e o macho coloração negra. O osso hióide no macho não apresenta tentório, o que lhe confere uma bula de forma retangular (GREGORIN 2006).

Segundo GREGORIN (2006), *A. clamitans* e *A. caraya* ocorrem em simpatria em alguns pontos de suas distribuições, principalmente no nordeste da Argentina e nas regiões adjacentes à margem leste do Rio Paraná. Recentemente, estas espécies também foram encontradas em simpatria na região centro-oeste do Rio Grande do Sul (BICCA-MARQUES *et al.* 2008). Sendo assim, é possível que haja hibridização nestes locais. Contudo não há confirmação com base em dados genéticos e moleculares, Os dados existentes sobre hibridação são apenas inferidos pela presença de indivíduos com uma coloração em mosaico de ambas as espécies (GREGORIN 2006, AGUIAR *et al.* 2007, 2008, AGOSTINI *et al.* 2008, BICCA-MARQUES *et al.* 2008).

1.3 Variação morfológica

O estudo da variação fenotípica dentro e entre populações e espécies é crucial para a maneira como dividimos e ordenamos (sistemática) a diversidade da vida, assim como para o entendimento de como esta diversidade surge e é mantida. No que concerne aos primatas do novo mundo, vivem em uma vasta gama de tipos de florestas, se alimentam de vários tipos de itens de origem animal e vegetal, e possuem distintos sistemas de acasalamento (KINSEY 1997). Estas diferenças no habitat e hábito estão refletidos em suas diferentes morfologias, com alterações na forma e tamanho do corpo e, sobretudo no crânio (HERSHKOVITZ 1977). O crânio é uma região particularmente útil para estudos morfológicos, devido à complexidade do seu crescimento e as várias funções dos órgãos da cabeça, dando informações valiosas sobre os taxos (CHEVERUD 1982).

Estudos com este escopo contribuem para a sistemática por possibilitar uma melhor compreensão dos caracteres, sendo aplicados, também, em diferentes áreas do conhecimento (e.g., reconhecimento de fragmentos ósseos na Arqueologia). Este tipo de investigação é também a base para se esclarecer à origem e à filogenia dos táxons, bem como a determinação dos processos evolutivos envolvidos e de questões biogeográficas (VANZOLINI & HEYER 1988).

Outrossim, o estudo morfológico contribui para o conhecimento da ocorrência e distribuição das espécies (através da identificação de material em avançado estado de decomposição ou muito fragmentado) e é fonte preciosa de informações para interpretações paleontológicas. Finalmente, estudos de cunho anatômico sobre material atual são também importantes na identificação das variações intra-específicas e inter-específicas, o que contribui para inferências evolutivas já que o esqueleto possui valor singular dentre os vertebrados por configurar-se em um clássico indicador das relações de parentesco (ZELLER 1986).

1.4 Morfometria Geométrica

A Morfometria Geométrica é a técnica que estuda a forma das estruturas biológicas utilizando marcos anatômicos (Landmarks) (ROHLF & MARCUS 1993), trazendo também resultados em relação ao seu tamanho (PERES-NETO 1995). Através destes marcos anatômicos (homólogos) obtêm-se uma maior informação morfológica, por permitir identificar as variações de forma entre as mesmas estruturas morfológicas dos exemplares amostrados (ROHLF 1999).

O conceito de forma mais utilizado para as análises de morfometria geométrica é a de BOOKSTEIN (1989), onde é definida como: “todas as propriedades de uma configuração de pontos que não se alteram por efeitos de tamanho, posição e orientação”. A forma é analisada através de coordenadas cartesianas dos marcos anatômicos homólogos das estruturas biológicas em estudo (ROHLF & MARCUS, 1993), sendo assim, comumente analisada em todos os métodos de morfometria geométrica (MONTEIRO & REIS 1999).

A principal vantagem de se utilizar esta técnica relativamente nova, em relação aos métodos tradicionais, é poder quantificar a variação entre formas (Distância de procrustes) (ROHLF 1999). Adicionalmente, a morfometria geométrica se mostra objetiva e eficiente quando comparada a morfometria tradicional (ZELDITCH *et al.* 1995), resultando em dados valiosos sobre variação e mudança das formas biológicas.

As primeiras abordagens formais sobre variação e mudança na forma biológica apareceram na obra de D’Arcy W. Thompson, de 1917. Contudo, o autor não conseguiu elaborar um método estatístico que comprovasse as transformações descobertas por ele. A partir daí foram desenvolvidas várias pesquisas para o desenvolvimento de métodos que, apesar de conseguir extrair informações relacionadas à geometria dos organismos, não permitia o estudo estatístico da variação da forma (MONTEIRO & REIS 1999). Por muito tempo, não houve um consenso sobre análise morfométrica apropriada e nem o que seriam os dados morfométricos apropriados (BOOKSTEIN 1991). Sendo assim, até a década de 80, este tema ficou confuso entre os pesquisadores, que não conseguiam resolver os problemas estatísticos das análises.

Mas estas limitações foram superadas e no final dos anos 80 sucederam-se uma série de workshops em morfometria nos Estados Unidos, onde a nova técnica se tornou melhor compreendida e a partir daí, mais estudada. No entanto, foi a década de 90 que representou um avanço no conhecimento e utilização das técnicas de morfometria geométrica (MONTEIRO & REIS 1999).

Atualmente, os programas para análises morfométricas estão disponíveis livremente na internet. Para essa popularização dos métodos da geométrica, foi decisiva a participação de F. J. Rohlf, que escreveu a maioria dos programas e contribuiu também para a tradução dos modelos matemáticos. Ademais, os métodos estão sendo desenvolvidos e melhorados, marcando um período de grande desenvolvimento conceitual e metodológico (MONTEIRO & REIS 1999).

Dentro deste contexto, os objetivos deste trabalho foram comparar os crânios de *A. caraya* e *A. clamitans* quanto à forma, e avaliar o dimorfismo sexual nas duas espécies.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material Examinado

Foram analisados e digitalizados em duas dimensões 54 crânios de primatas (Tabela 1), pertencente às coleções de mastozoologia do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN) e Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN). O material examinado foi:

Alouatta Caraya

Brasil, Rio Grande do Sul: MCN 334 (♀), MCN 3317 (♀), MN 21085 (♂), MN 21086 (♀), MN 31259 (♀), MN 31262 (♀), MN 31263 (♀), MN 31264 (♀), MN 31267 (♀); **Minas Gerais:** MN 31233 (♀), MN 31241 (♀), MN 31242 (♀), MN 3909 (♀), MN 23121 (♀), MN 23122 (♀), MN 23117 (♂), MN 23116 (♂), MN 23118 (♂), MN 31489 (♂), MN 21083 (♂); **Maranhão:** MCN 2762 (♀); **Mato Grosso:** MN 5839 (♀), MN 31306 (♀), MN 31342 (♀), MN 2425 (♂), MN 31297 (♂), MN 31297 (♂), MN 31231 (♂), MN 31294 (♂), MN 31295 (♂); **Tocantins:** MN 2429 (♀).

Alouatta clamitans

Brasil, Rio Grande do Sul: MCN 3194 (♀), MCN 3197 (♀), MCN 2657 (♂), MCN 2811 (♂), MCN 3022 (♂); **Santa Catarina:** MN 31240 (♀), MN 31244 (♀), MN 31245 (♀), MN 31250 (♀), MN 31252 (♀), MCN 3201 (♂), MN 23177 (♂), MN 31238 (♂), MN 31254 (♂), MN 31256 (♂), MN 31257 (♂); **Paraná:** MN 31332 (♂); **Rio de Janeiro:** MN 8452 (♀), MN 24101 (♂), MN 69863 (♂), MN 31359 (♂), **Minas Gerais:** MN 3907 (♂), MN 23157 (♂).

A preparação de alguns crânios de *A. clamitans* do Museu de Ciências Naturais incluiu etapas de coleta das carcaças, necropsia, biometria, taxidermia e outras atividades relacionadas à curadoria científica.

O material consistiu apenas de espécimes adultos. As faixas etárias foram estimadas de acordo com GREGORIN (2006), sendo identificados como adultos os espécimes com dentição completa, com os ossos basiesfenóide e basioccipital completamente fundidos, e com suturas faciais parcial ou totalmente visíveis.

Tabela 1. Distribuição da amostra em relação às espécies e sexo.

Espécie	Machos	Fêmeas	Total
<i>A. caraya</i>	11	20	31
<i>A. clamitans</i>	15	8	23
Total	26	28	54

2.2 Registro Fotográfico

Os crânios foram fotografados com câmera digital *Sony DSC-H50* regulada para 9.1 *Mega Pixels*, em vista dorsal e ventral. Foi mantido um determinado plano anatômico paralelo ao plano fotográfico (ZELDITCH *et al.* 2004). Outrossim, a profundidade de campo foi checada em conformidade com o tamanho dos espécimes. As imagens foram salvas no formato "*Joint Photographic Experts Group*" (*JPEG*). Previamente ao registro fotográfico, foi colocado um papel milimetrado no campo fotográfico a fim de controlar o efeito "arco-íris" e determinar a extensão da região de distorção de modo a posicionar a câmera corretamente (a uma distância que foque os espécimes fora desta região). A utilização do papel milimetrado é importante para poder comparar nas análises as formas geométricas sem interferência do efeito do tamanho. Para tal, foi usado um fator de escala, em que foram posicionados dois pontos (como se fossem marcos anatômicos), demarcando a distância de um centímetro.

2.3 Métodos em Morfometria Geométrica

Foram estabelecidos 14 marcos anatômicos para a vista dorsal e 14 para a vista ventral, sendo os que dois últimos representam a escala (Figura 1). Os marcos anatômicos homólogos foram selecionados de modo a prover a mais abrangente cobertura da forma possível. Para a escolha dos marcos foram consideradas a consistência da posição relativa, a repetibilidade e a coplanaridade destes. Os marcos anatômicos em duas dimensões foram digitalizados no software *TpsDig2*, disponível gratuitamente em <http://life.bio.sunysb.edu/morph>.

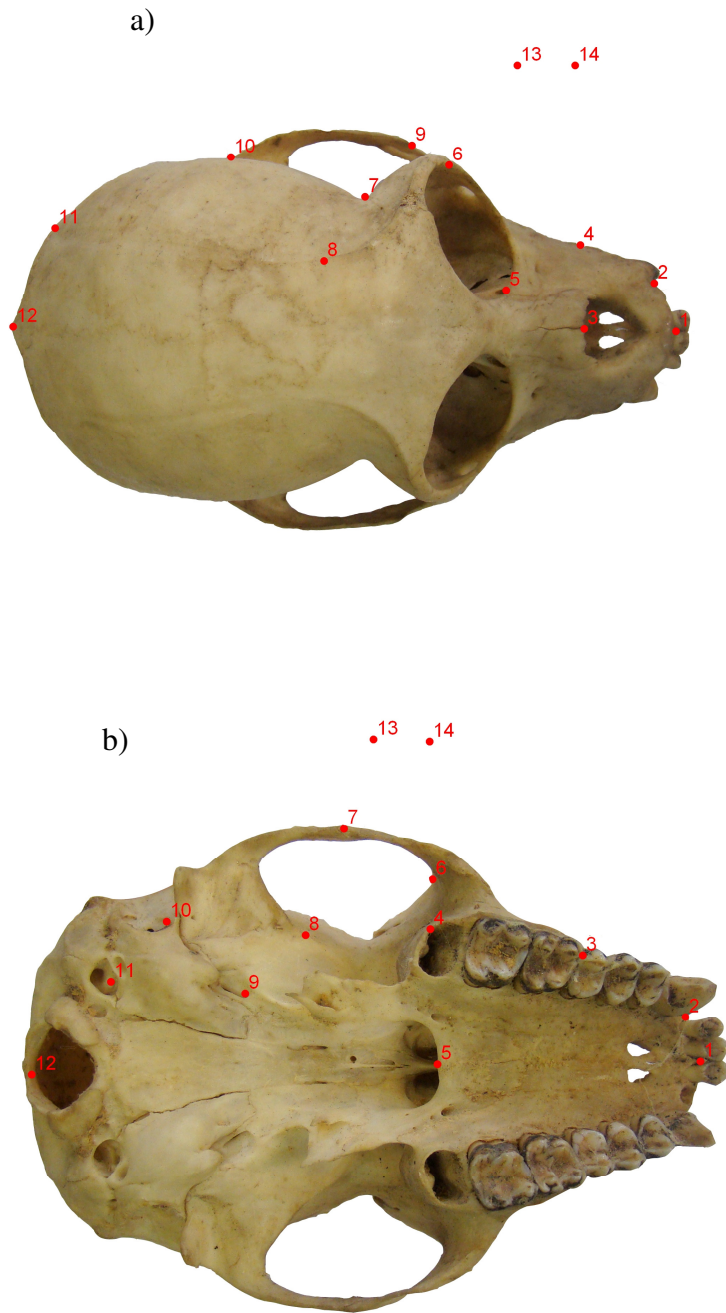


Figura 1. Crânio de um espécime da espécie *A. caraya* com os marcos anatômicos utilizados nas análises. a) Vista dorsal: 1- Intradental superior (Extremidade anterior do pré-maxilar entre os incisivos), 2- Limite anterior do processo alveolar do canino, 3- Limite anterior da sutura internasal, 4- Processo alveolar do terceiro pré-molar, 5- Forame lacrimal, 6- Porção lateral da órbita (no processo frontal do zigomático), 7- Porção mais interna do osso temporal, 8- Ponto entre a crista frontal e linha temporal superior (Sutura coronal?), 9- Ponto superior da sutura zigomático-temporal, 10- Limite posterior externo do processo zigomático do temporal, 11- Ponto mais posterior da linha temporal superior, 12- Protuberância occipital externa, 13 e 14- Escala. **b) Vista ventral:** 1- Intradental superior (Extremidade anterior do pré-maxilar entre os incisivos), 2- Limite anterior do processo alveolar do canino, 3- Limite anterior do processo alveolar do primeiro molar, 4- Limite posterior do processo alveolar do terceiro molar, 5- Espinha nasal posterior do palatino, 6- Ponto mais anterior da porção interna do processo temporal do zigomático, 7- Ponto inferior da sutura zigomático-temporal, 8- Porção mais anterior da fissura petrotimpânica do temporal, 9- Ponto mais anterior do forame oval, 10- Ponto mais anterior do meato acústico externo, 11- Ponto mais anterior do canal carótido, 12- Limite posterior do forame magno, 13 e 14- Escala.

