



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

**ONTOGENIA E DIMORFISMO SEXUAL NAS ESPÉCIES DE
GUARIBAS VERMELHOS, GÊNERO *ALOUATTA* LACÉPÈDE, 1799
(PRIMATES, ATELIDAE).**

ÁDERSON ARAÚJO AVELAR

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

Orientador: Dr. José de Sousa e Silva Júnior.

BELÉM-PA

2007

ÁDERSON ARAÚJO AVELAR

ONTOGENIA E DIMORFISMO SEXUAL NAS ESPÉCIES DE
GUARIBAS VERMELHOS, GÊNERO *ALOUATTA* LACÉPÈDE, 1799
(PRIMATES, ATELIDAE).

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

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

BELÉM-PA

2007

*"Faz-se ciência com fatos, como se
faz uma casa com pedras; mas uma
acumulação de fatos não é uma
ciência, assim como um monte de
pedras não é uma casa"*

(Henri Poincaré)

*"Se não houver frutos
Valeu a beleza das flores,
Se não houver flores
Valeu a sombra das folhas,
Se não houver folhas
Valeu a intenção da semente"*

(Henfil)

AGRADECIMENTOS

Abaixo, presto meus sinceros agradecimentos às pessoas e às instituições que elas representam, que de todas as maneiras colaboraram para a conclusão deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Ciência e Tecnologia – CNPq, pelo auxílio financeiro através da concessão de bolsa de mestrado durante parte do curso.

Especial agradecimento faço ao Cazuza (José de Sousa e Silva Júnior), por todos os ensinamentos e pela saudável amizade, que me facultou a oportunidade de realizar este curso de mestrado, e que desde muito antes me auxilia em minha formação como profissional.

Ao Mário de Vivo curador da Seção de Mamíferos do MZUSP, ao João Alves de Oliveira, curador da Coleção de Mamíferos MN/UFRJ, e ao Helder Queiroz, do IDSM, por me permitirem examinar os espécimes de *Alouatta* depositados nestas coleções.

À Suely A. Marques-Aguiar, curadora da Coleção de Mamíferos do Museu Paraense Emílio Goeldi, lugar pelo qual tenho fascínio e onde tive os primeiros contatos com os estudos sobre fauna.

Ao Leandro Sousa, ao Miguel, ao João Valsecchi e Nelissa, que me acolheram e me abrigaram em minhas visitas às coleções para coleta de dados.

Aos meus amigos do PPGZOO do MPEG/UFPA, em especial à Daniele Fayal, Márcio Amorim, Carlos Eduardo Portes, Suzanna Silva, Ana Carla Souza e Wáldima Rocha, pela amizade construída durante este período intenso. À Dorotéia e à Anete pelas imensas ajudas e por toda a descontração e bom humor.

Aos amigos da Coordenação de Zoologia do MPEG, Izaura Muniz, Cleuton Lima, Dijane Monteiro, Rogério Rossi, Abílio Ohana e Fernanda Paim, Fabrício

Sarmento, Priscila Sanjuan e Alcindo Martins Jr., que sempre se dispuseram a me auxiliar em tudo, e eu abusei quanto a isso. Obrigado também pelas conversas, sempre muito agradáveis, sobre zoologia e outros assuntos tangentes fora do ambiente de trabalho.

À minha família e à minha Silvia Tereza, pelo apoio, conforto e amor incondicional em todos os momentos. A vocês, os agradecimentos merecidos não caberiam em cem páginas.

O meu muitíssimo obrigado a todos vocês, e aqueles que num momento falho de minha memória não lembrei, estes que me desculpem.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	vi
RESUMO.....	viii
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO	1
Distribuição geográfica e taxonomia do gênero <i>Alouatta</i> Lacépède, 1799, com ênfase no grupo <i>seniculus</i> (guaribas vermelhos).	5
Dimorfismo sexual nos macacos do Novo Mundo	9
2. OBJETIVOS	13
2.1 . Objetivos Gerais	13
2.2. Objetivos Específicos.....	13
3. MATERIAS E MÉTODOS	14
Caracteres morfométricos	14
Caracteres Morfológicos (qualitativos)	18
Determinação das classes etárias.....	18
Tratamento estatístico.....	19
4. RESULTADOS	20
Definição de Classes Etárias	20
Análises morfométricas e da coloração da pelagem.....	25
<i>Alouatta juara</i>	26
<i>Alouatta seniculus</i>	30
<i>Alouatta macconnelli</i>	34
<i>Alouatta puruensis</i>	49
<i>Alouatta nigerrima</i>	49
Comparações interespecíficas.....	54
5. DISCUSSÃO	56
6. CONCLUSÕES.....	62
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64
8. ANEXOS	74
ANEXO 1: Medidas do crânio e osso hióide tomadas neste estudo	75
ANEXO 2: Características corporais externas de <i>Alouatta</i>, usadas como caracteres qualitativos.....	76

ANEXO 3: Desgaste oclusal nas classes de adultos.	78
ANEXO 4: Distribuição espacial das amostras utilizadas neste estudo.	80
ANEXO 5: Coloração da pelagem em <i>A. seniculus</i> e <i>A. juara</i>	81
ANEXO 6: Coloração da pelagem em <i>A. macconnelli</i>.	83
ANEXO 7: Material examinado	84

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Propostas taxonômicas feitas por HILL (1962), RYLANDS <i>et al.</i> (2000) e GREGORIN (2006) para o grupo dos guaribas vermelhos	8
Tabela 2: Descrição das classes etárias comumente utilizadas para os primatas ...	19
Tabela 3: Classes etárias reconhecidas e critérios para defini-las	24
Tabela 4: Composição sexo-etária das amostras cranianas de <i>Alouatta</i>	25
Tabela 5: Tamanho da amostra média e desvio padrão dos caracteres cranianos da amostra de <i>A. juara</i> , classe etária AD3	27
Tabela 6: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de <i>A. juara</i> , através de teste <i>t</i> , classe etária AD3	27
Tabela 7: Análises de função discriminante realizadas separadamente em machos e fêmeas de <i>A. juara</i> , usando a classe etária como variável de agrupamento	28
Tabela 8: Tamanho da amostra, média e desvio padrão dos caracteres cranianos da amostra de <i>A. seniculus</i> , classe etária AD1	30
Tabela 9: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de <i>A. seniculus</i> através de teste <i>t</i> , classe etária AD1	31
Tabela 10: Análise da função discriminante realizada com as fêmeas de <i>A. seniculus</i> , usando a classe etária como variável de agrupamento	32
Tabela 11: Média e desvio padrão das variáveis cranianas na amostra de <i>A. macconnelli</i>	35
Tabela 12: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de <i>A. macconnelli</i> através de teste <i>t</i>	37
Tabela 13: Análises de função discriminante realizadas com infantes e jovens de <i>A. macconnelli</i> (sexo como variável de agrupamento)	40

Tabela 14: Análises de função discriminante feitas com fêmeas e machos de <i>A. macconnelli</i> (idade como variável de agrupamento)	42
Tabela 15: Resultados da ANOVA e matriz de comparação entre pares de médias das fêmeas de <i>A. macconnelli</i>	44
Tabela 16: Resultados da ANOVA e matriz de comparação entre pares de médias das fêmeas de <i>A. macconnelli</i>	45
Tabela 17: Média e desvio padrão das variáveis cranianas na amostra de <i>A. nigerrima</i>	52
Tabela 18: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de <i>A. nigerrima</i> , através de teste <i>t</i>	53
Tabela 19: Análises de função discriminante realizadas separadamente entre machos e fêmeas de <i>A. nigerrima</i> , usando a classe etária como variável de agrupamento	53
Tabela 20: Dimensão proporcional média das fêmeas em relação aos machos, nos adultos de <i>A. juara</i> , <i>A. seniculus</i> , <i>A. macconnelli</i> e <i>A. nigerrima</i>	55

RESUMO

O dimorfismo sexual nas espécies de guaribas é bem conhecido em animais adultos. Sabe-se que em todas as espécies do gênero *Alouatta* os machos são consideravelmente maiores e mais pesados que as fêmeas. Entretanto, o dimorfismo sexual não é homogêneo em todas as espécies de guaribas, e *A. seniculus* é considerada a espécie mais dimórfica do gênero. Além disso, muito pouco se sabe a respeito da ontogenia do dimorfismo sexual nestas espécies. O propósito deste trabalho foi avaliar a ontogenia do dimorfismo sexual em cinco espécies de guaribas intimamente relacionadas: *Alouatta seniculus*, *A. juara*, *A. macconnelli*, *A. puruensis* e *A. nigerrima*, e estabelecer um método para a identificação de classes etárias mais precisas nestes animais. Foram mensuradas 25 variáveis cranianas e três do osso hióide de 329 espécimes, e foi examinada a coloração da pelagem de 192 indivíduos de todas as idades, para análises com enfoque ontogenético. Teste *t* de Student foi aplicado para a verificação de dimorfismo sexual nas classes etárias, e Análise da Função Discriminante (AFD) foi empregada para se observar a significância dos agrupamentos etários em relação às variáveis craniométricas. ANOVA, seguida do Teste de Tukey para comparação múltipla entre médias, foram aplicados para a verificação de crescimento das medidas cranianas dos adultos de *A. macconnelli*. O reconhecimento de cinco classes etárias entre os adultos foi feito através da avaliação do desgaste oclusal e do grau de fechamento das suturas cranianas. Embora reconhecíveis pelas características de desgaste oclusal e soldadura das suturas, não foi possível a distinção das classes etárias de adultos através de variáveis cranianas. Em todas as AFDs aplicadas aos conjuntos de adultos, as equações resultantes não demonstraram significância estatística. Nenhuma classe etária anterior à idade adulta apresentou dimorfismo sexual nas dimensões cranianas, e características sexualmente dimórficas só foram percebidas a partir da idade AD1. A espécie com maior grau de dimorfismo sexual foi *A. macconnelli*, e as características sexualmente dimórficas do crânio aparecem de forma mais precoce nesta espécie. Em comparação com *A. macconnelli*, *A. nigerrima* possui um número consideravelmente menor de variáveis sexualmente dimórficas na fase adulta. Isso pode sugerir diferenças no comportamento social desta espécie, já que o dimorfismo sexual é influenciado em grande parte pela competição entre os machos pelo acesso aos recursos e à cópula. A variável com maior índice de dimorfismo sexual foi o comprimento do canino, que nas fêmeas equivale a cerca de 60% do comprimento do canino dos machos. O dimorfismo sexual é intenso nas variáveis da região da face e do aparato mastigatório,

enquanto que nas estruturas associadas ao neurocrânio essa diferença praticamente não existe, o que mostra que as pressões por dimensões maiores nos machos não afetam a região neural do crânio. Em *A. macconnelli*, há evidências de crescimento em dimensões cranianas depois de alcançada a fase adulta. Esse fato foi observado em sete variáveis das fêmeas e cinco variáveis dos machos. Isso pode ter consequências em estudos sistemáticos e populacionais que, por exemplo, utilizem amostras com crânios de diferentes classes de adultos. As diferenças ontogenéticas na coloração da pelagem são muito sutis, e normalmente estão relacionadas a processos de despigmentação em campos cromatogênicos específicos, apesar de haver muita variação do padrão mais freqüente. Essas variações têm, na maioria dos casos, origem individual. As alterações ontogenéticas na forma do crânio são mais intensas nos machos que nas fêmeas, e dão ao crânio dos machos um aspecto proporcionalmente mais estreito no sentido látero-lateral, e mais achatado em sua altura. Os problemas de amostragem existentes foram agravados pelo procedimento de estratificação das amostras em classes sexuais e etárias, havendo prejuízo nas análises de várias classes etárias.

Palavras-chave: *Alouatta*, morfologia craniana, dimorfismo sexual, ontogenia.

ABSTRACT

Ontogeny and sexual dimorphism in red howler monkeys, genus *Alouatta* Lacépède 1799 (Primates, Atelidae).

Sexual dimorphism in red howlers is relatively well documented for adult specimens and in all species of the genus *Alouatta* adult males are larger than females. However, sexual dimorphism among these species is not homogeneous and *A. seniculus* is considered the more dimorphic species. Moreover, sexual dimorphism among non adult ages is poorly known. The aim of this work is to evaluate the ontogeny of sexual dimorphism in five closely related species of howler monkeys: *Alouatta seniculus*, *A. juara*, *A. macconnelli*, *A. puruensis*, and *A. nigerrima*, and establish a method for identification of more accurate age classes in these taxa. A total of 28 cranial and hyoidean dimensions were extracted from 329 crania, and pelage color of 192 skins was examined. Sexual dimorphism in each age class was verified using Student's *t* Test, and Discriminant Function Analysis (DFA) was employed to verify the consistence of the age groups. Analysis of Variance (ANOVA), followed by Tukey's pairwise comparisons test, was applied to analyze growth in some adult cranial dimensions in *A. macconnelli*. Five adult age classes were recognized through the evaluation of occlusal wear and cranial suture closure; however, these classes were not recognized by cranial dimensions only. Non adult age classes did not exhibit sexually dimorphic measurements on cranium, and sexually dimorphic characters appeared at the first adult age class. *A. macconnelli* was the more dimorphic species, and sexually dimorphic characters arose earlier in this species. In contrast, *A. nigerrima* exhibited a smaller number of sexual dimorphic characters, suggesting that differences in behavior of this species play an important role on dimorphism development. Among all cranial dimensions, the canine length was the most sexually dimorphic. In females, this dimension ranged about 60% of that in males. The sexual dimorphism was not evident in the neurocranium. In *A. macconnelli*, seven cranial dimensions in females and five in males exhibited variation among the adult age classes. Ontogenetic differences in pelage color were very subtle and refer to bleaching of chromatic fields in different degrees. Ontogenetic modifications on the cranium are more intense in males than females, leading to a narrower and more flattened cranium in adult specimens of the former. Some age classes could not be tested for some species due to the inadequate number of specimens in the collections analyzed.

Keywords: *Alouatta*, skull morphology, sexual dimorphism, ontogeny.

1. INTRODUÇÃO

Os guaribas, primatas do gênero *Alouatta*, são animais de hábitos diurnos, arborícolas, que se utilizam principalmente dos estratos vegetais superiores (QUEIROZ 1995). Apesar de serem considerados como os mais folívoros dentre os platirrinos, não possuem o nível de especialização morfológica e fisiológica observado no trato digestivo das espécies folívoras de primatas da subfamília Colobinae, no Velho Mundo (IZAWA 1975, 1993). Incluem em sua dieta folhas jovens e maduras, pecíolos, flores, frutos e sementes, além de artrópodes que são ingeridos acidentalmente (MILTON 1981). Embora o gênero seja geralmente designado como folívoro, sabe-se que os frutos podem contribuir com até quase 95% da dieta em certas épocas do ano (e.g. estudos com *A. palliata*, ALTMAN 1959).

Do elevado desenvolvimento do complexo hióideo deriva a característica comportamental mais notável dos guaribas, que é a sua intensa vocalização. WALLACE (1852) notou que os altos gritos dos guaribas podiam ser ouvidos de muito longe, sempre aos fins de tarde, quando da proximidade de chuvas, e antes do nascer do sol, razão pela qual chamou as espécies do gênero de semi-noturnas. O nome *Alouatta* faz alusão a essa característica, pois é a transcrição francesa de uma palavra utilizada em um dialeto da família lingüística Caribe, que significa gritador (HILL 1962).

Os estudos sobre a ecologia e comportamento de *Alouatta* são especialmente abundantes em relatos sobre as populações de *A. palliata* da ilha de Barro Colorado, Panamá, estudos estes iniciados por Clarence Carpenter em 1931 (CARPENTER 1965). Os dados disponíveis na literatura sobre ecologia e comportamento de guaribas vermelhos, *A. seniculus*, são, em grande parte, provenientes dos estudos realizados na Venezuela, Colômbia, Peru e Guianas, e enfatizam a questão da dieta e composição dos grupos, com informações adicionais sobre o uso do tempo por esses animais. Na

fazenda Masaguaral, Venezuela, os estudos com um grupo de 9-10 *A. seniculus* mostraram que os animais utilizaram para alimentação principalmente folhas de apuizeiros, *Ficus* spp., de uma palmeira, *Copernicia tectorum* (importante hospedeiro para *Ficus*), e *Albizia caribea* (Fabaceae), todas ocorrendo em altas densidades (18 *Ficus*/ha, 189 *Copernicia*/ha e 12 *Albizia*/ha), e por isso foram tomados como recursos-chave para os guaribas (SEKULIC 1982a). Na fazenda El Frio, ainda na Venezuela, BRAZA *et al.* (1983) observaram a preferência alimentar que os guaribas vermelhos mostram por algumas espécies de frutos, dentre os disponíveis, e apontaram que vagens de leguminosas e folhas jovens foram as mais importantes fontes de proteína dos guaribas. Os frutos carnosos e os frutos de palmeiras foram, respectivamente, as principais fontes de carboidrato e lipídios. BRAZA *et al.* (1983) notaram ainda que as fêmeas parecem ser mais seletivas quanto à escolha de vagens e flores.

No Brasil, o estudo feito por QUEIROZ (1995) com as populações de *A. seniculus* que habitam as várzeas das margens do lago Mamirauá, médio rio Solimões, mostrou que os animais investigados passaram, em média, 76% de seu tempo repousando, o que é justificável, já que suas fontes alimentares são pobres em energia. GAULIN & GAULIN (1982) reportaram que, nos grupos de *A. seniculus* observados por eles na Colômbia, 12,5% do tempo foi gasto se alimentando.

A diversidade de espécies vegetais utilizadas na alimentação pelos guaribas vermelhos varia grandemente, de acordo com o hábitat e a sazonalidade. Na várzea, a diversidade de plantas utilizadas como fonte alimentar por esses animais é relativamente baixa, se comparada a outros ambientes (QUEIROZ 1995, AQUINO & BODMER 2004). Já em ambientes de terra firme, a diversidade de espécies consumidas aumenta consideravelmente, mas ainda é forte o padrão sazonal de utilização dos recursos (NEVES & RYLANDS 1991). Essa diferença acontece em função da menor diversidade de

plantas adaptadas ao ciclo sazonal estressante, característico dos ambientes de várzea (AYRES 1986).

MITTERMEIER & VAN ROOSMALEN (1981) observaram que os guaribas (*Alouatta seniculus*) e coatás (*Ateles paniscus*) eram os principais dispersores de sementes em uma comunidade de oito espécies de primatas no Suriname. O papel dos guaribas como dispersores de sementes foi avaliado por Carolin Julliot, que estimou que mais de 1.000.000 de sementes, pertencentes a aproximadamente 100 espécies vegetais (especialmente espécies da família Sapotaceae) foram dispersadas no período de um ano, por um grupo de 6-8 guaribas estudado por ela em Nourague, Guiana Francesa (JULLIOT 1996). Esta autora levantou a hipótese de que os padrões de agregação dos guaribas podem ter importante influência na heterogeneidade florística espacial das florestas neotropicais (JULLIOT 1997).

As densidades de guaribas também diferem entre os ambientes de várzea e terra firme. PERES (1997a) observou densidades de guaribas significativamente mais baixas na terra firme. Para este autor, tal fato pode ser explicado pela pobreza dos solos e pouca heterogeneidade estrutural nas florestas maduras afastadas dos cursos dos grandes rios da Amazônia. Os guaribas mostram relativa habilidade para sobreviver em ambientes degradados (JOHNS & SKORUPA 1987), e nesses casos, as plantas epífitas representam mais de um terço dos itens alimentares, tornando-se parte fundamental na dieta (THOISY & RICHARD-HANSEN 1996).

Estudos recentes fizeram referência à importância dos guaribas como fonte de obtenção de proteína por populações rurais na Amazônia (e.g. PERES 1997a, 1997b; VALSECCHI 2005). As pressões exercidas pelos mecanismos de caça sobre as populações naturais de guaribas são de difícil avaliação, por causa da influência de variáveis sócio-ambientais difíceis de ser mensuradas, e que, muito provavelmente, têm

grande relevância na determinação dos padrões demográficos destas espécies, como mostrado por PERES (1997a). Mais uma vez, a diferença entre os habitats é evidenciada, havendo nítidas diferenças nos relatos da literatura sobre o perfil da fauna de mamíferos abatida nas áreas de várzea e áreas de terra firme. A importância dos mamíferos como caça é maior para as comunidades de terra firme, somando mais que o dobro do número de indivíduos abatidos nas áreas de várzea (BODMER *et al.* 1997, VALSECCHI 2005). Entretanto, BODMER & PEZO (1997) avaliaram o papel dos mamíferos na fauna cinegética na Amazônia peruana, e concluíram que os mamíferos arborícolas têm uma maior relevância nas comunidades de várzea, onde observaram que *A. seniculus* foi o mamífero mais caçado.

Distribuição geográfica e taxonomia do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799, com ênfase no grupo *seniculus* (guaribas vermelhos).

Alouatta é o gênero de primatas do Novo Mundo mais amplamente distribuído

(Figura 1), ocorrendo desde o sul do México, a 20° N (SMITH 1970), até 28° S, no Rio Grande do Sul (CABRERA 1958).

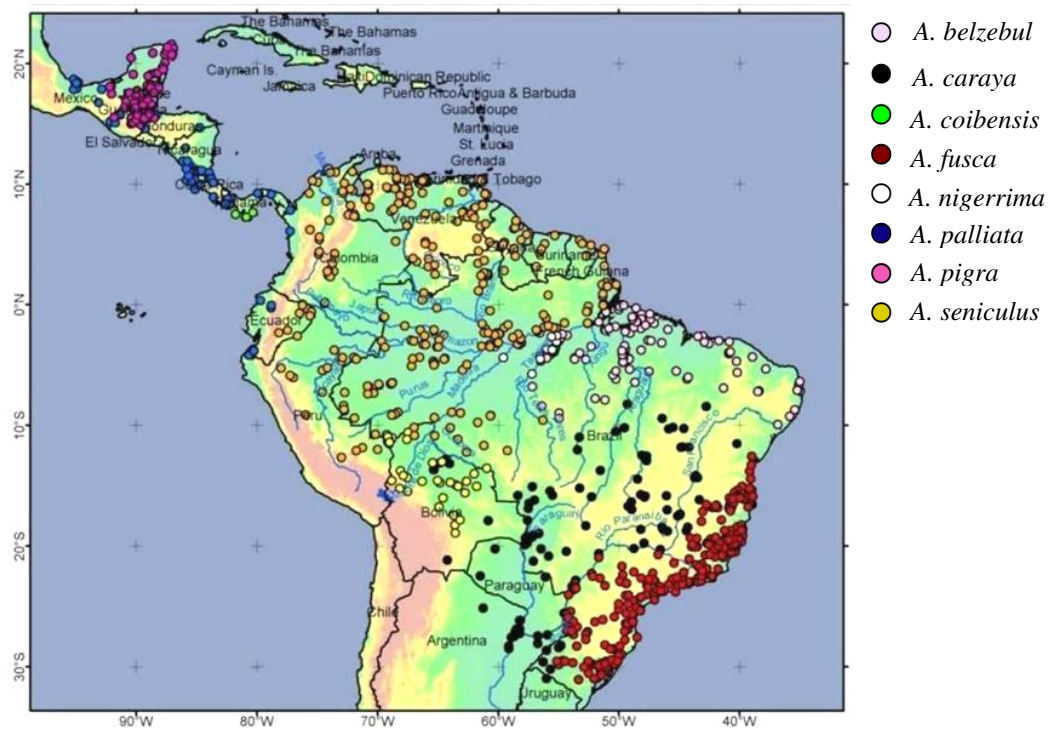


Figura 1: Distribuição geográfica do gênero *Alouatta* (Modificado de Database of Georeferenced occurrence Localities of Neotropical Primates, UFMG).

HERNANDEZ-CAMACHO & COOPER (1976) reportaram a ocorrência de *A. seniculus* a mais de 3200m de altitude nos Andes colombianos. Ao longo de sua distribuição, os guaribas ocupam os mais variados tipos de ambientes florestados. Muito embora o gênero tenha sido descrito em termos depreciativos por ELLIOT (1913; “slow... sullen... untamable... Their intelligence is of a very low order, and altogether the animal of this genus is the least attractive of the Primates”) e por CRUZ LIMA (1944; “inteligência pouco notável... grau intelectual bastante baixo... humor melancólico...

preguiçosos”), é improvável se pensar que não tenham obtido enorme sucesso do ponto de vista adaptativo.

O gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 está incluído na família Atelidae, da qual também fazem parte os primatas dos gêneros *Brachyteles*, *Ateles*, *Lagothrix* e *Oreonax* (SCHNEIDER 2000). Os principais caracteres sinapomórficos compartilhados pelas espécies de *Alouatta* são: (i) presença de osso hióide desenvolvido e modificado de modo a formar uma câmara para a ressonância do som (GREGORIN 2006); (ii) ramo vertical da maxila inferior grandemente desenvolvido para acomodar o osso hióide (HILL 1962); (iii) achatamento da caixa craniana nos machos adultos; (iv) côndilos occipitais e forame magno deslocados para a porção inferior do osso occipital; (v) grande alongamento do terceiro molar inferior quando comparado aos demais atelídeos (FORD 1986).

A organização taxonômica atualmente em uso começou a ser trabalhada no início do século XX, com a revisão taxonômica feita por ELLIOT (1913), que listou em sua obra 12 espécies, sendo as de ocorrência no Brasil: *Alouatta caraya*, *A. ululata*, *A. beelzebul* [sic], *A. ursina* (cuja localidade tipo, dada por Humboldt, é “Venezuela”, entretanto, Elliot considerou a distribuição geográfica de *ursina* como sendo desde a Venezuela até o Espírito Santo e Bahia), *A. seniculus*, *A. macconnelli* e *A. juara*. No referido trabalho, Elliot utilizou-se apenas dos exemplares depositados nos museus norte-americanos e europeus.

Um ano mais tarde, sem ter oportunidade de consultar a obra de ELLIOT (1913), IHERING (1914) publicou trabalho em que examinara 31 exemplares de *Alouatta* pertencentes ao acervo do Museu Paulista (atual Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), todos de táxons que ocorrem em território brasileiro. IHERING (1914) considerou o *Mycetes ursinus* de Humboldt como sinônimo júnior de *A. fusca*, e

reconheceu para esta espécie duas subespécies, *A. f. fusca* e *A. f. guariba*. Concluiu pela existência de quatro espécies no território brasileiro: *Alouatta fusca*, *A. caraya*, *A. belzebul* e *A. seniculus*.

LÖNNBERG (1941) e CRUZ LIMA (1944) também revisaram a taxonomia do gênero, e chegaram a conclusões similares, exceto por alguns detalhes: (1) CRUZ LIMA (1944) sinonimizou os nomes *iheringii*, dado por LÖNNBERG (1941) às populações setentrionais de *A. fusca* (= *A. f. guariba* Ihering, 1914), e *juruanus* proposto por LÖNNBERG (1941) como o nome para as populações de *A. seniculus* que habitam a região do rio Juruá (considerado por CRUZ LIMA [1944] como sinônimo júnior de *juara* Elliot, 1914); (2) CRUZ LIMA (1944) tratou os táxons *A. discolor* e *A. ululata* como espécies válidas, e não como subespécies de *A. belzebul*.

O grupo dos guaribas vermelhos, *Alouatta seniculus*, em particular, vem sendo objeto de imprecisões taxonômicas, e alvo de discussões (ver RYLANDS & BRANDON-JONES 1998). HILL (1962) listou nove subespécies de *Alouatta seniculus*: *A. s. seniculus*, *A. s. arctoidea*, *A. s. straminea*, *A. s. macconnelli*, *A. s. insulanus*, *A. s. puruensis*, *A. s. amazônica*, *A. s. juara*, *A. s. sara*. O exagero em aceitar tantas formas subespecíficas se deveu ao fato de Hill ter tirado grande parte dos dados apenas da literatura (HERSHKOVITZ 1963).

Em sua revisão taxonômica das espécies brasileiras de guaribas, GREGORIN (2006) listou as seguintes espécies: *A. caraya*, *A. fusca* (= *A. guariba*), *A. clamitans*, *A. discolor*, *A. belzebul*, *A. ululata*, *A. nigerrima*, *A. puruensis*, *A. macconnelli* e *A. juara*. Este autor realizou, ainda, uma análise filogenética a partir de uma matriz com caracteres qualitativos, de onde obteve um cladograma em que *A. nigerrima*, do baixo interflúvio Tapajós-Madeira, se mostrou mais relacionada ao grupo dos guaribas vermelhos, *A. juara*, *A. puruensis* e *A. macconnelli*, que ao grupo *belzebul*, como

HERSHKOVITZ (1949) já havia sugerido com base apenas na morfologia do osso hióide. FIGUEIREDO *et al.* (1997), trabalhando com dados moleculares, corroboraram este achado. Para GREGORIN (2006), *A. juara* é a espécie que ocupa a bacia sul do rio Amazonas, a oeste do rio Juruá; *A. puruensis* é restrita à região do rio Purus e alto rio Madeira, Rondônia; *A. macconnelli* é o nome referente aos guaribas que ocorrem ao norte da Bacia do Amazonas, a leste do rio Negro, sul do rio Orinoco.

RYLANDS *et al.* (2000) listaram nove espécies para o gênero *Alouatta*, com 21 táxons terminais. A decisão de RYLANDS *et al.* (2000) de adotar *A. s. seniculus*, *A. s. puruensis* e *A. s. stramineus*, ao invés de *A. seniculus*, *A. puruensis* e *A. straminea*, como proposto por GREGORIN (2006), afeta diretamente a taxonomia e a diversidade das espécies brasileiras de guaribas. A Tabela 1 compara as propostas taxonômicas de HILL (1962), RYLANDS *et al.* (2000) e GREGORIN (2006).

Tabela 1: Propostas taxonômicas feitas por HILL (1962), RYLANDS *et al.* (2000) e GREGORIN (2006) para o grupo dos guaribas vermelhos.

HILL (1962)	RYLANDS <i>et al.</i> (2000)	GREGORIN (2006)
<i>A. s. seniculus</i>	<i>A. s. seniculus</i>	
<i>A. s. arctoidea</i>	<i>A. s. arctoidea</i>	
<i>A. s. straminea</i>	<i>A. s. straminea</i>	<i>A. macconnelli</i>
<i>A. s. macconnelli</i>	<i>A. s. insulanus</i>	
<i>A. s. puruensis</i>	<i>A. s. puruensis</i>	<i>A. puruensis</i>
<i>A. s. amazonica</i>	<i>A. s. amazonica</i>	
<i>A. s. juara</i>	<i>A. s. juara</i>	<i>A. juara</i>
<i>A. s. sara</i>	<i>A. sara</i>	
<i>A. s. insulanus</i>		
<i>A. nigerrima</i>		

O arranjo taxonômico utilizado neste estudo segue o proposto por GREGORIN (2006), que se baseou no exame de um número expressivo de espécimes e de caracteres, com ampla cobertura geográfica das espécies brasileiras, e considerou táxons antes tratados como subespécies, como sendo espécies válidas. Vários trabalhos com vertebrados amazônicos têm sugerido que, em muitos casos, táxons considerados em nível subespecífico contêm uma alta diversidade e divergência genética (BATES 2001; BATES *et al.* 1999; PATTON *et al.* 2000), e que por isso representam unidades evolutivamente significantes e bem definidas (CRACRAFT 1997).

A despeito de seu esforço, GREGORIN (2006) não teve condições de incluir o táxon *A. seniculus* (Linneu, 1766) em sua revisão, devido ao vazio de amostragem na região de ocorrência do táxon no Brasil. Com os esforços recentes de amostragem na região do interflúvio médio Solimões-Japurá, e nas margens do lago Amanã, exemplares de *A. seniculus* foram incorporados à coleção do MPEG e do IDSM, e o limite sul da distribuição do táxon parece mesmo ser o rio Solimões, sendo substituído na bacia sul do Amazonas por *A. juara*.

Dimorfismo sexual nos macacos do Novo Mundo

Os macacos platirrinos, 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 desde espécies com dimorfismo marcadamente positivo (machos maiores que fêmeas, caso do gênero *Alouatta*), passando por grupos que aparentam ser sexualmente monomórficos (como as espécies do gênero *Callicebus*), até espécies com dimorfismo sexual negativo (fêmeas maiores que machos), caso de *Ateles paniscus* (FORD & DAVIS 1992). Dentre os platirrinos, *Alouatta pigra*, que ocorre no sul do México, é a espécie que exibe maior

grau de dimorfismo sexual quanto ao peso (FORD 1994). O dicromatismo sexual, apesar de mais raro nas espécies do Novo Mundo, é observado em *Alouatta caraya*, nas populações meridionais de *A. fusca* (THORINGTON *et al.* 1984; GREGORIN 2006), em *Pithecia pithecia* (AYRES 1986; HERSHKOVITZ 1987), e em menor grau em *Saimiri* (HERSHKOVITZ 1984; MUNIZ 2005). Entretanto, mesmo com toda a diversidade de padrões de dimorfismo sexual presente nos macacos do Novo Mundo, nenhuma espécie de platirrino alcança o elevado nível de dimorfismo sexual positivo observado em algumas espécies de primatas do Velho Mundo, cujos machos adultos podem alcançar mais que o dobro da massa corporal das fêmeas adultas (FORD 1994).

De fato, os indivíduos adultos de todas as espécies do gênero *Alouatta* 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. Na Ilha de Barro Colorado, as fêmeas adultas de *A. palliata* alcançam, em média, 84% do peso dos machos adultos, enquanto que nas populações de *A. seniculus* de Guárico, na Venezuela, as fêmeas chegam, em média, a 69% do peso dos machos adultos, mostrando que a espécie *A. seniculus* é significativamente mais dimórfica em relação ao peso que *A. palliata* (THORINGTON *et al.* 1979). Além do dimorfismo em peso, há nítidas diferenças entre machos e fêmeas quanto ao tamanho e à forma do osso hióide dos adultos. Esse valor das características do osso hióide já havia sido notado por IHERING (1914), que também reconheceu nelas valores taxonômicos. Posteriormente, outros autores passaram a utilizar características da estrutura hióidea na diagnose e construção de chaves de classificação para as espécies de *Alouatta* (e.g., LÖNNBERG 1941; CRUZ LIMA 1944; HERSHKOVITZ 1949, GREGORIN 1996).

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, e que há uma forte relação do hábito frugívoro com a ausência de dimorfismo sexual.

Embora um volume considerável de informações exista na literatura sobre o dimorfismo sexual em indivíduos adultos das espécies do gênero *Alouatta*, muito pouco se conhece a respeito da ontogenia do dimorfismo nessas espécies. Os processos ontogenéticos que levam ao tamanho adulto obedecem a um rígido controle genético, que envolve ativação e repressão de genes reguladores e estruturais determinantes da atividade metabólica, flutuações hormonais, deposição de gorduras e crescimento esquelético. Os ciclos de ativação dos genes determinam o momento e a duração dos eventos críticos da ontogenia. Em última instância, estes eventos moldam a forma e o tamanho dos indivíduos, bem como suas características sexuais secundárias e aspectos do comportamento (ATCHLEY 1984).

THORINGTON *et al.* (1979) investigaram grupos de *Alouatta seniculus* no norte da Venezuela, onde notaram que os machos evidenciam desde muito cedo as características da genitália externa, permitindo a identificação do sexo dos indivíduos juvenis com relativa facilidade durante os censos. Em contraste a isso, CARPENTER (1934), citado por THORINGTON *et al.* (1979), apontou que em *A. palliata* os machos retêm as características da genitália feminina até que atinjam a maturidade sexual. Os machos de *A. caraya*, que na fase adulta exibem dicromatismo sexual, mantêm sua coloração semelhante à das fêmeas até atingirem esta idade. Estratégias como as observadas em *A. palliata* e *A. caraya* provavelmente servem para evitar conflitos com outros machos adultos, até que se alcance a maturidade sexual (ISAAC 2005).

EISENBERG *et al.* (1972) levantaram a hipótese de que a manutenção de uma hierarquia entre os machos juvenis pode determinar o sucesso reprodutivo na fase adulta. Para THORINGTON *et al.* (1979) isto pode estar moldando o padrão observado em *A. seniculus*.

Alterações ontogenéticas nos crânios dos primatas podem ser notadas não apenas no tamanho, mas também na forma, especialmente nos machos. Em alguns gêneros, as diferenças sexuais podem ser extremamente marcadas, podendo o crânio de indivíduos de classes não adultas conter informações relevantes relacionadas ao dimorfismo sexual (SCHULTZ 1962).

SHEA (1981), MASTERSON & HARTWIG (1998) e JONES *et al.* (2000) levantaram a possibilidade de que, em uma mesma espécie, diferentes populações podem demonstrar padrões diferentes de dimorfismo, expressado tanto em caracteres de coloração, como visto em *A. clamitans* (ver GREGORIN 2006), como em peso e outras dimensões do corpo.

2. OBJETIVOS

2.1 . Objetivos Gerais

Descrever os padrões ontogenéticos de crescimento do crânio e do osso hióide em *Alouatta juara*, *A. macconnelli*, *A. puruensis* e *A. nigerrima*, correlacionando estes com o padrão observado na coloração dos pêlos e desgaste dentário. Evidenciar características que acusem dimorfismo sexual ao longo do desenvolvimento dessas estruturas.

2.2. Objetivos Específicos

- Estabelecer a série de alterações ontogenéticas no crânio das espécies *Alouatta juara*, *A. macconnelli*, *A. puruensis* e *A. nigerrima*, com base nas 25 medidas cranianas adotadas neste estudo;
- Observar e descrever a série de alterações ontogenéticas no osso hióide nestas mesmas espécies, com base em três medidas hióideas;
- Observar e descrever a série de alterações ontogenéticas nos campos cromatogênicos considerados neste estudo;
- Oferecer um método para a identificação de classes etárias mais restritas que aquelas atualmente em uso para os guaribas, com base em avaliação da erupção e do desgaste dentário dos animais de coleções zoológicas, correlacionando com os padrões observados no desenvolvimento da coloração da pelagem e das estruturas cranianas e hióideas.

3. MATERIAS E MÉTODOS

Uma série ontogenética de crânios de *Alouatta seniculus*, *A. juara*, *A. macconnelli*, *A. puruensis* e *A. nigerrima* foi analisada. Foram examinados 329 espécimes depositados nas coleções de Mastozoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ) e do Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (IDSMA), em Tefé-AM. As amostras de *A. seniculus* foram complementadas com coletas realizadas nas Reservas de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá e Amanã, Amazonas, durante excursões no ano de 2004, em que foram coletados 14 espécimes desta espécie, depositados na coleção do MPEG.

Caracteres morfométricos

Nas análises morfométricas foram utilizados os crânios dos indivíduos de todas as idades, sendo mensurados 25 caracteres cranianos e três do osso hióide (Anexo 1), definidos com base nos estudos feitos por VINELLI-BAPTISTA (1943), HERSHKOVITZ (1977), MELHEN (1979), SILVA JÚNIOR (1992, 2001) e GREGORIN (2006).

A obtenção dos dados morfométricos foi feita com paquímetro digital, com os valores de aferição mínima de um décimo de milímetro (0,01mm). A lista dos caracteres morfométricos cranianos e hióideos, e sua descrição sumarizada seguem abaixo:

1. POP – Distância próstio-opistocrânio: é a distância antero-posterior máxima tomada no plano sagital mediano. Próstio foi definido por VINELLI-BAPTISTA (1943) como o ponto mais saliente da borda alveolar do maxilar superior entre os incisivos médios. O mesmo autor definiu opistocrânio como sendo o ponto que na parte posterior do crânio mais se afasta da glabella.

2. NOP – Distância nábio-opistocrânio: segundo HERSHKOVITZ (1977), essa medida representa o comprimento da caixa craniana. Estende-se desde o ponto de intersecção da sutura inter-nasal com a sutura naso-frontal até o próstio.
3. BVE – Distância básio-vértex: exprime a altura craniana, sendo medida do básio ao vértex. VINELLI-BAPTISTA (1943) definiu básio como o ponto situado no meio do rebordo anterior do buraco occipital, e vértex como o ponto mais alto do crânio.
4. ZIG – Distância bi-zigomática: é a maior largura entre as margens exteriores dos arcos zigomáticos, como definido por HERSHKOVITZ (1977).
5. LBO – Largura bi-orbitária: HERSHKOVITZ (1977) definiu como “largura orbitária”, sendo a medida da maior distância entre as margens mais exteriores da órbita óssea.
6. MDO – Menor distância orbitária: é a menor largura entre as órbitas oculares.
7. EKS – Distância bi-ectomolar superior: maior distância entre as faces vestibulares dos dentes molares superiores. MARTIN & SALLER (1957) indicaram que este ponto está geralmente no segundo molar, mas nos platirrinós pode estar deslocado em direção ao terceiro molar.
8. FOM – Largura do forame magno: dimensão do comprimento do buraco occipital, medido no plano horizontal.
9. BCS – Distância bicaninal superior: entre os caninos superiores, tendo a borda externa dos alvéolos como referência.
10. CPO – Constrição pós-orbital: menor distância medida na constrição atrás das órbitas oculares.
11. CMA – Comprimento máximo da mandíbula: do infradentário ao ponto mais saliente do rebordo posterior da mandíbula. Em seu trabalho, VINELLI-BAPTISTA

- (1943) denominou infradentário o ponto mais saliente no rebordo externo do processo alveolar inferior, situado entre os incisivos médios.
12. ARM – Altura do ramo mandibular: distância entre a base da mandíbula, no processo coronóide, até o topo do processo condilar.
 13. LRM – Largura do ramo mandibular: medida na região de largura máxima do ramo ascendente da mandíbula.
 14. CMS – Comprimento da série molar superior: medida na arcada superior, desde a borda anterior do primeiro pré-molar até a borda posterior do último molar.
 15. CaMS – Distância canino-molar superior: recomendada por HERSHKOVITZ (1977), exprime a dimensão da arcada dentária superior, e é medida da borda anterior do canino superior até a borda posterior do último molar superior.
 16. BCL – Distância bi-côndilo mandibular lateral: representa a medida do maior afastamento entre os bordos laterais dos côndilos mandibulares
 17. COR – Distância bi-coronóide: representa a maior distância entre as apófises coronóides da mandíbula, tomada perpendicularmente ao eixo longitudinal.
 18. EKI - Distância bi-ectomolar inferior: maior largura da arcada dentária inferior, medida nas faces vestibulares dos alvéolos do terceiro molar inferior.
 19. LCM – Largura do côndilo mandibular: exibe a maior dimensão do côndilo mandibular.
 20. CAN – Comprimento do canino: medido desde a base do canino superior até a sua extremidade distal.
 21. PAL – Comprimento do palato: desde o pré-maxilar na região de inserção dos incisivos médios, até o espinho palatino, na extremidade posterior do palato.
 22. LPA – Largura do palato: medida compreendida entre as bordas linguais dos últimos molares superiores.

23. EEU – Distância bi-êurio: medida da maior largura da caixa craniana, tomada no extremo do diâmetro transverso máximo do crânio, sobre a protuberância parietal.
24. CMI – Comprimento da série molar inferior: medida na arcada inferior, desde a superfície anterior do primeiro pré-molar até a superfície posterior do último molar.
25. CaMI – Distância canino-molar inferior: exibe a dimensão da série dentária inferior. É medida da borda anterior do canino inferior até a borda posterior do último molar inferior.
26. CHI – Comprimento hióideo: distância entre a extremidade mais anterior da bula hióidea até o tentório.
27. LHI – Largura hióidea: maior largura entre as bordas externas da bula hióidea, em sentido látero-lateral, anteriormente à abertura.
28. LTE – Largura do tentório: distância máxima entre as bordas do tentório, no sentido ântero-posterior.

Além destes caracteres, foram anotadas as medidas de peso dos animais, sempre que disponíveis nas etiquetas ou nos livros de campo ou de registro das coleções.

Caracteres Morfológicos (qualitativos)

O estudo da pelagem foi feito caracterizando-se o tipo de pêlo (vibrissas, de cobertura, de guarda e outros), o padrão de faixas em regiões específicas, seu comprimento e distribuição no corpo do animal. Incluiu ainda a delimitação de campos cromatogênicos (HERSHKOVITZ 1968), que são regiões no corpo do animal que possuem um padrão de cor determinado pelos diferentes graus de saturação dos pigmentos eumelanina (de coloração marrom escuro) e feomelanina (de coloração avermelhada). Neste trabalho a delimitação dos campos cromatogênicos (Anexo 2) seguiu o proposto por GREGORIN (2006).

HERSHKOVITZ (1977) atentou para a disposição destes pigmentos em diferentes estratos de um pêlo, definindo três padrões básicos:

- (i) pêlo aguti, caracterizado pela alternância de faixas do pigmento marrom e avermelhado;
- (ii) pêlo monocromático saturado por eumelanina, e;
- (iii) pêlo monocromático saturado por feomelanina.

Determinação das classes etárias

Em princípio, os crânios dos espécimes foram alocados em quatro classes etárias, como comumente é tratado na literatura mastozoológica (MELHEM 1962, VIVO 1991, SILVA JÚNIOR 2001, GREGORIN 2006), com base em características da dentadura do animal (estado de erupção da arcada dentária decídua e substituição pela dentição definitiva) e do grau de soldadura das suturas cranianas, obedecendo aos critérios sumarizados na Tabela 2.

Tabela 2: Descrição das classes etárias comumente utilizadas para os primatas (Modificado de GREGORIN 2006)

IDADE	DESCRIÇÃO
Infante	Dentição decídua ou permanente, mas com vários dentes permanentes ainda inclusos.
Jovem	Dentição permanente, com os terceiros molares ainda inclusos.
Sub-adulto	Dentição permanente completa; sutura basiesfenóide-basioccipital presente.
Adulto	Sutura basiesfenóide-basioccipital ausente; suturas faciais visíveis total ou parcialmente.

A comparação com as informações de desgaste das cúspides dentárias coletadas durante os exames dos animais serviu para orientar a determinação de classes etárias mais precisas entre os adultos.

Tratamento estatístico

Os caracteres quantitativos foram submetidos ao teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov com auxílio do *software* BioEstat 4.0 (AYRES *et al.* 2005). Uma vez verificada a normalidade dos dados, estes foram submetidos ao teste *t de Student*, com nível de significância alfa corrigido através do ajuste de Bonferroni (RICE 1989) para comparação entre as médias dentro das classes etárias reconhecidas, a fim de observar as diferenças sexuais existentes. As classes etárias foram analisadas através de função discriminante, utilizando o método da distância de Mahalanobis para testar a significância dos agrupamentos identificados. Análise de variância (ANOVA), seguida do teste de Tukey para comparação das médias de múltiplas amostras, foi empregada para se verificar se as medidas cranianas diferiram significativamente entre as classes etárias de adulto. Estes procedimentos foram realizados com o auxílio dos *softwares* SYSTAT 10 e STATISTICA 6.0.

4. RESULTADOS

Definição de Classes Etárias

SCHULTZ (1935) foi o primeiro autor do século XX a tentar estabelecer classes etárias de guaribas considerando a erupção dos dentes permanentes e o nível de desgaste dentário. SCHULTZ (1935) enquadrou na classe Jovem todos os animais que ainda não tivessem todos os dentes permanentes totalmente irrompidos, na classe Adulto os animais com a dentição permanente completamente irrompida e crescida, e na classe Velho os animais que apresentassem um grau notório de desgaste dentário.

Durante o exame dos espécimes, foi possível perceber diferentes graus de desgaste na coroa dos dentes pré-molares e molares, e mesmo nos dentes caninos e incisivos dos animais adultos, não descritos no trabalho de SCHULTZ (1935). Embora seja verdade que a heterogeneidade dos itens alimentares consumidos por diferentes populações determine diferentes taxas de desgaste dentário, considero que o grau de desgaste dentário em populações intimamente relacionadas e com muitas similaridades ecológicas (e este parece ser o caso dos guaribas em estudo) reflete, principalmente, as diferentes idades de tais animais, uma vez que o desgaste está nitidamente associado à ossificação de suturas e ao desenvolvimento de estruturas como processos e cristas cranianas.

