

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL

Natália Borges de Melo

**REGIMES ADAPTATIVOS E A EVOLUÇÃO DO DIMORFISMO  
SEXUAL EM PRIMATAS**

Santa Maria, RS  
2022

**Natália Borges de Melo**

**REGIMES ADAPTATIVOS E A EVOLUÇÃO DO DIMORFISMO SEXUAL EM PRIMATAS**

Dissertação de Mestrado apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), como requisito parcial para a obtenção do título de **Mestre em Biodiversidade Animal**.

Orientador: Prof.<sup>o</sup> Dr<sup>o</sup> Nilton Carlos Cáceres  
Coorientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Jamile de Moura Bubadué

Santa Maria, RS  
2022

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001

Melo, Natália Borges de  
REGIMES ADAPTATIVOS E A EVOLUÇÃO DO DIMORFISMO SEXUAL  
EM PRIMATAS / Natália Borges de Melo.- 2022.  
34 p.; 30 cm

Orientador: Nilton Carlos Cáceres  
Coorientadora: Jamile de Moura Bubadué  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa  
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de  
Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2022

1. Comportamento social 2. Interações ecológicas 3.  
Morfometria Geométrica 4. Sinal filogenético I. Cáceres,  
Nilton Carlos II. Bubadué, Jamile de Moura III. Título.

Sistema de geração automática de ficha catalográfica da UFSM. Dados fornecidos pelo autor(a). Sob supervisão da Direção da Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central. Bibliotecária responsável Paula Schoenfeldt Patta CRB 10/1728.

Declaro, NATÁLIA BORGES DE MELO, para os devidos fins e sob as penas da lei, que a pesquisa constante neste trabalho de conclusão de curso (Dissertação) foi por mim elaborada e que as informações necessárias objeto de consulta em literatura e outras fontes estão devidamente referenciadas. Declaro, ainda, que este trabalho ou parte dele não foi apresentado anteriormente para obtenção de qualquer outro grau acadêmico, estando ciente de que a inveracidade da presente declaração poderá resultar na anulação da titulação pela Universidade, entre outras consequências legais.

**Natália Borges de Melo**

**REGIMES ADAPTATIVOS E A EVOLUÇÃO DO DIMORFISMO SEXUAL EM PRIMATAS**

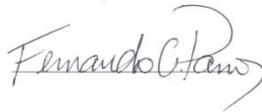
Dissertação de Mestrado apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), como requisito parcial para a obtenção do título de **Mestre em Biodiversidade Animal**.

Aprovado em 17 de fevereiro de 2022.



---

**Nilton Carlos Cáceres Dr.º (UFSM)**  
(Presidente/Orientador)



---

**Fernando de Camargo Passos Dr.º (UFPR)**



---

**Rafaela Velloso Missaglia Dr.ª (UFMG)**

Santa Maria, RS  
2022

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal da UFSM pela oportunidade ao ingresso e ensino. À CAPES agradeço o incentivo e financiamento, tão necessários para a pesquisa e elaboração desta dissertação.

Ao meu orientador Nilton, meu muito obrigada ao saber reconhecer minha dedicação e cuidado investidos numa área que até então era nova para mim, orientando desde minha iniciação científica até o mestrado. À minha coorientadora Jamile, meu muito obrigada por nunca medir esforços, pela paciência, confiança e pelos ensinamentos (matemáticos, evolutivos e pessoais). Me auxiliou na construção gradual da minha formação científica, com fluidez e perspicácia necessárias para seguir rumo ao doutorado. Agradeço ao professor Leandro Monteiro, do laboratório de Biometria (UENF) pelas aulas de Bio Evolutiva e Biometria, tão necessárias para o embasamento do projeto, com a revisão dos modelos evolutivos aqui apresentados e também pela oportunidade ao aceitar me orientar durante o doutorado.

Aos meus colegas de laboratório, fica aqui minha gratidão pelo acolhimento e coleguismo durante este período. Obrigada Thaís, por dividir comigo não só a mesa, mas as risadas, ao revisar os textos (e puxar a orelha quando necessário) e compartilhar os ensinamentos da biologia evolutiva comigo. À Mari, meu carinho por dividir momentos online, me auxiliando com as análises morfométricas, estávamos juntas nessa! Ao Felipe, pelas reuniões, por me ensinar técnicas macroevolutivas e pela disponibilidade. Apesar das adversidades que a nova modalidade EAD trouxe, tive essa rede de apoio gigante para o desenvolvimento da pesquisa durante a pandemia. Aos colegas da UENF, obrigada por estarem presentes nesse processo, pela paciência em sanar minhas dúvidas mais bobas até as mais complexas e pelos momentos de descontração.

Um agradecimento aos meus colegas da Biologia e amigos, que apesar da distância se fizeram presentes, passamos por isso juntos e eu só posso dizer que parte disso também é graça a vocês Yan, Ivanah, Bruna, Léo e Wallace.

Por fim, mas não menos importante, um agradecimento especial à minha família. Meus avós Gladis, Darci e Vilma trazendo lições de vida e apoio, minha mãe Deborah sempre de corpo e alma me incentivando em todos os projetos, minha base. Obrigada por nunca duvidarem, por compreenderem as ausências e porque sempre fizeram o que estava ao alcance de vocês para a realização de mais uma etapa de minha carreira. Afinal, parafraseando Yoko Ono: “Um sonho sonhado sozinho é um sonho, um sonho sonhado junto é realidade”. Vencemos mais essa!

## RESUMO

### REGIMES ADAPTATIVOS E EVOLUÇÃO DO DIMORFISMO SEXUAL DE TAMANHO EM PRIMATAS

AUTORA: Natália Borges de Melo  
ORIENTADOR: Nilton Carlos Cáceres  
COORIENTADORA: Jamile de Moura Bubadué

Os primatas possuem complexa história de vida, ampla distribuição geográfica e variabilidade ecológica e evolutiva, características que podem refletir na variabilidade do seu fenótipo. O dimorfismo sexual pode estar expresso no fenótipo, variando em magnitude e direção entre as espécies e clados de primatas, não sendo necessariamente uniforme ao longo do processo evolutivo. O presente estudo busca descrever a variação do dimorfismo sexual de tamanho da mandíbula nestes animais, bem como analisar diferentes hipóteses de regimes adaptativos como sistemas de acasalamento, locomoção e dieta através da seleção de modelos evolutivos (Browniano e de Ornstein-Uhlenbeck). Nesta dissertação demonstro que o dimorfismo pode se manifestar pelo aumento do tamanho da mandíbula dos machos em relação às fêmeas (viés para machos, aqui representado por valores positivos), ou pelo aumento das fêmeas em relação aos machos (viés para fêmeas, aqui representado por valores negativos). Além disso, o dimorfismo em primatas é resultado de um processo adaptativo, onde a seleção sexual, sob um modelo OU com múltiplas taxas evolutivas, foi o mecanismo que melhor explicou a evolução do dimorfismo sexual de tamanho em primatas. O dimorfismo é maior e com um viés para machos em sistemas poligínicos e poliginândricos, sendo menor em sistemas monogâmicos e enviesado para fêmeas quando o sistema é poliândrico. Este estudo concluiu que a seleção sexual foi mais importante que as hipóteses ecológicas de seleção natural para explicar a variação intersexual entre as espécies de primatas. O modelo Browniano, comumente utilizado em estudos comparativos, foi um dos piores modelos ajustados para explicar a variação dos dados aqui levantados, sendo frequentemente penalizado frente aos modelos OU durante os procedimentos de seleção de modelos. Estes resultados denotam a importância da utilização de diferentes modelos evolutivos e hipóteses adaptativas quando se trata de traçar a evolução de características fenotípicas.

**Palavras-chave:** Comportamento social. Interações ecológicas. Morfometria Geométrica. Sinal filogenético.

## ABSTRACT

### ADAPTIVE REGIMES AND EVOLUTION OF SEXUAL DIMORPHISM IN PRIMATES

AUTHOR: Natália Borges de Melo  
ADVISOR: Nilton Carlos Cáceres  
CO-ADVISOR: Jamile de Moura Bubadué

Primates have a complex life history, wide geographic distribution and ecological and evolutionary variability, characteristics that may reflect on their phenotype variation. Sexual dimorphism can be expressed within the phenotype, varying in magnitude and direction among primate species and clades, not being necessarily uniform throughout the evolutionary processes. The present study aims to describe the variation of sexual size dimorphism in the mandible of these animals, as well as to analyze different hypotheses of adaptive regimes, such as mating systems, locomotion and diet through the selection of evolutionary models (Brownian motion and Ornstein-Uhlenbeck). In this dissertation, I demonstrate that dimorphism can be manifested by the increase in size of the mandible of males in relation to females (male-biased, here represented by positive values), or by the increase of females in relation to males (female-biased, here represented by negative values). Furthermore, dimorphism in primates is the result of an adaptive process, where sexual selection, under an OU model with multiple evolutionary rates, was the mechanism that better explain the evolution of sexual size dimorphism in primates. Sexual dimorphism is greater and male-biased when in polygynous and polygynandrous systems, being smaller in monogamous and female-biased in polyandrous mating systems. This study concluded that sexual selection was more important than the ecological hypotheses of natural selection in explaining intersexual variation in size between primate species. The Brownian model, commonly used in comparative studies, was one of the most poorly fitted models to explain the variation of the data here sampled, being often penalized when compared to OU models during model selection procedures. These results show the importance of using different evolutionary models and adaptive regime hypotheses when it comes to tracing the evolution of phenotypic traits.