Para as análises morfológicas foram utilizadas técnicas de morfometria geométrica empregando a sobreposição de Procrustes e considerando as deformações parciais como variáveis. Este enfoque combina modelos de desenvolvimento e evolução de estruturas morfológicas complexas com as modernas técnicas de análise da forma, as quais decompõem a variação em componentes globais e localizados (SANFELICE & DE FREITAS 2008).

As coordenadas de cada marco e o tamanho do centróide de cada espécime, foram calculados através do programa IMP – CoordGen6f (SHEETS 2000). O tamanho do centróide foi utilizado como única informação sobre o tamanho global do crânio.

Utilizando as coordenadas geradas, foram feitas análises de componentes principais com o programa IMP-PCAGen6p (SHEETS 2000). Esta análise pode ser compreendida como o algoritmo que reduz um espaço multidimensional em poucas dimensões que expliquem a maior parte da variância dos dados (PERES-NETO *et al.* 1995). Com isto, pode-se analisar a variação morfométrica dentro e entre os grupos. O teste de Anderson foi utilizado para estimar a significância do primeiro componente principal. Além disso, o programa gera grades de deformações, que indicam onde na configuração de marcos estão as diferenças nas formas.

As análises de variáveis canônicas foram verificadas através do programa IMP-CVAGen6l, que através da função discriminante, realiza agrupamentos utilizando o método da distância de Mahalanobis para testar a significância dos agrupamentos identificados. A análise de variáveis canônica fornece uma descrição das diferenças entre grupos especificados a priori, em um conjunto de dados multivariados (MONTEIRO & REIS 1999), ressaltando assim as diferenças entre grupos. O teste de Wilks Lambda foi utilizado para verificar a significância da variável canônica que distingue os grupos. Com estas ferramentas, pode-se fazer análises interespecíficas e intraespecíficas.

Já o programa IMP-TwoGroup6h (SHEETS 2000), foi usado para comparar a distância entre as formas médias. Isto, através da distância de procrustes, onde é testada a similaridade das formas analisadas com a hipótese nula de que as médias estimadas não diferem. Para a análise foi utilizado teste F, podendo assim estimar a significância dos dados, pois quanto mais duas formas diferem entre si, maior é a distância de procrustes.

As análises estatísticas seguiram basicamente os procedimentos previamente descritos em ZELDITCH *et al.* (2004), GOSWAMI (2006a,b), SANFELICE & FREITAS (2008), e KLINGENBERG (2009). Para tanto, foram empregados os programas do “Integrated

Morphometric Package” - IMP (SHEETS 2000). Os programas do tipo IMP podem ser encontrados gratuitamente na página <http://www.canisius.edu/~sheets>.

2.4 Terminologia Básica Inerente às Técnicas de Morfometria Geométrica para Análise da Forma

Os conceitos apresentados abaixo seguem basicamente ROHLF (1999), BOOKSTEIN (1991), MONTEIRO & REIS (1999) e PERES-NETO (1995).

Marcos anatômicos ou *landmarks*: São os pontos nos quais as estruturas biológicas são amostradas e que permitem identificar as variações de forma entre as mesmas estruturas morfológicas nos diferentes exemplares em estudo. Estes pontos devem ser homólogos, ou seja, possuir correspondência biológica da posição de marcos anatômicos de forma para forma.

Variável de forma: Qualquer medida em uma configuração de marcos anatômicos que não modifica seu valor quando todos os comprimentos são multiplicados por um fator escalar x .

Centróide: Ponto médio da configuração, também chamado “centro de massas”. O tamanho do centróide é calculado como a raiz quadrada da soma das distâncias quadradas entre cada marco anatômico e o centróide da forma.

Sobreposição de procrustes: É uma técnica que elimina diferenças de posição, orientação e tamanho, considerando a proporcionalidade, e assim destacando as variações de forma.

Distância de Procrustes: Esta distância é a mínima soma dos quadrados das distâncias entre os pontos homólogos em um par de configurações após a aplicação do processo de sobreposição, ou seja, mede a quantidade de diferença da forma.

Componentes principais: São os componentes que explicam a maior parte da variância dos dados. O primeiro componente principal é gerado de tal forma que capture a maior variância possível. O segundo componente principal é ortogonal ao primeiro e captura tanta variância restante quanto possível, e assim sucessivamente. Como de modo geral, variáveis morfométricas possuem alta correlação entre si, visto que um organismo cresce por inteiro, o primeiro componente possui uma grande capacidade de concentrar a maior parte da variância dos dados originais.

3. RESULTADOS

3.1 Análise comparativa entre *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*

Foram utilizados na amostra 31 espécimes de *A. caraya* (20 fêmeas e 11 machos) e 23 espécimes de *A. clamitans* (8 fêmeas e 15 machos). Através do programa IMP CoordGen6f, obteve-se o tamanho do centróide de cada espécie, conforme tabela 2.

Tabela 2. Caracterização da amostra para análise entre *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans* e tamanho do centróide (min. e máx.) para as respectivas vistas do crânio VD= Vista Dorsal, VV= Vista Ventral.

		Número de amostra	Varição no tamanho do centróide (min. e máx.)
<i>A. caraya</i>	VD	31	122.461 – 192.346
	VV		114.169 – 168.776
<i>A. clamitans</i>	VD	23	126.957 – 186.232
	VV		108.501 – 168.519

A análise dos componentes principais mostrou a variação apresentada entre as espécies *A. caraya* e *A. clamitans*. Para a vista dorsal do crânio, as espécies não foram claramente diferenciadas nos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2). Com efeito, esta análise indicou que o primeiro componente principal é estatisticamente significativo, explicando 40% da variação da forma e o segundo componente principal explicando 17% da variação. Contudo, a análise de componentes principais, considerando ambas as espécies, distingue de modo mais conspícuo os sexos, sendo que as fêmeas de ambas as espécies apresentaram os escores mais baixos no primeiro componente principal (Figura 2a).

Através desta análise pode-se gerar grades de deformações, onde mostram as alterações na forma craniana, com relação à forma média representada pelo primeiro componente principal considerando conjuntamente os espécimes de *A. caraya* e *A. clamitans*. Para a confecção de todas as grades apresentadas neste trabalho, foram rebatidos os marcos anatômicos do lado esquerdo para o lado direito, a fim de representar toda forma do crânio. Através da mesma, fica evidente uma grande variação na porção central do

crânio, onde estão localizados os ossos parietal e temporal, tendo também uma variação visível nas estruturas correspondentes aos ossos occipital e esfenóide. (Figura 2b).

Referente à vista ventral, o PC1 não foi significativo, correspondendo a 34,8% da variação da forma, e o PC2 17,7%. Assim como na vista dorsal, a análise de componentes principais evidencia o dimorfismo sexual das espécies, sendo que as fêmeas de ambas as espécies apresentaram os escores mais baixos no primeiro componente principal, não diferenciando claramente as espécies (Figura 3a). Adicionalmente, foi gerada uma grade de deformação para a respectiva vista, onde nota-se que as estruturas que mais variam estão compreendidas principalmente na porção central do crânio, como a porção posterior do maxilar. As estruturas correspondentes a porção média do maxilar, sutura temporo-zigomática e o osso temporal tiveram menos variação (Figura 3b).

Nas vistas dorsal e ventral observa-se que os gráficos de PCA são diferentes, indicando que as diferentes vistas do crânio contribuem de maneira diferente na explicação da variação da forma.

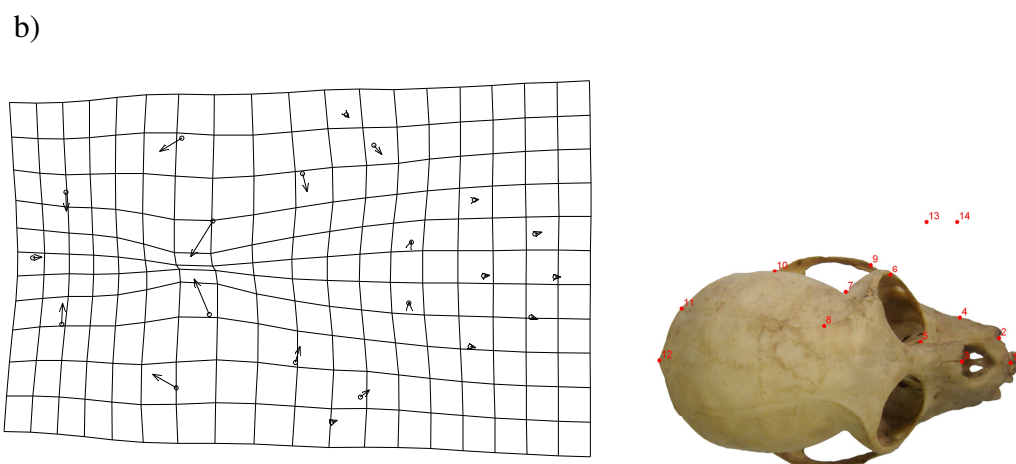
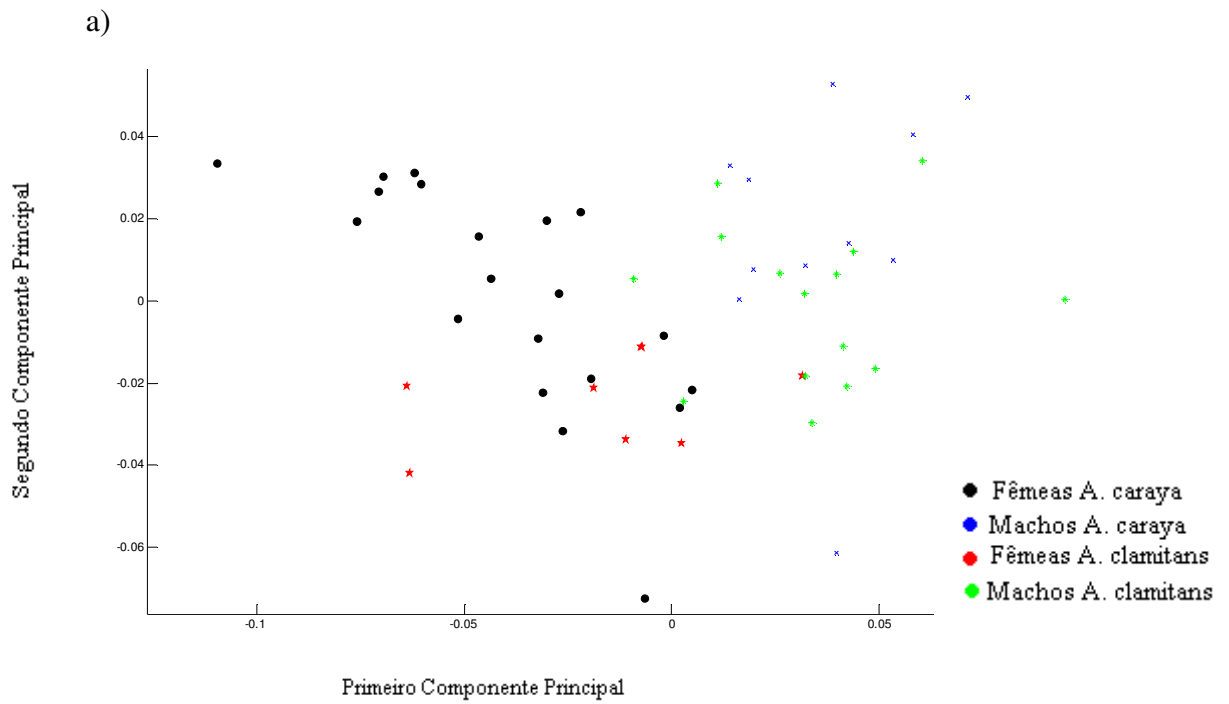


Figura 2. a) Gráfico dos escores de *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans* nos dois primeiros componentes principais na vista dorsal, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