A mensuração dos níveis de desgaste dentário foi feita, definindo-se como desgaste estreito aquele em que a exposição de dentina está limitada à crista da cúspide em questão, desgaste largo aquele que se estende além da crista em questão, por até 1/3 da fossa dentária associada, e desgaste muito largo aquele que avança por mais de 2/3 da fossa dentária vizinha (ROSSI 2005).

Nos guaribas o desgaste dentário, invariavelmente, é mais intenso nas cúspides palatais dos dentes superiores, enquanto que na arcada inferior o desgaste é mais intenso

nas cúspides vestibulares. A abrasão do esmalte tem início na região distal do primeiro molar superior, e na porção medial do terceiro pré-molar superior. Daí avança para as cúspides mesiais do primeiro molar, passando a haver exposição de dentina também nas fossas associadas, além da crista. No estágio mais avançado de desgaste as cúspides palatais dos molares superiores mostram um acentuado aclave em direção às bordas linguais.

Foi possível, então, reconhecer cinco classes etárias dentro das classes Adulto e Velho de SCHULTZ (1935), chamadas de Adulto 1 (AD1), Adulto 2 (AD2), Adulto 3 (AD3), Adulto 4 (AD4) e Adulto 5 (AD5). O reconhecimento dessas classes também levou em consideração o exame comparativo do grau de ossificação das suturas cranianas e faciais, além dos níveis de desgaste dentário nos molares e pré-molares. A Figura 2 ilustra de maneira esquemática a face oclusal da coroa do terceiro molar superior esquerdo (Figura 2A) e terceiro molar inferior esquerdo (Figura 2B) de *Alouatta*, e identifica os acidentes mais importantes considerados na determinação do grau de desgaste dentário. A terminologia da coroa dos molares baseou-se fundamentalmente nos trabalhos de SZALAY (1969) e HERSHKOVITZ (1977). Nos parágrafos seguintes estão as descrições do desgaste característico de cada classe de adultos, feitas com base no desgaste observado na arcada superior esquerda. Os casos em que for necessário referir-se aos dentes da arcada inferior estarão explicitados no texto. A Tabela 3 contém um resumo dos critérios utilizados na identificação das classes de adultos. No Anexo 3 encontram-se as figuras que ilustram o desgaste oclusal típico das classes etárias AD1 a AD5 (Figuras A a E do Anexo 3, respectivamente).

Adulto 1 (AD1): Primeiro molar com as cúspides paracone e metacone com desgaste estreito, restrito apenas à centrocrista; hipocône e protocone com desgaste

largo. Segundo e terceiro molares não exibem desgaste notável. Suturas basiesfenóide e sagital não ossificadas, perfeitamente visíveis.

Adulto 2 (AD2): Primeiro molar com desgaste largo nas cúspides hipocone e protocone; protocrista com aspecto plano. Segundo molar com desgaste estreito, restrito à protocrista e à centrocrista. Terceiro molar sem desgaste notável. Sutura basiesfenóide não perceptível; suturas sagital e parieto-frontais ainda visíveis ao longo de toda a sua extensão.

Adulto 3 (AD3): No primeiro molar as cúspides paracone e metacone exibem desgaste largo; cúspides protocone e hipocone também com desgaste largo. Depressão trigonal com aspecto plano, apenas o metacônulo permanece saliente. Segundo molar com desgaste largo no protocone e hipocone, e estreito no paracone e metacone. Terceiro molar com desgaste estreito, notável apenas nas cúspides bucais. Sutura sagital perceptível. As suturas parieto-frontais e sagital ainda podem ser vistas nitidamente.

Adulto 4 (AD4): Terceiro pré-molar exhibe desgaste muito largo na cúspide palatal distal. Primeiro molar com cúspides protocone e hipocone com desgaste muito largo. Na depressão trigonal a saliência do metacônulo já não é mais percebida. Cúspides paracone e metacone com desgaste largo. Pré-protocrista e entrocrista planas. Segundo molar com aspecto semelhante ao primeiro molar, no entanto o metacônulo permanece perceptível. Suturas parieto-frontais e sagital imperceptíveis, esta última pode ou não ser vista no terço posterior de sua extensão, aproximadamente.

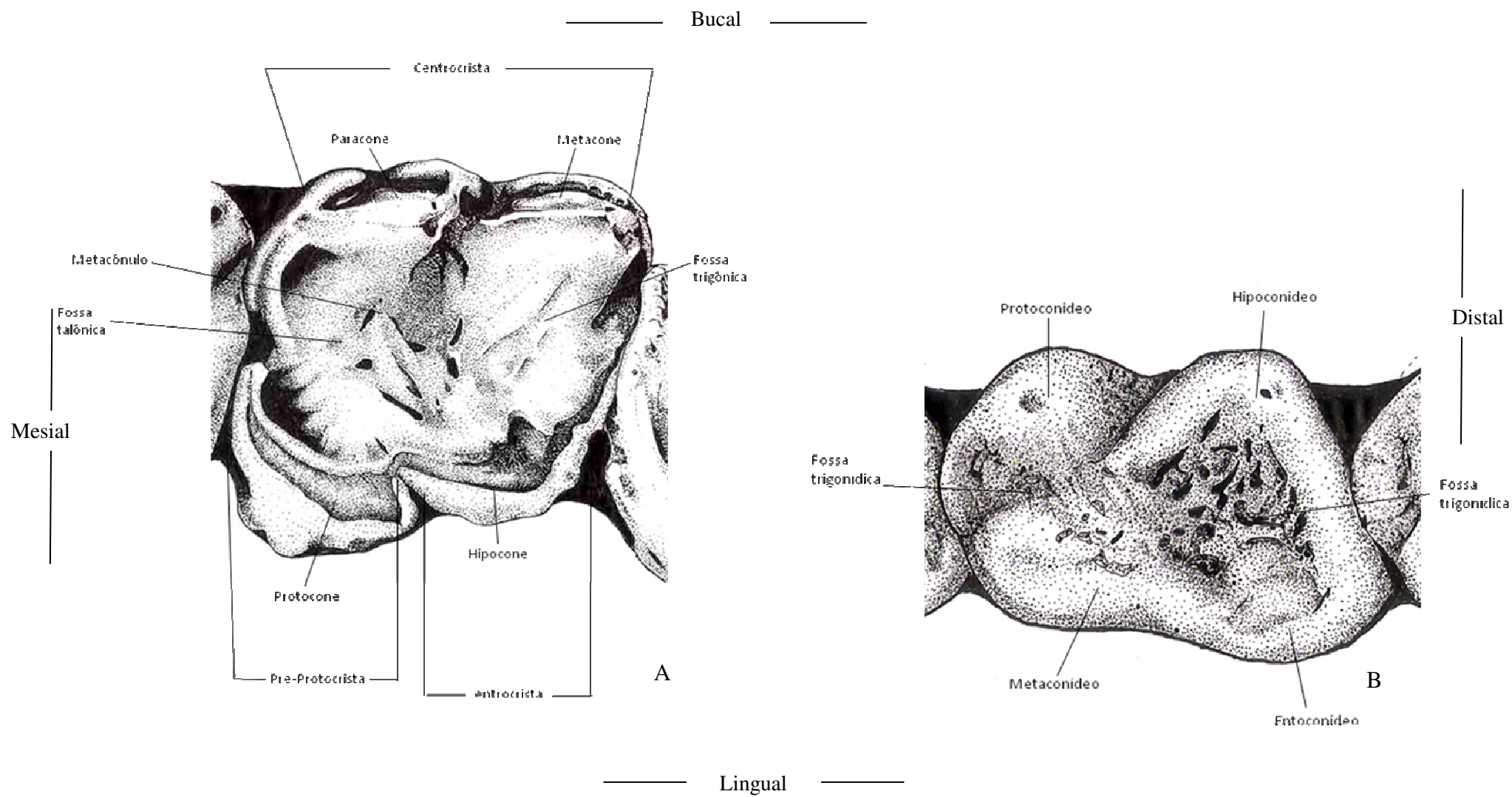


Figura 2: *Alouatta macconnelli*, vista oclusal: A) Primeiro molar superior esquerdo. B) primeiro molar inferior esquerdo.

Adulto 5 (AD5): Terceiro pré-molar superior com a porção distal da face lingual com desgaste muito largo; demais pré-molares com desgaste intenso. No primeiro molar as depressões trigonal e talonal formam uma única fossa entre as cristas da face palatal e bucal. No segundo molar as fossas trigonal e talonal também formam uma fossa única nessa idade. Terceiro molar exibe desgaste muito largo nas cúspides palatais, situadas em um plano muito mais abaixo do plano das cúspides bucais do terceiro molar. Suturas cranianas imperceptíveis

Tabela 3: Classes etárias reconhecidas no presente estudo, e critérios para defini-las.

Idade	Descrição
Infante	Dentição decídua ou permanente, mas com vários dentes permanentes ainda inclusos.
Jovem	Dentição permanente, com os terceiros molares ainda inclusos.
Subadulto	Terceiro molar ou canino crescendo, não completamente irrompidos
Ad-1	Sutura occipital e basisfenóide visíveis; M1 superior com desgaste largo nas cúspides palatais e desgaste estreito nas cúspides vestibulares.
Ad-2	Sutura occipital ainda visível; Protocrista do M1 superior plana. M2 superior com desgaste estreito nas cristas palatais. Nenhum desgaste notável nas cúspides do M3.
Ad-3	Sutura sagital imperceptível, ou visível apenas no terço posterior. Desgaste largo nas cúspides palatais e vestibulares do M1. M2 com desgaste largo das cúspides palatais.
Ad-4	Suturas cranianas não visíveis. P3 com desgaste muito largo nas cúspides palatais. M1 superior sem o metacônulo. Metacônulo do M2 superior ainda notável.
Ad-5	Suturas cranianas não visíveis; M3 superior com desgaste muito largo nas cúspides palatais. Fossas trigonal e talonal formam uma depressão única no M1 e M2.

Análises morfométricas e da coloração da pelagem.

Das cinco espécies estudadas, apenas *A. macconnelli* tem amostras suficientemente grandes nos museus de história natural brasileiros para permitir análises seguras em séries ontogenéticas. Ainda assim, não foi possível realizar comparações entre os sexos na classe subadulta de *A. macconnelli*, uma vez que o número de machos nessa classe etária foi escasso. Em *A. nigerrima*, o dimorfismo sexual em classes anteriores às idades adultas não pôde ser avaliado, devido às amostras reduzidas nas coleções. As análises de dimorfismo sexual em *A. seniculus* apenas puderam ser feitas com a classe AD1, nas demais idades o tamanho reduzido da amostra impossibilitou a comparação entre os sexos. As análises de dimorfismo sexual em *A. juara* também foram comprometidas pela escassez das amostras. Em *A. puruensis*, o tamanho das amostras impossibilitou a verificação de testes em todas as classes etárias. A Tabela 4 mostra a composição sexo-etária das amostras cranianas utilizadas neste estudo. Os resultados do teste de dimorfismo sexual e do exame da pelagem nas séries analisadas estão organizados nos tópicos referentes a cada espécie, com alguns comentários comparativos, quando conveniente.

Tabela 4: Composição sexo-etária das amostras cranianas de *Alouatta*.

Idade	<i>A. seniculus</i>		<i>A. juara</i>		<i>A. macconnelli</i>		<i>A. nigerrima</i>		<i>A. puruensis</i>	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
Infante	0	2	0	1	4	17	0	3	0	1
Jovem	1	0	1	1	8	6	7	1	1	0
Subadulto	0	0	0	0	6	2	2	0	0	0
Ad-1	6	5	2	1	12	5	5	4	0	1
Ad-2	2	5	4	1	24	25	9	9	2	1
Ad-3	3	6	5	5	16	17	7	5	0	0
Ad-4	6	1	3	2	15	18	2	1	1	1
Ad-5	1	3	2	1	9	8	2	2	0	0
Total	19	22	17	12	94	98	34	25	4	4

Os problemas que derivam da deficiência de amostras vêm sendo discutidos por diversos pesquisadores da biodiversidade do Novo Mundo. VIVO (1996) e SILVA JÚNIOR (1998) argumentaram que este é um dos principais obstáculos para o avanço do

conhecimento acerca da biodiversidade de mamíferos do Brasil, especialmente em estudos de sistemática, taxonomia e biogeografia, com diversas implicações sobre as estratégias de conservação da biodiversidade. O mapa do Anexo 4 mostra a distribuição espacial das amostras analisadas neste estudo.

Alouatta juara

Avaliação dos caracteres cranianos: Nessa espécie, os testes para comparação entre os sexos só puderam ser realizados com os animais da classe AD3. Em todas as demais classes etárias a amostra foi insuficiente em pelo menos uma das classes sexuais ($N < 4$). A tabela 5 contém o tamanho da amostra, os valores de média e desvio padrão de cada variável na classe etária AD3. Os machos apresentaram médias maiores que as médias das fêmeas em 19 das 20 variáveis. A única exceção foi a variável altura do crânio (BVE), cuja média nas fêmeas foi maior que nos machos. Comparados aos animais AD3 de *A. macconnelli*, *A. juara* exibe uma quantidade sensivelmente menor de variáveis sexualmente dimórficas, onze ao todo (Tabela 6). Dimensões da mandíbula que acusam dimorfismo em *A. macconnelli*, não demonstram dimorfismo sexual em *A. juara*. Os resultados oferecem uma comparação pouco consistente, mas é razoável se supor um padrão de dimorfismo sexual diferenciado entre estas duas espécies.

Apesar do número reduzido de indivíduos nas amostras, foram realizadas análises de função discriminante para se averiguar o comportamento dos agrupamentos etários, usando oito das variáveis craniométricas (NOP, ZIG, PAL, CPO, EEU, CMA, BCL e COR) dos adultos de *A. juara*, separadamente entre os sexos, com a classe etária como variável de agrupamento. As variáveis foram escolhidas por apresentarem maior poder de distinção entre grupos etários, verificado previamente através de análise de componentes principais com todas as variáveis craniométricas.

Tabela 5: Tamanho da amostra (N), média (Med) e desvio padrão (DP) dos caracteres cranianos da amostra de *A. juara*, classe etária AD3.

AD3													
	Fêmeas			Machos				Fêmeas			Machos		
	N	Med	DP	N	Med	DP		N	Med	DP	N	Med	DP
POP	5	106.74	2.29	4	121.65	4.19	CPO	5	39.86	2.23	3	-	-
NOP	5	71.87	1.12	4	78.39	3.18	EEU	4	50.97	1.57	3	-	-
BVE	5	41.51	2.16	4	40.02	0.52	ARM	5	59.48	4.52	4	77.20	7.87
ZIG	5	67.80	2.58	3	-	-	LRM	5	30.75	1.83	4	41.94	3.37
LBO	5	51.23	1.47	3	-	-	CMA	5	81.11	2.27	4	100.56	4.78
MDO	5	10.63	1.09	3	-	-	LCM	5	11.86	1.25	4	14.00	1.67
FOM	5	12.69	0.95	4	13.43	0.71	BCL	5	57.66	2.21	4	63.59	2.81
EKS	5	36.72	1.00	4	41.43	1.66	COR	5	53.23	1.87	4	58.35	3.14
BCS	5	25.28	1.30	4	32.84	1.31	CMI	5	36.79	3.53	4	42.62	0.81
CAN	4	10.23	1.71	4	15.85	1.21	CaMI	5	41.67	5.26	4	52.31	0.80
CMS	5	31.99	0.71	4	36.07	0.51	EKI	5	32.02	1.38	4	35.56	1.77
CaMS	5	38.48	1.02	4	44.84	0.51	CHI	2	-	-	2	-	-
PAL	5	35.25	2.34	4	44.38	1.86	LHI	2	-	-	2	-	-
LPA	5	21.90	1.43	4	23.55	2.16	LTE	2	-	-	2	-	-

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos.

Tabela 6: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de *A. juara*, através de teste *t*, classe etária AD3 (em vermelho: valores estatisticamente significativos).

	AD3						
	<i>t</i>	Bonferroni		<i>t</i>	Bonferroni		
POP	0.000	0.007	CPO	0.439	1.000		
NOP	0.003	0.003	EEU	0.349	1.000		
BVE	0.223	1.000	ARM	0.004	0.103		
ZIG	0.001	0.016	LRM	0.000	0.010		
LBO	0.053	1.000	CMA	0.000	0.002		
MDO	0.134	1.000	LCM	0.063	1.000		
FOM	0.236	1.000	BCL	0.009	0.260		
EKS	0.001	0.031	COR	0.018	0.514		
BCS	0.000	0.002	CMI	0.015	0.424		
CAN	0.002	0.048	CaMI	0.006	0.154		
CMS	0.000	0.001	EKI	0.012	0.328		
CaMS	0.000	0.000	CHI	-	-		
PAL	0.000	0.011	LHI	-	-		
LPA	0.208	1.000	LTE	-	-		

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos.

Os resultados mostraram-se não significantes em ambos os sexos (Tabela 7), o que indica que as variáveis craniométricas sozinhas não são capazes de distinguir as classes etárias adultas reconhecidas através do exame das arcadas dentárias e suturas cranianas. As equações da análise discriminante feita com as fêmeas classificaram corretamente 100% dos indivíduos AD1 e AD5 (N=2, em ambos os casos), 50% dos animais AD3 e AD4 (N=4 e N=2, respectivamente) e 25% dos animais AD2 (N=4), com uma média de 54% de classificações corretas em todas as classes de adultos. Dos machos, as equações da análise discriminante classificaram corretamente apenas 25% na classe AD3 (N=4), e em todas as outras classes de adultos, nenhum indivíduo foi classificado corretamente pelo modelo.

Tabela 7: Análises de função discriminante realizadas separadamente em machos e fêmeas de *A. juara*, usando a classe etária como variável de agrupamento (Classes etárias consideradas: AD1 a AD5).

	Fêmeas				Machos		
Lambda de Wilk	0.0003				0.0377		
F	1.2933				0.4087		
GL	32, 5				12, 2		
P	0.4239				0.8716		
Coefficientes canônicos	1	2	3	4	1	2	3
NOP	3.456	0.109	0.696	0.14	0.313	0.378	0.873
	-	-	-	-			
ZIG	0.855	0.111	0.698	0.076	0.939	-0.465	-0.088
	-	-	-	-			
PAL	0.659	0.373	0.177	0.584	0.076	0.961	-0.418
	-	-	-	-			
CPO	1.189	1.031	1.571	0.873	.	.	.
	-	-	-	-			
EEU	2.978	0.992	1.854	1.712	.	.	.
	-	-	-	-			
CMA	2.71	0.636	0.284	0.246	.	.	.
	-	-	-	-			
BCL	1.688	0.695	1.844	0.714	.	.	.
	-	-	-	-			
COR	0.002	0.284	1.894	0.203	.	.	.

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos.

Avaliação dos caracteres cromáticos: Não foi encontrada na literatura nenhuma citação a respeito do padrão de coloração da pelagem de animais não adultos de *A. juara*. O trabalho de descrição da espécie (ELLIOT 1910) e o trabalho mais recente que elevou o táxon à categoria da espécie (GREGORIN 2006) descreveram apenas a coloração de animais adultos. No presente estudo também não foi possível ter acesso a peles de animais infantis, e a única amostra de pele de um animal não adulto resumiu-se a um espécime macho de Estirão do Equador, Amazonas. Neste animal a coloração é semelhante ao padrão observado nos adultos, com a cabeça, barba, membros anteriores e posteriores, e lombo ruivo escuro; no dorso, abaixo das espáduas, a coloração muda sutilmente para um ruivo um pouco mais claro que o restante do corpo; a cauda é ruivo escuro ao longo de toda a sua extensão. Entre os adultos não foi notado nenhum padrão ontogenético ou de dimorfismo sexual na coloração dos pêlos. A coloração dos animais de ambos os sexos é tipicamente ruivo escuro, escurecendo levemente em direção à extremidade dos membros anteriores e posteriores; a cauda é ruivo escuro na base, clareando gradativamente a partir da metade em direção ao ápice; o dorso é suavemente mais claro que o restante do corpo. As variações observadas incluem animais com pigmentação intensa nos membros anteriores e posteriores (MZUSP 18942, 18940, 766), e animais com a pelagem do manto e do lombo despigmentadas, com coloração amarelo dourado (MZUSP 5108); alguns animais apresentam coloração homogênea em toda a cauda, em tom ruivo escuro (MZUSP 773) ou castanho (MZUSP 18940). No Anexo 5 encontram-se as figuras que ilustram as características da coloração da pelagem de *A. juara*.

Alouatta seniculus

Avaliação dos caracteres cranianos: O número de indivíduos nas amostras de *A. seniculus* permitiu análises de dimorfismo sexual apenas com os indivíduos da classe AD1. Em todas as demais classes etárias as amostras foram insuficientes ($N < 4$). A área de ocorrência da espécie é uma das mais desconhecidas pelos zoólogos e naturalistas em geral, e é considerada como área prioritária para a realização de inventários pelo Ministério do Meio Ambiente (MMA, 2005). Uma parte significativa da amostra de *A. seniculus* encontra-se na coleção do Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, e vem sendo montada pelo Sistema de Monitoramento do Uso da Fauna, do IDSM, a partir de espécimes abatidos para subsistência dos moradores locais. A Tabela 8 reúne os valores médios e o desvio padrão das variáveis cranianas da classe AD1. Os resultados para o teste de comparação entre as médias de machos e fêmeas estão mostrado na Tabela 9.

Tabela 8: Tamanho da amostra (N), média (Med) e desvio padrão (DP) dos caracteres cranianos da amostra de *A. seniculus*, classe etária AD1.

AD1													
	Fêmeas			Machos				Fêmeas			Machos		
	N	Med	DP	N	Med	DP		N	Med	DP	N	Med	DP
POP	5	102.09	2.45	1	-	-	CPO	5	38.61	1.84	4	40.31	1.70
NOP	5	69.25	2.20	1	-	-	EEU	4	49.53	1.34	2	-	-
BVE	5	39.57	1.15	3	-	-	ARM	5	57.29	4.48	4	65.36	6.60
ZIG	5	65.83	3.24	3	-	-	LRM	5	29.92	3.99	4	37.34	3.50
LBO	5	49.33	1.38	5	51.92	2.67	CMA	5	81.40	6.23	4	92.76	6.13
MDO	5	9.91	1.34	5	10.44	1.78	LCM	5	10.97	0.52	4	12.98	1.22
FOM	4	12.08	0.82	2	-	-	BCL	3	-	-	4	61.01	4.54
EKS	5	35.68	2.33	5	39.39	2.30	COR	4	49.44	3.23	3	-	-
BCS	5	24.54	1.74	5	29.65	3.21	CMI	5	39.03	0.88	4	42.04	2.83
CAN	3	-	-	4	13.69	1.65	CaMI	5	45.67	1.97	4	49.80	2.70
CMS	5	31.49	0.23	5	33.62	1.36	EKI	5	31.48	1.40	4	35.29	1.97
CaMS	5	37.67	0.46	5	41.80	1.86	CHI	-	-	-	1	-	-
PAL	5	34.91	1.70	5	41.10	2.72	LHI	-	-	-	1	-	-
LPA	5	19.40	1.46	5	22.60	2.09	LTE	-	-	-	1	-	-

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos.

Tabela 9: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de *A. seniculus*, através de teste *t*, classe etária AD1 (em vermelho: valores estatisticamente significativos).

AD1					
	<i>t</i>	Bonferroni		<i>t</i>	Bonferroni
POP	-	-	CPO	0.197	1.000
NOP	-	-	EEU	-	-
BVE	-	-	ARM	0.065	1.000
ZIG	-	-	LRM	0.022	0.623
LBO	0.900	1.000	CMA	0.029	0.812
MDO	0.608	1.000	LCM	0.012	0.337
FOM	-	-	BCL	-	-
EKS	0.035	0.979	COR	-	-
BCS	0.014	0.394	CMI	0.056	1.000
CAN	-	-	CdMI	0.032	0.904
CMS	0.009	0.239	EKI	0.011	0.321
CdMS	0.001	0.037	CHI	-	-
PAL	0.003	0.072	LHI	-	-
LPA	0.023	0.644	LTE	-	-

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos.