**Keywords:** Ecological interactions. Geometric morphometrics. Phylogenetic signal. Social behavior.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>9</b>
<b>2 MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>13</b>
2.1 Coleta de dados.....	13
2.2 Análises comparativas .....	15
<b>3 RESULTADOS .....</b>	<b>18</b>
<b>4 DISCUSSÃO .....</b>	<b>23</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>30</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Um dos mecanismos primários sugerido para a seleção da variação fenotípica intersexual é a seleção sexual (DARWIN, 1871). Nesse tipo de seleção, a diferença entre os sexos nos caracteres dimórficos das espécies pode proporcionar um maior sucesso reprodutivo individual sendo, portanto, herdadas ao longo do processo evolutivo (KAMILAR e COOPER, 2013; JANICKE e FROMOTEIL, 2021). Em termos populacionais, esse tipo de seleção se dá por meio de competição intrasexual (CASSINI, 2017), e/ou por seleção de parceiros (WECKERLY, 1998; WAITT *et al.*, 2003). A variação intersexual pode também ser acumulada através da divergência de nicho ecológico entre as espécies (KAPPELER e HEYMANN, 1996), principalmente quando machos e fêmeas ocupam e utilizam os recursos do ambiente de forma distinta (PINCHEIRA-DONOSO *et al.*, 2018; BALME *et al.*, 2020).

No contexto macroevolutivo, Law e Metha (2018) demonstraram que processos como a divergência de nicho alimentar atuam sobre a diferenciação do tamanho do crânio e da força de mordida entre os sexos em mustelídeos, mas não sob o formato do crânio onde o dimorfismo parece tender a um único ótimo adaptativo. Outros autores têm discutido que hipóteses ecológicas de seleção natural promovem e mantêm o dimorfismo por meio da seleção de nichos ecológicos distintos entre os sexos, como competição intersexual por recursos (CASSINI, 2020), seleção de habitat (MORI *et al.*, 2017) e divergência de dieta entre os sexos (LITTLEFORD-COLQUHOUN *et al.*, 2019). Embora a divergência ecológica e a seleção sexual sejam pouco abordadas em conjunto (LITTLEFORD-COLQUHOUN *et al.*, 2019), estes dois mecanismos evolutivos podem agir em menor ou maior grau sobre determinado fenótipo, ou mesmo simultaneamente, uma vez que não se excluem mutuamente (ACKERMANN e CHEVERUD, 2004).

O dimorfismo sexual varia entre as espécies e clados de primatas em termos de magnitude, isto é, o dimorfismo não é uniforme e mesmo clados dimórficos apresentam variação na expressão do dimorfismo entre os caracteres morfológicos e comportamentais (PLAVCAN, 2001). As diferenças de tamanho corporal entre sexos em primatas, por exemplo, podem ser marcantes, sendo machos frequentemente maiores que fêmeas, embora o contrário também ocorra em algumas espécies (CARDINI e ELTON, 2008). Além disso, o dimorfismo também já foi documentado para outras características como o tamanho dos dentes caninos (e.g. em Catarrhini, PLAVCAN, 1993; GAMARRA *et al.*, 2016), forma dos dentes (e.g. em Platyrrhini, FORD e DAVIS, 1994) e na distinta coloração intersexual dos primatas, com machos geralmente apresentando cores mais

vibrantes que fêmeas (e.g gênero *Mandrillus*; WAITT et al., 2003). Essas diferenças fenotípicas entre sexos são mais comumente observadas nos clados Catarrhini e Platyrrhini, sendo pouco observadas em Strepsirrhini (PLAVCAN, 2001; SMITH e CHEVERUD, 2001) e podem ser herdadas ao longo da história evolutiva dos primatas (KAMILAR e COOPER, 2013).

Para compreender a evolução e variação do dimorfismo sexual, diferentes modelos podem ser empregados a fim de investigar mudanças evolutivas da diferença de fenótipo entre machos e fêmeas. Um dos modelos evolutivos mais comumente utilizados na literatura é o modelo Browniano de evolução, que assume taxas constantes de acumulação de variação ao longo do tempo evolutivo para uma determinada característica (BEAULIEU et al., 2012). Como consequência, espera-se que espécies mais próximas filogeneticamente sejam mais semelhantes fenotipicamente do que espécies filogeneticamente distantes, sugerindo conservação filogenética do fenótipo sob a ótica do modelo Browniano (BM) (BLOMBERG et al., 2003). O modelo de Ornstein-Uhlenbeck (OU), uma variação do modelo Browniano, adiciona um novo parâmetro chamado ‘alfa’, ou força de atração para um ou mais ótimos adaptativos. Desta forma, o modelo OU estima que as características fenotípicas sejam “atraídas” em direção a um ótimo adaptativo (BEAULIEU et al., 2012; COOPER et al., 2016). Dentro da gama de modelos possíveis de serem ajustados entre os modelos OU, é possível assumir taxas evolutivas e alfa variáveis entre os diferentes regimes de seleção, aumentando ou diminuindo a complexidade dos modelos a serem testados em relação a variação do fenótipo amostrada (COOPER et al., 2016). Ambos os modelos evolutivos devem ser considerados quando se trata de traçar o processo evolutivo de uma característica (aqui dimorfismo sexual do tamanho da mandíbula), fazendo-se necessário avaliar qual o modelo evolutivo mais apropriado para descrever a evolução do fenótipo de interesse ao longo do tempo evolutivo de forma comparativa (BOUCHER e DÉMERY, 2016).

Entre as hipóteses de seleção do dimorfismo sexual em primatas, a dieta pode ter atuado evolutivamente como um fator de seleção de suas características morfológicas (TEMERIN e CANT, 1983; ROTHMAN et al., 2008). Dentro das especializações alimentares dos primatas, destacam-se a folivoria, a frugivoria, onivoria, e insetivoria como categorias abrangentes a serem consideradas em estudos evolutivos (FLEAGLE, 1999; MELORO et al., 2015). Outros estudos que também avaliaram o efeito da dieta na evolução de primatas (e.g. Platyrrhini) verificaram que o tamanho corporal pode estar associado ao tipo de especialização dos itens alimentares consumidos pelas espécies (DECASIEN et al., 2017; FUZESSY et al., 2021). DeCasien et al. (2017) observaram que em frugívoros e onívoros, o tamanho cerebral (i.e. tecido cerebral) aumentou em 25% em relação a espécies folívoras. O estudo enfatiza que dietas

voltadas ao consumo de frutas (frugivoria) ou dietas generalistas que incluem frutas como a onivoria, são propensas a selecionar maiores tamanhos de cérebro. Estima-se que o tamanho corporal e variação do tamanho do cérebro são influenciados majoritariamente pela dieta que os primatas exercem e não a fatores como a sociabilidade (e.g. média do tamanho e sociabilidade do grupo). A especialização da dieta dos primatas (frugivoria, folivoria) e sua influência no tamanho corporal podem ter se resultado de processos mutualísticos durante a coevolução entre primatas e angiospermas (FUZESSY et al., 2021). Outro fator a ser considerado é que, conforme a variação do dimorfismo sexual aumenta, há também diferenciação de nicho alimentar entre os sexos de primatas (KAMILAR e POKEMPNER, 2008). Sabendo que espécies de maior tamanho tendem a apresentar maior dimorfismo sexual (CASSINI, 2020), é possível que a dieta tenha atuado como um filtro de seleção adaptativa, mesmo que indiretamente, para o aumento do dimorfismo sexual em tamanho nestes animais (FUZESSY et al., 2021).

A locomoção é um processo adaptativo que fornece equilíbrio, mobilidade e velocidade aos animais (SCHIMIDT, 2010; LARSON, 2018). Os primatas são conhecidos pelos diferentes hábitos locomotores, podendo apresentar hábitos arbóreos, terrestres e escansoriais (GÁLAN-ACEDO et al., 2019). Um dos fatores associados às características dimórficas é a hipótese de defesa e predação, que prediz que maiores tamanhos corporais são selecionados a partir de processos de defesa contra predadores e competição por território (PLAVCAN, 2001). Nesse contexto, Leutenegger e Kelly (1977) constataram que o dimorfismo sobre a massa corporal tende a ser maior em primatas terrestres, sendo esses animais considerados alvos mais suscetíveis a predação e competição em relação aos primatas arbóreos. Dessa forma, maiores tamanhos corporais seriam selecionados em primatas com hábitos terrestres como uma característica que favorece a defesa de território e recursos (PINCHEIRA-DONOSO et al., 2018).

Os sistemas de acasalamento dos primatas incluem a monopolização e distribuição de recursos, a monopolização de parceiros e o cuidado parental (STUMPF et al., 2011). Os primatas possuem níveis de flexibilização em seus sistemas de acasalamento, podendo apresentar um ou mais comportamentos reprodutivos, que podem variar sazonalmente ou manterem-se fixos de acordo com as condições do ambiente e interações ecológicas do grupo (SHULTZ, 2018). Espécies monogâmicas, por exemplo, exercem pouca competição intrasexual e vivem em pequenos grupos, geralmente o casal e sua prole, com cuidado parental por ambos os sexos (DÍAZ-MUÑOZ e BALES, 2016). Entretanto, dentro da estruturação social dos primatas, os comportamentos reprodutivos variam entre relações mais submissas ou mais

agressivas, resultando em competições intraespecíficas que definirão o sucesso reprodutivo individual. Exemplos disso são a poliginia (machos têm acesso a várias fêmeas), poliandria (fêmeas têm acesso a vários machos) e a poliginandria (tanto machos quanto fêmeas têm acesso a vários parceiros; PETERSDORF e HIGHAM, 2018). Nestes casos, a seleção sexual intensificaria a seleção de características dimórficas que promovem aumento no sucesso reprodutivo das espécies e que são herdadas evolutivamente (KAMILAR e COOPER, 2013). Dentro de um regime adaptativo, é possível se esperar uma maior incidência de dimorfismo sexual em espécies que exercem a poliginia e poliginandria (aqui com aumento do tamanho do macho), seguido pela poliandria (aqui com aumento do tamanho das fêmeas em relação aos machos) e por fim, monogamia (com menor variação de dimorfismo). Esta hipótese está de acordo com o esperado pelo processo de seleção sexual com a monopolização e distribuição de recursos, a monopolização de parceiros e o cuidado parental (PETERSDORF e HIGHAM, 2018). Assim, espera-se encontrar maior variação de dimorfismo sexual em espécies que competem ativamente por recursos e parceiros (poliginia, poliandria e poliginandria) do que em espécies monogâmicas (DÍAZ-MUÑOZ e BALES, 2016).