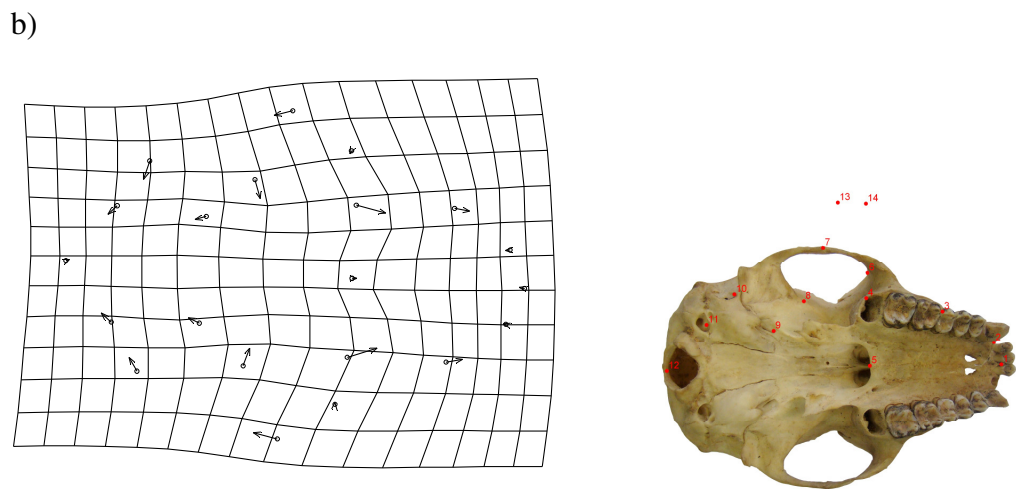
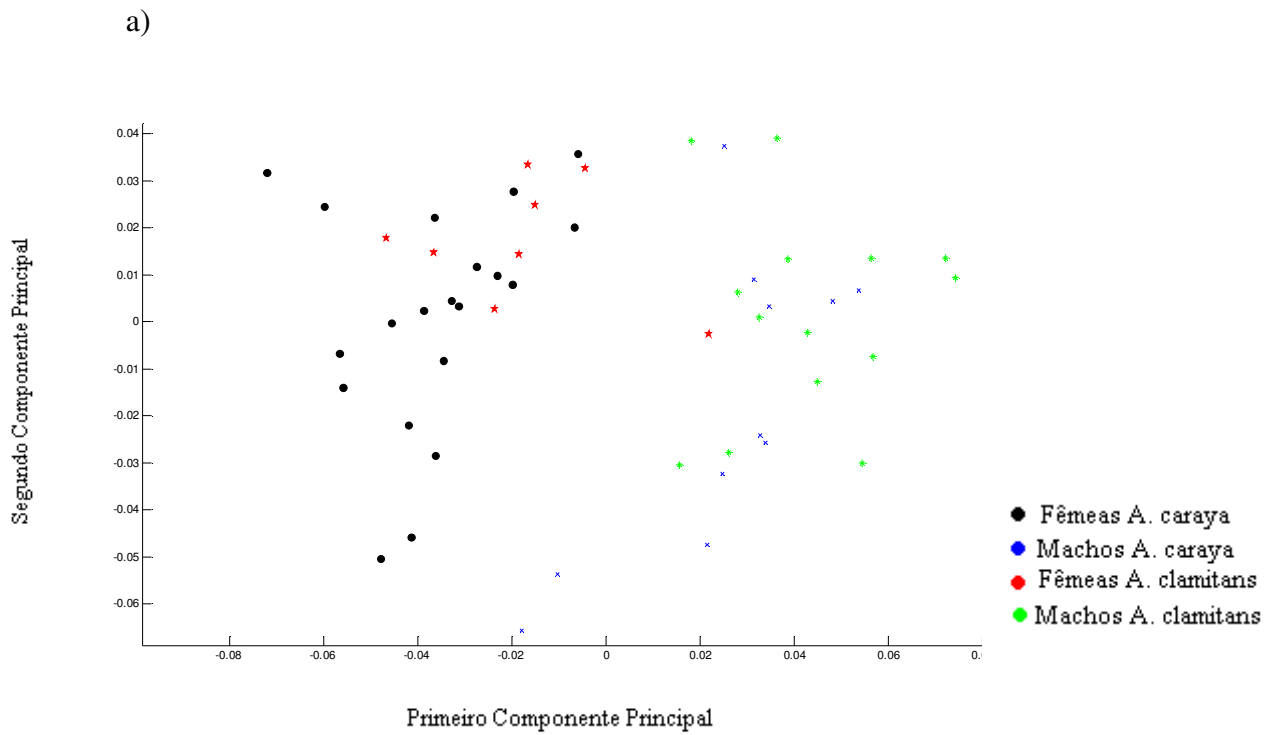


Figura 3. a) Gráfico dos escores de *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans* nos dois primeiros componentes principais na vista ventral, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

A análise de variáveis canônica apresenta de forma gráfica e através de funções discriminantes, as diferenças relativas na forma do crânio. Nesta análise, para as duas vistas do crânio, apenas uma variável canônica foi significativamente distinta. Sendo assim, para a vista dorsal, o gráfico de CVA teve o primeiro eixo canônico (CV1) estatisticamente significativo para o teste lambda de Wilk (CV1 $p=0,004$), separando as duas espécies neste eixo (Figura 4). Na função discriminante foram classificados erroneamente dois espécimes de *A. caraya* e dois espécimes de *A. clamitans* (Tabela 3a)

Para a vista ventral do crânio, o gráfico de CVA teve o primeiro eixo canônico estatisticamente significativo, com $p=0,000002$. Este primeiro eixo separa as duas espécies (Figura 5), contudo um espécime de cada espécie foi classificado erroneamente (Tabela 3b).

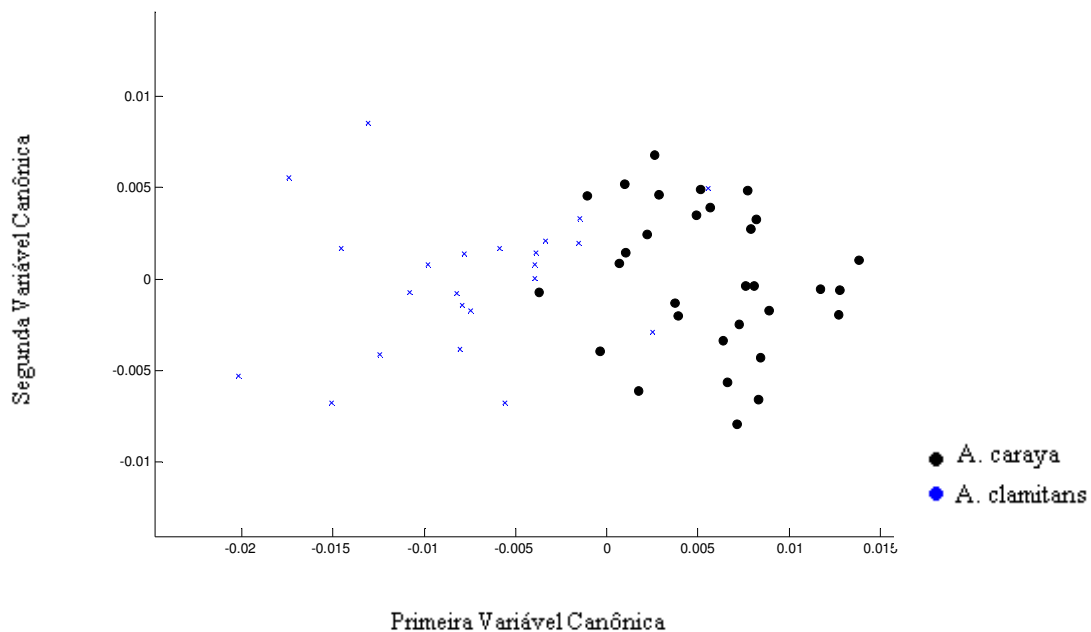


Figura 4. Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista dorsal, para as espécies *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*.

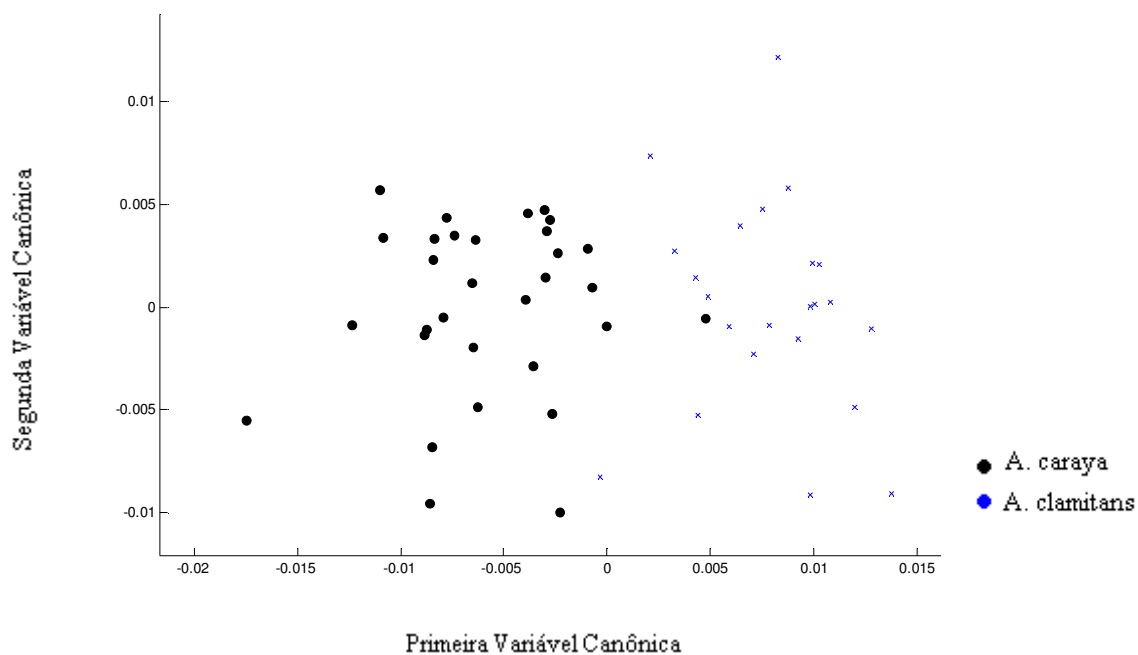


Figura 5. Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista ventral, para as espécies *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*.

Tabela 3. Agrupamento por distância da Função Discriminante em *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*. Grupos originais nas linhas e agrupamento da Função Discriminante nas colunas. Os números sublinhados representam os espécimes que foram classificados erroneamente em outro grupo. a) Vista dorsal, b) Vista ventral.

a)

	<i>A. caraya</i>	<i>A. clamitans</i>
<i>A. caraya</i>	29	<u>2</u>
<i>A. clamitans</i>	<u>2</u>	21

b)

	<i>A. caraya</i>	<i>A. clamitans</i>
<i>A. caraya</i>	30	<u>1</u>
<i>A. clamitans</i>	<u>1</u>	22

Os resultados que seguem usam distâncias de procrustes, que é uma medida relacionada à forma. Nesta análise, foram comparadas as formas médias entre as duas espécies. Também foram feitas comparações interespecíficas entre fêmeas e comparações interespecíficas entre machos (Tabela 4 e 5). Nas figuras 6 e 7, estão representadas as comparações interespecíficas, com relação a distância de procrustes entre as médias. Nesta análise, para as vistas dorsal e ventral, nota-se que apenas na comparação entre *A. caraya* e *A. clamitans*, que não considera os sexos, obteve uma distância entre as médias significativa. Isto mostra que indivíduos do mesmo sexo, apesar de serem de espécies diferentes, são muito semelhantes quanto à forma.

Tabela 4: Diferenças nas configurações médias, nas análises interespecíficas, para a vista dorsal.

	Distância de Procrustes entre as médias	Intervalo de Confiança	Nível de significância
<i>A. caraya</i> e <i>A. clamitans</i>	0,0384	0,0271 – 0,0579	P= 0,0067
♀ <i>A. caraya</i> e <i>A. clamitans</i> ♀	0,0478	0,0261 – 0,0678	P= 0,0478
♂ <i>A. caraya</i> e <i>A. clamitans</i> ♂	0,0334	0,0267 – 0,0544	P=0,0811

Tabela 5. Diferenças nas configurações médias, nas análises interespecíficas, para a vista ventral.

	Distância de Procrustes entre as médias	Intervalo de Confiança	Nível de significância
<i>A. caraya</i> e <i>A. clamitans</i>	0,0314	0,219 – 0,0471	P=0,0033
♀ <i>A. caraya</i> e <i>A. clamitans</i> ♀	0,0263	0,0251 – 0,0460	P= 0,2256
♂ <i>A. caraya</i> e <i>A. clamitans</i> ♂	0,0310	0,0256 – 0,0523	P=0,0456

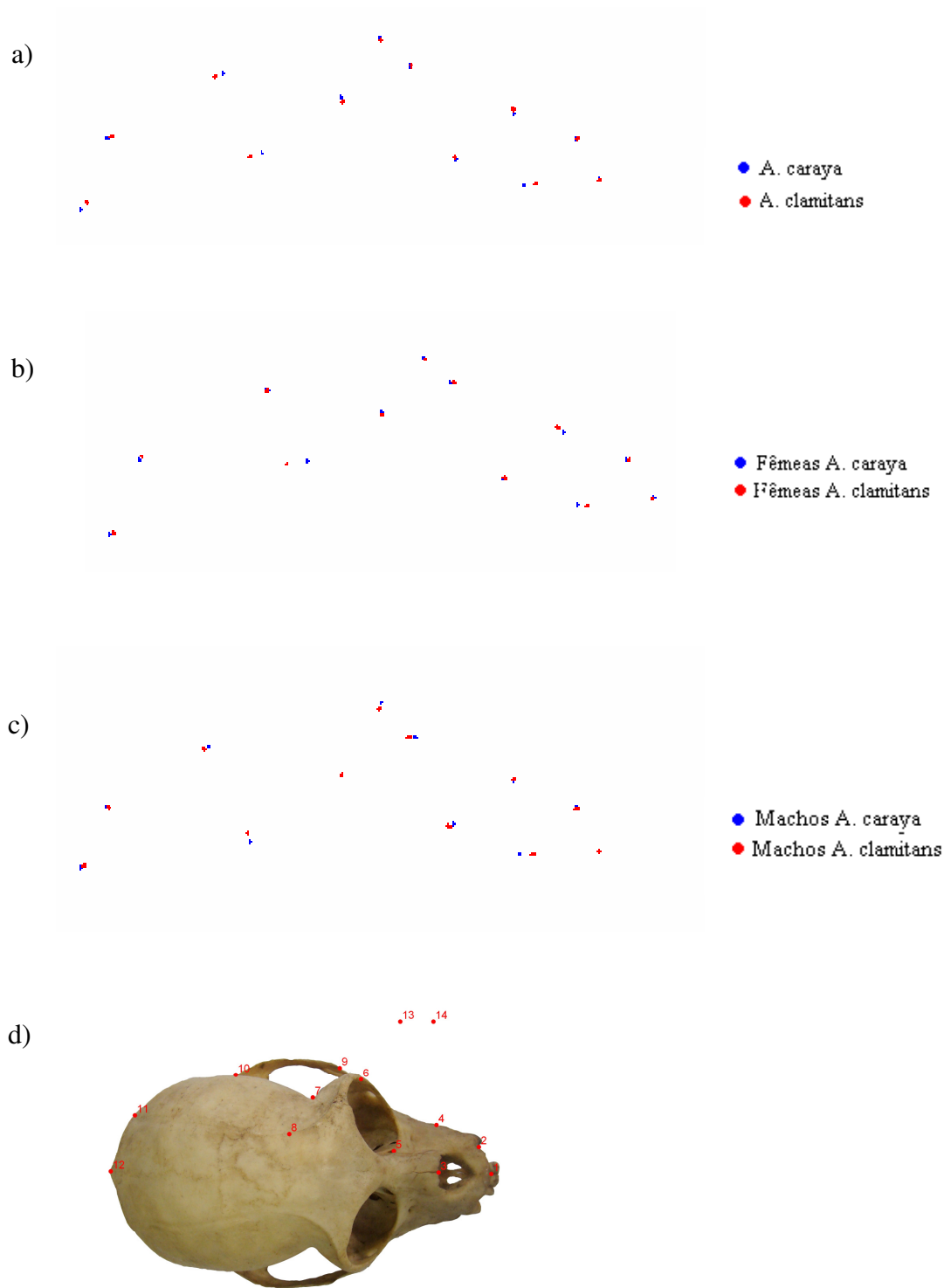


Figura 6. Sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos para a vista ventral, de: a) *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*, b) fêmeas de *A. caraya* e fêmeas *A. clamitans*, c) machos de *A. caraya* e machos *A. clamitans*, d) representação do crânio com marcos anatômicos na vista dorsal.