Na classe AD1, apenas quinze variáveis puderam ser testadas. Apesar de os machos apresentarem médias maiores que as das fêmeas nas quinze variáveis testadas, somente a distância do canino ao ultimo molar superior exibiu significância estatística no teste de comparação entre as médias de machos e fêmeas. Dimensões como a menor distância entre as órbitas oculares (MDO), bi-ectomolar superior (EKS), bicaninal superior (BCS) e o comprimento da mandíbula (CMA), que se mostraram altamente significantes no teste de dimorfismo na classe AD1 de *A. macconnelli* (tópico seguinte), não acusam dimorfismo sexual nos animais AD1 de *A. seniculus*. Tal fato sugere que em *A. seniculus* há um desenvolvimento relativamente tardio do dimorfismo sexual nessas dimensões, quando comparado com *A. macconnelli*.

Foi impossível testar o dimorfismo sexual nas variáveis que expressam as dimensões gerais do crânio, como o comprimento total do crânio (POP), comprimento

da caixa craniana (NOP) e largura entre os arcos zigomáticos (ZIG) na classe AD1. Em todas essas variáveis não houve amostra suficiente para a realização dos testes ($N < 4$) em pelo menos um dos sexos, principalmente porque a amostra de *A. seniculus* contém muitos crânios danificados, oriundos das comunidades que colaboram com o Sistema de Monitoramento do Uso da Fauna do IDSM.

A análise de função discriminante foi empregada para se verificar o comportamento dos agrupamentos etários. Seis variáveis foram utilizadas nesta análise, escolhidas por possuírem as maiores contribuições no primeiro componente principal da análise de componentes principais realizada antecipadamente com todas as variáveis. Os resultados da análise discriminante de fêmeas estão na Tabela 10. Para os machos, essa análise não pôde ser executada, limitada pelo tamanho das amostras em AD4 e AD5. No caso das fêmeas as equações resultantes não foram capazes de discriminar as idades corretamente, e as classificações foram corretas em 50% dos indivíduos AD2 ($N=2$) e 100% dos indivíduos AD5. Nas demais classes etárias, nenhum indivíduo foi classificado corretamente, de acordo com as equações da análise discriminante.

Tabela 10: Análise da função discriminante realizada com as fêmeas de *A. seniculus*, usando a classe etária como variável de agrupamento (Classes etárias consideradas: AD1 a AD5).

	Fêmeas			
Lambda de Wilk	0.0025			
F	0.7602			
GL	24, 4			
p	0.7074			
Coefficientes canônicos	1	2	3	4
NOP	6.546	2.148	0.486	0.245
ZIG	0.098	6.543	-2.219	-0.469
PAL	-6.122	0.744	0.73	0.601
CPO	-0.139	-1.162	1.181	-0.06
EEU	-0.208	0.357	-0.027	0.222
CMA	-0.353	-8.993	0.583	0.437

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos.

Avaliação dos caracteres cromáticos: Os animais adultos de *A. seniculus* não exibem nenhum tipo de dicromatismo sexual na pelagem. A avaliação das alterações ontogenéticas foi comprometida pela escassez das amostras de indivíduos não adultos. A amostra de infantes resume-se a dois espécimes machos, e a amostra de jovens, a um espécime fêmea. A pelagem dos animais adultos é ruivo escuro na região dos membros anteriores e posteriores, na barba e na cabeça; o dorso, desde as espáduas, tem coloração ruivo cobre, mais claro que o restante do corpo; o lombo e a base da cauda é ruivo escuro, com um clareamento suave, mas bem definido, da metade até o ápice da cauda. Os pêlos dos flancos são mais longos que o restante, e por terem uma faixa eumelanizada no ápice, são sutilmente mais claros que o ruivo escuro dos membros e da cabeça, mas ainda assim são mais escuros que os pêlos do dorso.

A coloração dos infantes é semelhante à dos adultos, diferindo apenas pela pigmentação mais intensa nos pêlos dos membros anteriores e posteriores, que são homogêneos e têm um aspecto ruivo acastanhado escuro.

As variações percebidas nos animais adultos quanto à coloração da pelagem não puderam ser correlacionadas com nenhum aspecto geográfico ou característica física do ambiente, e, portanto, parecem ser de caráter individual. Entre estas variações incluem-se (i) a ausência da despigmentação dos pêlos do terço apical da cauda dos adultos (MPEG 36609 e MPEG 36878); (ii) pelagem do dorso de coloração ruivo escuro, com pouco contraste com a coloração dos membros e cabeça, e (iii) a ocorrência de indivíduos com intensiva despigmentação dos pêlos, notadamente na região do dorso e flancos (MPEG 36624, macho), mas também de forma muito intensa ao longo da pelagem de todo o corpo (MPEG 36646, fêmea). Tais animais, de fenótipos variantes ao extremo, são chamados pelos ribeirinhos locais de guaribas loiras (Valsecchi *et al.* 2005). A existência de animais com o fenótipo loiro em grupos sociais de guaribas com

o fenótipo típico da espécie, bem como o relato a respeito de uma fêmea de fenótipo variante (MPEG 36646) que foi abatida juntamente com o filhote que carregava nas costas (MPEG 36648, cuja coloração é tipicamente o padrão da espécie), reforçam a hipótese sobre a natureza individual destas variações. O Anexo 5 contém as figuras que ilustram as características da pelagem em *A. seniculus*.

Alouatta macconnelli

Avaliação dos caracteres cranianos: A única espécie em que foi possível realizar teste de dimorfismo sexual em classes não adultas foi *A. macconnelli*. Dessa forma, foi possível avaliar o surgimento de diferenças sexuais em quase todas as classes etárias, exceto nos subadultos, classe em que a amostra dos machos foi muito reduzida (N=2). A espécie exibe medidas cranianas sexualmente dimórficas em grande número de variáveis desde os adultos mais jovens. A Tabela 11 mostra os valores de média e desvio padrão dos caracteres cranianos nas amostras de *A. macconnelli* testadas quanto ao dimorfismo sexual. Os resultados dos testes de comparação entre as médias estão resumidos na Tabela 12.

Tabela 11: Média e desvio padrão das variáveis cranianas na amostra de *A. macconnelli*.

Idade	INFANTES						JOVENS						SUBAD						AD1					
	Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos		
	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP	N	MP	DP	N	Med	DP	N	Med	DP
POP	4	81.94	7.28	12	71.20	7.92	7	99.20	5.75	5	100.52	8.81	6	105.54	2.80	2	-	-	11	104.05	3.91	5	120.74	2.33
NOP	4	62.28	3.93	14	59.09	3.52	7	69.33	3.29	6	67.93	4.74	6	70.80	2.08	2	-	-	11	70.43	2.33	5	78.07	2.24
BVE	4	37.34	2.34	15	34.97	3.01	8	38.52	3.19	6	38.33	3.18	6	41.93	2.08	2	-	-	11	40.53	1.47	5	40.92	1.09
ZIG	4	47.69	6.52	14	40.89	6.44	8	61.16	3.56	5	62.45	6.26	6	66.17	2.75	2	-	-	9	65.19	1.56	5	75.06	3.83
LBO	4	40.18	3.13	14	35.74	4.15	8	47.16	1.71	5	48.00	3.03	6	51.03	1.19	2	-	-	12	49.87	1.09	5	53.67	1.01
MDO	4	7.10	0.94	16	5.97	0.75	8	8.88	0.52	5	9.85	0.70	6	10.79	0.53	2	-	-	12	9.91	0.84	5	12.06	0.27
FOM	3	-	-	15	11.33	1.12	6	12.82	1.03	6	12.71	0.98	6	13.07	0.45	2	-	-	11	12.64	0.79	5	13.06	4.68
EKS	4	28.87	1.93	14	25.21	5.28	8	36.18	2.81	5	37.01	3.56	6	36.99	1.77	2	-	-	12	35.76	0.85	5	41.88	1.22
BCS	4	17.71	1.49	13	14.43	2.82	8	22.41	1.10	5	23.25	2.38	6	24.48	1.52	2	-	-	12	23.44	1.01	5	28.37	2.22
CAN	4	4.44	0.54	6	4.27	0.42	7	5.26	0.91	5	6.90	2.46	5	8.41	0.90	2	-	-	12	8.72	0.89	5	12.91	2.26
CMS	4	19.99	0.67	14	15.12	5.04	8	27.83	3.80	5	28.32	4.32	6	31.72	1.98	2	-	-	12	30.72	1.29	5	34.85	0.51
CaMS	4	24.11	0.52	14	17.86	5.76	8	33.36	3.97	5	33.35	4.48	6	37.05	1.55	2	-	-	12	36.62	1.01	5	42.33	1.11
PAL	3	17.24	3.57	12	18.71	3.89	8	33.49	2.61	5	34.36	5.80	6	36.47	1.59	2	-	-	12	35.27	1.58	5	38.94	8.98
LPA	4	14.67	1.49	14	14.71	2.57	8	20.44	2.08	5	20.34	3.44	6	22.91	1.92	2	-	-	12	19.81	5.39	5	29.65	9.04
CPO	4	39.44	0.43	16	38.44	2.03	8	42.72	3.41	5	43.17	3.22	6	42.78	1.07	2	-	-	11	41.44	1.91	5	43.11	1.76
EEU	4	47.67	2.70	16	44.80	3.02	8	50.56	3.86	6	50.51	3.45	6	51.65	1.83	2	-	-	11	50.95	2.10	5	54.32	2.25
ARM	4	31.66	7.10	17	22.39	7.55	8	48.91	6.18	6	44.40	15.59	6	58.03	4.74	2	-	-	12	55.55	2.26	5	67.45	8.09
LRM	4	19.48	3.65	17	14.32	4.22	8	25.90	1.76	6	24.27	6.65	6	29.55	1.88	2	-	-	12	31.51	8.34	5	36.17	4.07
CMA	4	53.54	7.56	17	41.95	12.52	8	72.38	4.50	6	68.42	15.58	6	79.32	4.13	2	-	-	12	77.88	1.73	5	93.55	3.87
LCM	4	6.95	1.98	15	5.89	1.97	8	10.80	0.77	6	9.36	2.58	6	12.18	1.79	2	-	-	12	11.76	0.73	4	13.38	0.96
BCL	4	42.05	5.85	13	36.72	6.92	8	52.66	4.93	5	52.57	4.01	6	57.70	2.11	2	-	-	11	55.75	0.92	4	71.96	16.75
COR	4	39.17	3.23	11	35.09	5.08	6	47.91	2.99	5	47.52	4.98	6	51.69	2.32	2	-	-	12	49.93	2.04	4	56.12	1.79
CMI	4	22.14	1.78	17	18.77	5.91	8	32.07	2.79	6	29.12	8.38	6	36.67	2.86	2	-	-	12	36.57	1.14	5	42.45	1.85
CaMI	4	26.59	1.44	17	21.93	6.31	8	36.81	2.76	6	34.66	9.89	5	43.23	1.77	2	-	-	12	42.75	1.31	5	49.17	1.21
EKI	4	24.23	0.57	15	21.84	4.42	8	30.38	2.85	4	30.64	4.24	5	32.39	1.31	2	-	-	12	31.29	1.24	4	35.89	1.61
CHI	1	-	-	2	-	-	2	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	4	36.41	1.61	2	-	-
LHI	1	-	-	2	-	-	2	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	4	23.77	2.03	2	-	-
LTE	1	-	-	2	-	-	2	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	4	7.41	1.86	2	-	-

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos.

(Continuação) **Tabela 11:** Média e desvio padrão das variáveis cranianas na amostra de *A. macconnelli*.

Idade	AD2						AD3						AD4						AD5					
	Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos		
	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Méd	DP	N	Méd	DP	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP
POP	24	109.10	4.27	24	122.85	6.21	15	107.34	3.64	16	127.08	5.56	15	107.80	3.62	17	128.43	4.56	9	108.53	3.56	8	127.78	5.20
NOP	24	73.94	3.14	24	79.00	3.49	15	72.72	2.80	16	81.48	3.78	15	73.42	2.66	17	83.10	3.49	9	74.78	2.80	8	82.85	2.43
BVE	24	40.96	2.77	24	40.77	2.11	16	40.72	1.92	13	40.63	1.33	15	41.19	1.42	18	40.15	1.65	9	39.37	2.15	8	40.53	1.00
ZIG	23	67.90	2.96	24	79.35	4.36	15	67.78	3.20	16	81.35	4.57	14	68.10	2.55	16	82.33	3.51	7	69.09	4.20	8	83.42	2.90
LBO	24	51.93	2.19	25	55.29	2.68	16	51.53	1.69	17	57.12	2.72	15	52.17	1.83	17	57.98	2.49	9	53.26	1.09	8	58.94	2.38
MDO	24	11.46	1.54	25	13.76	2.14	16	12.08	1.17	17	15.10	1.88	15	12.47	1.25	18	16.32	1.66	9	12.65	1.09	8	17.29	1.42
FOM	23	13.12	0.89	24	14.14	1.03	16	13.02	0.84	16	14.36	0.92	15	12.86	0.71	17	13.98	0.82	9	13.15	0.93	8	14.49	1.25
EKS	24	36.86	1.43	25	42.35	2.30	16	37.10	1.54	17	41.75	2.05	15	37.11	1.67	17	42.96	2.48	9	37.62	1.51	8	43.30	2.77
BCS	23	24.84	1.62	25	31.10	2.35	16	25.02	1.24	17	31.96	2.59	15	24.91	1.79	18	33.07	2.34	8	26.02	1.49	8	32.14	2.21
CAN	23	8.64	1.05	25	14.30	2.04	15	8.30	1.06	17	14.07	1.64	13	7.95	0.99	17	14.34	1.21	8	7.99	2.10	7	13.21	1.83
CMS	24	31.89	1.37	25	34.16	1.88	16	31.04	1.26	17	34.77	2.19	15	30.58	1.35	18	34.32	1.64	9	31.05	1.13	8	34.20	0.75
CaMS	24	37.81	1.25	25	42.40	1.96	16	36.88	1.38	17	43.33	2.26	15	36.27	1.41	18	42.63	1.78	9	36.68	0.53	8	42.88	1.40
PAL	23	37.95	2.18	25	45.19	3.25	16	37.86	2.29	17	47.34	2.13	15	37.19	1.76	18	48.48	2.28	9	38.38	1.45	8	48.22	4.00
LPA	24	21.67	1.44	25	26.05	2.22	16	22.04	2.29	17	25.14	1.62	15	22.48	1.47	18	26.39	2.08	9	23.15	2.02	8	26.79	2.04
CPO	24	42.69	2.02	25	42.72	2.20	16	42.24	2.51	17	42.39	2.33	15	42.03	1.76	17	41.29	2.57	9	41.92	2.83	8	42.88	2.89
EEU	22	51.75	2.85	23	53.23	2.72	16	52.26	1.87	12	52.18	2.21	15	52.46	1.52	18	53.26	1.80	9	52.58	2.38	8	54.46	1.83
ARM	24	58.55	3.82	24	75.97	6.47	15	59.25	2.86	16	77.34	3.86	15	56.82	7.89	18	80.80	4.41	8	58.23	2.32	8	79.05	3.98
LRM	24	29.91	3.81	24	41.86	3.26	16	31.69	1.66	17	43.04	2.15	15	31.24	2.10	18	44.80	2.61	8	30.56	1.27	8	44.75	2.13
CMA	24	81.70	2.77	24	99.70	5.37	16	82.22	2.49	17	102.71	4.44	15	80.75	3.13	16	104.37	3.87	8	80.97	2.62	8	104.96	3.82
LCM	24	12.56	1.03	24	14.64	1.52	16	13.00	0.93	17	15.45	1.32	15	12.80	0.91	17	15.54	1.38	8	13.03	1.22	8	15.31	1.63
BCL	23	58.82	2.64	24	66.55	3.71	15	59.31	3.40	15	67.52	4.09	15	58.93	2.64	17	68.41	3.21	7	59.96	2.24	8	69.36	2.76
COR	23	52.54	2.21	24	58.88	3.77	15	52.00	2.82	16	58.91	6.15	13	52.50	1.81	15	61.07	2.59	7	51.64	2.19	8	62.12	2.63
CMI	24	37.49	1.35	24	40.25	1.89	16	36.60	1.55	17	40.45	2.08	15	36.15	1.48	15	40.75	1.56	8	36.36	1.50	8	40.25	1.45
CaMI	24	43.83	1.08	24	48.53	2.31	16	43.38	1.91	16	49.75	2.28	14	42.80	1.91	17	49.87	3.06	8	42.53	1.35	8	49.03	1.25
EKI	22	32.30	1.50	24	36.05	1.86	16	32.21	1.36	15	35.82	1.89	15	32.38	1.36	17	36.77	2.49	7	32.31	1.10	8	36.96	2.35
CHI	9	39.99	9.42	11	65.24	7.09	7	38.89	2.13	6	67.30	2.99	3	-	-	8	69.29	5.59	3	-	-	5	67.40	3.69
LHI	9	25.28	4.96	11	51.03	7.19	7	24.55	2.03	7	50.52	4.24	4	23.93	2.99	8	50.54	5.80	3	-	-	5	47.66	8.10
LTE	9	8.15	3.28	11	23.52	4.90	6	8.50	1.65	7	21.79	3.01	3	-	-	8	24.26	3.85	3	-	-	5	23.64	2.09

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos.

Tabela 12: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de *A.macconnelli*, através de teste *t* (em vermelho: valores estatisticamente significativos).

	Infante		Jovem		Ad1		AD2		AD3		AD4		AD5	
	<i>t</i>	Bonferroni	<i>t</i>	Bonferroni	<i>t</i>	Bonferroni	<i>t</i>	Bonferroni	<i>t</i>	Bonferroni	<i>t</i>	Bonferroni	<i>t</i>	Bonferroni
POP	0.032	0.885	0.758	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
NOP	0.137	1.000	0.544	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BVE	0.165	1.000	0.911	1.000	0.996	1.000	0.772	1.000	0.930	1.000	0.063	1.000	0.183	1.000
ZIG	0.082	1.000	0.642	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
LBO	0.067	1.000	0.529	1.000	0.001	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MDO	0.020	0.551	0.014	0.403	0.000	0.001	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
FOM	-	-	0.849	1.000	0.713	1.000	0.000	0.010	0.000	0.000	0.000	0.009	0.023	0.639
EKS	0.200	1.000	0.649	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.002
BCS	0.044	1.000	0.401	1.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
CAN	0.583	1.000	0.133	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.006
CMS	0.077	1.000	0.835	1.000	0.000	0.000	0.001	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
CaMS	0.050	1.000	0.997	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
PAL	-	1.000	0.713	1.000	0.133	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
LPA	0.977	1.000	0.958	1.000	0.009	0.243	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.002	0.061
CPO	0.350	1.000	0.820	1.000	0.147	1.000	0.962	1.000	0.815	1.000	0.353	1.000	0.499	1.000
EEU	0.101	1.000	0.980	1.000	0.014	0.405	0.038	1.000	0.879	1.000	0.182	1.000	0.091	1.000
ARM	0.038	1.000	0.468	1.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
LRM	0.037	1.000	0.516	1.000	0.175	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
CMA	0.095	1.000	0.503	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
LCM	0.350	1.000	0.158	1.000	0.003	0.092	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.190
BCL	0.186	1.000	0.975	1.000	0.002	0.056	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
COR	0.162	1.000	0.876	1.000	0.000	0.010	0.000	0.000	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000	0.000
CMI	0.281	1.000	0.366	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003
CaMI	0.166	1.000	0.565	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
EKI	0.306	1.000	0.902	1.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.010
CHI	-	-	-	-	-	-	0.000	0.000	0.000	0.000	-	-	-	-
LHI	-	-	-	-	-	-	0.000	0.000	0.000	0.000	-	-	-	-
LTE	-	-	-	-	-	-	0.000	0.000	0.000	0.000	-	-	-	-

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos.

Os animais da classe Infante não exibiram dimorfismo sexual em nenhuma das variáveis cranianas analisadas neste estudo. Ainda que entre os infantes de *A. macconnelli* todas as variáveis comparadas (com a exceção do comprimento do palato – PAL) tenham mostrado médias maiores nas fêmeas, essas diferenças não tiveram significância estatística (Tabela 12, $p > 0.05$).

Semelhante ao que acontece na classe Infante, entre os Jovens nenhuma medida foi significativamente dimórfica entre os sexos. As médias das fêmeas foram maiores que as dos machos em 13 medidas cranianas, entre as 25 testadas. No entanto, essas distâncias não foram sexualmente dimórficas (Tabela 12, $p > 0.05$).

Comparando-se a proporção do comprimento do palato (PAL) em relação ao comprimento da caixa craniana (NOP), entre os sexos, notou-se que nas fêmeas (Figura 3A) há um aumento proporcional muito rápido do comprimento do palato a partir da passagem da idade infante (quando o comprimento do palato corresponde a cerca de 27% do comprimento da caixa craniana) para a idade jovem (em que o comprimento do palato alcança quase 50% do comprimento da caixa craniana). Nos machos, o aumento proporcional do comprimento do palato em relação ao comprimento da caixa craniana durante este mesmo período é menos intenso (Figura 3B). As medidas do osso hióide, tanto de infantes como de jovens, não puderam ser comparadas, por não haver número suficiente de indivíduos nas amostras.