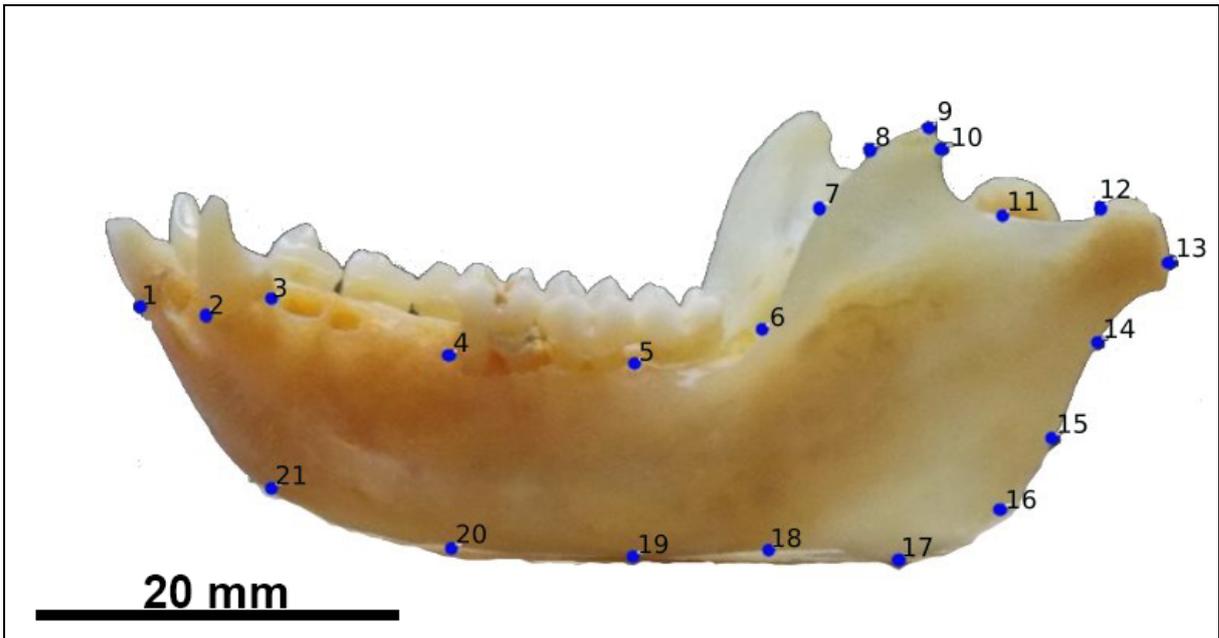
Primatas são um modelo de estudo ideal para aprofundar questões relacionadas à variação do dimorfismo sexual em escala macroevolutiva, uma vez que possuem complexa história de vida (MARROIG e CHEVERUD, 2005), ampla distribuição geográfica (LYNCH-ALFARO, 2017) e variabilidade ecológica e evolutiva (HERRERA, 2016). Com base no exposto, o presente estudo busca descrever a variação do dimorfismo sexual de tamanho da mandíbula ao longo do processo evolutivo dos primatas, bem como analisar diferentes hipóteses de regimes adaptativos através da seleção de modelos evolutivos (Browniano e de Ornstein-Uhlenbeck). Assim espera-se que entre as três hipóteses (dieta, locomoção e comportamento reprodutivo), os sistemas de acasalamento sejam o principal fator de seleção na variação do dimorfismo sexual em primatas. Fatores como a locomoção e dieta seriam respostas indiretas à variação do dimorfismo sexual em primatas. Nesse caso, estima-se que a seleção natural (aqui predita pelo hábito locomotor e dieta), aja em menor grau – ou secundariamente – sobre o dimorfismo de tamanho. (LEUTENEGGER e KELLY, 1977; PLAVCAN, 2001; DECASIEN et al., 2017; FUZESSY et al., 2021). A escolha dos regimes adaptativos baseou-se na ampla diversidade de dietas consumidas, hábitos locomotores exercidos e comportamentos reprodutivos dos primatas que os diferenciam de outros grupos de mamíferos (ESTRADA et al., 2017).

## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 COLETA DE DADOS

As amostras consistem em fotografias da mandíbula em vista lateral para 103 espécies de primatas (totalizando 551 indivíduos), referente a 21% das espécies atuais para os clados Strepsirrhini, Catarrhini e Platyrrhini (ESTRADA *et al.*, 2017). As imagens foram coletadas por um único observador (N.C. Cáceres) no Museu Nacional de História Natural de Paris. Os espécimes foram separados em machos (n=292) e fêmeas (n=259), sendo todos adultos. Foi definido como adulto quando o espécime apresenta a eclosão do último dente molar (ARISTIDE *et al.*, 2019). Cada indivíduo possui um número de identificação próprio, tendo registro da espécie, família, sexo e coordenadas geográficas das localidades, conforme consta em Meloro *et al.* (2015).

Para calcular o tamanho da mandíbula 21 marcos anatômicos foram posicionados na mandíbula de cada espécime amostrado (Fig. 1). O tamanho do centroide foi calculado para cada espécime a partir das coordenadas originais através da raiz quadrada da soma de todas as distâncias ao quadrado de cada marco anatômico em relação ao centroide da configuração total de marcos (ROHLF e SLICE, 1990). A média do tamanho do centroide dos machos e fêmeas de cada espécie foi utilizada como estimativa de tamanho da mandíbula a fim de estimar a variação do tamanho intersexual para cada espécie (BUBADUÉ *et al.*, 2020). O dimorfismo de tamanho foi quantificado através do índice de dimorfismo sexual (IDS), calculado pela razão entre a média do macho e a média da fêmea menos 1 (LOVICH e GIBBONS, 1992).



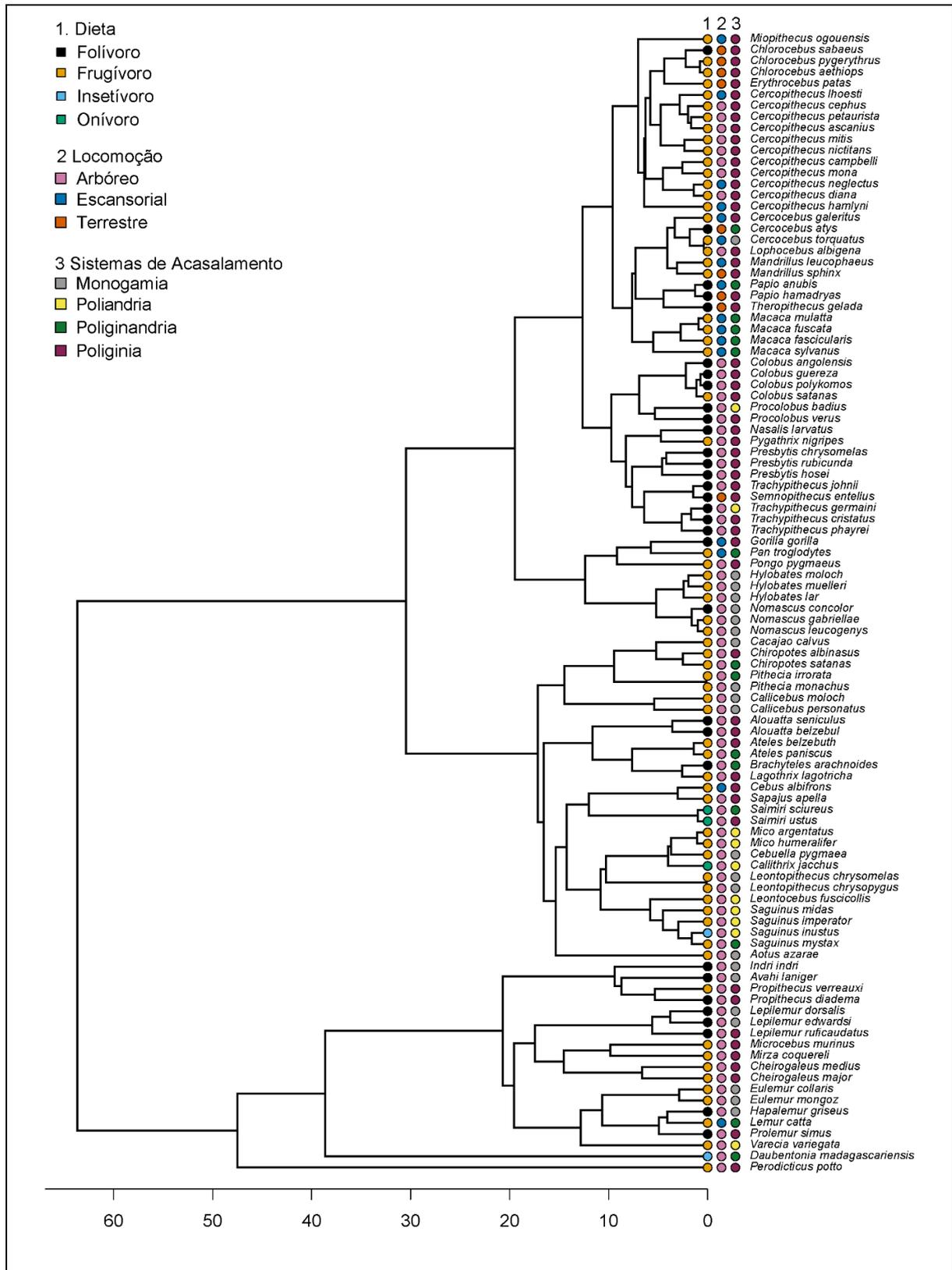
**Figura 1.** Posição dos marcos anatômicos na vista lateral da mandíbula do espécime MNHN 1335 de *Cercopithecus L'hoesti* (Macaco de L'Hoest, Catarrhini). 1) ponta anterior do alvéolo do incisivo; 2) ponta anterior do alvéolo do canino; 3) ponta posterior do alvéolo do canino; 4) ponto de contato entre os m1 e m2 entre a margem alveolar; 5) ponto de contato entre m2 e m3 entre a margem alveolar; 6) contato do alvéolo do dente m3 e processo coronóide; 7) porção inferior do processo coronóide; 8) porção medial do processo coronóide 9) parte superior do processo coronóide; 10) porção posterior do processo coronóide; 11) ponto de máxima curvatura entre o coronóide e côndilo; 12) porção anterior do côndilo mandibular em vista lateral; 13) porção posterior do côndilo mandibular; 14) porção superior do ângulo goníaco; 15) porção medial do ângulo goníaco; 16) porção inferior do ângulo goníaco; 17-21) projeções verticais referentes aos pontos 1-6.