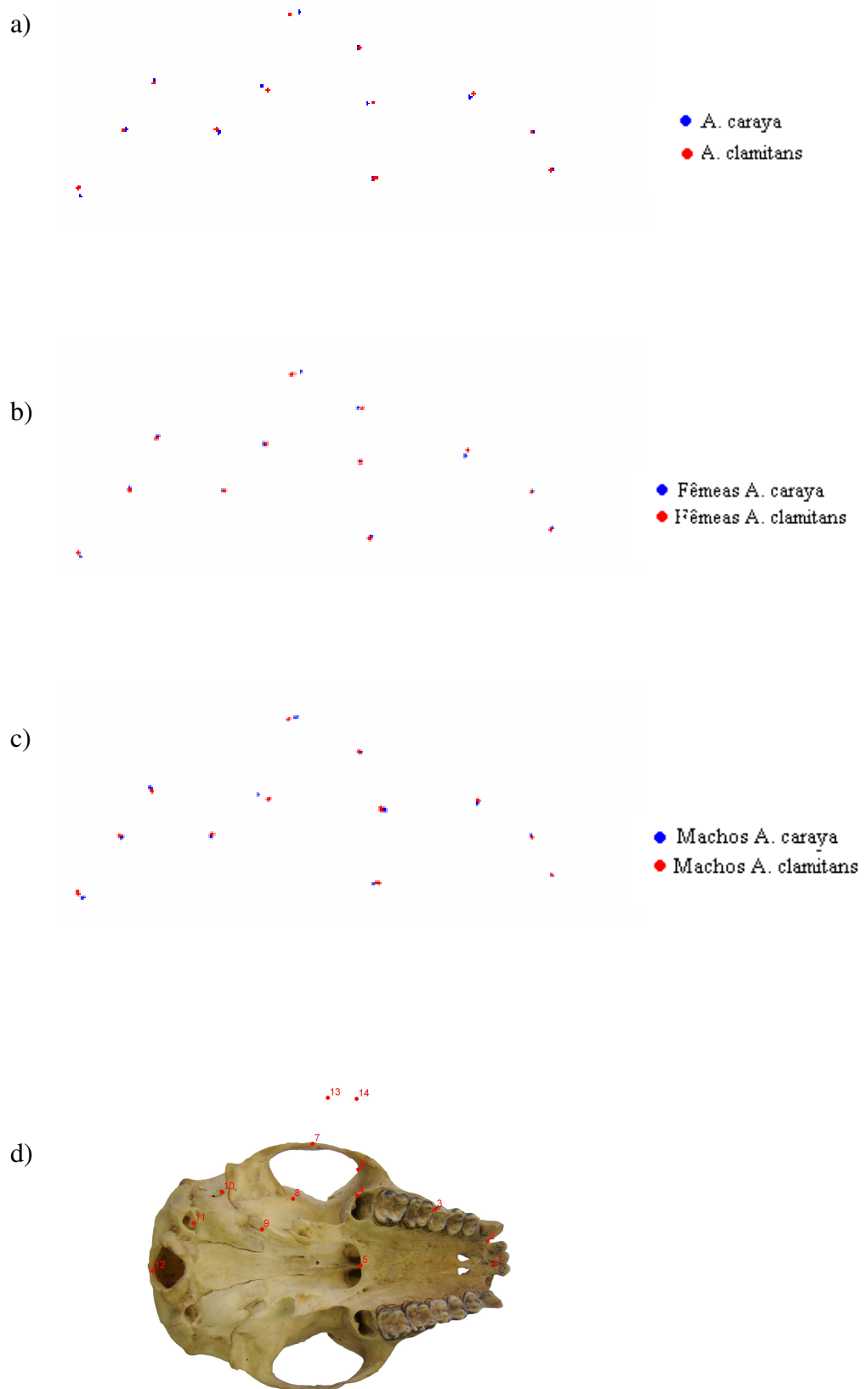


Figura 7. Sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos para a vista ventral, de: a) *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*, b) fêmeas de *A. caraya* e fêmeas *A. clamitans*, c) machos de *A. caraya* e machos *A. clamitans*, d) representação do crânio com marcos anatômicos na vista ventral.

3.2 Análise comparativa do dimorfismo sexual em *Alouatta caraya*

Foram utilizados para as análises a seguir, 20 fêmeas e 11 machos de *A. caraya*. Através do programa IMP CoordGen6f, obteve-se o tamanho do centróide de cada espécie, conforme tabela 6.

Tabela 6. Caracterização da amostra para análise de dimorfismo sexual em *Alouatta caraya* e tamanho do centróide (min. e máx.) para as respectivas vistas do crânio VD= Vista Dorsal, VV= Vista Ventral.

<i>A. caraya</i>	Número de amostra	Variação no tamanho do centróide (min. e máx.)
Fêmeas	VD	122.461 – 153.009
	VV	114.169 – 140.270
Machos	VD	158.761 – 192.346
	VV	149.738 – 168.776

Referente a vista dorsal do crânio, o primeiro componente principal não é estatisticamente significativo, com PC1 explicando 42% da variação da forma e PC2 explicando 20% da variação. Como se pode ver no gráfico da Figura 8a, a espécie apresenta grande dimorfismo sexual, sendo que as fêmeas apresentaram os escores mais baixos no primeiro componente principal. Através desta análise foi possível gerar grades de deformações, com relação à forma média representada pelo primeiro componente principal, considerando machos e fêmeas de *A. caraya*. Nesta grade, fica evidente que a maior parte da variação está presente na estrutura do osso parietal, com poucas variações nas estruturas dos ossos temporal, occipital e esfenoide (Figura 8b).

Para a vista ventral, o PC1 também não é significativo, representando 32% da variação da forma, e o PC2 21%. Assim como na vista dorsal, a análise de componentes principais evidencia o dimorfismo sexual da espécie (Figura 9a). Adicionalmente, foi gerada uma grade de deformação para a respectiva vista, onde pode-se observar que a estrutura que mais varia é a porção posterior do maxilar, mas também apresenta variações na porção média do maxilar, na sutura temporo-zigomática e no osso temporal (Figura 9b).

Nas vistas dorsal e ventral observa-se que os gráficos de PCA são diferentes, indicando que as diferentes vistas do crânio contribuem de maneira diferente na explicação da variação da forma no dimorfismo sexual da espécie.

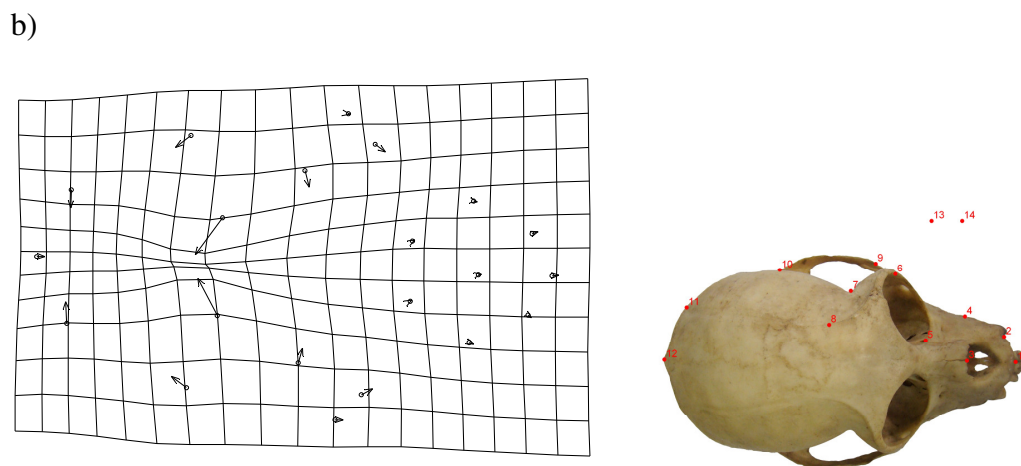
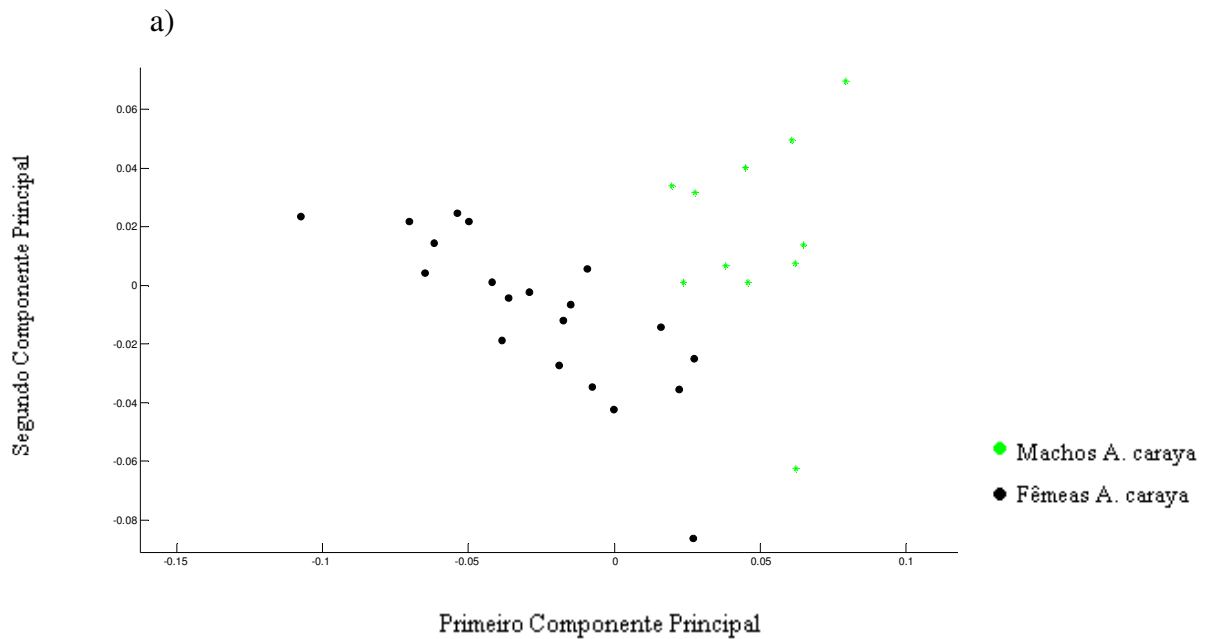


Figura 8. a) Gráfico dos escores indicando dimorfismo sexual em *Alouatta caraya* nos dois primeiros componentes principais em vista dorsal, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