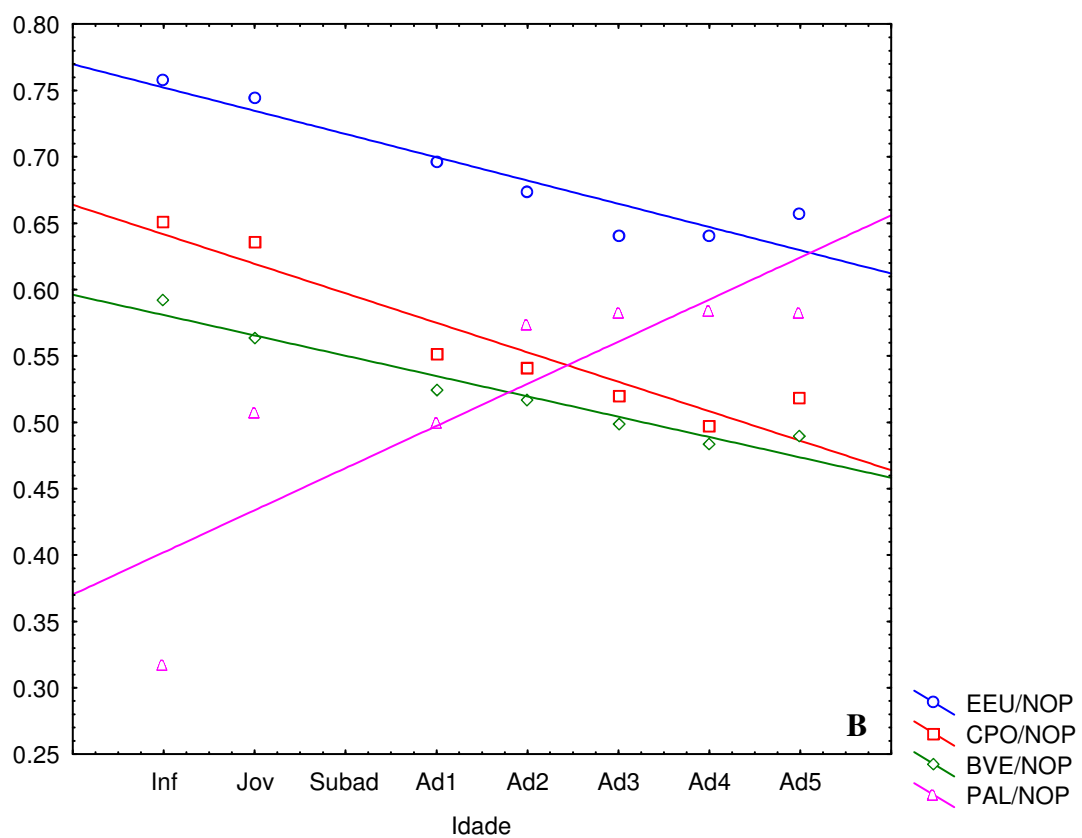
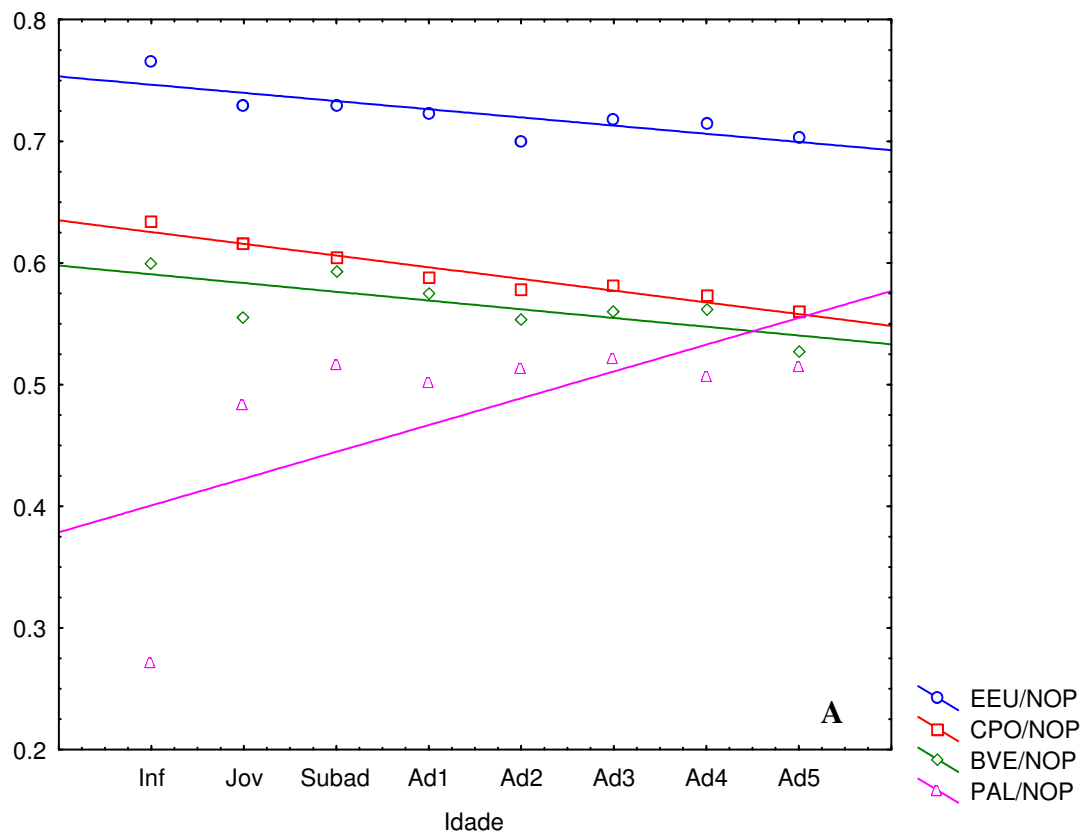


Figura 3: Proporções das variáveis altura do crânio (BVE), largura do crânio (EEU) e comprimento do palato (PAL) em relação ao comprimento da caixa craniana (NOP) ao longo do desenvolvimento de *A. macconnelli*. Em A, fêmeas; em B, machos

As amostras de infantes e jovens foram submetidas, separadamente, a análises discriminantes, com o sexo como variável de agrupamento, usando cinco variáveis que se mostraram boas descritoras dos sexos nos adultos (CMA, ZIG, BCL, BCS, PAL). Os resultados das análises discriminantes estão na Tabela 13. A análise realizada com os infantes mostrou significância estatística na separação dos sexos ($p < 0.05$), classificando corretamente 75% das fêmeas (N=4) e 89% dos machos (N=9). Com os jovens, a análise discriminante classificou corretamente apenas 50% das fêmeas (N=8) e somente 20% dos machos. A equação discriminante não apresentou significância estatística.

Tabela 13: Análises de função discriminante realizadas separadamente entre infantes e jovens de *A. macconnelli*, usando o sexo como variável de agrupamento.

	Infantes	Jovens
Lambda de Wilk	0.1803	0.8352
F	5.4545	0.2763
GL	5, 6	5, 7
p	0.031	0.9121
Coeficientes canônicos		
ZIG	8.453	1.909
BCS	2.856	1.249
PAL	-0.702	1.315
CMA	2.582	-2.894
BCL	-12.656	-1.261

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos.

Na classe etária AD1 observou-se claramente que, a partir da idade Jovem, as dimensões do aparato mastigatório crescem muito mais intensamente nos machos que nas fêmeas, e resultam no quadro de dimorfismo que é notado nesta idade. Nessa classe etária, *A. macconnelli* já apresenta 16 variáveis significativamente dimórficas, dentre as 25 testadas, a maioria associada às arcadas dentárias superior (EKS, BCS, CMS, CaMS) e inferior (EKI, CMI, CaMI), e também variáveis associadas à mecânica da mastigação (ARM, CMA, COR), além das medidas de comprimento e largura do crânio (POP,

NOP) e dimensões faciais (LBO, MDO, ZIG). As medidas hióideas não puderam ser avaliadas (N=2♀, 4♂).

Na classe etária AD2 quase todas as variáveis resultaram significativas para o teste de dimorfismo sexual. As exceções foram as dimensões de largura da caixa craniana (EEU), constrição pós-orbital (CPO) e altura do crânio (BVE). Nesta idade parece ser alcançado o padrão de dimorfismo sexual observado nas demais idades.

Nas classes etárias AD3 e AD4 o mesmo padrão da classe anterior foi mantido, embora na classe AD4 as medidas do osso hióide não tenham sido testadas. Na classe etária AD5 a largura do côndilo mandibular (LCM) e a largura do forâmen magno (FOM) não foram estatisticamente significantes para o teste t entre as classes sexuais, e novamente as medidas hióideas não puderam ser testadas.

Nos gráficos da Figura 3 é possível notar que ao longo do tempo existe uma nítida tendência a um estreitamento proporcional no sentido látero-lateral do crânio (índice EEU/NOP), a um achatamento proporcional da caixa craniana (índice BVE/NOP) e um aumento proporcional da constrição pós orbitária. De especial interesse é o aumento proporcional do comprimento do palato em relação ao comprimento da caixa craniana (PAL/NOP), que nas fêmeas acontece de forma mais intensa durante a transição da idade infante para a idade jovem, enquanto que nos machos esse crescimento parece ocorrer de forma mais homogênea durante o desenvolvimento. As alterações que acontecem na forma do crânio são marcadamente mais acentuadas nos machos que nas fêmeas, como acusam as inclinações das retas na Figura 3B.

Os agrupamentos etários das classes adultas foram analisados com função discriminante, utilizando-se nove variáveis craniométricas, escolhidas por apresentarem os maiores pesos na análise de componente principal, feita previamente com todas as

variáveis cranianas e todas as classes adultas reunidas. A análise discriminante foi feita separadamente entre os sexos, com a classe etária como fator de agrupamento. As equações resultantes não mostraram significância estatística. Isso significa que as variáveis cranianas, por si só, não são capazes de distinguir os grupos etários reconhecidos através de exames do desgaste oclusal e do grau de soldadura das suturas.

Os resultados da análise discriminante feita com os adultos de *A. macconnelli* estão na Tabela 14. Nas fêmeas, as classificações do modelo variaram de 33% de acerto na classe AD1 e 8% de acerto na classe AD4, com média de 20% de acerto nas classificações de todos os grupos de adultos. Na classificação dos machos, o acerto variou de 50% em AD1 a 13% em AD5, com uma média de 33% de classificações corretas.

Tabela 14: Análises de função discriminante realizadas com fêmeas e machos de *A. macconnelli*, usando a idade como variável de agrupamento.

Fêmeas					Machos			
Lambda de Wilk	0.3536				0.1748			
F	1.4466				2.8038			
GL	36, 162				36, 170			
p	0.0638				0.0000			
Coefficientes canônicos	1	2	3	4	1	2	3	4
NOP	0.143	-1.033	0.118	0.163	-0.256	0.874	0.503	-0.085
ZIG	0.027	-0.687	-0.148	0.800	0.924	-0.178	0.762	-0.404
PAL	-0.653	-0.129	0.033	0.372	0.317	0.368	0.230	0.057
CPO	0.224	0.804	0.710	0.537	-0.341	-0.692	0.622	-0.516
EEU	-0.204	-0.339	-0.237	-1.211	-0.604	0.420	-0.458	-0.388
CMA	-0.554	1.008	0.537	-0.347	1.179	-0.840	-0.651	0.015
BCL	-0.824	0.257	-0.082	-0.332	-0.890	0.731	0.549	0.042
COR	0.907	0.508	-1.156	0.500	0.328	0.035	-0.383	-0.043
EKI	0.145	-0.092	-0.016	-0.255	-1.116	0.048	-0.977	0.083

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos

Para testar a existência de crescimento nas dimensões cranianas, depois de atingida a idade adulta, os dados foram submetidos a uma análise de variância (ANOVA), com a classe etária como fator, seguido do teste de Tukey, nos casos em que houve médias estatisticamente diferentes no conjunto analisado. Foram testadas apenas sete variáveis das fêmeas e cinco variáveis dos machos, escolhidas por serem aquelas em que foi possível notar, empiricamente, alguma tendência de crescimento entre os adultos. Na amostra de fêmeas, as variáveis submetidas à ANOVA foram o comprimento da caixa craniana (NOP), largura bi-orbitária (LBO), bi-ectomolar superior (EKS), bicaninal superior (BCS), comprimento do palato (PAL) e largura bi-condilar (BCL). Na amostra de machos, as variáveis analisadas com ANOVA foram a largura entre os arcos zigomáticos (ZIG), a largura bi-orbitária (LBO), a menor distância entre as órbitas (LBO), a largura do ramo mandibular (LRM), e o comprimento da mandíbula (CMA).

As Tabelas 15 e 16 contêm os resultados da ANOVA e do teste de Tukey, comparando as médias das variáveis usadas, entre as diferentes classes de adultos nas fêmeas (Tabela 15) e nos machos (Tabela 16). A Figura 4 mostra a disposição das médias nas dimensões cranianas das fêmeas (4A) e dos machos (4B) de *A. macconnelli*, que foram submetidas à ANOVA.

Tabela 15: Resultados da ANOVA e matriz de comparação entre pares de médias das fêmeas de *A. macconnelli* (classes etárias AD1 a AD5) através do teste de Tukey (em vermelho, valores estatisticamente significantes).

		AD1	AD2	AD3	AD4	AD5
NOP $F_{4,69}=3,876$ $p=0,007$	AD1	1.000	0.009	0.260	0.070	0.009
	AD2		1.000	0.683	0.980	0.943
	AD3			1.000	0.960	0.426
	AD4				1.000	0.786
	AD5					1.000
LBO $F_{4,71}=5,319$ $p=0,001$	AD1	1.000	0.014	0.114	0.011	0.000
	AD2		1.000	0.958	0.994	0.317
	AD3			1.000	0.855	0.146
	AD4				1.000	0.593
	AD5					1.000
MDO $F_{4,71}=9,176$ $p=0,000$	AD1	1.000	0.008	0.000	0.000	0.000
	AD2		1.000	0.566	0.124	0.127
	AD3			1.000	0.910	0.811
	AD4				1.000	0.997
	AD5					1.000
EKS $F_{4,71}=2,50$ $p=0,045$	AD1	1.000	0.210	0.122	0.126	0.036
	AD2		1.000	0.987	0.985	0.659
	AD3			1.000	1.000	0.904
	AD4				1.000	0.913
	AD5					1.000
BCS $F_{4,69}=3,971$ $p=0,006$	AD1	1.000	0.074	0.051	0.091	0.003
	AD2		1.000	0.995	1.000	0.310
	AD3			1.000	1.000	0.539
	AD4				1.000	0.440
	AD5					1.000
PAL $F_{4,70}=4,789$ $p=0,002$	AD1	1.000	0.003	0.008	0.098	0.005
	AD2		1.000	1.000	0.771	0.980
	AD3			1.000	0.878	0.968
	AD4				1.000	0.604
	AD5					1.000
BCL $F_{4,66}=4,114$ $p=0,005$	AD1	1.000	0.017	0.009	0.026	0.012
	AD2		1.000	0.980	1.000	0.849
	AD3			1.000	0.994	0.982
	AD4				1.000	0.908
	AD5					1.000

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos

Tabela 16: Resultados da ANOVA e matriz de comparação entre pares de médias das fêmeas de *A. macconnelli* (classes etárias AD1 a AD5) através do teste de Tukey (em vermelho, valores estatisticamente significantes).

		AD1	AD2	AD3	AD4	AD5
ZIG $F_{4,64} = 4,734$ $p = 0,002$	AD1	1.000	0.210	0.028	0.007	0.005
	AD2		1.000	0.549	0.166	0.114
	AD3			1.000	0.959	0.764
	AD4				1.000	0.971
	AD5					1.000
LBO $F_{4,67} = 6,427$ $p = 0,000$	AD1	1.000	0.692	0.070	0.012	0.005
	AD2		1.000	0.161	0.011	0.007
	AD3			1.000	0.863	0.461
	AD4				1.000	0.902
	AD5					1.000
MDO $F_{4,68} = 11,622$ $p = 0,000$	AD1	1.000	0.332	0.014	0.000	0.000
	AD2		1.000	0.145	0.000	0.000
	AD3			1.000	0.289	0.051
	AD4				1.000	0.723
	AD5					1.000
LRM $F_{4,67} = 10,835$ $p = 0,000$	AD1	1.000	0.001	0.000	0.000	0.000
	AD2		1.000	0.679	0.011	0.100
	AD3			1.000	0.358	0.620
	AD4				1.000	1.000
	AD5					1.000
CMA $F_{4,65} = 7,667$ $p = 0,000$	AD1	1.000	0.060	0.002	0.000	0.000
	AD2		1.000	0.246	0.020	0.049
	AD3			1.000	0.835	0.781
	AD4				1.000	0.998
	AD5					1.000

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos

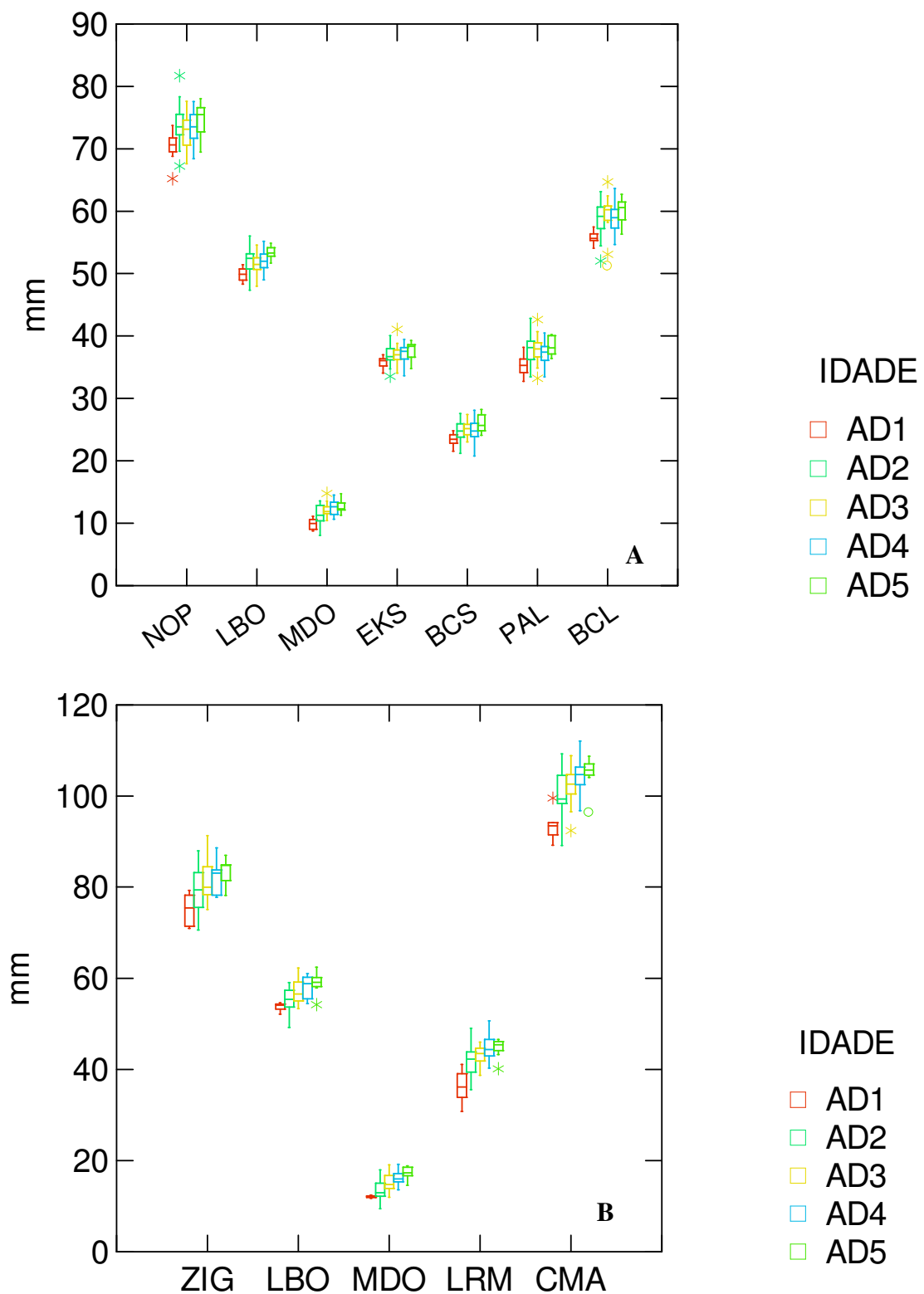


Figura 4: variáveis cranianas submetidas à ANOVA, com a idade como fator de agrupamento. (A) fêmeas, (B) machos.

Avaliação dos caracteres cromáticos: Durante o desenvolvimento dos animais desta espécie nota-se uma gradativa substituição, nos membros anteriores e posteriores, do tom ruivo escuro (ou às vezes castanho) por tonalidades mais claras, ruivo claro, ou mesmo um amarelo dourado. Nota-se ainda que essa substituição tem início nas partes proximais dos membros. Nas idades adultas, geralmente a pigmentação mais escura persiste apenas nas extremidades dos membros, normalmente apenas nas mãos e nos pés. Há muita variação deste padrão de desenvolvimento fenotípico, aparentemente sem definição geográfica ou de outra natureza, sendo, portanto, consideradas variações individuais.

Os animais infantes e jovens exibem a região dos membros anteriores e posteriores mais intensamente pigmentadas nessa fase da vida. Nos infantes, a cabeça e a barba são ruivo escuro, os membros anteriores, desde a mão até o cotovelo, são invariavelmente ruivo escuro, mas acima do cotovelo a coloração muda gradativamente para um ruivo claro; o dorso e o lombo são dourados; membros posteriores de cor ruivo escuro; cauda uniforme, ruivo escuro. As variações observadas nos infantes foram na coloração da cabeça e barba, que podem ser castanhos (MZUSP 23762, 22913), e na coloração da porção proximal do braço, que variou desde o amarelo fosco (próximo de um tom dourado) em um animal de Mucajaí, Roraima (MPEG 2374) até o ruivo escuro em alguns animais coletados na UHE Balbina (MPEG 23762, 23763). Essas variações são aqui consideradas de ordem individual, visto que não há cobertura geográfica das amostras suficiente para se avaliar a existência de um padrão geográfico definido, tampouco há um número satisfatório de infantes para julgar as variações locais, exceto no caso da UHE Balbina, de onde procede 80% dos indivíduos da amostra de infantes de *A. macconnelli*.

Nos jovens, há uma tendência da coloração ruivo claro avançar dos ombros e braços em direção ao cotovelo. No mais, o restante do corpo se assemelha ao descrito para os infantes, e as variações observadas também parecem ser de caráter individual. Tais variações nos Jovens incluem presença de campos cromatogênicos castanhos na cabeça e nas mãos (MNRJ 26939), e presença de uma listra longitudinal negra bem definida no dorso, em uma fêmea de Serra do Navio, Amapá (MZUSP 19265).

Dos subadultos, foi possível ter acesso a apenas duas peles, ambas de fêmeas (MPEG 3351, 21825). Nestes animais o corpo é predominantemente ruivo escuro, a barba aparece em tom acastanhado, enegrecido no centro do queixo, contrastando levemente com o restante da cabeça, que é ruivo escuro. O dorso já alcança o tom amarelo dourado típico dos adultos, mudando suavemente para o ruivo claro ou ruivo escuro na região lombar. Os braços aparecem ruivo claro na porção proximal em uma das fêmeas, mudando para o ruivo escuro na altura do cotovelo, enquanto na outra fêmea o membro anterior é inteiramente ruivo escuro. Os membros posteriores e a cauda aparecem uniformemente ruivo escuro nos espécimes examinados.

Nos adultos o fenótipo mais freqüente, comum a todas as classes de adultos, é de animais com o dorso variando de um dourado brilhante a um amarelo fosco, desde as espáduas até o lombo. Nos membros anteriores o braço varia de dourado a um ruivo claro, escurecendo em direção ao antebraço e às mãos, chegando a um ruivo escuro. Membros posteriores com o mesmo padrão dos membros anteriores. É comum a presença de uma faixa longitudinal ruivo escuro no dorso, às vezes muito bem definida, de espessura variada. A cabeça e a barba são ruivo escuro, mas o centro da barba, na região do queixo, alcança uma tonalidade entre o castanho e o negro. A cauda é homogênea, ruivo escuro.

Foram observadas variações na pelagem dos adultos, ocorrendo animais com a nuca, dorso e lombo em tons bem mais claros que o padrão da espécie, em Roraima (MPEG 2372, 2374) e Amapá (MZUSP 19155, 19157). As figuras do Anexo 6 ilustram as características da coloração da pelagem em *A. macconnelli*.

Alouatta puruensis

O número de espécimes da espécie *A. puruensis* tombados nos museus de história natural brasileiros é muito pequeno. Em consequência disso, não foram realizados testes de dimorfismo sexual com as variáveis cranianas. Apenas o exame da coloração da pelagem foi feito, ainda assim de maneira incipiente.

GREGORIN (2006) examinou ao todo 11 espécimes de *A. puruensis*, e considerou o táxon como uma espécie válida. No trabalho de descrição do *A. seniculus puruensis*, LÖNNBERG (1941) citou o dicromatismo sexual como um dos caracteres diagnóstico do táxon, conclusão alcançada após o exame de dois espécimes, um macho e uma fêmea, coletados na localidade de Jaburú, rio Purús, Amazonas. GREGORIN (2006) afirmou ser verdadeira a proposição de LÖNNBERG (1941) sobre a presença de dicromatismo sexual na espécie. No presente trabalho, pude examinar apenas as peles de três machos e duas fêmeas adultas, e nesses espécimes não notei o dicromatismo sexual argumentado pelos autores acima citados.

Alouatta nigerrima

Avaliação dos caracteres cranianos: *Alouatta nigerrima*, embora seja uma espécie de guariba com pelagem predominantemente negra, é filogeneticamente relacionada aos guaribas vermelhos, formando com estes um grupo monofilético

(FIGUEIREDO *et al.* 1997; GREGORIN 2006). Como em *A. juara*, os testes de dimorfismo sexual nessa espécie foram realizados nas classes etárias AD1, AD2, AD3, e nas classes AD4 e AD5 reunidas (AD4+5), em consequência do número insuficiente de indivíduos nas amostras das duas últimas classes etárias. Testes de dimorfismo com as classes não adultas não puderam ser feitos, devido à escassez de indivíduos nas amostras dessas classes etárias.

Nessa espécie também ocorre um aumento repentino na quantidade de variáveis sexualmente dimórficas na passagem da classe etária de adultos mais jovens (AD1) para a classe imediatamente seguinte (AD2), parecendo que o dimorfismo sexual nessa espécie também surge de forma mais demorada que em *A. macconnelli*. A Tabela 17 mostra os valores de média e desvio padrão nas amostras de *A. nigerrima*.