Para construir as hipóteses adaptativas, as espécies de primatas foram classificadas de acordo com sua dieta, locomoção e sistemas de acasalamento, considerando dieta e locomoção como hipóteses de seleção natural e dos sistemas de acasalamento como hipótese de seleção sexual. A categorização da dieta foi adaptada conforme Law e Metha (2018). A dieta exercida pelas espécies foi classificada em quatro categorias: folívoro (com ingestão de 90% ou mais de plantas em geral), frugívoro (com dieta predominantemente constituída por frutos), insetívoro (com ingestão de 90% ou mais de insetos e outros artrópodes) e onívoro (70% ou mais da dieta constituída por plantas em geral). Os hábitos locomotores foram classificados em: arboreo (com 90% do tempo ou mais do tempo exercendo a maioria das atividades nas árvores), escansorial (primatas com hábitos mistos, intercalando entre as árvores e solo) e terrestre (90% ou mais do tempo realizando atividades em solo). As espécies de primatas foram classificadas em quatro categorias para os sistemas de acasalamento: poligínico (macho acasala com múltiplas fêmeas), poliândrico (fêmea acasala com múltiplos machos), poliginândrico (grupos de machos e fêmeas acasalam entre si) e monogâmico (casal + prole) (WECKERLY, 1998; PETERSDORF e HIGHAM, 2018). A revisão dos sistemas de acasalamento foi feita de acordo com a literatura

disponível, sendo principalmente analisadas de acordo Weckerly (1998), com o banco de dados da IUCN (International Union for Conservation of Nature; <https://www.iucnredlist.org/>) e da Animal Diversity (MYERS *et al.* 2022; <https://animaldiversity.org/>). Quando não encontrado algum dado para a espécie, estimava-se conforme o hábito para o gênero. Dados de locomoção e dieta foram extraídas de Gálan-Acedo *et al.* (2019).

## 2.2 ANÁLISES COMPARATIVAS

A árvore filogenética de mamíferos proposta por Upham *et al.* (2019) foi utilizada, selecionando apenas os taxons para os quais tínhamos dados de dimorfismo (Fig 2). O mapeamento do IDS na árvore filogenética resultante foi realizado através da função ‘phylosig’ no pacote estatístico ‘phytools’ (REVELL, 2012). Isso permite a descrição e visualização sobre como a característica avaliada varia ao longo das relações de parentesco entre as espécies, além de permitir estabelecer um panorama da evolução das características fenotípicas das espécies e clados em questão. O sinal filogenético do IDS foi calculado através da estatística K de Blomberg, que utiliza o modelo Browniano de evolução como referência assumindo uma taxa constante de evolução das características ao longo do tempo (FRECKLETON e HARVEY, 2006). O K de Blomberg pode ser interpretado da seguinte forma: se  $K = 1$ , a evolução morfológica é exatamente a esperada por um modelo Browniano de evolução; se  $K < 1$ , então espécies menos aparentadas são mais similares que o esperado pelo modelo Browniano, sugerindo convergência evolutiva ou seleção estabilizadora; se  $K > 1$ , então espécies mais próximas filogeneticamente são mais similares que o esperado por um modelo Browniano de evolução, sugerindo alta conservação filogenética das características (BLOMBERG *et al.*, 2003; SEGURA *et al.*, 2020).



**Figura 2.** Filogenia consenso de Upham et al. (2019) com as espécies de primatas incluídas neste estudo e as três hipóteses de regimes adaptativos (dieta, locomoção e sistemas de acasalamento).

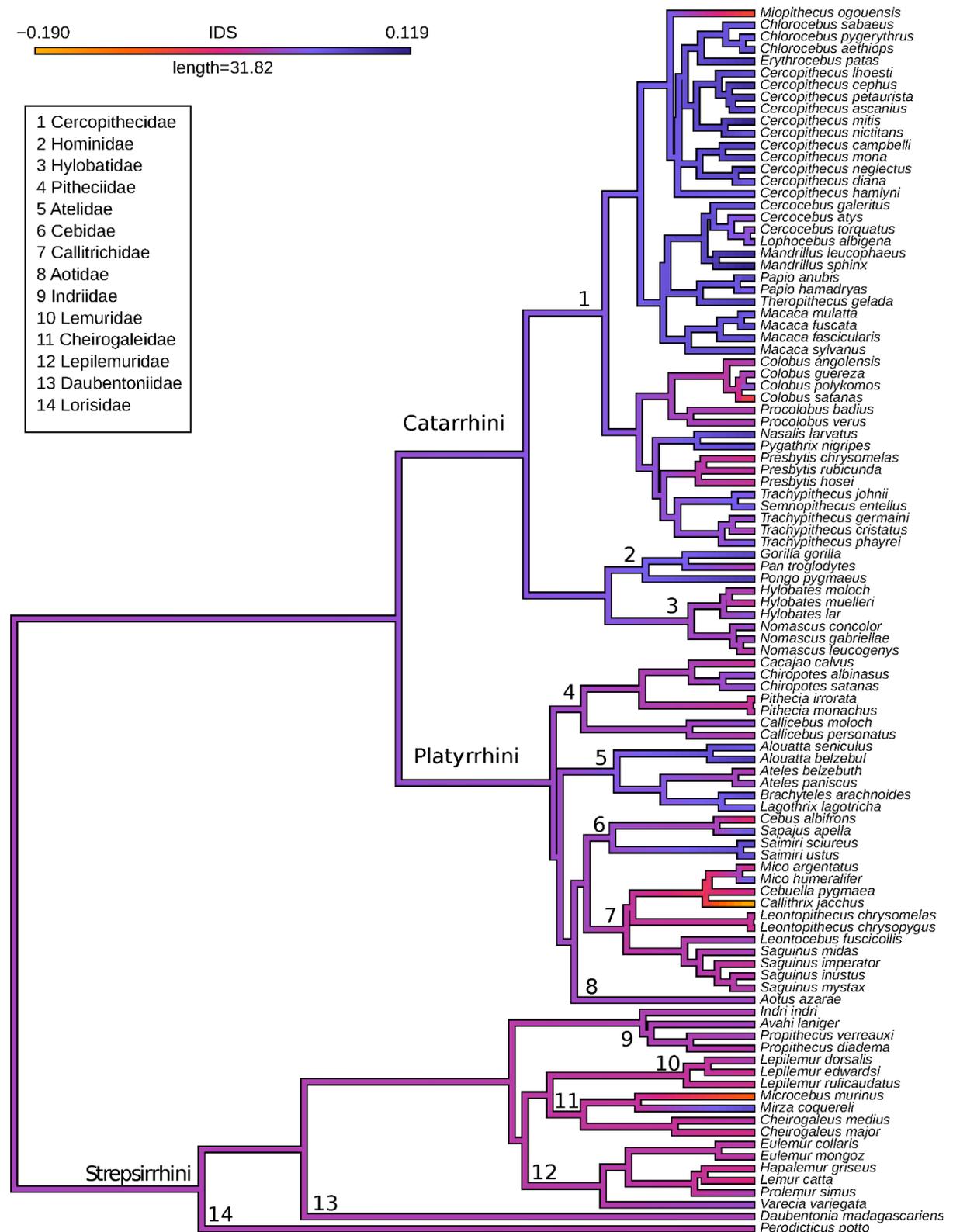
Para analisar os regimes de dieta, locomoção e sistemas de acasalamento (Fig. 2.) no dimorfismo de tamanho da mandíbula de primatas, variações dos modelos Browniano e de

Ornstein-Uhlenbeck (OU) foram utilizadas através do pacote estatístico OUwie (BEAULIEU e O'MEARA, 2021). Para o modelo Browniano, utilizamos a variação de um único pico (BM-1), ou seja, completamente estocástico; e de múltiplos picos onde o modelo Browniano assume diferentes regimes de seleção (BMM). Para os modelos OU, utilizamos a variação de um único pico, ou seja, com um único ótimo adaptativo (OU1); multi-pico sem variação de taxas evolutivas e alpha (i.e. fator de atração em direção aos diferentes ótimos adaptativos) entre os regimes (OUM); o modelo multi-pico que permite a variação do alpha para cada ótimo adaptativo (OUMA); modelo multi-pico que permite a variação das taxas de acordo com cada ótimo (OUMV) e por fim, o modelo multi-pico que permite que tanto taxas quanto intensidade de flutuações aleatórias variem para cada ótimo (OUMVA) (BEAULIEU *et al.*, 2012; LAW e MEHTA, 2018). As variações dos modelos foram utilizadas considerando cada hipótese de seleção natural (dieta e locomoção) e sexual (sistemas de acasalamento). A seleção do melhor modelo evolutivo, considerando as diferentes hipóteses, foi calculada por meio do critério de Akaike para pequenas amostras (AICc) e peso de  $wAICc$  (Akaike Information Criterion; AICc *weights*), que considera o número de parâmetros de cada modelo em relação ao AICc.