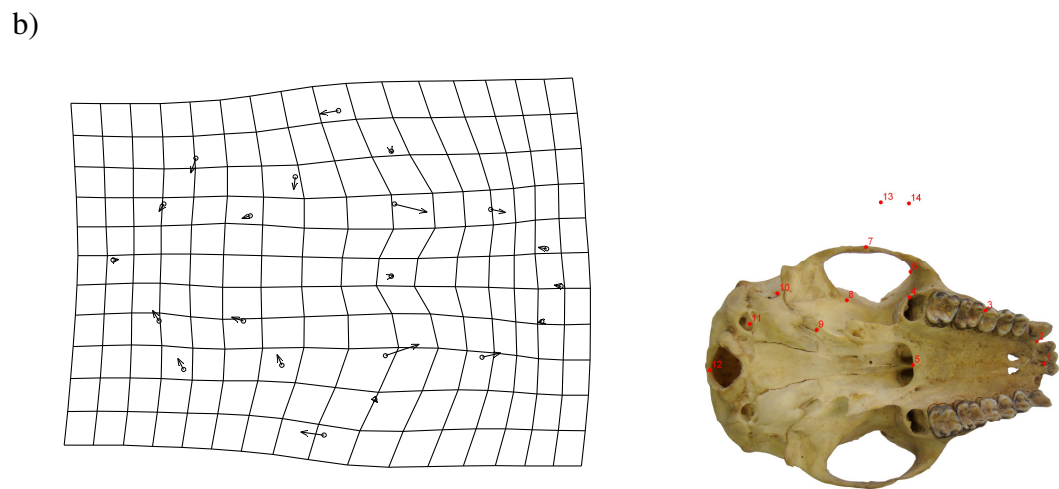
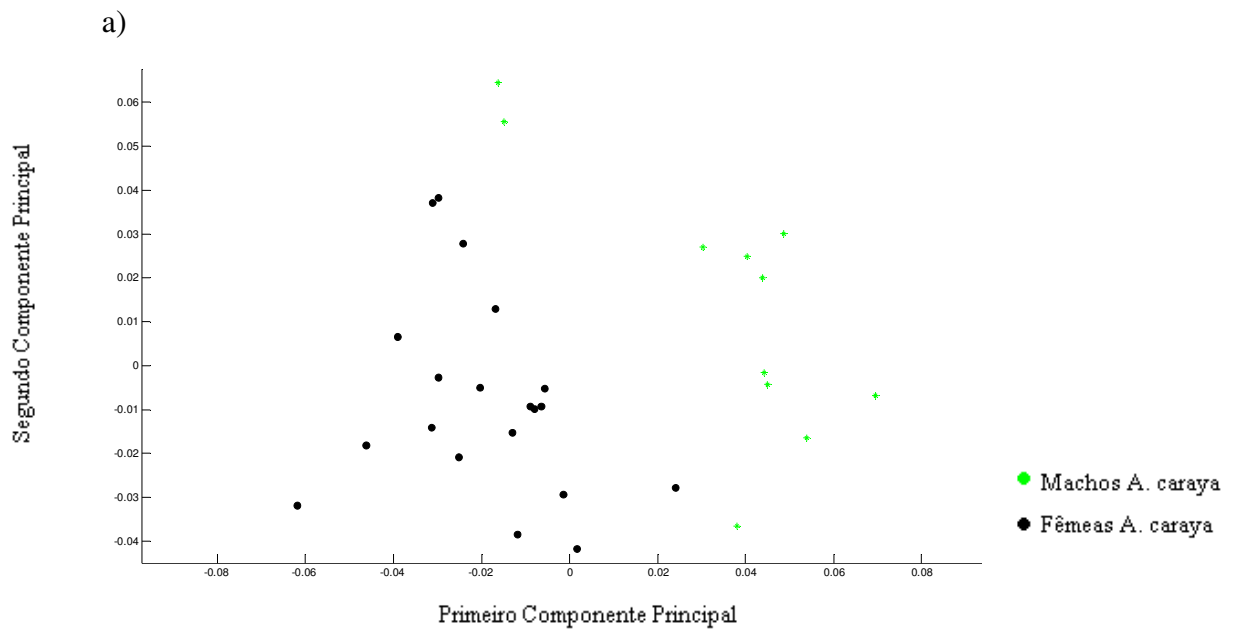


Figura 9. a) Gráfico dos escores indicando dimorfismo sexual em *Alouatta caraya* nos dois primeiros componentes principais em vista ventral, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

Com relação ao dimorfismo sexual da espécie, apenas uma variável canônica foi significativamente distinta nas duas vistas do crânio. Para a vista dorsal, o gráfico de CVA teve o primeiro eixo canônico estatisticamente significativo para o teste lambda de Wilk sendo $p=0,0001$, separando machos e fêmeas neste eixo (Figura 10).

Para a vista ventral do crânio, o gráfico de CVA teve a primeira variável canônica estatisticamente significativa, com $P=0,000002$. Este primeiro eixo também separa claramente fêmeas e machos de *A. caraya* (Figura 11). Considerando apenas a primeira variável canônica, os espécimes foram corretamente classificados em 100% das tentativas nas duas vistas, como pode-se ver na Tabela 7.

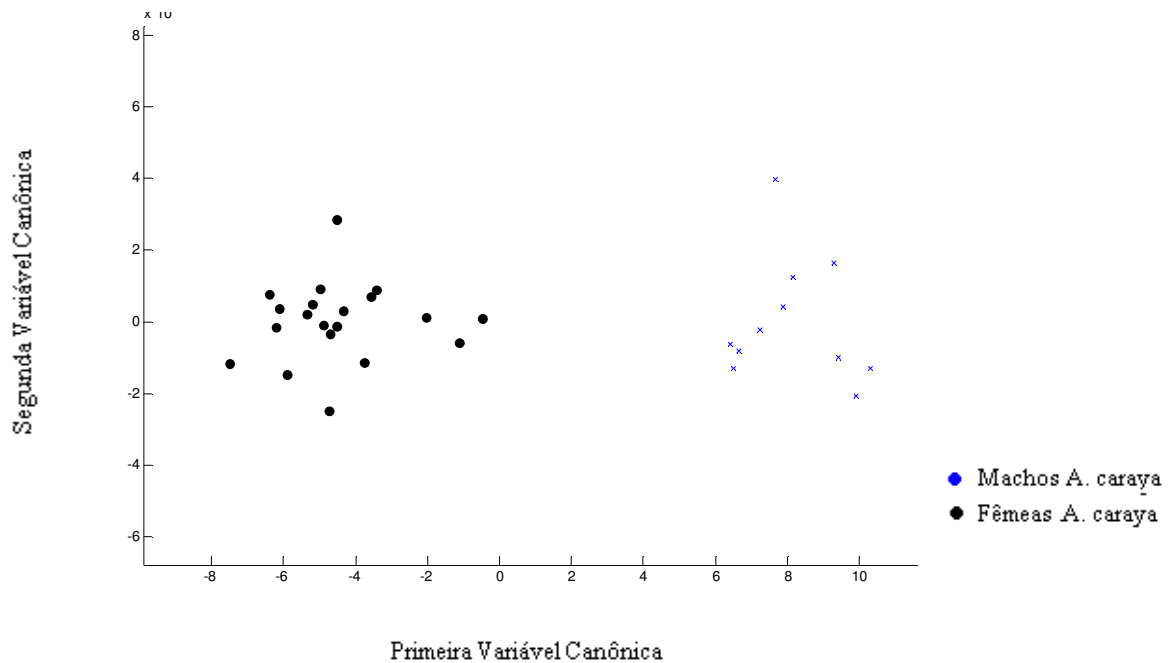


Figura 10: Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista dorsal, para fêmeas e machos da espécie *Alouatta caraya*.

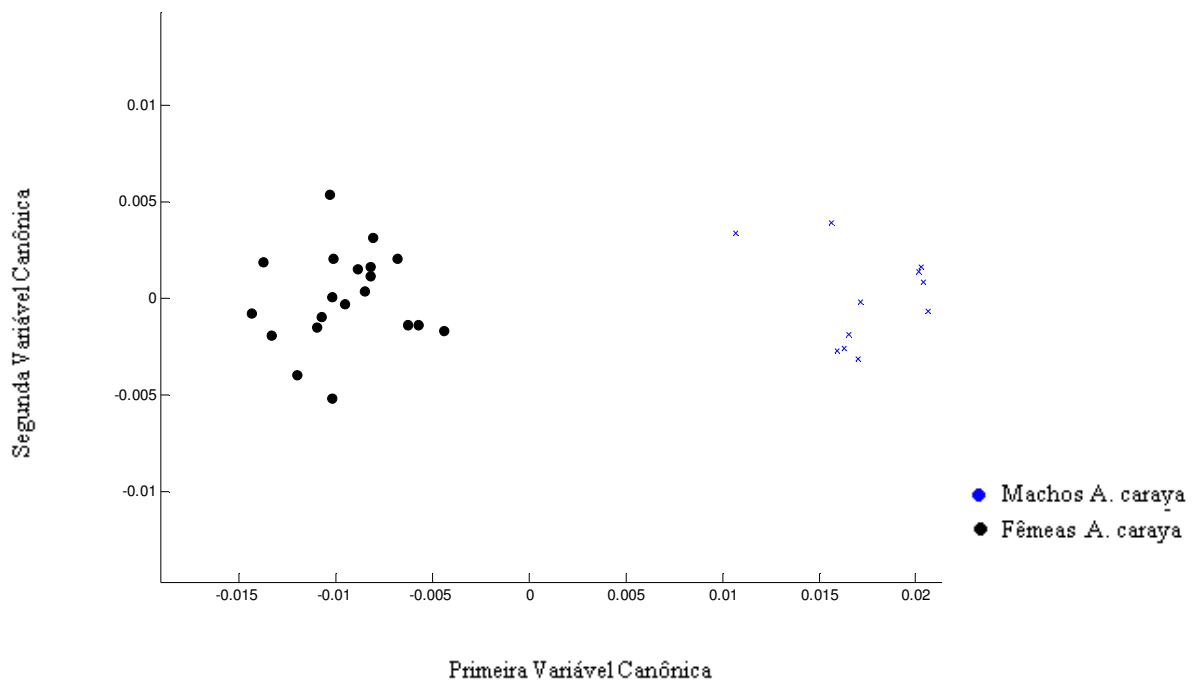


Figura 11: Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista ventral, para fêmeas e machos da espécie *Alouatta caraya*.

Tabela 7. Agrupamento por distância da Função Discriminante em fêmeas e machos de *Alouatta caraya*. Grupos originais nas linhas e agrupamento da Função Discriminante nas colunas. Os dados são referentes a vista dorsal e ventral, considerando que as duas vistas foram corretamente classificadas.

<i>A. caraya</i>	Fêmeas	Machos
Fêmeas	20	0
Machos	0	11

Na comparação da distância entre as médias, utilizando a distância de procrustes, foi analisado o dimorfismo sexual na espécie *A. caraya* (Tabela 8). Para esta análise, foram amostrados 20 fêmeas e 11 machos. Observa-se que a distância de procrustes entre as médias é altamente significativa, evidenciando o dimorfismo sexual da espécie relacionado a forma do crânio. Nas figuras 12 e 13, estão representadas as comparações intraespecíficas desta espécie.

Tabela 8: Diferenças nas configurações médias, na análise interespecífica, para a duas vistas.

♀ <i>A. caraya</i> e ♂ <i>A. caraya</i>	Distância de Procruste entre as médias	Intervalo de Confiança	Nível de significância
Vista dorsal	0,0802	0,0674 – 0,100	p= 0,001
Vista ventral	0,0610	0,0547 – 0,074	p= 0,001

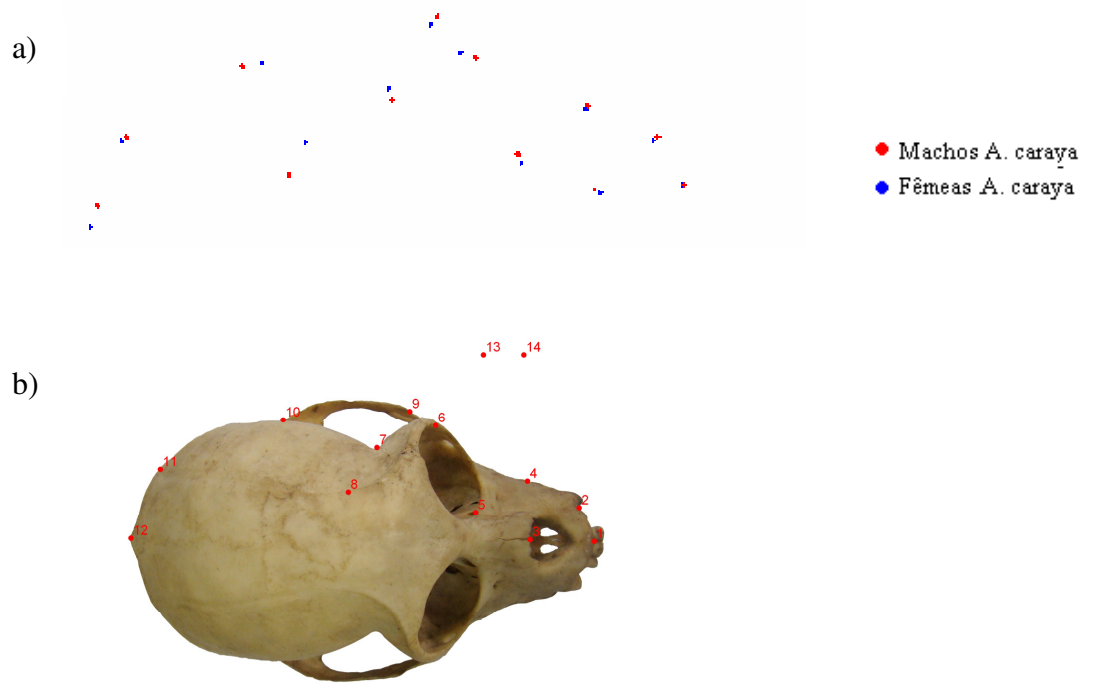


Figura 12: Diferença na configuração média da forma entre machos e fêmeas de *Alouatta caraya*, na vista dorsal a) sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos, b) representação do crânio com marcos anatômicos na vista dorsal.