Os resultados do teste *t* para comparação das médias entre os sexos estão agrupados na Tabela 18. Nota-se que na classe etária AD1 as diferenças sexuais cranianas aparecem em apenas duas variáveis, ambas da arcada dentária superior, o comprimento do canino superior (CAN) e a distância entre os molares superiores (EKS). Outras 17 variáveis passam a ter significância estatística no teste de dimorfismo sexual na classe etária AD2, sendo cinco medidas da arcada dentária superior (BCS, CMS, CaMS, PAL e LPA), três na arcada dentária inferior (CMI, CaMI e EKI), cinco que refletem a conformação da mandíbula (ARM, LRM, CMA, BCL e COR) e quatro relacionadas à largura e ao comprimento do crânio (POP, NOP, ZIG e LBO). As mesmas variáveis se repetem como significantes no teste de comparação entre as médias da classe etária AD3, com exceção da distância entre os caninos superiores (BCS) e a distância entre os côndilos mandibulares (BCL), que deixam de ser significantes na idade AD3.

Observando-se a classe etária AD4+5, percebe-se que cinco variáveis que acusaram dimorfismo sexual na classe AD3 deixam de ser significantes nos adultos mais velhos (LBO, EKS, PAL, LPA, EKI). A altura do crânio (BVE) aparece pela primeira vez nas análises como sexualmente dimórfica. Além da altura do crânio, a distância entre os caninos superiores (BCS), a largura do côndilo mandibular (LCM) e a distância entre os côndilos mandibulares (BCL), que não foram significantes em AD3, passaram a sê-lo em AD4+5.

Os grupos etários foram testados através de análise de função discriminante, realizada separadamente entre os sexos, sendo as classes etárias o fator de agrupamento. Os valores de teste do lambda de Wilk e teste F de Fisher, testando a significância estatística das equações de modelagem dos grupos etários, mostraram-se não significantes. A Tabela 19 contém o resumo dos resultados dessas análises discriminantes.

Avaliação dos Caracteres cromáticos: *A. nigerrima* caracteriza-se pela pelagem indistintamente negra e longa dos adultos, com pouca variação neste padrão. GREGORIN (2006) citou o aparecimento de pêlos oliváceos distribuídos muito esparsamente no lombo de animais provenientes de Lago do Batista, Amazonas, e pêlos de coloração dourada a avermelhada nos flancos dos animais provenientes de Itaituba e Sumaúma. A coloração tipicamente negra da espécie parece predominar desde os infantes. A única variação notada foi em uma fêmea jovem de Oriximiná (MPEG 701), que apresentou pêlos esparsos suavemente avermelhados na região da garupa.

Tabela 17: Média e desvio padrão das variáveis cranianas na amostra de *A. nigerrima*.

	AD1						AD2						AD3						AD4+5					
	Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos		
	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP	N	Med	DP
POP	5	108.25	2.26	4	120.04	6.09	9	105.69	2.59	9	120.86	6.80	4	104.77	2.88	6	125.71	3.01	4	108.48	4.01	5	131.65	1.66
NOP	5	72.72	0.88	4	76.74	3.36	9	71.06	1.98	9	77.20	3.02	4	69.19	2.73	6	82.35	3.38	4	72.33	2.59	5	84.82	0.85
BVE	5	41.43	0.90	4	40.99	1.35	8	39.97	1.73	9	40.14	2.14	4	39.75	0.53	6	41.11	1.94	4	39.89	0.22	5	43.01	1.11
ZIG	5	66.02	1.77	2	-	-	9	65.12	1.42	9	78.62	3.28	4	66.36	2.78	7	79.41	1.78	3	-	-	5	77.68	0.47
LBO	5	51.31	1.50	4	55.04	3.38	9	50.10	1.59	9	54.50	2.56	5	51.21	1.59	7	57.76	2.09	4	51.23	3.62	5	56.35	2.55
MDO	5	11.56	1.24	4	12.84	3.30	9	10.57	1.51	9	13.24	2.54	5	10.77	0.75	7	14.95	2.31	4	12.50	0.93	5	15.99	2.22
FOM	5	12.98	0.63	4	13.96	0.35	9	12.64	0.61	9	13.74	0.87	4	13.07	0.58	6	13.97	0.87	4	12.63	1.14	5	14.25	1.06
EKS	5	37.22	1.60	4	42.42	1.02	9	37.17	1.51	9	43.17	1.83	5	38.32	1.22	7	42.94	1.71	4	38.05	2.40	5	42.70	1.02
BCS	5	24.75	1.56	4	29.31	2.71	9	25.12	1.56	9	30.65	1.81	5	26.76	4.42	6	31.79	1.48	4	25.20	0.82	5	32.10	0.83
CAN	5	8.76	0.50	4	13.19	0.78	9	8.69	0.92	9	13.75	1.17	5	9.02	0.78	7	14.69	1.36	3	-	-	5	16.02	0.60
CMS	5	31.58	1.46	4	33.45	1.79	9	31.80	1.26	9	34.32	1.40	5	32.58	3.18	7	34.18	1.10	4	32.31	4.43	5	33.60	1.16
CaMS	5	37.34	1.69	4	41.61	2.06	9	37.55	1.09	9	42.05	2.00	5	36.94	0.97	7	42.14	1.32	4	38.26	1.26	5	41.90	1.63
PAL	5	39.00	2.27	4	43.95	3.33	9	37.92	1.84	9	46.30	2.96	5	37.40	1.78	7	46.41	2.33	3	-	-	5	44.70	3.78
LPA	5	23.16	1.51	4	25.52	0.29	9	22.23	1.07	9	26.66	1.45	5	22.25	0.60	7	27.04	1.46	4	22.94	1.69	5	25.60	0.85
CPO	5	41.06	2.32	4	40.84	1.43	9	39.65	2.49	9	40.94	1.09	5	40.71	0.75	7	39.84	1.81	4	39.63	0.96	5	40.79	0.41
EEU	5	50.68	2.00	4	50.33	3.05	9	49.29	1.37	9	51.75	1.64	4	48.40	2.65	7	50.99	2.40	4	47.41	3.63	5	51.42	0.18
ARM	5	57.13	1.41	4	68.36	8.79	9	57.20	3.60	9	71.95	4.70	5	56.98	4.02	7	75.66	4.68	4	59.72	2.03	5	78.59	2.74
LRM	5	30.56	1.41	4	37.91	3.78	9	28.78	0.94	9	40.16	3.31	5	30.47	2.58	7	41.95	2.45	4	30.80	1.57	5	42.97	1.08
CMA	5	81.83	1.91	4	95.43	6.81	9	79.55	2.67	9	97.24	5.71	5	80.50	2.44	7	100.99	1.54	4	82.67	1.57	5	102.75	1.41
LCM	5	12.30	0.93	4	13.26	1.36	9	12.43	1.02	9	13.76	1.64	5	12.68	0.70	7	14.90	1.22	4	12.94	0.95	5	14.84	0.71
BCL	5	57.64	1.40	4	61.16	2.86	9	57.46	1.80	9	64.10	2.81	5	57.51	1.70	7	65.56	4.08	4	58.08	1.84	4	66.31	0.66
COR	5	53.03	1.14	4	57.39	3.11	9	50.85	1.91	9	58.59	1.99	5	52.95	2.77	7	61.36	1.99	3	-	-	3	-	-
CMI	5	35.75	2.67	4	42.19	2.33	9	36.88	1.40	9	40.65	1.40	5	36.44	1.33	7	40.26	1.21	4	37.90	1.54	5	40.95	0.84
CaMI	5	42.29	3.31	4	49.65	1.65	9	43.66	1.69	9	48.39	2.26	5	43.37	0.83	7	49.05	1.19	4	44.34	1.91	5	49.80	1.72
EKI	5	33.67	2.24	4	37.22	1.68	9	32.85	1.66	9	37.74	1.85	5	33.23	1.17	7	37.48	0.97	4	34.03	1.71	5	37.05	0.71
CHI	2	-	-	-	-	-	3	-	-	6	64.82	7.06	-	-	-	5	63.69	2.59	2	-	-	2	-	-
LHI	2	-	-	-	-	-	3	-	-	6	46.70	4.53	-	-	-	5	49.69	6.81	2	-	-	2	-	-
LTE	2	-	-	-	-	-	3	-	-	6	23.16	4.79	-	-	-	5	22.74	3.75	2	-	-	2	-	-

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos

Tabela 18: Comparação das médias dos caracteres cranianos de machos e fêmeas de *A. nigerrima*, através de teste *t* (em vermelho: valores estatisticamente significativos).

	AD1		AD2		AD3		AD4+5	
	<i>t</i>	Bonferroni	<i>t</i>	Bonferroni	<i>t</i>	Bonferroni	<i>t</i>	Bonferroni
POP	0.003	0.080	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
NOP	0.059	1.000	0.000	0.003	0.000	0.005	0.000	0.000
BVE	0.576	1.000	0.863	1.000	0.154	1.000	0.000	0.002
ZIG	0.007	0.187	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
LBO	0.061	1.000	0.001	0.016	0.000	0.004	0.018	0.448
MDO	0.443	1.000	0.015	0.430	0.003	0.090	0.006	0.150
FOM	0.029	0.801	0.006	0.182	0.109	1.000	0.017	0.420
EKS	0.001	0.023	0.000	0.000	0.000	0.012	0.004	0.096
BCS	0.015	0.427	0.000	0.000	0.027	0.751	0.000	0.000
CAN	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
CMS	0.128	1.000	0.001	0.028	0.241	1.000	0.845	1.000
CaMS	0.011	0.311	0.000	0.001	0.000	0.001	0.001	0.037
PAL	0.033	0.919	0.000	0.000	0.000	0.001	0.019	0.471
LPA	0.018	0.516	0.000	0.000	0.000	0.001	0.019	0.482
CPO	0.874	1.000	0.173	1.000	0.338	1.000	0.009	0.236
EEU	0.843	1.000	0.003	0.092	0.131	1.000	0.014	0.343
ARM	0.024	0.682	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000
LRM	0.005	0.134	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
CMA	0.003	0.097	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
LCM	0.249	1.000	0.055	1.000	0.005	0.126	0.001	0.035
BCL	0.045	1.000	0.000	0.001	0.002	0.058	0.000	0.000
COR	0.022	0.607	0.000	0.000	0.000	0.003	0.001	0.036
CMI	0.007	0.188	0.000	0.000	0.000	0.011	0.001	0.029
CaMI	0.005	0.140	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.007
EKI	0.034	0.954	0.000	0.001	0.000	0.001	0.006	0.146
CHI	-	-	-	-	-	-	-	-
LHI	-	-	-	-	-	-	-	-
LTE	-	-	-	-	-	-	-	-

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos

Tabela 19: Análises de função discriminante realizadas separadamente entre machos e fêmeas de *A. nigerrima*, usando a classe etária como variável de agrupamento.

	Fêmeas				Machos			
Lambda de Wilk	0.0766				0.0211			
F	0.971				1.585			
GL	36, 35				36, 31			
p	0.5358				0.0948			
Coefficientes canônicos	1	2	3	4	1	2	3	4
NOP	-0.894	0.590	0.398	0.395	1.421	0.464	0.144	0.248
ZIG	0.006	0.231	-0.750	0.738	-1.366	0.880	0.696	1.414
PAL	0.264	0.313	-0.151	-0.052	-1.035	0.044	0.760	-0.506
CPO	-0.608	0.235	-0.639	-0.410	-0.615	-0.919	0.018	0.622
EEU	-1.582	-0.166	0.246	-0.034	0.243	-0.338	0.035	-0.257
CMA	-1.282	0.553	-0.093	-0.827	1.326	-1.477	-1.231	-0.809
BCL	-0.022	-0.769	0.477	0.268	-0.886	0.521	-0.575	0.428
COR	0.915	0.359	-0.235	0.085	0.636	-0.318	0.800	0.072
EKI	0.332	0.403	0.418	0.295	-0.639	0.090	-0.061	-0.755

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos

Comparações interespecíficas

Os padrões de dimorfismo observados nos resultados deste estudo são diferentes entre as espécies de *Alouatta* abordadas. Comparando as médias de machos e fêmeas adultos de *A. macconnelli* com as demais espécies analisadas, nota-se um maior número de variáveis sexualmente dimórficas na classe AD1 em *A. macconnelli*. O teste para dimorfismo sexual com esta classe em *A. macconnelli* mostrou que 16, das 25 variáveis testadas, são sexualmente dimórficas nesta idade, enquanto que em *A. seniculus*, a classe AD1 exibe apenas uma variável sexualmente dimórfica, dentre as onze submetidas ao teste, e em *A. nigerrima* apenas duas variáveis mostraram significância no teste de dimorfismo sexual, das 25 variáveis testadas (ver Tabelas 9, 12 e 18, respectivamente). *A. macconnelli* foi a espécie que apresentou maior grau de dimorfismo sexual. As dimensões cranianas lineares das fêmeas AD1 de *A. macconnelli*, equivalem, em média, a 86% das dimensões dos machos de mesma idade. Em *A. seniculus* e *A. nigerrima*, essa média é de aproximadamente 90% (Tabela 20). Esses dois fatos apontam para um dimorfismo sexual mais intenso e surgindo mais precocemente no desenvolvimento de *A. macconnelli*, mostrado tanto pelo maior número de variáveis dimórficas, como pela diferença mais acentuada entre as dimensões de machos e fêmeas na idade AD1. Em *A. macconnelli*, as médias das dimensões cranianas das fêmeas adultas nunca ultrapassam as médias dos machos antes da idade AD4, sendo no máximo iguais à média dos machos nas dimensões do neurocrânio durante a idade AD2 (BVE e CPO) e AD3 (BVE, CPO e EEU). Na classe AD4 a largura do crânio (BVE) e da constrição pós-orbitária (CPO) têm médias ligeiramente maiores nas fêmeas, o que não se repete na classe AD5.

Tabela 20: Dimensão proporcional média das fêmeas em relação aos machos, nos adultos de *A. juara*, *A. seniculus*, *A. macconnelli* e *A. nigerrima*.

	<i>A. juara</i>	<i>A. seniculus</i>	<i>A. macconnelli</i>					<i>A. nigerrima</i>			
	AD3	AD1	AD1	AD2	AD3	AD4	AD5	AD1	AD2	AD3	AD4+5
POP	0.88	-	0.86	0.89	0.84	0.84	0.85	0.90	0.87	0.83	0.82
NOP	0.92	-	0.90	0.94	0.89	0.88	0.90	0.95	0.92	0.84	0.85
BVE	1.04	-	0.99	1.00	1.00	1.03	0.97	1.01	1.00	0.97	0.93
ZIG	-	-	0.87	0.86	0.83	0.83	0.83	-	0.83	0.84	-
LBO	-	0.95	0.93	0.94	0.90	0.90	0.90	0.93	0.92	0.89	0.91
MDO	-	0.95	0.82	0.83	0.80	0.76	0.73	0.90	0.80	0.72	0.78
FOM	0.94	-	0.97	0.93	0.91	0.92	0.91	0.93	0.92	0.94	0.89
EKS	0.89	0.91	0.85	0.87	0.89	0.86	0.87	0.88	0.86	0.89	0.89
BCS	0.77	0.83	0.83	0.80	0.78	0.75	0.81	0.84	0.82	0.84	0.79
CAN	0.65	-	0.68	0.60	0.59	0.55	0.60	0.66	0.63	0.61	-
CMS	0.89	0.94	0.88	0.93	0.89	0.89	0.91	0.94	0.93	0.95	0.96
CaMS	0.86	0.90	0.87	0.89	0.85	0.85	0.86	0.90	0.89	0.88	0.91
PAL	0.79	0.85	0.91	0.84	0.80	0.77	0.80	0.89	0.82	0.81	-
LPA	0.93	0.86	0.67	0.83	0.88	0.85	0.86	0.91	0.83	0.82	0.90
CPO	-	0.96	0.96	1.00	1.00	1.02	0.98	1.01	0.97	1.02	0.97
EEU	-	-	0.94	0.97	1.00	0.98	0.97	1.01	0.95	0.95	0.92
ARM	0.77	0.88	0.82	0.77	0.77	0.70	0.74	0.84	0.79	0.75	0.76
LRM	0.73	0.80	0.87	0.71	0.74	0.70	0.68	0.81	0.72	0.73	0.72
CMA	0.81	0.88	0.83	0.82	0.80	0.77	0.77	0.86	0.82	0.80	0.80
LCM	0.85	0.85	0.88	0.86	0.84	0.82	0.85	0.93	0.90	0.85	0.87
BCL	0.91	-	0.77	0.88	0.88	0.86	0.86	0.94	0.90	0.88	0.88
COR	0.91	-	0.89	0.89	0.88	0.86	0.83	0.92	0.87	0.86	-
CMI	0.86	0.93	0.86	0.93	0.90	0.89	0.90	0.85	0.91	0.91	0.93
CaMI	0.80	0.92	0.87	0.90	0.87	0.86	0.87	0.85	0.90	0.88	0.89
EKI	0.90	0.89	0.87	0.90	0.90	0.88	0.87	0.90	0.87	0.89	0.92
Média	0.85	0.89	0.86	0.87	0.86	0.84	0.85	0.90	0.87	0.85	0.87

Abreviaturas das variáveis descritas no capítulo Materiais e Métodos

A variável comprimento do canino (CAN) foi a que apresentou maior índice de dimorfismo, variando entre 55% na classe AD4 de *A. macconnelli*, e 68% na classe AD1 desta mesma espécie. Os menores índices foram observados nas variáveis relacionadas às estruturas do neurocrânio, como a altura do crânio (BVE), a largura do crânio (EEU), a constrição pós-orbitária (CPO) e a largura do forame magno (FOM), que em algumas amostras chegam a ter médias maiores nas fêmeas.

5. DISCUSSÃO

A estrutura demográfica de *A. seniculus* é parcamente conhecida, e poucos autores preocuparam-se em investigar as idades de animais adultos (RUDRAN 1979, RUDRAN e FERNANDEZ-DUQUE 2003). A maturidade sexual em *Alouatta* é alcançada por volta dos 3,5 a 4,5 anos de idade (NEVILLE 1972). Dessa forma, à amostra de adultos mais jovens desse estudo poderia ser atribuída a idade mínima de 3,5 anos. Contudo, não existe consenso sobre a idade exata em que os guaribas vermelhos alcançam a fase adulta. CROCKET & SEKULIC (1982), por exemplo, afirmaram que a maturidade sexual das fêmeas é alcançada aos 48,5 meses, e dos machos aos 60 meses (o que equivale a quatro e cinco anos respectivamente). Parece haver grandes diferenças quanto à idade em que as espécies de guaribas atingem a fase adulta. Examinando dois espécimes mantidos em cativeiro, MALINOW *et al.* (1968) estimaram que a dentição definitiva de *A. caraya* se completa a 1,6 anos de idade. FRÖEHLICH *et al.* (1981) observaram que em *A. palliata* a maturidade dental é atingida aos três anos de idade. Se os animais mais velhos da amostra (AD5) representam de fato a idade mais velha alcançada naturalmente pelos guaribas, então a classe AD5 representaria os animais com aproximadamente 25 anos de idade (ROSS 1991), e, portanto, a amostra de adultos deste estudo seria composta por animais cujas idades variam de 3,5 anos na classe AD1 e a 25 anos na classe AD5. Nesse intervalo de vida, se for considerado que cada classe etária representa equitativamente um intervalo de idade balanceado, então se tem que a amostra AD1 contém animais adultos com até 7,8 anos de idade; na amostra de AD2 estão os animais entre 7,8 e 12,1 anos de idade; a classe AD3 contém os animais com 12,1 a 16,4 anos de idade; a classe AD4 contém os animais com 16,4 a 20,7 anos de idade, e a classe AD5 contém os animais acima de 20,7 anos de idade. Essa é uma primeira abordagem sobre a questão de inferência de idades absolutas a partir de

desgaste dentário para esses animais, sendo claramente muito especulativa. A necessidade de estudos em campo que comprovem as taxas de desgaste e avaliem as diferenças entre populações em relação às taxas de desgaste oclusal é patente. Tais estudos trariam grande colaboração ao conhecimento da estrutura demográfica das populações de guaribas.

Neste trabalho, assume-se que as diferenças entre o comportamento alimentar e as fontes utilizadas como alimento pelas populações examinadas são insignificantes para a determinação do desgaste dentário. Pouco ou nada se conhece sobre a ecologia comportamental ou hábitos alimentares das espécies de guaribas, que seja útil para análises do desgaste dentário desses animais. Provavelmente, a única exceção refere-se às populações de *A. palliata* de Barro Colorado, onde TEAFORD & GLANDER (1996) notaram que as fêmeas grávidas e lactantes têm uma taxa mais acelerada de desgaste das cúspides dentárias. É possível que esse achado seja verdadeiro para as demais espécies de guaribas, já que as necessidades nutricionais das fêmeas são maiores nesta fase, não importando a espécie. Então, a definição das classes etárias com base no desgaste das cúspides deve ser feita de maneira diferenciada para machos e fêmeas, principalmente nas idades mais avançadas, quando as diferenças de desgaste acumulado são maiores. Além disso, possivelmente outros fatores, como diferenças na estrutura de hábitat, por exemplo, ambientes de várzea com suas várias espécies exclusivamente adaptadas e ambientes de terra firme, também têm influências na definição de classes etárias através desse método, uma vez que isso pode ser influenciado por dietas diferenciadas (JULLIOT & SABATIER 1993, AQUINO & BODMER 2004), e velocidades de desgaste oclusal distintas. Em Barro Colorado, TEAFORD & GLANDER (1996) notaram um padrão que levou a essas conclusões, ao observarem que as taxas de desgaste são mais aceleradas

nos grupos de *A. palliata* que habitavam as florestas afastadas dos cursos dos rios, em comparação àqueles que habitavam as florestas próximas às margens.

Em mamíferos, a maioria das espécies exibe algum tipo de dimorfismo sexual, e normalmente os machos são maiores que as fêmeas, com raras exceções (RALLS 1976). A hipótese mais comumente utilizada para se explicar a existência de diferenças morfológicas entre os sexos, originalmente proposta por DARWIN (1871), explora a existência de vantagens que teriam os machos maiores no acesso às fêmeas reprodutivas em uma população. Uma segunda hipótese considera a maior eficiência na exploração dos recursos de um ambiente, evitando competição intersexual em uma mesma espécie (SELANDER 1966). Apesar de as duas hipóteses não serem mutuamente exclusivas, exigem diferentes pressões e vantagens seletivas para o surgimento de características sexualmente dimórficas. A primeira explicação sugere um dimorfismo mais marcado em espécies poligínicas, com intensa competição entre machos pelo acesso ao acasalamento, enquanto que a segunda hipótese leva à conclusão de que as pressões seletivas implicariam diferenças sexuais acentuadas em espécies monogâmicas, ou com proporções sexuais equilibradas, onde as divergências sexuais seriam mais eficientes na separação de nichos.

O padrão do surgimento das características sexualmente dimórficas verificado neste estudo, aumentado gradualmente desde a ausência de dimorfismo nas idades infante e jovem em *A. macconnelli* até as diferenças acentuadas entre machos e fêmeas de idade adulta, sustenta a idéia de que a hipótese darwiniana explica melhor o acentuado dimorfismo sexual verificado em *Alouatta*, já que o aparecimento de tais características está relacionado com o início do período reprodutivo dos animais. Outro fator a favor desta hipótese é a organização social conhecida em *A. seniculus* e *A. macconnelli*, formando grupos sociais do tipo multimacho-multifêmea (SEKULIC 1982b)

ou macho-multifêmea (SIMMEN 1992), que leva a uma intensa competição entre machos. As alterações ocorridas nos crânios dos machos são notadamente muito mais intensas que as ocorridas nos crânios das fêmeas (ver Figura 2), fato que também reforça a idéia de seleção sexual por machos maiores. Outros fatores têm influência na determinação do quadro de dimorfismo sexual nestas espécies. Por exemplo, o dimorfismo sexual menos evidente nas dimensões cranianas de *A. nigerrima* pode estar relacionado às características de agrupamento e comportamento social destes animais. Entretanto, a carência de estudos comportamentais sobre essa espécie deixa esta hipótese sem poder ser testada, até o momento.