### 3 RESULTADOS

Existe considerável variação da magnitude e direção (valores negativos indicando viés para fêmeas, e positivos viés para machos) do dimorfismo sexual nos primatas aqui coletados (Fig. 3). O valor de K encontrado para o dimorfismo sexual foi baixo ( $K = 0.153$ ,  $p = < 0.001$ ), ou seja, espécies filogeneticamente distantes, como, por exemplo, *Miopithecus ogouensis* (Cercopithecidae, Catarrhini), *Colobus satanas* (Cercopithecidae, Catarrhini) e *Callithrix jacchus* (Callitrichidae, Platyrrhini) tendem a apresentar valores de dimorfismo sexual mais similares que o esperado pelo modelo Browniano, sugerindo convergência evolutiva, nesse caso enviesado para fêmeas.

O padrão de variação do dimorfismo observado (Fig. 3) mostra que tanto o aumento do dimorfismo sexual pelo viés para machos (valores positivos) quanto da fêmea (valores negativos) aparece independentemente em diferentes linhagens. Strepsirrhini apresentou baixo dimorfismo sexual (Fig.3), principalmente as famílias Lemuridae, Lepilemuridae e Indriidae. Entretanto, houve aumento do tamanho corporal enviesado para fêmea em *Microcebus murinus*, pertencente à família Cheirogaleidae. Já para Catarrhini, foi observada a incidência do dimorfismo com viés para machos principalmente entre as famílias Cercopithecidae e Hominidae, mas também aparecendo nas espécies *Nasalis larvatus*, *Pygathrix nigripes*, *Trachypithecus johnii* e *Semnopithecus entellus* (Cercopithecidae). Contudo, as espécies *Miopithecus ogouensis* e *Colobus satanas* (ambas pertencentes à família Cercopithecidae) apresentaram incidência para dimorfismo com viés para fêmeas. Platyrrhini, por sua vez, apresentou maior dimorfismo sexual com viés para machos nas famílias Atelidae e Cebidae. Porém, *Callithrix jacchus* (Callitrichidae, Platyrrhini) apresentou dimorfismo com viés para fêmeas (Fig. 3)



**Figura 3.** Mapeamento do dimorfismo sexual de tamanho na hipótese filogenética consenso de primatas de Upham et al. (2019). Dimorfismo em IDS (índice de dimorfismo sexual).

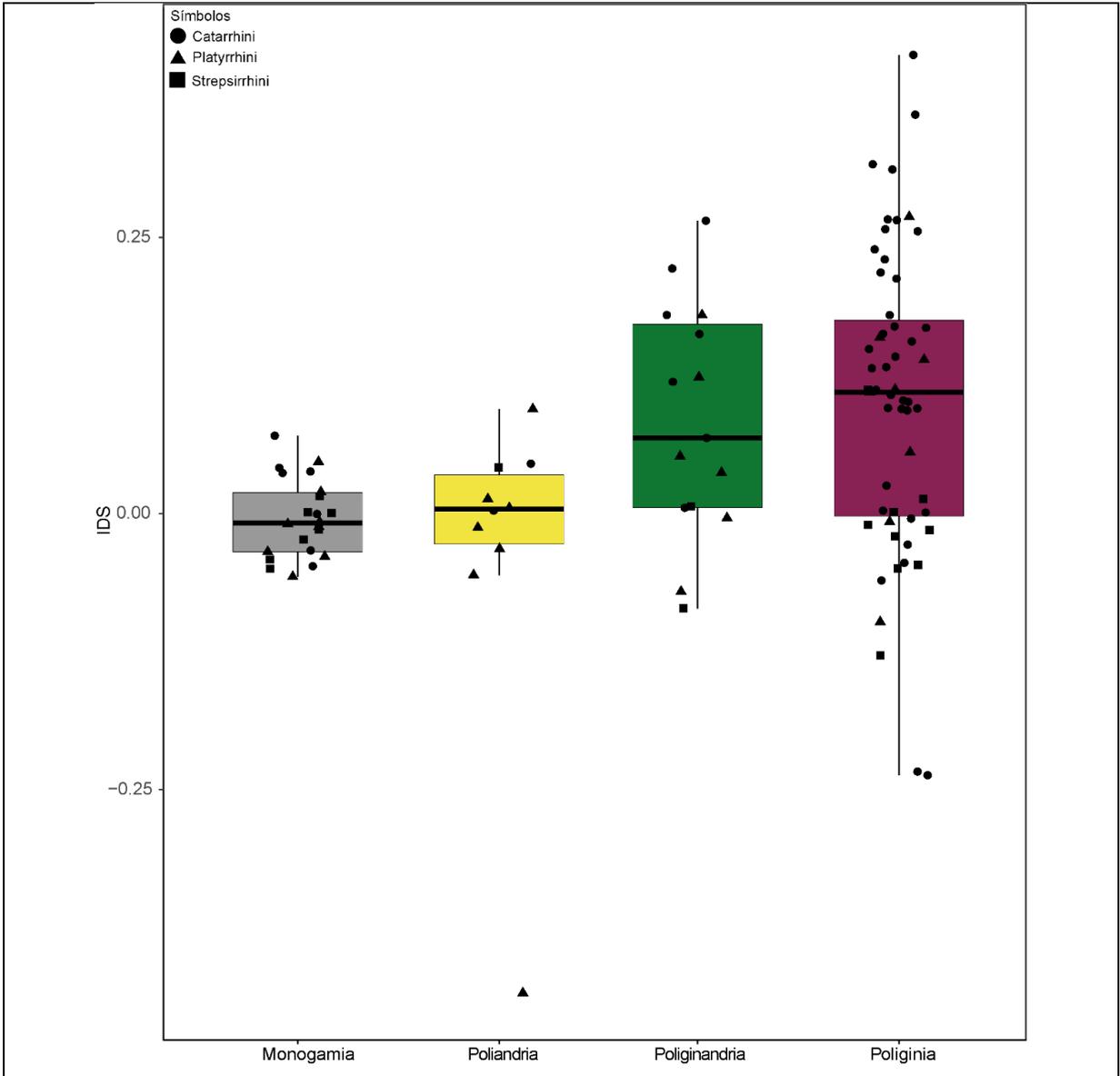
O modelo OU multiplico com as categorias de sistemas de acasalamento como regimes adaptativos e com taxas evolutivas variáveis (OUMVsa) apresentou o melhor ajuste aos nossos dados, com uma probabilidade de ajuste de 98.5% (AiCc w = 0.985; Tabela 1). O suporte relativo do primeiro modelo, calculado pela divisão entre os pesos de AICc entre o primeiro e segundo modelo, é 70 vezes maior que o suporte do segundo melhor modelo, que foi o modelo OU multiplico com picos separados para as categorias de dieta e com taxas evolutivas variáveis (OUMVdieta, AiCc w = 0.014; Tabela 1). Estes resultados sugerem que os sistemas de acasalamento, e não dieta ou locomoção, influenciaram a evolução do dimorfismo de tamanho da mandíbula em primatas. O padrão de variação do dimorfismo observado (Fig. 3) mostra que tanto o aumento do dimorfismo sexual pelo viés para machos (valores positivos) quanto da fêmea (valores negativos) aparece independentemente em diferentes linhagens.

Tabela 1 - Comparações entre modelos evolutivos para dimorfismo sexual de tamanho da mandíbula.

Rank	Modelo	N parm	Loglike	AiCc w	AiCc	$\Delta$ AiCc
1	OUMVsa	9	94.236	0.985	-168.515	0.000
2	OUMVdieta	9	89.993	0.014	-160.030	8.485
3	OUMsa	6	82.139	0.000	-151.393	17.121
4	OUMdieta	6	80.792	0.000	-148.701	19.814
5	OUMVAlloc	9	84.022	0.000	-148.088	20.426
6	OU1	3	76.752	0.000	-147.260	21.254
7	OUMVloc	7	78.258	0.000	-146.888	21.627
8	OUMloc	5	81.039	0.000	-145.891	22.624
9	BMSdieta	5	71.810	0.000	-132.995	35.520
10	BMSsa	5	62.242	0.000	-113.859	54.656
11	BM1	2	58.908	0.000	-113.695	54.820
12	BMSloc	4	60.661	0.000	-112.911	55.604
13	OUMAdieta*	9	-	-	-	-
14	OUMAVdieta**	12	-	-	-	-
15	OUMAlloc*	7	-	-	-	-
16	OUMAsa*	9	-	-	-	-
17	OUMAVsa**	12	-	-	-	-

N parm = número de parâmetros, BM1 = modelo Browniano com um único pico ; BMS = modelo Browniano múltiplo; OU1 = modelo Ornstein-Uhlenbeck com um único pico; OUMV = modelo OU com múltiplas taxas; OUMA = modelo OU com múltiplos alpha; OUMVA = modelo OU com múltiplas taxas e alphas; dieta = modelo que utiliza as categorias de dieta como regimes adaptativos; loc = modelo que utiliza as categorias de locomoção como regimes adaptativos; sa = modelo que utiliza as categorias de sistemas de acasalamento como regimes adaptativos. \*modelo não convergiu; \*\*dados insuficientes para rodar o modelo

Primatas poligínicos e poliginândricos apresentam os maiores valores de dimorfismo enviesado para macho (com  $\theta$  poliginia = 0.106;  $\theta$  poliginandria = 0.108), sendo que a taxa evolutiva em poligínicos no modelo selecionado é consideravelmente maior ( $\sigma = 0.017$ ) que em poliginândricos ( $\theta = 0.006$ ). Por outro lado, primatas poliândricos ( $\theta = -0.060$ ) e monogâmicos ( $\theta = -0.012$ ) tendem a apresentar valores de dimorfismo mais baixos, aproximando-se mais de valores esperados quando há um viés para fêmeas (principalmente em poliandria) ou mesmo próximos a zero. As taxas evolutivas do modelo selecionado em poliândricos são maiores ( $\sigma = 0.017$ ) que em monogâmicos ( $\sigma = 0.002$ ) (veja também os valores de dimorfismo e suas variações entre as categorias na Fig. 4).