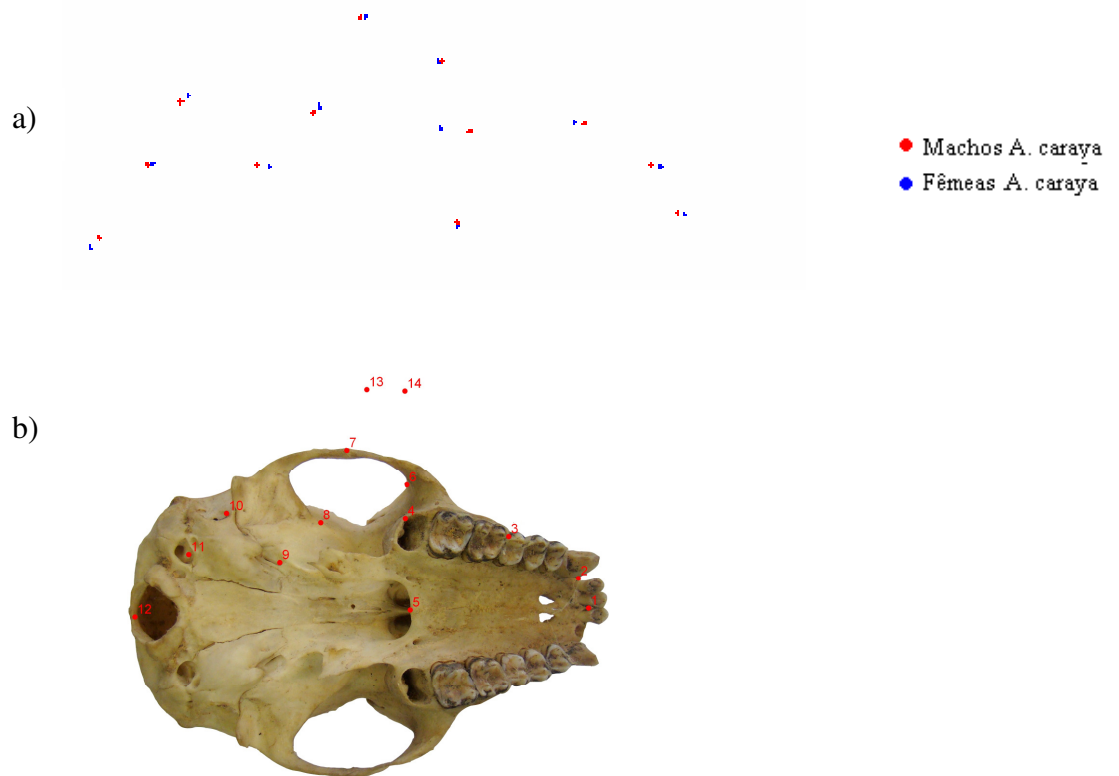


Figura 13: Diferença na configuração média da forma entre machos e fêmeas de *Alouatta caraya*, na vista ventral a) sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos, b) representação do crânio com marcos anatômicos na vista ventral.

3.3 Análise comparativa do dimorfismo sexual em *Alouatta clamitans*

Foram utilizados para as análises a seguir 8 fêmeas e 15 machos de *A. clamitans*. Através do programa IMP CoordGen6f, obteve-se o tamanho do centróide de cada espécie, conforme tabela 9.

Tabela 9. Caracterização da amostra para análise de dimorfismo sexual em *Alouatta clamitans* e tamanho do centróide (min. e máx.) para as respectivas vistas do crânio VD= Vista Dorsal, VV= Vista Ventral.

<i>A. clamitans</i>	Número de amostra	Variação no tamanho do centróide (min. e máx.)
Fêmeas	8	126.957 – 149.373
		018.501 – 131.375
Machos	15	140.401 – 186.232
		119.663 – 168.519

Referente à vista dorsal do crânio, o primeiro componente principal não é estatisticamente significativo, representando 39,2% da variação e PC2 14,7%. Assim como *A. caraya*, a espécie *A. clamitans* apresenta grande dimorfismo sexual, sendo que as fêmeas apresentaram os escores mais baixos no primeiro componente principal (Figura 14a). Foram geradas grades de deformações, onde a forma média é representada pelo primeiro componente principal considerando machos e fêmeas de *A. clamitans*. Como podemos ver na Figura 14b, a maior parte da variação está nas estruturas do osso parietal e temporal, com pouca variação na estrutura do osso esfenóide.

Referente a vista ventral, o PC1 também não foi significativo, representando 36,7% da variação da forma, e o PC2 16,6%. Assim como na vista dorsal, a análise de componentes principais evidencia o dimorfismo sexual da espécie, com fêmeas apresentando os escores mais baixos no primeiro componente principal (Figura 15a). Portanto, é provável que o PC1 esteja correlacionado com o tamanho, nas duas vistas do crânio. Adicionalmente, foi gerada uma grade de deformação para vista ventral, onde mostra que a estrutura que mais varia é a porção posterior do maxilar, também ocorrendo variações nas estruturas do osso temporal e na porção média do maxilar (Figura 15b).

Nas vistas dorsal e ventral observa-se que os gráficos de PCA são diferentes, indicando que as diferentes vistas do crânio contribuem de maneira diferente na explicação da variação da forma.

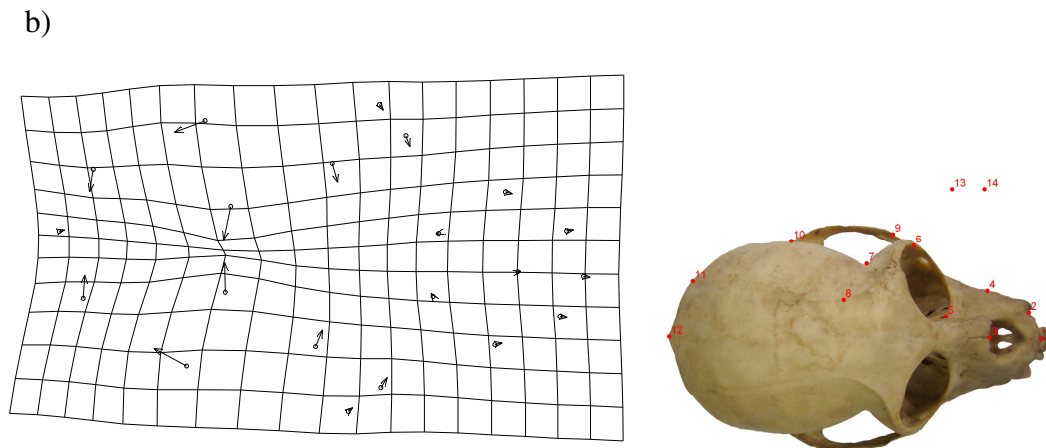
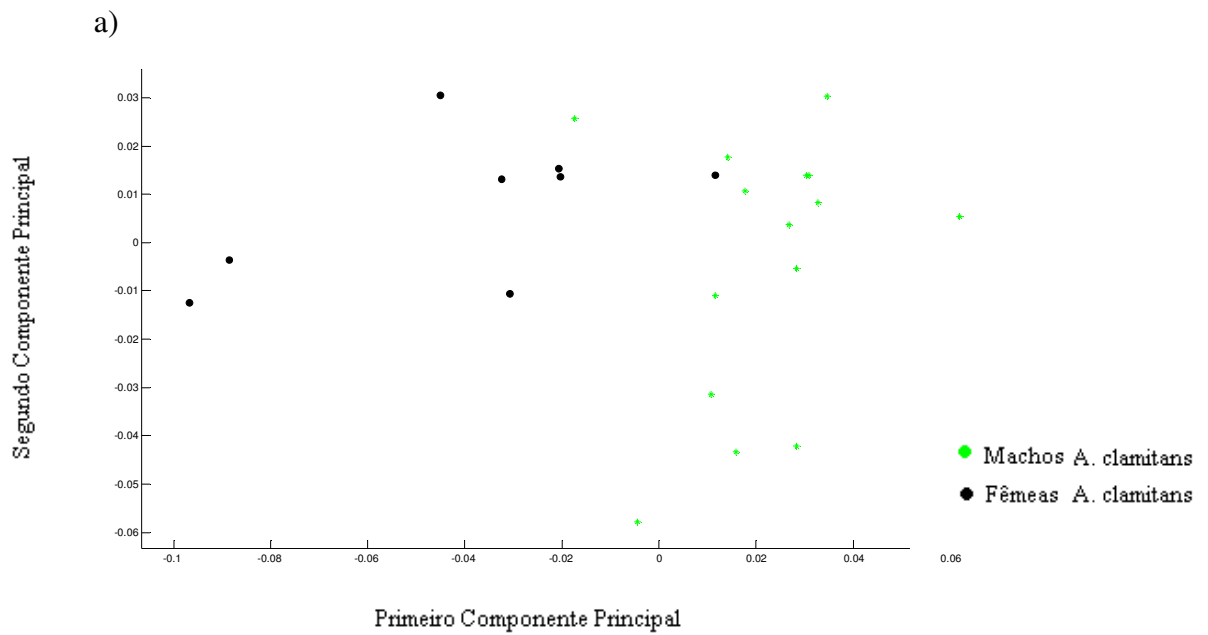


Figura 14. a) Gráfico dos escores de fêmeas e machos de *Alouatta clamitans* nos dois primeiros componentes principais na vista dorsal, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

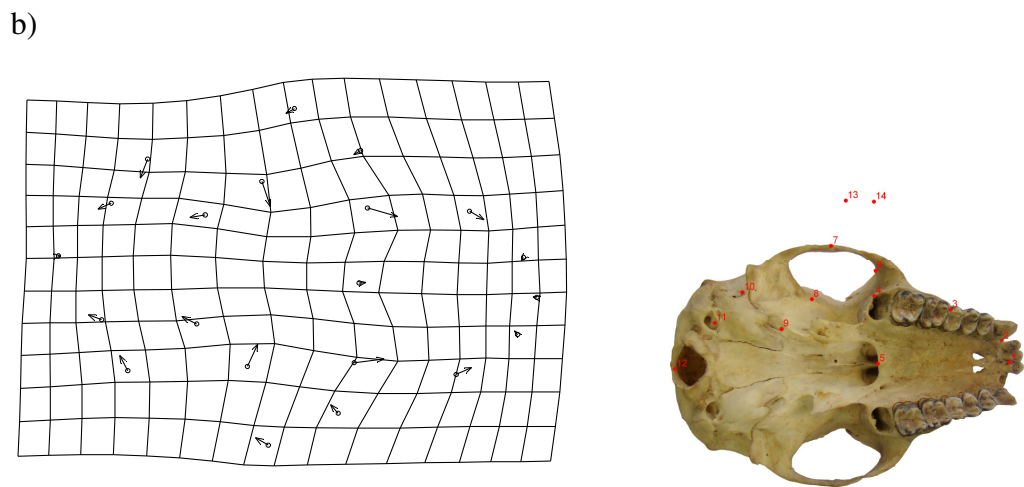
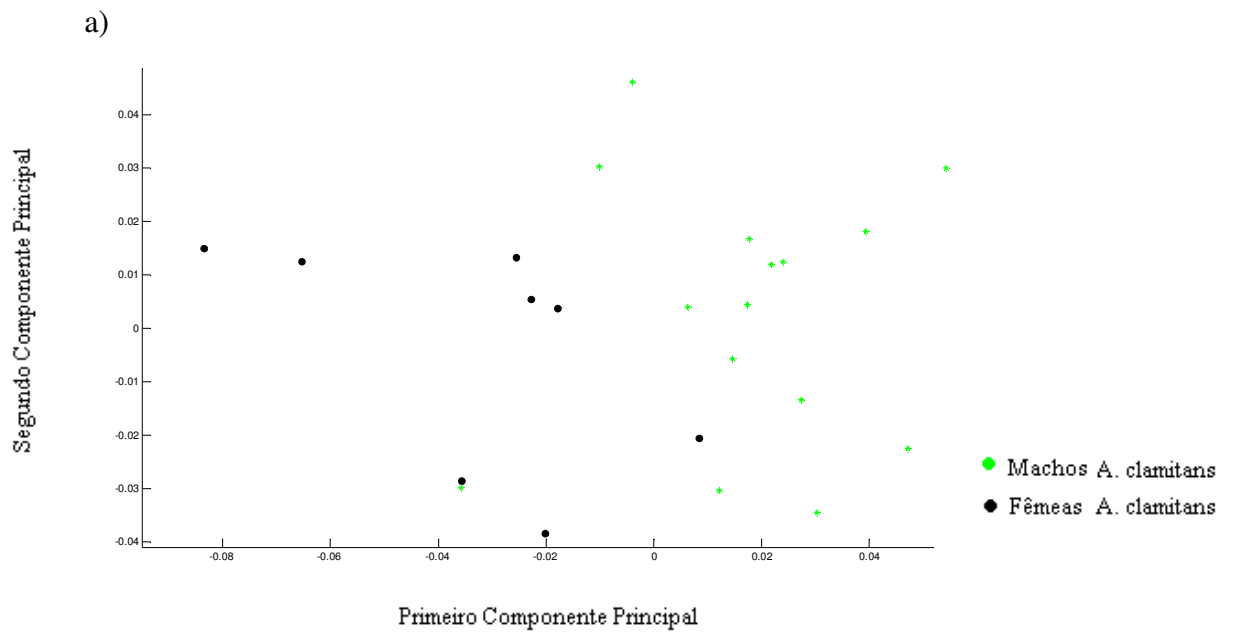


Figura 15. a) Gráfico dos escores do dimorfismo sexual em *Alouatta clamitans* nos dois primeiros componentes principais na vista ventral, b) grade de deformação no primeiro componente principal, ao lado representação do crânio com os marcos anatômicos.

Na análise de dimorfismo sexual da espécie, apenas uma variável canônica foi significativamente distinta nas duas vistas do crânio. Para a vista dorsal, o gráfico de CVA teve o primeiro eixo canônico estatisticamente significativo para o teste lambda de Wilk sendo $p=0,000001$, separando machos e fêmeas neste eixo (Figura 16).

Para a vista ventral do crânio, o gráfico de CVA teve a primeira variável canônica estatisticamente significativa, com $p=0,000002$. Este primeiro eixo também separa claramente fêmeas e machos de *A. clamitans* (Figura 17). Considerando apenas a primeira variável canônica, os espécimes foram corretamente classificados em 100% das tentativas nas duas vistas, como pode-se ver na Tabela 10.