As alterações na forma do crânio, citadas no parágrafo anterior, se dão de maneira desigual no crânio. Nas quatro espécies avaliadas quanto à craniometria, as regiões da face e do palato foram as mais afetadas no processo de alteração da forma do crânio, enquanto que a região da caixa craniana sofre relativamente poucas mudanças. RAVOSA e ROSS (1994) consideraram que as pressões seletivas que agem sobre as características do neurocrânio são distintas das que conduzem à seleção por machos maiores. Com efeito, as dimensões da largura e da altura da caixa craniana e a constrição pós-orbitária não acusaram dimorfismo sexual em nenhuma idade nas espécies analisadas neste estudo, e isso é um indicativo de que esta região do crânio não sofre a pressão seletiva por dimensões maiores nos machos. Parece, então, haver pressões diferenciadas que afetam o surgimento de características sexualmente dimórficas nas diferentes regiões funcionais do crânio dos guaribas. MASTERSON e HARTWIG (1998) chegaram a conclusões semelhantes, ao acharem os maiores graus de dimorfismo nas dimensões cranianas em *Cebus* e *Alouatta*, notando que *Cebus apella* é ligeiramente mais dimórfico nas dimensões do neurocrânio, e que *A. palliata* é mais

dimórfico nas dimensões do palato e face, com pouquíssimo dimorfismo na região do neurocrânio.

THORINGTON *et al.* (1979) verificaram características externas em *A. seniculus* de Guárico, Venezuela, que facilmente lhes permitiram distinguir os machos das fêmeas jovens. Tais caracteres são propriedades dos machos, e incluem o descenso dos testículos e a exibição da bolsa escrotal. EISENBERG *et al.* (1972) argumentaram que isto pode ter importância na definição da estrutura hierárquica do grupo na fase adulta. Se esse mesmo padrão for comum às populações de *A. macconnelli* examinadas neste estudo, então estas características externas não são acompanhadas pelo aparecimento de estruturas sexualmente dimórficas no crânio, já que estas só foram verificadas a partir da idade AD1. Contudo, não foi possível investigar o dimorfismo sexual nos subadultos, e, portanto, não se pode afirmar que o dimorfismo sexual nas dimensões cranianas apareça apenas a partir da idade AD1.

Grande parte dos estudos realizados com primatas não humanos assume implicitamente que o crescimento craniano dos animais cessa quando a dentição se completa, uma vez que, por esse critério, os animais são agrupados indistintamente na categoria “adulto” (RAVOSA 1992, 1998; SHEA 1992; RAVOSA & ROSS 1994; MASTERSON & HARTWIG 1998, MASTERSON 2001). Se o crescimento craniano continua após a maturidade dental, como pôde ser mostrado neste estudo, tanto em machos quanto em fêmeas de *A. macconnelli*, então os estudos com a composição etária de várias amostras de adultos podem distorcer sensivelmente os resultados. Duas amostras ontogenéticas de uma mesma população podem produzir diferentes curvas de crescimento se uma delas contém mais adultos jovens que a outra. Duas populações que não diferem em dimensões craniométricas podem ser consideradas diferentes se em uma delas existir mais adultos velhos que na outra. Crescimento pós-adulto nas dimensões

cranianas já havia sido percebido em *A. palliata* de Barro Colorado, por JONES *et al.* (2000), que sugeriram também haver nas populações desta ilha pressões seletivas por fêmeas maiores.

O significado das variações interespecíficas e intraespecíficas observadas na coloração da pelagem nas espécies analisadas não foram ainda esclarecidos, mas podem estar relacionadas com a absorção e exposição dos animais à radiação solar (THORINGTON *et al.* 1979). HERSHKOVITZ (1968) alegou que as alterações na coloração da pelagem nos mamíferos seguem uma ordem unidirecional e irreversível, que é independente das variáveis ambientais. Os resultados deste estudo são congruentes com a hipótese de THORINGTON *et al.* (1979). Os dados de coloração dos pêlos de *A. macconnelli* corroboraram esta teoria, através da verificação de espécimes com a pelagem do manto notadamente mais despigmentada que o padrão típico da espécie, ocorrendo em áreas de savanas arborizadas em Roraima (MPEG 2372, 2374) e Amapá (MZUSP 19155, 19157). A ocorrência dos variantes cromáticos, chamados de “guaribas loiras”, nas populações de *A. seniculus* é menos óbvia de ser explicada, mas a ocorrência de uma fêmea de fenótipo “loiro” que carregava nas costas seu filhote de fenótipo ruivo, padrão da espécie, indica que estas formas variantes são de natureza individual.

6. CONCLUSÕES

- Nos guaribas, foi possível reconhecer cinco classes etárias de animais adultos, AD1, AD2, AD3, AD4 e AD5, em ordem dos mais novos para os mais velhos, através dos níveis de desgaste oclusal, relacionado ao fechamento das suturas cranianas.
- Os problemas de amostragem existentes e discutidos por outros autores são intensificados em estudos deste tipo, devido aos procedimentos de estratificação das amostras em classes sexuais e etárias, que reduz bastante o tamanho das amostras.
- O dimorfismo sexual nas espécies de guaribas vermelhos surge de maneira graduada, primeiramente nas medidas da mandíbula e arcada dentária, e em um segundo momento nas dimensões da face.
- As variáveis associadas ao neurocrânio estão sujeitas a uma pressão seletiva diferenciada daquela que atua sobre as variáveis da face e do aparato mastigatório.
- O dimorfismo sexual nas dimensões cranianas é comum às espécies de *Alouatta* consideradas neste estudo. As diferenças notadas dizem respeito mais à precocidade com que esse dimorfismo surge, e há poucas diferenças quanto às regiões funcionais do crânio em que se manifesta.
- Em *A. macconnelli* o dimorfismo surge mais precocemente que nas demais espécies estudadas. *A. macconnelli* exibe um número consideravelmente maior de variáveis cranianas com dimorfismo sexual na classe mais jovem de adultos (AD1), quando em comparação com *A. nigerrima* e *A. seniculus*.

- Não existem características sexualmente dimórficas no crânio dos infantes e jovens de *A. macconnelli*. O dimorfismo sexual só foi observado a partir da idade AD1. No entanto não é possível afirmar que o dimorfismo sexual nas variáveis cranianas só apareça nos adultos. Isso porque não houve a possibilidade de se testar o dimorfismo sexual craniano nos animais de idade subadulta. Considerando o alto grau de dimorfismo sexual na classe AD1 de *A. macconnelli*, é razoável se pensar que características cranianas sexualmente dimórficas já estejam presentes em animais subadultos.
- A pressão seletiva por dimensões maiores nos machos parece estar concentrada sobre a região facial e do aparato mastigatório. Notadamente, a região do neurocrânio não possui as características sexualmente dimórficas que existem nas regiões da face e do aparato mastigatório dos adultos.
- Observou-se que em algumas variáveis cranianas existe crescimento durante a fase adulta. Nas fêmeas, foi possível notar sete variáveis cujas dimensões crescem significativamente depois de atingida a idade adulta. Nos machos, foi possível perceber cinco variáveis que assumem esse mesmo comportamento.
- As diferenças ontogenéticas na coloração da pelagem são sutis, e correspondem basicamente aos processos de despigmentação em alguns campos cromogénicos. No entanto, os padrões observados estão sujeitos a muita variação, quase sempre de carácter individual.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTMAN, S.A. 1959. Field observations on a howling monkey society. **Journal of Mammalogy** **40**: 317-330.
- AQUINO, R. & BODMER, R.E. 2004. Plantas útiles en la alimentación de primates en la cuenca del río Samiria, Amazonia peruana. **Neotropical Primates** **12**: 1-6.
- ATCHLEY, W.R. 1984. Ontogeny, time of development and genetic variance-covariance structure. **The American Naturalist** **123**: 519-540.
- AYRES, J.M.C. 1986. **Uakaris and Amazonian flooded forest**. PhD. Dissertation. Cambridge. 337 p.
- AYRES, M., AYRES Jr., M., AYRES, D. L. & SANTOS, A. A. S. 2005. **BioEstat: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas. Versão 4.0**. Sociedade Civil Mamirauá, MCT-CNPq. Belém. 323 p.
- BATES, J.M. 2001. Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and vicariance model for a basic pattern of diversification. In: **Diversidade biológica e cultural da Amazônia**, I. Vieira, M.A. D’Incao, J.M. Cardoso da Silva & D. Oren. (eds.), pp. 119-38. Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém, Brasil.
- BATES, J.M., S.J. HACKETT & GOERCK, J. 1999. High levels of mitochondrial DNA differentiation in two lineages of antbirds (*Drymophila* and *Hypocnemis*). **Auk** **116**: 1093-1106.
- BODMER, R.E. & PEZO, E. 1997. Análisis económico del uso de fauna silvestre en la Amazonia peruana. In: **Manejo de la fauna silvestre en América Latina**, T.G. Fang, O.L. Montenegro & R. E. Bodmer (eds.), pp. 171-182.

- BODMER, R.E., AQUINO, R. & PUERTAS, P. 1997. Alternativas de manejo para la Reserva Nacional Pacaya-Samiria: un análisis sobre el uso sostenible de la caza. In: **Manejo de la fauna silvestre en la Amazonia**, T.G. Fang, R.E. Bodmer, R. Aquino & M.H. Valqui (eds.). La Paz, UNAP, University of Florida, UNDP/GEF e Instituto de Ecología, OFAVIM.
- BRAZA, F., ALVAREZ, F. & AZCARATE, T. 1983. Feeding habits of the red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the llanos of Venezuela. **Mammalia** **47**: 205-214.
- CABRERA, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”** **4**: 1-307.
- CARPENTER, C.R. 1934. A field study of the behavior and social relations of howler monkeys. **Comparative Psychology Monograph** **10**: 1-68.
- CARPENTER, C. 1965. The howlers of Barro Colorado Island. In: **Primate Behavior**, I. Devore (ed.). Holt, Rinehart & Winston, Nova York, pp. 250-291.
- CRACRAFT, J. 1997. Species concepts in systematics and conservation biology: an ornithological viewpoint. In: **Species: the units of biodiversity**, M.F. Claridge, H.A. Dawah & M.R. Wilson (eds.), pp. 325-339. London: Chapman and Hall.
- CROCKET C. M. & SEKULIC, R. 1982. Gestation length in red howler monkeys. **American Journal of Primatology** **3**: 291-294.
- CRUZ LIMA, E. 1944. **Mamíferos da Amazônia: Introdução geral e primatas**. Contribuições do Museu Paraense Emílio Goeldi de História Natural e Etnografia. Belém. 273 p.
- DARWIN, C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. Versão digital do Projeto Gutenberg (disponível em <http://www.gutenberg.org>).

- EISENBERG J.F., MUCKENHIRN, N. & RUDRAN, R. 1972. The relation between ecology and social structure in primates. **Science** **176**: 863-864.
- ELLIOT, D. 1913. **A review of primates Vol 2**. Monograph Series, American Museum of Natural History, Nova York. 382 p.
- FIGUEIREDO, W.B.; PINHEIRO, M.; OLIVEIRA, F.H.C.; LANGGUTH, A.; GREGORIN, R. SCHNEIDER, H & SAMPAIO, I. 1997. Filogenia molecular e evolução do gênero *Alouatta*. In: **Programa e resumos. VIII Congresso Brasileiro de Primatologia e V Reunião Latino-Americana de Primatologia**, Sociedade Brasileira de Primatologia, João Pessoa, p. 97.
- FORD, S.M. 1986. Systematics of the New World monkeys. In: **Comparative Primate Biology, Vol. 1**, D.R. Swindler & J. Erwin (eds). Alan R. Liss, Nova York, pp. 73-135.
- FORD, S.M. 1994. Effects of sexual selection dimorphism in body weight in Platyrrhines. **American Journal of Primatology** **34**: 221-224.
- FORD, S.M. & DAVIS, L.C. 1992. Systematics and body size: implications for feedings adaptations in New World monkeys. **American Journal of Physical Anthropology** **88**: 415-468.
- FRÖHLICH, J. W.; THORINGTON, R. W. JR & OTIS, J. S. 1981. The demography of howler monkeys (*Alouatta palliata*) on Barro Colorado Island, Panama. **International Journal of Primatology** **2**: 207-236.
- GAULIN, S.J.C & GAULIN, C.K. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. **International Journal of Primatology** **3**: 1-32.
- GREGORIN, R. 2006. Taxonomia e variação geográfica das do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Primates, Atelidae) no Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **23**: 64-144.

- HERNANDEZ-CAMACHO, J. & COOPER, R. 1976. The non-human primates of Colombia. In: **Neotropical Primates: field studies and conservation**. R.W. Thorington Jr. & P.G. Heltne (eds). National Academy of Sciences, Washington, D.C., pp 35-69.
- 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. 1963. Primates: Comparative anatomy and taxonomy, V. Cebidae, Part B. A monograph by W. C. Osman Hill. Edinburgh University Press. 1962. xxix 537pp., 34 pls. 94 figs., 3 maps. A critical review with a summary on the volumes on New World primates. **American Journal of Physical Anthropology. 21**: 391-398.
- HERSHKOVITZ, P. 1968. Metachromism or the principle of evolutionary change in mammalian tegumentary colors. **Evolution 22**: 556-575.
- HERSHKOVITZ, P. 1977. Living New World monkeys (Platyrrhini), vol 1. University of Chicago Press, Chicago. 1117 p.
- HERSHKOVITZ, P. 1984. Taxonomy of squirrel monkeys, genus *Saimiri* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report with description of a hitherto unnamed form. **American Journal of Primatology 7**: 155-210.
- HERSHKOVITZ, P. 1987. The taxonomy of South American sakis, genus *Pithecia* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report and critical review with the description of a new species. **American Journal of Primatology 12**: 387-468.
- HILL, W. C. O. 1962. **Primates comparative anatomy and taxonomy IV. Cebidae part B**. Edinburgh University Press, Edinburgh. 523 p.

- IHERING, H. 1914. Os bugios do gênero *Alouatta*. **Revista do Museu Paulista de Zoologia** **9**: 231-280.
- ISAAC, J. L. 2005. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. **Mammal Review** **35**: 101-115.
- IZAWA, K. 1975. Foods and feeding behavior of monkeys in the upper Amazon Basin. **Primates** **16**: 295-316.
- IZAWA, K. 1993. Soil eating by *Alouatta* and *Ateles*. **International Journal of Primatology** **14**: 229-241.
- JONES A.L., DEGUSTA, D., TURNER, S.P., CAMPBELL, C.J., & MILTON, K. 2000. Craniometric variation in a population of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*): evidence of size selection in females and growth in dentally mature males. **American Journal of Physical Anthropology** **113**: 411-434.
- JONHS A.D. & SKORUPA, J.P. 1987. Responses of rain-forest primates to habitat disturbance: a review. **International Journal of Primatology** **8**: 157-191.
- JULLIOT, C. 1996. Seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest of French Guiana. **International Journal of Primatology** **17**: 239-258.
- JULLIOT, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seeding population in the understorey of tropical rain forest. **Journal of Ecology** **85**: 431-440.
- JULLIOT, C. & SABATIER, D. 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. **International Journal of Primatology** **14**: 527-550.
- LÖNNBERG, E. 1941. Notes on members of the genera *Alouatta* and *Aotus*. **Arkiv fur Zoology** **33**: 1-47.

- MALINOW M. R.; POPE, B. L.; DEPAOLI, J. R. & KATZ, S. 1968. Laboratory observations on living howlers. **Biblioteca Primatologica** 7: 224-230.
- MARTIN, R. & SALLER, K. 1957. **Lehrbuch der Anthropologie**. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, band 1, p 362-385; 426-518.
- MASTERSON, T.J. & HARTWIG, W.C. 1998. Degrees of sexual dimorphism in *Cebus* and other New World monkeys. **American Journal of Physical Anthropology** 107: 243-256.
- MELHEN, S.A.M. 1962. Variações das conexões ósseas do ângulo orbital súpero-interno nos símios do gênero *Alouatta* (Primates, Cebidae). **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia, São Paulo** 15: 273-282.
- MELHEN, S.A.M. 1979. **Contribuição ao estudo craniométrico dos macacos brasileiros do gênero *Alouatta* (Primates, Cebidae)**. Tese de doutorado. Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo. Departamento de Anatomia. São Paulo. 179 p.
- MILTON, K. 1981. Food choice and digestive strategy of two sympatric primate species. **American Naturalist** 117: 496-505.
- MITTERMEIER, R.A. & VAN ROOSMALEN, M.G.M. 1981. Preliminary observations on habitat utilization and diet in eight Surinam monkeys. **Folia Primatologica** 36: 1-39.
- MUNIZ, I.C.M. 2005. **Desenvolvimento do dimorfismo sexual nos macacos-de-cheiro (*Saimiri* Voigt, 1831)**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém. 117 p.
- NEVES, A. M. S. & RYLANDS, A. B. 1991. Diet of a group of howling monkeys, *Alouatta seniculus*, in an isolated forest patch in central Amazonia. **A Primatologia no Brasil** 3: 263-274.

- NEVILLE, M.K., GLANDER, K.E., BRAZA, F., & RYLANDS, A.B. 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*. In: **Ecology and behavior of Neotropical Primates**. R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca (eds). Editora Littera Maciel, Contagem, MG. pp 349-453.
- PATTON, J., SILVA, M.N.F. & MALCOM, J.R. 2000. Mammals of the rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **244**: 1-306.
- PERES, C.A. 1997a. Effects of habitat quality and hunting pressure on arboreal folivore densities in Neotropical forests: a case study of howler monkeys (*Alouatta* spp.). **Folia Primatologica** **68**: 199-222.
- PERES, C.A. 1997b. Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forests. **Journal of Tropical Ecology** **13**: 381-405.
- QUEIROZ, H. L. 1995. **Preguiças e guaribas: os mamíferos arborícolas do Mamirauá**. Brasília, DF: CNPq; Tefé, AM: Sociedade Civil Mamirauá. 176 p
- 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 heterocrony in two howler monkeys: *Alouatta seniculus* and *A. palliata*. **American Journal of Primatology** **33**: 277-299.
- RICE, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. **Evolution**, **43** (1): 223-335.
- ROSS, C. 1991. Life history pattern of New World Monkeys. **International Journal of Primatology** **12**: 481-502.
- ROSSI, R. V. 2005. **Revisão taxonômica de *Marmosa* Gray, 1821 (Didelphimorphia, Didelphidae)**. Vol I e II. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, S.P. 357 p.

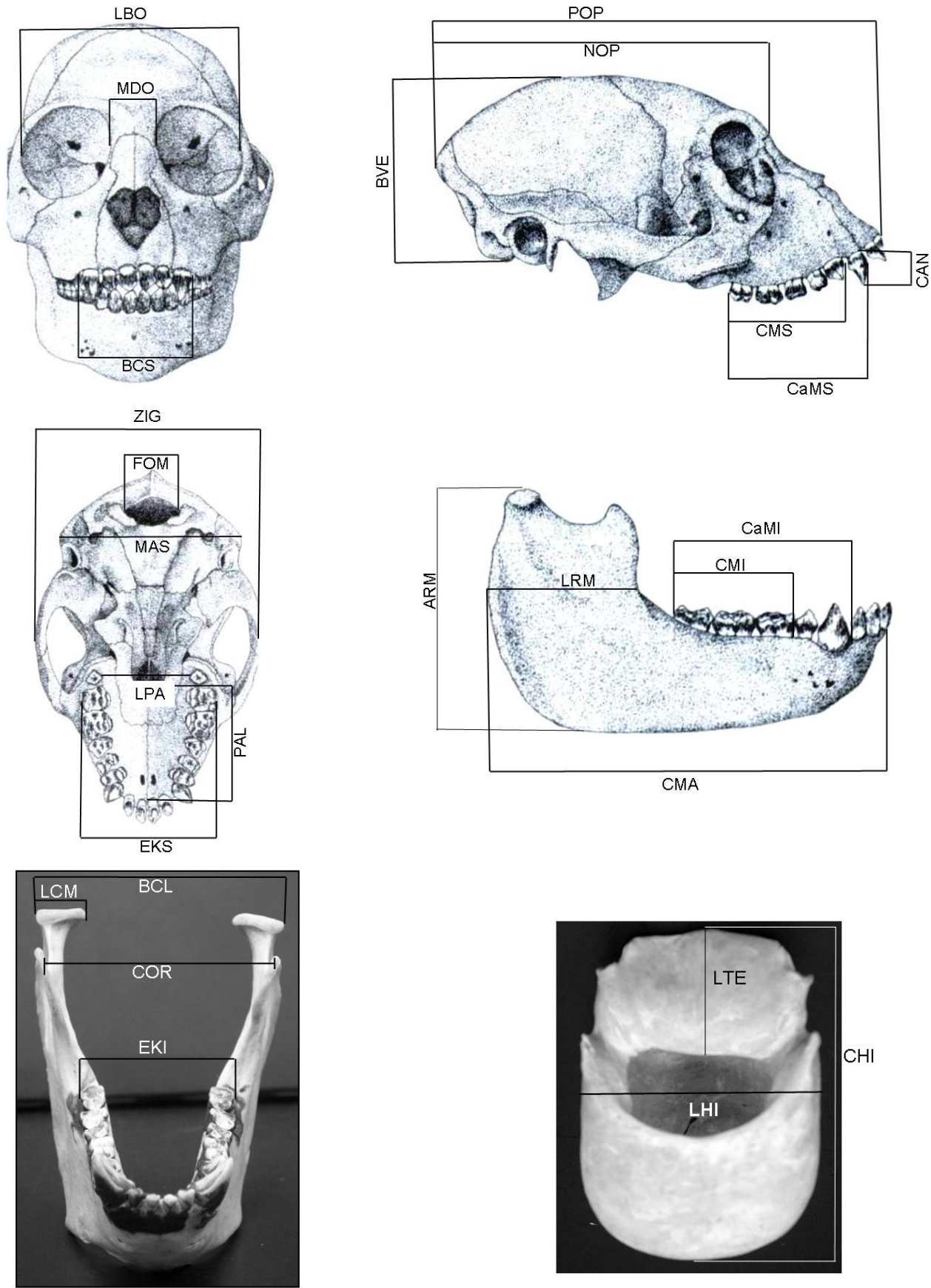
- RUDRAN, R. 1979. The demography and social mobility of a red howler (*Alouatta seniculus*) population in Venezuela. In **Vertebrate Ecology of Northern Neotropics**, J.F. Eisenberg (ed). Smithsonian Institution Press, Washington D.C. pp. 107-125.
- RUDRAN, R. & FERNANDEZ-DUQUE, E. 2003. Demographic changes over third years in a red howler population in Venezuela. **International Journal of Primatology** **24**: 925-947.
- RYLANDS, A.B. & BRANDON-JONES, D. 1998. Scientific nomenclature of the red howlers from the northeastern Amazon in Brazil, Venezuela, and the Guianas. **International Journal of Primatology** **19**: 879-905.
- RYLANDS, A.B., SCHNEIDER, H., LANGGUTH, A., MITTERMEIER, R.A., GROVES, C.P. & RODRIGUÉZ-LUNA, E. 2000. An assessment of the diversity of New World primates. **Neotropical Primates**, **8**: 61-93.
- SCHULTZ, A.H. 1962. Metric changes and sex differences in primate skulls. **Zeitschrift fur Morphologie und Anthropologie** **52**: 239-255.
- SCHNEIDER, H. 2000. The current status of the New World Monkey Phylogeny. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, **72**: 165-172.
- SELANDER, R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. **The Condor** **68**: 113-151.
- SEKULIC, R. 1982a. Birth in free ranging howler monkeys. **Primates**, **23**: 580-582.
- SEKULIC, R. 1982b. Daily and seasonal patterns of roaring and spacing in four red howler *Alouatta seniculus* troops. **Folia Primatologica** **39**: 22-48.
- SHEA, B.T. 1981. Relative growth of the limbs and trunk in the African apes. **American Journal of Physical Anthropology** **56**: 179-202.