**Figura 4.** Variação do dimorfismo sexual de tamanho em primatas segundo diferentes sistemas de acasalamento. Dentre os sistemas, as espécies que mais apresentaram variação do dimorfismo sexual do tamanho foram as poligínicas. No eixo horizontal estão os sistemas de acasalamento e no eixo vertical o índice de dimorfismo sexual (IDS). Dentro do boxplot, a linha horizontal representa a mediana, símbolos pretos representam os clados (vide legenda)

## 4 DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstraram uma alta variação na magnitude do dimorfismo de tamanho da mandíbula de primatas, sendo que o dimorfismo enviesado para machos tende a ser mais frequente e com maior magnitude do que o enviesado para fêmeas. Estes resultados são congruentes com que já foi descrito anteriormente para tamanho corporal (CARDINI e ELTON, 2008), tamanho dos dentes (PLAVCAN, 1993), forma dos dentes caninos (FORD e DAVIS, 1994), dicromatismo sexual (dimorfismo dos pelos; WAITT *et al.*, 2003) e forma do crânio (CÁCERES *et al.*, 2014) em que machos geralmente apresentam aumento destes caracteres morfológicos ou mesmo cores dos pelos mais vibrantes que as fêmeas. Também demonstramos que a variação do dimorfismo, tanto pelo aumento dos machos quanto das fêmeas, surge independentemente ao longo da história evolutiva do grupo diversas vezes, uma evidência de convergência evolutiva ( $K < 1$ ). É possível interpretar que o aumento corporal de machos em relação a fêmeas seja diretamente relacionado ao comportamento reprodutivo destes animais, uma vez que machos de primatas entram em combates intra- e interespecificamente seja por competição por recursos, fêmeas ou território (CASSINI, 2020).

Este estudo demonstrou que a variação do dimorfismo de primatas é adaptativa, uma vez que o modelo OUMV, com diferentes taxas evolutivas, e que inclui os sistemas de acasalamento de primatas como regimes adaptativos possuiu elevada performance em relação a outros modelos (Tabela 1). Especificamente, os sistemas de acasalamento, quando comparados com os regimes de locomoção e dieta, tiveram maior suporte para explicar a evolução do dimorfismo sexual de tamanho da mandíbula. O dimorfismo com viés para macho foi observado em primatas com sistemas de acasalamento não monogâmicos, onde machos têm acesso a várias fêmeas. Primatas poligínicos exibiram maior variação e magnitude média (valores positivos) do dimorfismo sexual (Fig. 4) com aumento dos machos. A segunda maior variação foi observada em primatas com sistema poliginândricos (com espécies apresentando valores intermediários de dimorfismo, como exemplo *Pan troglodytes*). No sistema poliândrico, fêmeas apresentaram aumento do tamanho corporal em relação aos machos, mecanismo de seleção de tamanho semelhante ao que ocorre com machos poligínicos. E, por fim, primatas monogâmicos apresentaram monomorfismo entre os sexos, tanto machos quanto fêmeas apresentando tamanho corporal semelhante. É válido ressaltar que, apesar dos resultados de theta (valor do ótimo adaptativo) entre a poliginia ( $\theta = 0.106$ ) e a poliginandria ( $\theta = 0.108$ ) serem estatisticamente semelhantes, a diferença entre as taxas evolutivas ( $\sigma$  poliginia = 0.017,  $\sigma$  poliginandria = 0.006) entre estes dois sistemas reprodutivos suporta a maior variação e

magnitude do dimorfismo sexual em poligínicos do que em poliginândricos (Fig. 4), uma vez que taxas maiores assumem um acúmulo mais rápido de variação do fenótipo ao longo do tempo evolutivo (SHERRATT *et al.*, 2018). Nossos resultados são congruentes com o observado em estudos anteriores que também ressaltaram a influência dos comportamentos reprodutivos sob o dimorfismo sexual em primatas, com machos de primatas com múltiplos parceiros (poliginia, poliginandria) possuindo maiores tamanhos corporais (WECKERLY, 1998; PLAVCAN, 2001). O dimorfismo com aumento de fêmeas (*female-biased*), observado em espécies poliândricas, é semelhante ao processo de seleção sexual que ocorre com machos em sistemas poligínicos, porém é menos frequente entre as espécies de primatas (Fig. 3). No caso da poliandria, as fêmeas competem por posições hierárquicas dentro do grupo, monopolização de recursos e os machos geralmente são filopátricos, apresentando baixo nível de agressividade (YAMAMOTO *et al.*, 2010) como observado em calitríquideos como *Callithrix jacchus*, o que pode explicar o efeito da seleção sexual no aumento do tamanho das fêmeas.

A variação do dimorfismo sexual de primatas pode ter sido selecionada e acumulada ao longo da evolução do grupo por meio da própria seleção sexual, em que maiores tamanhos corporais de machos foram selecionados a fim de se obter maior sucesso reprodutivo, por meio da competição e seleção por parceiros (e.g. machos com coloração mais vibrantes, WAITT *et al.* 2003; DIXSON, 2015). Primatas monogâmicos, por sua vez, não apresentaram dimorfismo sexual ao longo da história evolutiva do grupo, isto é, não houve diferença de tamanho entre os sexos quando apresentam este sistema de acasalamento. Sugere-se então que o monomorfismo é selecionado evolutivamente quando há igual investimento entre os sexos, ou seja, quando há uniforme distribuição de recursos e cuidado parental equivalente entre machos e fêmeas (GAULIN e SAILER, 1984; STUMPF *et al.*, 2011). É válido ressaltar que, apesar de se ter constatado a ausência de dimorfismo sexual de tamanho em diversas espécies de primatas (Fig. 3), não significa que esses animais não possam apresentar dimorfismo em outros caracteres (dimorfismo na coloração da pelagem, como o observado em espécies do gênero *Pithecia*, Cebidae; HERSHKOVITZ, 1979).

Hipóteses adaptativas para o dimorfismo tem sido extensivamente testadas e discutidas na literatura científica (BRADLEY e MUNDI, 2008; KAMILAR e POKEMPNER, 2008; SCHIMIDT, 2010; PLAVCAN, 2011), embora estudos anteriores dificilmente incluem os modelos de seleção OU. Hipóteses adaptativas relacionadas a dieta e a locomoção têm sido discutidas em relação a evolução do dimorfismo sexual, principalmente em relação ao viés de macho, onde a magnitude do dimorfismo seria frequentemente favorecida em primatas frugívoros e terrestres. Com base nesta hipótese, espécies maiores teriam surgido como uma

resposta adaptativa à frugivoria, uma vez que congruências filogenéticas entre primatas e angiospermas foram previamente discutidas (FUZESSY *et al.*, 2021). Em relação a locomoção, maiores tamanhos corporais teriam sido selecionados a partir de processos de defesa contra predadores e competição por território (hipótese de predação-defesa, PLAVCAN, 2001). No caso da locomoção, os maiores tamanhos corporais seriam selecionados em animais terrestres do que em arborícolas e escansoriais, uma vez que primatas terrestres são alvo mais vulneráveis do que primatas com hábitos arborícolas e escansoriais (LEUTENEGGER E KELLY, 1977). Em razão da regra alométrica de Rensch (SMITH E CHEVERUD 2001), onde o dimorfismo tenderia a aumentar com o tamanho, é possível que tanto a seleção sexual quanto a seleção natural promovam a variação do dimorfismo sexual em maior ou menor grau ou simultaneamente sobre o fenótipo (tamanho intersexual), porém estes dois mecanismos são pouco testados em conjunto (LITTLEFORD-COLQUHOUN *et al.*, 2019).

Em nossas análises não obtivemos suporte estatístico suficiente para os regimes adaptativos de dieta e locomoção para considerar estas hipóteses como explicações secundárias a variação não explicada pelos sistemas de acasalamento. Entretanto, é possível que a influência da dieta e locomoção sobre a evolução do dimorfismo esteja associada à ampla diversidade ecológica exercida pelos primatas, mesmo que indiretamente. Nossos modelos foram limitados em relação a sua complexidade pela relação entre o número amostral e o número de parâmetros passíveis de serem considerados (COOPER *et al.*, 2016). Essas ressalvas nos impediram de testar modelos de interação entre dieta, locomoção e os sistemas de acasalamento. Law e Mehta (2018) averiguaram se a interação entre comportamento reprodutivo e dieta na variação do dimorfismo de mustelídeos era uma boa hipótese adaptativa. Porém, seus resultados salientam que frequentemente a explicação mais parcimoniosa envolve hipóteses menos complexas, isto é, com menor número de regimes adaptativos. Mesmo assim, fica clara a importância dos modelos OU e dos sistemas de acasalamento na manutenção da magnitude do dimorfismo em primatas, sendo que oito modelos OU foram ranqueados como mais prováveis antes de qualquer modelo Browniano.