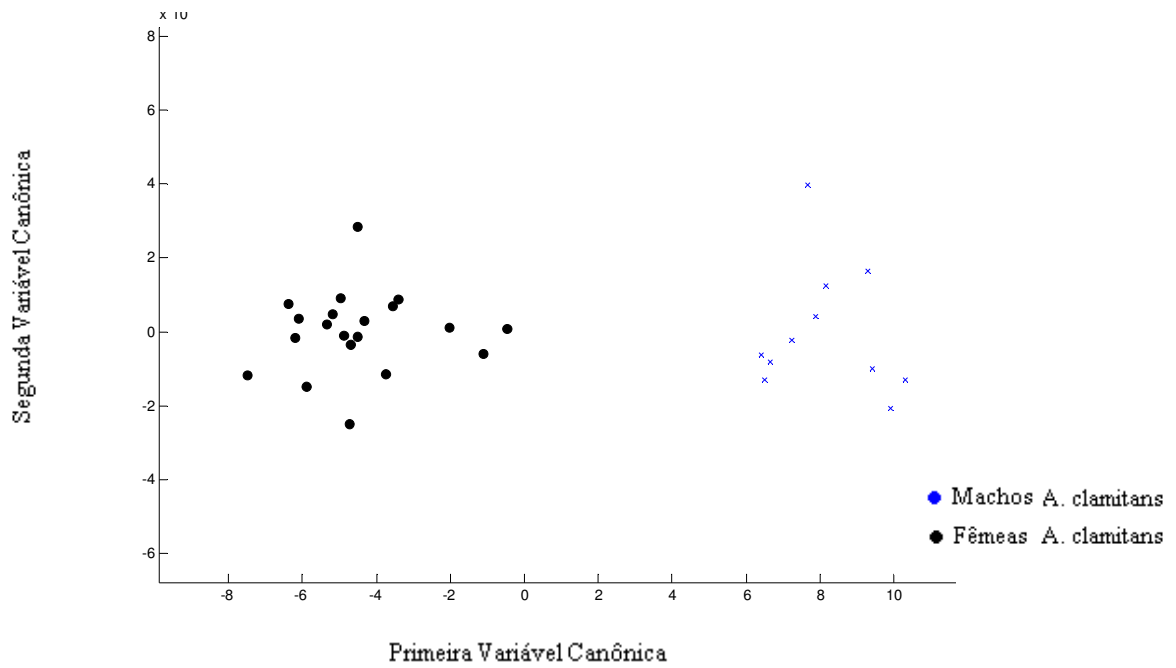


Figura 16. Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista dorsal, para *Alouatta clamitans*.

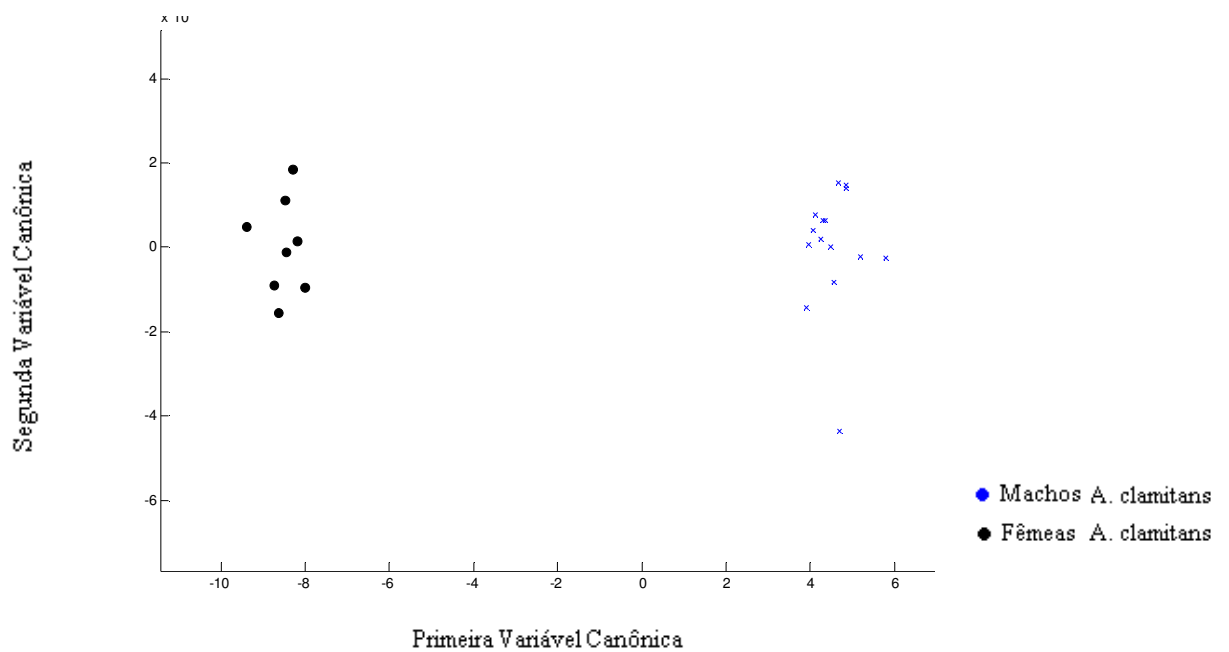


Figura 17. Gráfico dos escores nos dois primeiros eixos canônicos da vista ventral, para *Alouatta clamitans*.

Tabela 10. Agrupamento por distância da Função Discriminante em fêmeas e machos de *Alouatta clamitans*. Grupos originais nas linhas e agrupamento da Função Discriminante nas colunas. Os dados são referentes à vista dorsal e ventral, considerando que as duas vistas foram corretamente classificadas.

<i>A. clamitans</i>	Fêmeas	Machos
Fêmeas	8	0
Machos	0	15

Na comparação da distância entre as médias, utilizando a distância de procrustes, foi analisado o dimorfismo sexual na espécie *A. clamitans* (Tabela 11). Para esta análise, foram amostrados 8 fêmeas e 15 machos. Nas figuras 18 e 19, está representada as comparações intraespecíficas desta espécie.

Tabela 11. Diferenças nas configurações médias, na análise intraespecífica, para as duas vistas.

♀ <i>A. clamitans</i> e ♂ <i>A. clamitans</i>	Distância de Procruste entre as médias	Intervalo de Confiança	Nível de significância
Vista dorsal	0,0652	0,0504 – 0,090	p= 0,001
Vista ventral	0,0539	0,0435 – 0,075	p= 0,001

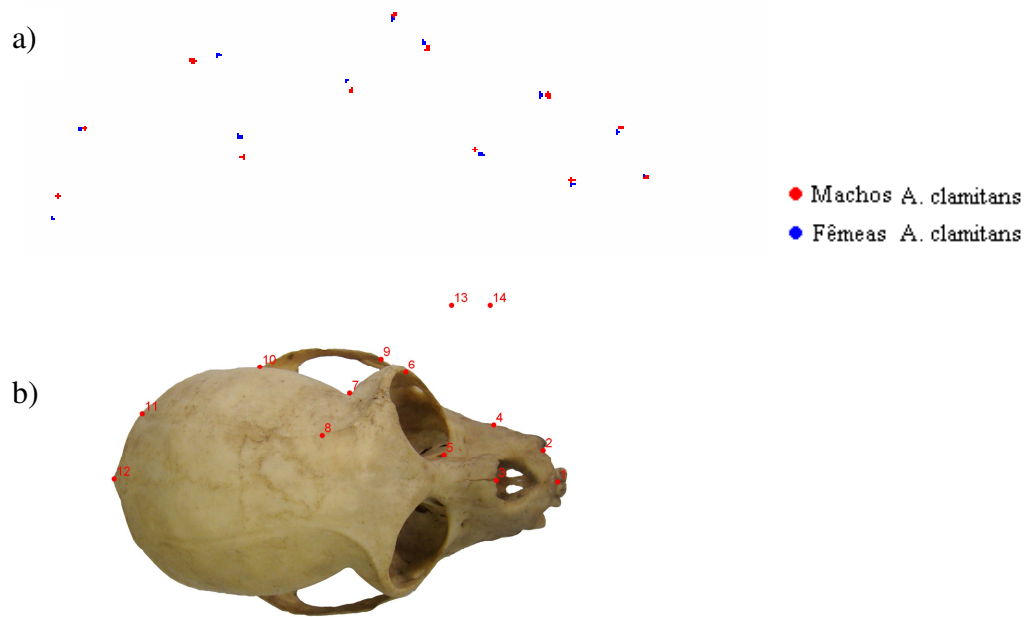


Figura 18: Diferença na configuração média da forma entre machos e fêmeas de *Alouatta clamitans*, na vista dorsal a) sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos, b) representação do crânio de um espécime da amostra com indicação dos marcos anatômicos na vista dorsal.

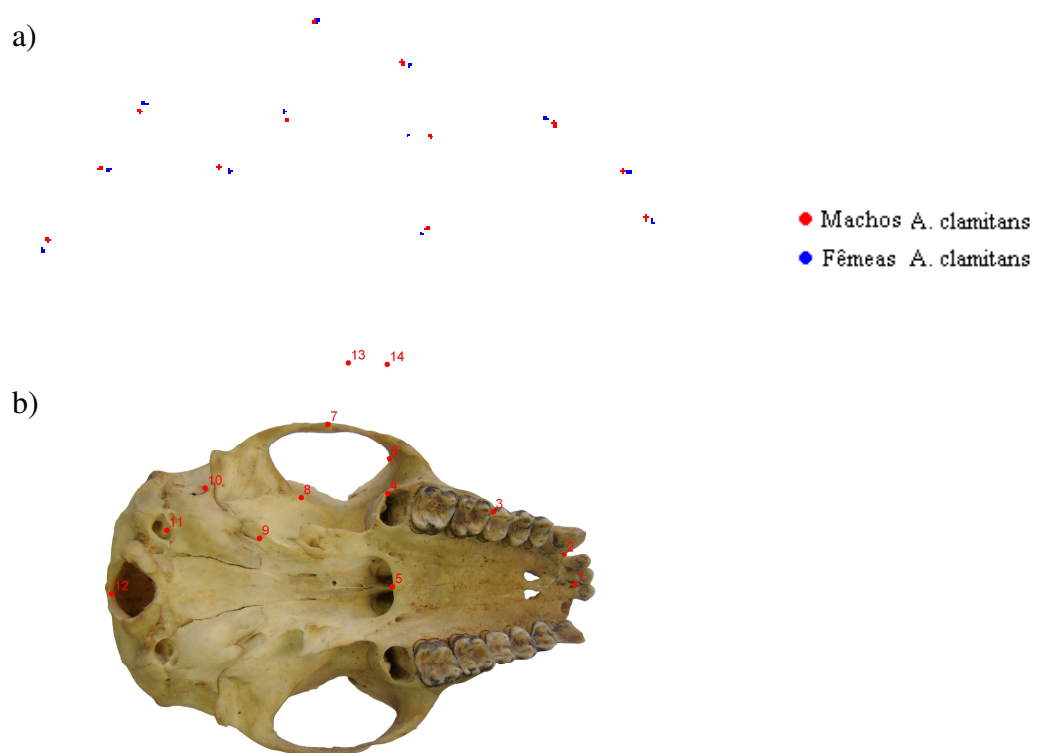


Figura 19: Diferença na configuração média da forma entre machos e fêmeas de *Alouatta clamitans*, na vista ventral a) sobreposição das configurações médias de marcos anatômicos, b) representação do crânio de um espécime da amostra com indicação dos marcos anatômicos na vista ventral.

4. DISCUSSÃO

O gênero *Alouatta* é o mais bem estudado dentre os primatas neotropicais. Desde muito tempo o gênero tem sofrido pequenas revisões na tentativa de esclarecer sua taxonomia, com melhor tratamento dos dados biométricos mediante testes estatísticos (BONVICINO *et al.* 1995). Apesar da grande contribuição de trabalhos utilizando a morfologia como base para a definição dos táxons de *Alouatta*, a maioria destes se deteve em considerar padrões de pelagem como principal fonte de informação. Poucos trabalhos foram importantes para a história taxonômica do gênero que usaram medições de crânio e hióide (HERSHKOVITZ 1949).

A morfometria geométrica, por ser uma técnica relativamente nova, foi pouco difundida no estudo morfológico de primatas do Novo Mundo. A maioria destes estudos ainda utilizam morfometria tradicional. Contudo, ultimamente foram publicados importantes estudos em relação a morfologia de primatas neotropicais. Entre eles pode-se citar MARROIG *et al.* (2004), onde afirmou em seu estudo que aspectos da região facial são mais fortemente influenciados pela variação do tamanho, do que a região neural.

No presente estudo, os resultados da análise dos componentes principais revelam que as espécies podem ser distintas quanto a forma, mas que esta diferença não pode ser percebida tão claramente no gráfico em relação ao primeiro componente principal. Entretanto, fica evidente o dimorfismo sexual nas duas espécies, já que indivíduos do mesmo sexo de ambas as espécies ficaram agrupados no gráfico do PCA. A partir desta análise, foi gerada uma grade de deformação que possibilitou a observação da variação das estruturas do crânio na vista dorsal. Foi observado que a região central do crânio, onde está localizado o osso parietal, teve grande variação. Na vista ventral, a variação foi mais percebida na região onde se insere a mandíbula e o hióide, e a porção posterior da maxila, mais precisamente no alvéolo do terceiro molar. Estas estruturas estão ligadas à configuração da mecânica mastigatória, que corresponde à região neurocranial e região facial.

Considerando que a análise dos componentes principais explica a variação da forma e que a estrutura do crânio que mais variou nos espécimes através desta análise corresponde em grande parte a região neural, pode-se dizer que os resultados deste trabalho estão de acordo com os resultados de MARROIG *et al.* (2004). Em seu estudo, o autor utilizou técnicas de morfometria tradicional, onde o primeiro componente principal está

fortemente relacionado ao tamanho. Como resultado de suas análises, ele concluiu que a variação das estruturas da região facial são influenciadas pelo tamanho. Confirmando os resultados aqui apresentados, que considerou forma como grande influenciador da variação da região neural.

Outrossim, a distinção das espécies ficou claramente exposta nos gráficos da análise das variáveis canônicas nas duas vistas. Corroborando estes dados, a comparação das formas médias através da distância de procrustes entre as duas espécies, foi significativa, mostrando que a forma é um importante fator na diferenciação entre *A. caraya* e *A. clamitans*.

Por outro lado, a comparação interespecífica, considerando os sexos, não foi estatisticamente significativa. Isto mostra que os indivíduos utilizados na amostra pertencentes ao mesmo sexo, mesmo de espécies diferentes, são muito semelhantes quanto à forma. Estas informações confirmam que o dimorfismo sexual nas espécies alvo deste estudo é uma característica marcante e que, sobretudo, se sobressai nas comparações entre as espécies.