- SILVA JÚNIOR, J.S. 1992. **Revisão dos macacos-de-cheiro (Saimiri Voigt, 1831) da Bacia Amazônica (Primates, Cebidae)**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém. 499 p.
- SILVA JÚNIOR, J.S. 2001. **Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae)**. Tese de doutorado. Instituto de Biologia, Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro. 377 p.
- SIMMEN, B. 1992. Competitive utilization of Bagassa fruits by sympatric howler and spider monkeys. **Folia Primatologica** **58**: 155-161
- SMITH, J.D. 1970. The systematic status of the black howler monkey, *Alouatta pigra* Lawrence. **Journal of Mammalogy** **51**: 358-369.
- TEAFORD M. F. & GLANDER, K. E. 1996. Dental microwear and diet in a wild population of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). In: **Adaptive Radiations of Neotropical Primates**. M. Norconk, A. L. Rosenberger e P. A. Garber (eds). Plenum Press. New York. pp 433-449.
- THOISY, B. & RICHARD-HANSEN, C. 1996. Diet and social behaviour in a red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop in a highly degraded rain forest. **Folia Primatologica** **68**: 357-361.
- THORINGTON, R.W. JR., RUIZ, J.C. & EISENBERG, J.F. 1984. A study of black howling monkey (*Alouatta caraya*) population in northern Argentina. **American Journal of Primatology** **6**: 357-366.
- THORINGTON, R.W.Jr., RUDRAN, R. & MACK, D. 1979. Sexual dimorphism of *Alouatta seniculus* and observations on capture technique. In: **Vertebrate Ecology of Northern Neotropics**, J.F. Eisenberg (ed). Smithsonian Institution Press, Washington D.C. pp. 97-106.

- VALSECCHI, J. 2005. **Diversidade de mamíferos e uso da fauna nas Reservas de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá e Amanã, Amazonas, Brasil.** Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém.176 p.
- VALSECCHI, J., MUNIZ, I. C. M.; AVELAR, A. A., HARADA, M. L., MARQUES-AGUIAR, S. A., & SILVA JÚNIOR, J. S. 2005. Primatas da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã. In: XI Congresso Brasileiro de Primatologia, 2005, Porto Alegre. **Livro de Resumos do XI Congresso Brasileiro de Primatologia.**
- VINELLI-BAPTISTA, B. 1943. **Anatomia Humana, vol 1.** Scientifica. Rio de Janeiro.
- VIVO, M. 1991. **Taxonomia de *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates).** Belo Horizonte, Fundação Biodiversitas. 99 p
- WALLACE, A.R. 1852. On the Monkeys of the Amazon. **Proceedings of the Zoological Society of London** 20, 107-10.

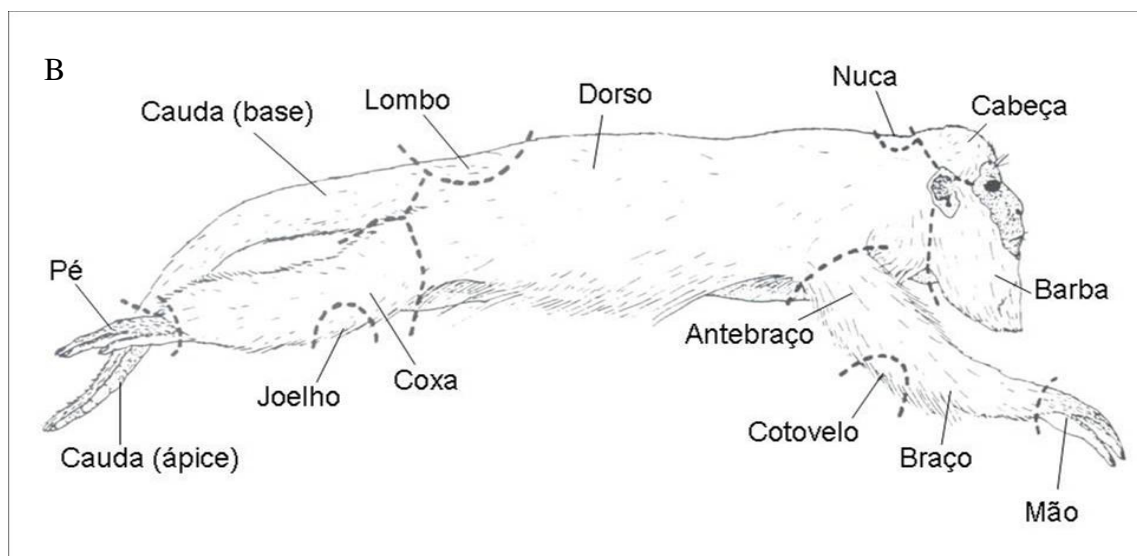
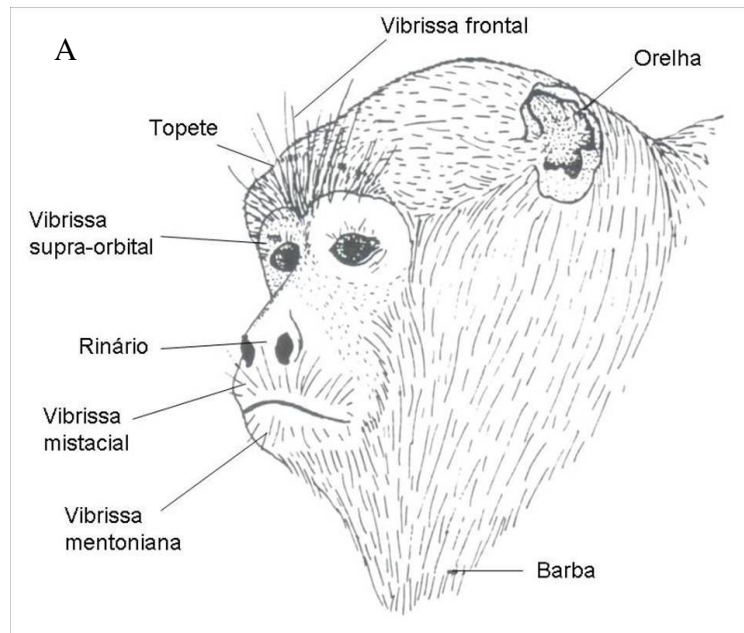
8. ANEXOS

ANEXO 1: Medidas do crânio e osso hióide tomadas neste estudo



ANEXO 2: Características corporais externas de *Alouatta*, usadas como caracteres qualitativos (Baseado em GREGORIN 2006)

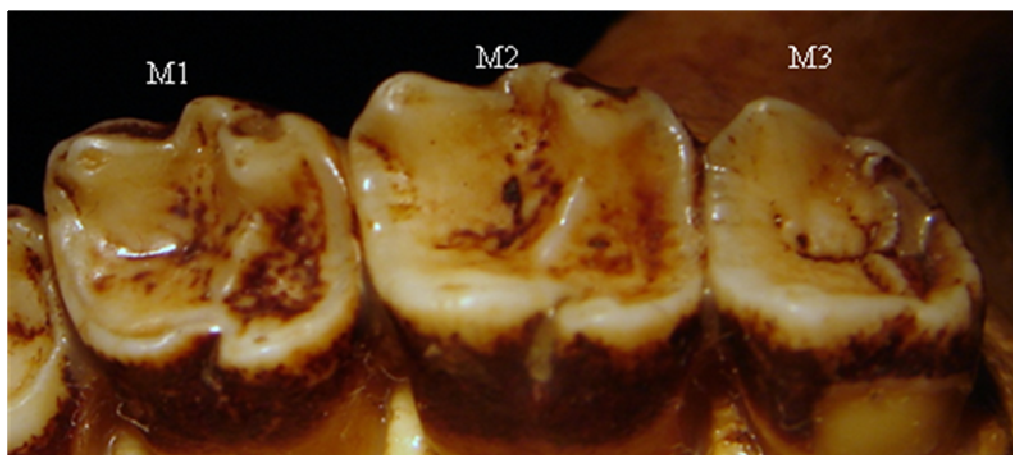
(A): região da face e cabeça. (B): campos cromatogênicos.



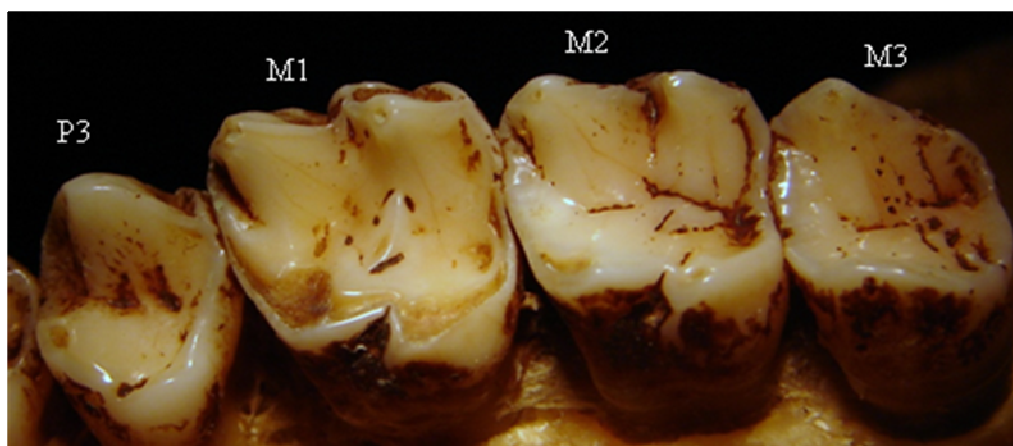
ANEXO 3: Desgaste oclusal nas classes de adultos.

Em (A) AD1; (B) AD2; (C) AD3

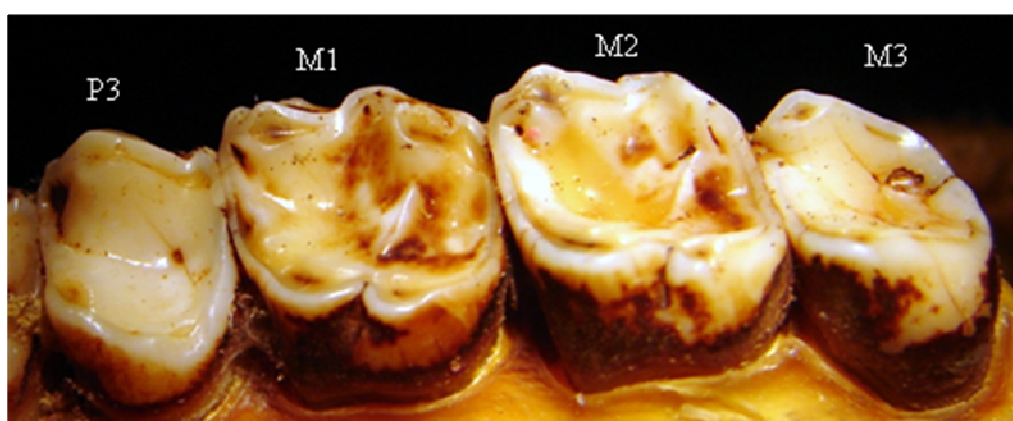
A



B



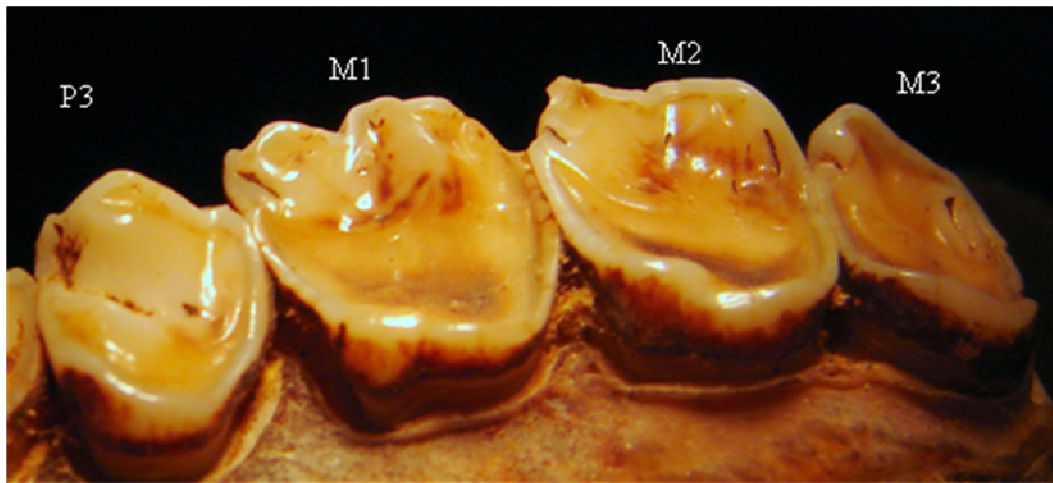
C



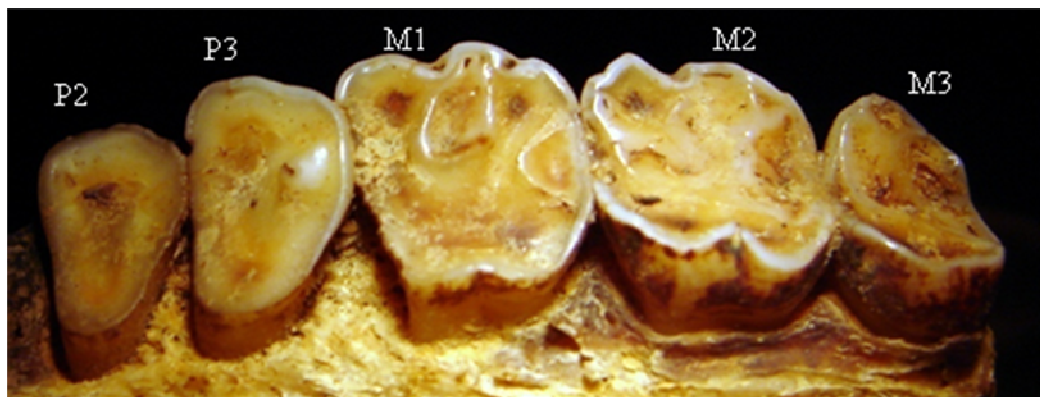
ANEXO 3: Desgaste oclusal nas classes de adultos (*Continuação*).

Em (D) AD4; (E) AD5

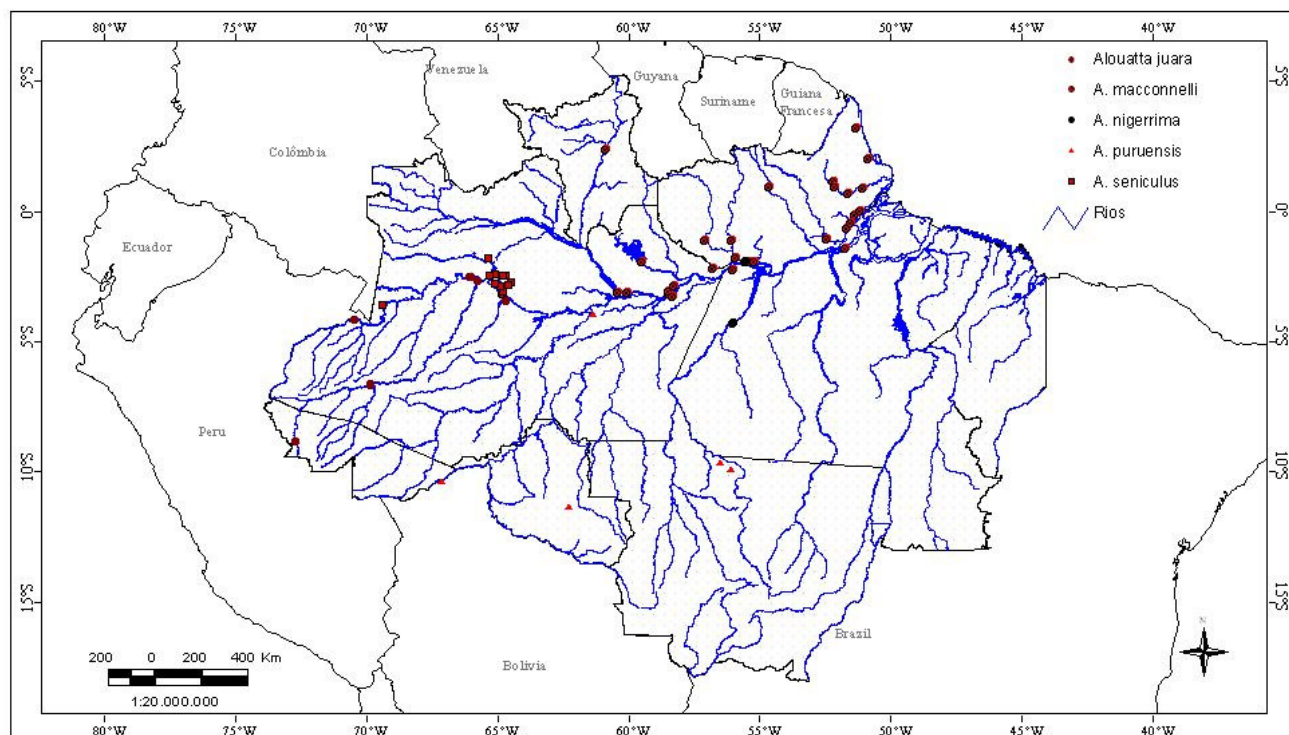
D



E



ANEXO 4: Distribuição espacial das amostras utilizadas neste estudo.



ANEXO 5: Características da coloração da pelagem em *Alouatta seniculus* e *A. juara* (vista dorsal, em diferentes escalas).

(A) *A. seniculus* infante; (B) *A. seniculus* jovem; (C) *A. seniculus* adulto fenótipo típico da espécie; (D) *A. juara* adulto.

A



B



C



D



ANEXO 5 (continuação).

(E) *Alouatta seniculus* adulto, fenótipo variante; (F) *A. seniculus* adulto, fenótipo variante. O animal da Figura A (MPEG 36648) é cria desta fêmea de fenótipo “loiro”

E



F



ANEXO 6: Características da coloração da pelagem em *Alouatta macconnelli* (vista dorsal, em diferentes escalas).

(A) infante; (B) adulto fenótipo variante; (C) adulto fenótipo variante; (D) adulto fenótipo típico.

A



B



C



D



ANEXO 7:Material examinado

Alouatta juara

ACRE: Taumaturgo, rio Juruá: MPEG 833, 834.

AMAZONAS: Alvarães, Boca do Mamirauá: IDSM s/n, 525, 544, 549. Eirunepé: MZUSP 5099, 7114, 10562, 18940. Estirão do Equador, rio Javari: MPEG 1606, 1844. Fonte Boa: MNRJ 21099, 2418. Lago Mamirauá: MZUSP 19026. Maraã, Comunidade Boa Esperança: MPEG 36607, 36608, 36609, 36610, 36624, IDSM 515, 527, 535, 551, 718. Maraã, Bom Jesus do Baré: IDSM 506, 509. Maraã, rio Coracizinho: IDSM 509; MPEG 36646, 36648, 36653, 36654, 36855, 36878. Aiucá: IDSM 531, 537, 552, 565, 565, 566, 567, 568, 569. Uarini, Comunidade Barroso: IDSM 519, MPEG 37116, 37118, 37119. Uarini, Sítio Fortaleza: IDSM 511, 547. Jaruá: IDSM 510. Lago Tracajá, foz do Japurá: MZUSP 17540, 17541. RDS Amanã ou Mamirauá: IDSM 526, 533, 539, 558, 561. Rio Juruá: MZUSP 766, 769, 771, 772, 773. Santa Cruz, rio Eiru: MZUSP 5102, 5103, 5105, 5107, 5108, 7109, 7111, 10576, 18942, 19080, 19081. São Jerônimo, rio Solimões: MPEG 30483. AM, Várzeas do rio Japurá: IDSM s/n, s/n, s/n. Bom Jesus do Baré: 529. Bravo: MZUSP 7113.

Alouatta macconnelli

AMAZONAS: Manaus, estrada AM 01 (Manaus-Itacoatiara): MNRJ 23144, 23153, 24117, 24118; MPEG 7044, 7045, 7046, 7047, 7048, 7049, 7050, 7051, 7052, 7053, 7054, 7055, 7056, 7057, 7058, 7059, 7060, 7063, 7064 7062, 7221. Silves: MZUSP 5097, 10575, 19077, 19078. Boca do Ariauá: MNRJ 30469, 30483. Igarapé Anibá: MNRJ 6038, 6040; MZUSP 5092, 5098, 10573. Itacoatiara: MZUSP 10567, 10568, 10572. UHE Balbina, rio Uatumã: MNRJ 2693, 26938, 26939, 26942; MPEG 22160,

22162, 22163, 22164, 22167, 22168, 22169, 22170, 22171, 22173, 23051; MZUSP 2374, 22909, 22913, 23171, 23761, 23762, 23763, 23765, 24796. Bacabal: MPEG 7061.

AMAPÁ: Amapá: MPEG 3350, 3351. Macapá, Rio Amapari: MPEG 2285, 20349. Mazagão, Rio Maracá: MPEG 4081, 4099, 4100, 4101. Mazagão, Rio Vila Nova: MPEG 1017, 1018, 1022, 1658, 1659, 22517, 22518. Oiapoque, Vila Caciporé: MNRJ 23152, 21130; MPEG 2283, 2284, 2286. Serra do Navio, Vila Terezinha: MZUSP 19159, 19160, 19164, 19165, 19166. AP, Estrada da Mineração: MPEG 20215. Igarapé Ariramba, rio Tartarugal: MPEG 3355. Rio Araguari: MPEG 1203. Rio Tracajatuba: MNRJ 20574, 20575, 20576, 23149, 23151; MZUSP 19154, 19155, 19156, 19157, 19158, 19161, 19162. Rio Vila Nova: MPEG 1026, 1228, 1232, 1233, 1282, 1283.

PARÁ: Almeirim, Maracanaí, rio Paru D'Este: MNRJ 21127, 21128, 21129. Faro: MPEG 874; MZUSP 9955, 9956. Ilha Gurupá: MPEG 23026, 23027. Óbidos: MZUSP;3637, 3639, 3640; MZUSP 19086, 19087. Oriximiná, Cachoeira Porteira: MPEG 13246, 13247, 13248, 13249, 13250, 21600, 21604, 21605, 21606, 21607, 21609, 21612, 22062, 22063, 22064, 22065, 22066, 22068, 23255. Oriximiná, Porto Trombetas: MPEG 10526, 21603, 21613. Oriximiná, rio Saracazinho: MPEG 21610, 21611. Boiuçú: MZUSP 5095, 5096, 5473, 5474, 19088. Bom Jardim, Paissandu: MZUSP 9951, 9952, 9953, 9954, 9957, 9958, 19084, 19085. Bravo: 5094, , 5470, 5471, 5476, 5478, 5480, 5481, 10496, 19123. Cachoeira do Tronco, Rio Erepecurú: MPEG 1161, 1168, 1169, 1212, 1244, 21821, 21822, 21823. Jaquara: 19121. Rio Jari: MPEG 1127, 1128, 1129, 1130, 1131, 1132, 1133, 1134, 1211, 21824, 21825. Tiriós: 8431

RORAIMA:Boa Vista: MZUSP 9672. Boa Vista, rio Mucajá: MNRJ 23155; MPEG 2373, 2374, 21876, 21877. Serra Jureú, rio Iatá: MNRJ 2947.

Alouatta nigerrima

AMAZONAS: Lago do Batista: MNRJ 5984, 6042, 6043, 6044, 6045, 6046, 6047, 6048, 6049, 6050, 6051, 6052; MZUSP 4815, 4816, 5289, 5290, 5291, 5293, 5294, 5295, 5296, 5297, 5298, 5396, 5399, 5400, 5401, 5402, 5404, 10490, 10492, 10493, 10494, 10564, 10566, 10570, 10574, 18965.

PARÁ: Itaituba: MPEG 8493, 8494, 8495, 8126, 8128, 8129, 8478. Óbidos: MPEG 5211. Oriximiná: MPEG 501, 502, 515, 692, 693, 695, 696, 697, 698, 699, 701. Sumaúma: MZUSP 1903. Urucirituba: MZUSP 1901, 1902.

Alouatta puruensis

ACRE: Plácido de Castro: MZUSP 7333, 7334

AMAZONAS: Redenção: MZUSP 10569, 10559.

MATO GROSSO: Alta Floresta: MPEG 24546, 24545;. Paranaíta: MZUSP 31987

RONDÔNIA: Alvorada D'Oeste, BR 429: MPEG 19707.