Em resumo, foi avaliado como o dimorfismo sexual do tamanho da mandíbula está estruturado filogeneticamente e como e o quão rápido ele acumula em relação aos regimes adaptativos. Até o presente momento, foi verificado que o dimorfismo sexual não é distribuído uniformemente entre os sexos, com machos apresentando tamanho maiores que fêmeas com maior frequência do que o contrário. Visto que a discussão sobre este tema na literatura de primatas levanta a hipótese de um conjunto de fatores distintos (e.g. seleção sexual e interações ecológicas) atuando na evolução do dimorfismo sexual de primatas (FLEAGLE, 1999;

SANTANA *et al.*, 2012), destacamos a necessidade de ampliar a amostragem das espécies aqui analisadas para analisar modelos mais complexos, que testam a interação entre diferentes hipóteses ecológicas e de comportamento reprodutivo. Nossos resultados demonstraram uma alta variação na magnitude do dimorfismo de tamanho da mandíbula de primatas, sendo que o dimorfismo enviesado para machos tende a ser mais frequente e com maior magnitude do que o enviesado para fêmeas. Estes resultados são congruentes com que já foi descrito anteriormente para tamanho corporal (CARDINI e ELTON, 2008), tamanho dos dentes (PLAVCAN, 1993), forma dos dentes caninos (FORD e DAVIS, 1994), dicromatismo sexual (dimorfismo dos pelos; WAITT *et al.*, 2003) e forma do crânio (CÁCERES *et al.*, 2014) em que machos geralmente apresentam aumento destes caracteres morfológicos ou mesmo cores dos pelos mais vibrantes que as fêmeas. Também demonstramos que a variação do dimorfismo, tanto pelo aumento dos machos quanto das fêmeas, surge independentemente ao longo da história evolutiva do grupo diversas vezes, uma evidência de convergência evolutiva ( $K < 1$ ). É possível interpretar que o aumento corporal de machos em relação a fêmeas seja diretamente relacionado ao comportamento reprodutivo destes animais, uma vez que machos de primatas entram em combates intra- e interespecificamente seja por competição por recursos, fêmeas ou território (CASSINI, 2020).

Este estudo demonstrou que a variação do dimorfismo de primatas é adaptativa, uma vez que o modelo OUMV, com diferentes taxas evolutivas, e que inclui os sistemas de acasalamento de primatas como regimes adaptativos possuiu elevada performance em relação a outros modelos (Tabela 1). Especificamente, os sistemas de acasalamento, quando comparados com os regimes de locomoção e dieta, tiveram maior suporte para explicar a evolução do dimorfismo sexual de tamanho da mandíbula. O dimorfismo com viés para macho foi observado em primatas com sistemas de acasalamento não monogâmicos, onde machos têm acesso a várias fêmeas. Primatas poligínicos exibiram maior variação e magnitude média (valores positivos) do dimorfismo sexual (Fig. 4) com aumento dos machos. A segunda maior variação foi observada em primatas com sistema poliginândricos (com espécies apresentando valores intermediários de dimorfismo, como exemplo *Pan troglodytes*). No sistema poliândrico, fêmeas apresentaram aumento do tamanho corporal em relação aos machos, mecanismo de seleção de tamanho semelhante ao que ocorre com machos poligínicos. E, por fim, primatas monogâmicos apresentaram monomorfismo entre os sexos, tanto machos quanto fêmeas apresentando tamanho corporal semelhante. É válido ressaltar que, apesar dos resultados de theta (valor do ótimo adaptativo) entre a poliginia ( $\theta = 0.106$ ) e a poliginandria ( $\theta = 0.108$ ) serem estatisticamente semelhantes, a diferença entre as taxas evolutivas ( $\sigma$  poliginia = 0.017,

$\sigma$  poliginandria = 0.006) entre estes dois sistemas reprodutivos suporta a maior variação e magnitude do dimorfismo sexual em poligínicos do que em poliginândricos (Fig. 4), uma vez que taxas maiores assumem um acúmulo mais rápido de variação do fenótipo ao longo do tempo evolutivo (SHERRATT *et al.*, 2018). Nossos resultados são congruentes com o observado em estudos anteriores que também ressaltaram a influência dos comportamentos reprodutivos sob o dimorfismo sexual em primatas, com machos de primatas com múltiplos parceiros (poliginia, poliginandria) possuindo maiores tamanhos corporais (WECKERLY, 1998; PLAVCAN, 2001). O dimorfismo com aumento de fêmeas (*female-biased*), observado em espécies poliândricas, é semelhante ao processo de seleção sexual que ocorre com machos em sistemas poligínicos, porém é menos frequente entre as espécies de primatas (Fig. 3). No caso da poliandria, as fêmeas competem por posições hierárquicas dentro do grupo, monopolização de recursos e os machos geralmente são filopátricos, apresentando baixo nível de agressividade (YAMAMOTO *et al.*, 2010) como observado em calitríquideos como *Callithrix jacchus*, o que pode explicar o efeito da seleção sexual no aumento do tamanho das fêmeas.

A variação do dimorfismo sexual de primatas pode ter sido selecionada e acumulada ao longo da evolução do grupo por meio da própria seleção sexual, em que maiores tamanhos corporais de machos foram selecionados a fim de se obter maior sucesso reprodutivo, por meio da competição e seleção por parceiros (e.g. machos com coloração mais vibrantes, WAITT *et al.* 2003; DIXSON, 2015). Primatas monogâmicos, por sua vez, não apresentaram dimorfismo sexual ao longo da história evolutiva do grupo, isto é, não houve diferença de tamanho entre os sexos quando apresentam este sistema de acasalamento. Sugere-se então que o monomorfismo é selecionado evolutivamente quando há igual investimento entre os sexos, ou seja, quando há uniforme distribuição de recursos e cuidado parental equivalente entre machos e fêmeas (GAULIN e SAILER, 1984; STUMPF *et al.*, 2011). É válido ressaltar que, apesar de se ter constatado a ausência de dimorfismo sexual de tamanho em diversas espécies de primatas (Fig. 3), não significa que esses animais não possam apresentar dimorfismo em outros caracteres (dimorfismo na coloração da pelagem, como o observado em espécies do gênero *Pithecia*, Cebidae; HERSHKOVITZ, 1979).

Hipóteses adaptativas para o dimorfismo tem sido extensivamente testadas e discutidas na literatura científica (BRADLEY e MUNDI, 2008; KAMILAR e POKEMPNER, 2008; SCHIMIDT, 2010; PLAVCAN, 2011), embora estudos anteriores dificilmente incluam os modelos de seleção OU. Hipóteses adaptativas relacionadas a dieta e a locomoção têm sido discutidas em relação a evolução do dimorfismo sexual, principalmente em relação ao viés de macho, onde a magnitude do dimorfismo seria frequentemente favorecida em primatas

frugívoros e terrestres. Com base nesta hipótese, espécies maiores teriam surgido como uma resposta adaptativa à frugivoria, uma vez que congruências filogenéticas entre primatas e angiospermas foram previamente discutidas (FUZESSY *et al.*, 2021). Em relação a locomoção, maiores tamanhos corporais teriam sido selecionados a partir de processos de defesa contra predadores e competição por território (hipótese de predação-defesa, PLAVCAN, 2001). No caso da locomoção, os maiores tamanhos corporais seriam selecionados em animais terrestres do que em arborícolas e escansoriais, uma vez que primatas terrestres são alvo mais vulneráveis do que primatas com hábitos arborícolas e escansoriais (LEUTENEGGER E KELLY, 1977). Em razão da regra alométrica de Rensch (SMITH E CHEVERUD 2001), onde o dimorfismo tenderia a aumentar com o tamanho, é possível que tanto a seleção sexual quanto a seleção natural promovam a variação do dimorfismo sexual em maior ou menor grau ou simultaneamente sobre o fenótipo (tamanho intersexual), porém estes dois mecanismos são pouco testados em conjunto (LITTLEFORD-COLQUHOUN *et al.*, 2019).

Em nossas análises não obtivemos suporte estatístico suficiente para os regimes adaptativos de dieta e locomoção para considerar estas hipóteses como explicações secundárias a variação não explicada pelos sistemas de acasalamento. Entretanto, é possível que a influência da dieta e locomoção sobre a evolução do dimorfismo esteja associada à ampla diversidade ecológica exercida pelos primatas, mesmo que indiretamente. Nossos modelos foram limitados em relação a sua complexidade pela relação entre o número amostral e o número de parâmetros passíveis de serem considerados (COOPER *et al.*, 2016). Essas ressalvas nos impediram de testar modelos de interação entre dieta, locomoção e os sistemas de acasalamento. Law e Mehta (2018) averiguaram se a interação entre comportamento reprodutivo e dieta na variação do dimorfismo de mustelídeos era uma boa hipótese adaptativa. Porém, seus resultados salientam que frequentemente a explicação mais parcimoniosa envolve hipóteses menos complexas, isto é, com menor número de regimes adaptativos. Mesmo assim, fica clara a importância dos modelos OU e dos sistemas de acasalamento na manutenção da magnitude do dimorfismo em primatas, sendo que oito modelos OU foram ranqueados como mais prováveis antes de qualquer modelo Browniano.

Em resumo, foi avaliado como o dimorfismo sexual do tamanho da mandíbula está estruturado filogeneticamente e como e o quão rápido ele acumula em relação aos regimes adaptativos. Até o presente momento, foi verificado que o dimorfismo sexual não é distribuído uniformemente entre os sexos, com machos apresentando tamanho maiores que fêmeas com maior frequência do que o contrário. Visto que a discussão sobre este tema na literatura de primatas levanta a hipótese de um conjunto de fatores distintos (e.g. seleção sexual e interações

ecológicas) atuando na evolução do dimorfismo sexual de primatas (FLEAGLE, 1999; SANTANA *et al.*, 2012), destacamos a necessidade de ampliar a amostragem das espécies aqui analisadas para analisar modelos mais complexos, que testam a interação entre diferentes hipóteses ecológicas e de comportamento reprodutivo.

## REFERÊNCIAS

ACKERMANN, R.R.; CHEVERUD, J.M. **Morphological Integration in Primate Evolution**. In: Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes. Edited by: Massimo Pigliucci and Katherine Preston. Published by Oxford University Press, Inc. 198, Madison Avenue, New York 10016, 2004.