A maioria das espécies de mamíferos possui algum tipo de dimorfismo sexual, que geralmente é marcado pela diferença de tamanho em machos e fêmeas (RALLS 1976). DARWIN (1871) *apud* FRAYER & WOLPOFF (1985) foi o primeiro a sugerir que certos aspectos da diferença morfológica entre os sexos em humanos e outros animais pode ser atribuída a seleção que ocorre entre membros do mesmo sexo. Sendo assim, machos maiores por exemplo, teriam vantagens no acesso às fêmeas reprodutivas em uma população.

O padrão do surgimento das características sexualmente dimórficas verificado na tese de AVELAR (2007), sustenta a idéia de Darwin. Ao estudar a ontogenia do dimorfismo sexual relacionado ao tamanho em espécies do grupo guaribas vermelhos, obteve que *A. macconnelli* expressou características acentuadas de diferenciação morfológica entre machos e fêmeas na idade adulta (início do período reprodutivo), visto que nas idades infante e jovem a espécie não apresentou estas características.

Os resultados das análises intraespecíficas dos componentes principais mostrou que a espécie *A. caraya* e *A. clamitans* possuem dimorfismo bem marcado. Também foram separados claramente machos e fêmeas na primeira variável canônica distinta, que foi altamente significativa. Através da distância de procrustes evidenciou-se dimorfismo sexual significativo relacionado à forma do crânio nas duas espécies. RAVOSA & ROSS (1994) encontraram os mesmos resultados quanto à diferenciação morfológica de machos e

fêmeas em *A. seniculus* e *A. palliata*. Os autores obtiveram consistente dimorfismo sexual nas espécies, sendo machos maiores em tamanho que as fêmeas, considerando medidas de crânio analisadas através da morfometria tradicional.

Através das grades de deformação geradas pela Análise dos Componentes Principais mostrou que as estruturas que mais variam em *A. caraya* e *A. clamitans* para a vista dorsal, são estruturas do osso parietal, com poucas variações nas estruturas do osso temporal, occipital e esfenoide. Já na vista ventral, as duas espécies apresentaram variações principalmente na região mais posterior da maxila, com poucas variações na região média do maxilar e no osso temporal. Essas variações encontradas em machos e fêmeas podem estar relacionadas, para a vista dorsal, à inserção do músculo temporal, que é responsável pela força na mastigação (SISSON & GROSSMAN 2005) e pelo poderoso ronco que principalmente os machos emitem. Para a vista ventral, essas variações podem estar ligadas à mastigação e inserção da mandíbula e do hióide no crânio, já que estas duas últimas estruturas são notavelmente maiores nos machos.

As informações aqui obtidas, revelam um certo padrão na variação da forma das estruturas em relação ao dimorfismo sexual de *A. caraya* e *A. clamitans*. Entretanto, a significância deste padrão deve ser testada.

AVELAR (2007) ao estudar as espécies *A. juara*, *A. seniculus*, *A. macconnelli* e *A. nigerrima*, comprovou dimorfismo sexual em todas as espécies estudadas empregando técnicas de morfometria tradicional. O autor notou que as espécies apresentaram diferentes padrões de dimorfismo sexual, sendo *A. macconnelli* a espécie que apresentou estas características em maior grau. Nesta mesma espécie, também observou-se que as alterações nas estruturas do crânio são marcadamente mais acentuadas nos machos que nas fêmeas. As alterações mais visíveis foram associadas à arcada dentária superior, à mecânica da mastigação, medidas de comprimento e largura do crânio, e dimensões faciais.

Adicionalmente, RAVOSA & ROSS (1994) comprovaram que os padrões de dimorfismo sexual são diferentes nas espécies que utilizou em seu estudo, pois algumas características morfológicas se manifestaram em momentos diferentes do seu crescimento. Estes dados foram obtidos através da análise da alometria, onde também observou-se que as estruturas que mais variam na ontogenia são diferentes para *A. seniculus* e *A. palliata*.

Por fim, os resultados obtidos neste estudo contribuem para o conhecimento da morfologia de *A. caraya* e *A. clamitans*, fornecendo subsídios para outros estudos. Poderiam, ainda, ajudar na identificação de indivíduos quando encontrados somente crânios em locais onde as espécies ocorrem em simpatria. No entanto, seria necessário

ampliar o tamanho da amostra e realizar outras análises para se obter resultados mais robustos.

5. BIBLIOGRAFIA

- AGOSTINI, I.; HOLZMANN, I.; DI BITETTI, M. S. 2008. Infant hybrids in a newly formed mixed-species group of howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. **Primates** **49** (4): 304–307.
- AGUIAR, L. M.; MELLEK, D. M.; ABREU, K. C.; BOSCARATO, T. G.; BERNARDI, I. P.; MIRANDA, J. M. D.; PASSOS, F. C. 2007. Sympatry between *Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans* and the rediscovery of free-ranging potential hybrids in Southern Brazil. **Primates** **48**: 245–248.
- AGUIAR, L. M., PIE, M. R., PASSOS, F. C. 2008. Wild mixed groups of howler species (*Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans*) and new evidence for their hybridization. **Primates** **49**: 149–152.
- ANDERSON, S. 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, 231: 1-652.
- AURICCHIO, P. 1995. **Primates do Brasil**. Terra Brasilis, RJ.
- AVELAR, A. A. 2007. **Ontogenia e dimorfismo sexual nas espécies de guaribas vermelhos, gênero Alouatta Lacépède, 1799 (Primates, Atelidae)**. Tese de doutorado, Universidade Federal do Pará. Belém do Pará, PA.
- BICCA-MARQUES, J. C. & CALEGARO-MARQUES, C. 1995. Ecologia alimentar do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Primates, Cebidae). **Ciência Agrônômica**, Cadernos UFAC, Rio Branco, **03**: 23-49.
- BICCA-MARQUES, J. C.; PRATES, H. M.; AGUIAR, F. R. C.; JONES, C. B. 2008. Survey of *Alouatta caraya*, the black-and-gold howler monkey, and *A. guariba clamitans*, the brown howler monkey, in a contact zone, State of Rio Grande do Sul, Brazil: evidence for hybridization. **Primates** **49**: 246–252.
- BONVICINO, C. R.; FERNANDEZ, M.; SEUÁNEZ. 1995. Morphological analysis of *Alouatta seniculus* species group (Primates, Cebidae). A comparison with biochemical and karyological data. *Human Evolution*, Firenze, 10 (2): 169-176.
- BOOKSTEIN, F. L. 1989. “Size and shape”: a comment on semantics. **Systematic Zoology** **38**: 173-180
- BOOKSTEIN, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. New York. Cambridge University Press.
- BOOKSTEIN, F. L. 1996. Combining the tools of geometric morphometrics. P 131-151 In: Marcus, L.F; Corti, M.; Loy, A.; Nayulor, G. J. P.; Slice, D.E. (eds). *Advances in morphometrics* Plenum Press, New York.
- BROOKS, D. M. 1996. Some observations on primates in Paraguay. **Neotropical Primates** **4** (1): 15-19.

- CHEVERUD, J. M. 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. **Evolution** **36**: 499–516.
- CRESPO, J.A. 1952. Presence of the reddish howling monkey (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera) in Argentina. **Journal of Mammalogy** **35** (1): 117-118.
- EISENBERG, J. F. & REDFORD, K. H. 1999. **Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics. VI. 3.: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil.** University of Chicago Press, Chicago. 609 p.
- FORD, S. M. 1994. Effects of sexual selection dimorphism in body weight in Platyrrhines. **American Journal of Primatology** **34**: 221-224.
- FRAYER, D. W. & WOLPOFF, M.H. 1985. Sexual Dimorphism. **Annu. Rev. Anthropol.** **14**: 429-473.
- GOSWAMI, A. 2006a. Morphological integration in the carnivoran skull. **Evolution** **60**: 122–136.
- GOSWAMI, A. 2006b. Cranial modularity shifts during mammalian evolution. **American Naturalist** **168**: 170–180.
- GREGORIN, R. 2006. Taxonomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède (Primates, Aletidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **23** (1): 64-144.
- GROVES, C. P. 2001. **Primate Taxonomy.** Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- HERSHKOVITZ, P. 1949. Mammals of northern Colombia. Preliminary report n° 4: monkeys (Primates) with taxonomic revisions of some forms. **Proceedings of the United States National Museum** **98**: 323-427.
- HERSHKOVITZ, P. 1977. Living New World monkeys (Platyrrhini) with an introduction to Primates. Vol. I. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.
- HIRSCH, A.; LANDAU, E. C.; TEDESCHI, A. C.; MENEGUETI, J. O. 1991. Estudo comparativo das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Platyrrhini, Atelidae) e sua distribuição geográfica na América do Sul, p. 239-262. In: RYLANDS, A. B.; BERNARDES, A. T. (eds). **A Primatologia do Brasil-3.** Belo Horizonte, Fundação Biodiversitas.
- IUCN, 2008. **Red list of threatened species.** (www.iucnredlist.org).
- JARDIM, M. M. A. 2005. **Ecologia populacional de Bugios-ruivos (*Alouatta guariba*) nos municípios de Porto Alegre e Viamão, RS, Brasil.** Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- KINSEY, W. G. 1997. New World primates: ecology, evolution, and behavior. Walter de Gruyter, Inc., New York.

- KLINGENBERG, C. P. 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: Tools for evaluating a-priori hypotheses. **Evolution & Development** **11**: 405-421.
- MARROIG, G.; DE VIVO, M.; CHEVERUD, J.M. 2004. Cranial evolution in sakis (Pithecia, Platyrrhini) II: evolutionary processes and morphological integration. **Journal of Evol. Biol** **17**: 114 – 155.
- MARQUES, A. A. B.; FONTANA, C. S.; VÉLEZ, E.; BENCKE, G. A.; SCHNEIDER, M.; REIS, R. E. (orgs.). 2002. **Lista das Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção no Rio Grande do Sul. Decreto nº 41.672, de 11 de junho de 2002.** Porto Alegre, FZB/MCT-PUCRS/PANGEA. 52 p. (Publicações Avulsas FZB, 11).
- MILTON, K. 1980. **The foraging strategy of howler monkeys.** New York, Columbia University Press, 165p.
- MIRANDA, J. M. D. & PASSOS, F. C. 2005. Composição e dinâmica de grupos de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera (Primates, Atelidae) em Floresta Ombrófila Mista no Estado do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **22** (1): 99–106.
- MONTEIRO, L. R. & REIS, S. F. 1999. **Princípios de Morfometria Geométrica.** Holos Editora, Ribeirão Preto, Brasil.
- NEVILLE, M. K.; GLANDER, K. E.; BRAZA, F. & RYLANDS, A.B. 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*, p.349-453. In: MITTERMIEER, R. A.; RYLANDS, A. B.; COIMBRA FILHO, A. F.; FONSECA, G. A. B. (eds). **Ecology and Behavior of Neotropical Primates Vol. 2.** Washington, D.C., World Wildlife Fund.
- PEREZ-NETO, P. R. 1995. Introdução a Análises Morfométricas. p 57 – 89. In: PERES-NETO, P.R; VALENTIN, J.L; FERNADEZ, F.A.S (editores). **Tópicos em Tratamentos de Dados.** Ecologia Brasiliensis. UFRJ, Rio de Janeiro.
- PRINTES, R. C.; LIESINFELD, M. V. A.; JERUSALINKY, L. 2001. *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940: a new southern limit for the species and for Neotropical primates. **Neotropical Primates** **9** (3): 118-121.
- RALLS, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. **The Quarterly Review of Biology** **51**: 245-276.
- RAVOSA, M. J. & ROSS, C. F. 1994. Craniodental allometry and heterochrony in two howler monkeys: *Alouatta seniculus* and *A. palliata*. **American Journal of Primatology** **33** (4): 277-299.
- ROHLF, F. J. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. **Journal of Classification** **16**: 197–223.
- ROHLF, F. J & MARCUS, L. F. 1993. A revolution in morphometrics. **Trends Ecology and Evolution** **8**: 129–132.

- RYLANDS, A. B.; SCHNEIDER, H.; LANGGUTH, A.; MITTERMEIER, A.; GROVES, C. P. & RODRIGUEZ-LUNA, E. 2000. An assessment of the diversity of new world monkeys. **Neotrop. Primates** **8**: 61 – 93.
- SANFELICE, D. & FREITAS, T. R. O. 2008. A comparative description of dimorphism in skull ontogeny of *Arctocephalus australis*, *Callorhinus ursinus* and *Otaria byronia*. **Journal of Mammalogy** **89**: 336–346.
- SISSON, S. & GROSSMAN, J. D. 2005. **Anatomía de los Animales Domésticos**. Tomo I, 5ª Edición. Masson S/A, Barcelona.
- SHEETS, D.H. 2000. Integrated Morphometric Softwares (IMP) – Mathworks, MATLAB6. The Mathworks, Natick, Mass. Disponível em: <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.
- THOMPSON, D' A. W. 1917. On Growth and form. Cambridge University Press.
- VANZOLINI, P. E. & HEYER, W. R. 1988. **Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns**. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 488p.
- WILSON, D. E. & REEDER, D. M. 2005. **Mammal Species of the World**. Johns Hopkins University.
- ZELDITCH, M. L.; FINK, W. L. & SWIDERSKI, D. L. 1995. Morphometrics, homology, and phylogenetics: quantified characters as sybapomorphies. **Systematic Biology**, **44** (2): 179-189.
- ZELDITCH, M. L.; SWIDERSKI, D. L.; SHEETS, D. H. & FINK, W. L. 2004. **Geometric Morphometrics for biologists: a primer**. New York, Academic.
- ZELLER, U. A. 1986. Ontogeny and cranial morphology of the tympanic region of the Tupaiidae, with special reference to *Ptilocercus*. **Folia Primatologica** **47**: 61-80.