ARISTIDE, L.; STRAUSS, A.; HALENAR-PRICE, L.B.; GILLISSEN, E.; CRUZ, F.W.; CARTELLE, C.; ROSENBERGER, A.L.; LOPES, R.T.; DOS REIS, S.F.; PEREZ, S.I. **Cranial and endocranial diversity in extant and fossil atelids (Platyrrhini: Atelidae): a geometric morphometric study**. American Journal of Physical Anthropology, v. 169, p.322-331, 2019.

BALME, G.A.; LE ROEX, N.; ROGAN, S.M.; HUNTER, L.T.B. **Ecological opportunity drives individual dietary specialization in leopards**. Journal of Animal Ecology, v.89, p. 589-600, 2020.

BEAULIEU, J.M.; JHWUENG, D.C.; BOETTIGER, C.; O'MEARA, B.C. **Modeling Stabilizing Selection: Expanding the Ornstein-Uhlenbeck model of adaptive evolution**. Evolution, v. 66, n. 8, p. 2369-2383, 2012.

BEAULIEU, J.M.; O'MEARA, B. **Package Ouwie: Analysis of Evolutionary rates in an OU Framework**, version 2.6, 2021.

BLOMBERG, S.P.; GARLAND, T JR.; IVES, A.R. **Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile**. Evolution, v. 57, n.4, p. 717-745, 2003.

BOUCHER, F.C.; DÉMERY, V. **Inferring Bounded Evolution in Phenotypic Characters from Phylogenetic Comparative Data**. Systematic Biology, v. 65, n. 4, p. 651–661, 2016.

BRADLEY, B.J.; MUNDI, N.I. **The primate palette: the evolution of primate coloration**. Evolutionary Anthropology, v.17, n.2, p. 97-111, 2008.

BUBADUÉ, J.M.; MELORO, C.; HENDGES, C.; BATTISTELLA, T.; CARVALHO, R.; CÁCERES, N.C. **Clinal and allometric variation in the skull of sexually dimorphic opossums**. Journal of Mammalian Evolution, v.28, p. 185-198, 2020.

BUTLER, M.A.; KING, A.A. **Phylogenetic Comparative Analysis: A modeling approach for adaptive evolution**. The American Naturalist, v.164, n. 6, p. 683-695, 2004.

CÁCERES, N.C.; MELORO, C.; CAROTENUTO, F.; PASSARO, F.; SPONCHIADO J.; MELO, G.L.; RAIA, P. **Ecogeographical variation in skull shape of capuchin monkeys**. Journal of Biogeography, v. 41, n. 3, p. 501-512, 2014.

CASSINI, M.H. **Role of fecundity selection on the evolution of sexual size dimorphism in mammals**. Animal Behaviour, v. 128, p. 1-4, 2017.

CASSINI, M.H. **Sexual size dimorphism and sexual selection in primates**. Mammal Review, v. 50, p. 231-239, 2020.

CARDINI, A.; ELTON, S. **Variation in guenon skulls (II): Sexual dimorphism.** Journal of Human Evolution, n. 54, p. 638-647, 2008.

COOPER, N.; THOMAS, G.H.; VENDITTI, C.; MEADE, A.; FRECKLETON, R.P. **A cautionary note on the use of Ornstein-Uhlenbeck models in macroevolutionary studies.** Biological Journal of the Linnean Society, v. 118, p. 64-77, 2016.

DARWIN, C. **The descent of man and selection in relation to sex.** John Murray, London, 1871.

DÍAZ-MUÑOZ, S.L.; BALES, K.L. **“Monogamy” in Primates: Variability, trends and synthesis- Introduction to special issue on Primate Monogamy.** American Journal of Primatology, v. 78, n.3, p. 283-287, 2016.

DIXSON A. **Primate sexuality.** The International Encyclopedia of Human Sexuality, First Edition. Edited by Patricia Whelehan and Anne Bolin. 2015 John Wiley & Sons, Inc. Published 2015 by John Wiley & Sons, Inc, p. 1-9. 2015.

ESTRADA, A.; GARBER, P.A.; RYLANDS, A.B.; ROOS, C.; FERNANDEZ-DUQUE, E.; DI FIORE, A.; NEKARIS, A.I.; NIJMAN, V.; HEYMANN, E.W; LAMBERT, J.E.; ROVERO, F.; BARELLI, C.; SETCHELL, J.M; GILLESPIE, T.R.; MITTERMEIER, R.A.; ARREGOITIA, L.V.; DE GUINEA, M.; GOUVEIA, S.; DOBROVOLSKI, R.; SHANEE, S.; SHANEE, N.; BOYLE, S.A.; FUENTES, A.; MACKINNON, K.C.; AMATO, K.R.; MEYER, A.L.S.; WICH, S.; SUSSMAN, R.W.; PAN, R.; KONE, I.; LI, B. **Impending extinction crisis of the world’s primates: why primates matter?** Science Advances: Primatology, v.3, n.1, p. 1-17 , 2017.

FLEAGLE, J.G. **Primate adaptation and evolution.** New York: Academic Press,1999.

FORD, S. M.; DAVIS, L. C. **Systematics and body size: implications for feeding adaptations in New-World monkeys.** American Journal of Physical Anthropology, v. 88, p. 415–468, 1992.

FRECKLETON, R.P.; HARVEY, P.H. **Detecting non-brownian trait evolution in adaptive radiations.** Plos Biology, v.4, n. 11, p. 2104-2111, 2006.

GAMARRA, B.; DELGADO, M.N; ROMERO, A.; GALBANY, J.; PÉREZ-PÉREZ, A. **Phylogenetic signal in molar dental shape of extant and fossil catarrhine primates.** Journal of Human Evolution, v. 94, p. 13-27, 2016.

GAULIN, S.J.C.; SAILER, L.D. **Sexual dimorphism in weight among the primates: The relative impact of allometry and sexual selection..** International Journal of Primatology, v. 5, p. 515–535, 1984.

HERRERA, J.P. **Interactions between plants and primates shape community diversity in a rainforest of Madagascar.** Journal of Animal Ecology, v. 85, p. 982-993, 2016.

HERSHKOVITZ, P. **The species of Sakis, Genus *Pithecia* (Cebidae, Primates), with notes on Sexual Dichromatism.** Folia Primatologica, v. 31, n. 1, p. 1-22, 1979.

- JANICKE, T.; FROMOTEIL, S. **Sexual selection and sexual size dimorphism in animals.** The Royal Society: Biology Letters, v. 17, n. 9, p. 1-6, 2021.
- KAMILAR, J.M.; POKEMPNER, A.A. **Does Body Mass Dimorphism increase male-female dietary niche separation? A comparative study of primates.** Behaviour, v. 145, n. 9, p. 1211-1234, 2008.
- KAMILAR, J.M.; COOPER, N. **Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history.** Philosophical Transactions of the Royal Society B, v. 368, n. 1618, p. 1-10, 2013.
- KAPPELER, P.M.; HEYMANN, E.W. **Nonconvergence in the evolution of primate life history and socio-ecology.** Biological Journal of the Linnean Society, v. 59, p. 297-326, 1996.
- KURLAND, J.A.; GAULIN, S.J.C. **Comparability among measures of primate diets.** Primates, v. 28, n. 1, p. 71-77, 1987.
- LAW, C.J.; MEHTA, R.S. **Carnivory maintains cranial dimorphism between males and females: evidence for niche divergence in extant Musteloidea.** Evolution, v.72, n. 9, p. 1950-1961, 2018.
- LITTLEFORD-COLQUOHOUN, B.L.; CLEMENTE, C.; THOMPSON, G.; CRISTESCU, R.H.; PETERSON, N.; STRICKLAND K.; STUARTFOX, D.; FRERE, C.H. **How sexual and natural selection shape sexual size dimorphism: evidence from multiple evolutionary scales.** Functional Ecology, v.33, p. 1446-1458, 2019.
- LOVICH, J.E.; GIBBONS, J.W. **Review of techniques for quantifying sexual size dimorphism.** Growth, Development and Aging, v. 56, n. 4, p. 269–281, 1992.
- LYNCH ALFARO, J. **The Monkeying of the Americas: Primate Biogeography in the Neotropics.** Annual Review of Anthropology, v. 46, n. 1, p. 317-336, 2017.
- MARROIG, G.; CHEVERUD, J.M. **Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys.** Evolution, v. 59, n. 5, p. 1128–1142, 2005.
- MELORO, C.; CÁCERES, N. C.; CAROTENUTO, F.; SPONCHIADO, J.; MELO, G.L.; PASSARO, F. e RAIA, P. **Chewing on trees: Constraints and adaptation in the evolution of the primate mandible.** Evolution, v. 69, n. 7, p. 1690-1700, 2015.
- MORI, E.; MAZZA, G.; LOVARI, S. **Sexual dimorphism.** In: Vonk J., Shackelford T. (eds) Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior. Springer, Cham, p. 1-7, 2017.
- PETERSDORF, M.; HIGHAM J.P. **Mating systems (primates).** JohnWiley & Sons, Inc. Published 2018 by JohnWiley & Sons, Inc, p: 1-5.
- PINCHEIRA-DONOSO, D.; TREGENZA, T.; BUTLIN, R.K.; HODGSON, D. J. **Sexes and species as rival units of niche saturation during community assembly.** Global Ecology and Biogeography, v. 27, p. 593–603, 2018.
- PLAVCAN, J.M. **Canine Size and Shape in Male Anthropoid Primates.** American Journal of Physical Anthropology, v. 92, p. 201-216, 1993.

PLAVCAN, J.M. **Sexual Dimorphism in Primate Evolution**. Yearbook of Physical Anthropology, v. 44, p. 25-53, 2001.

PLAVCAN, J.M. **Understanding dimorphism as a function of changes in male and female traits**. Evolutionary Anthropology, v. 20, n. 4, p. 143-155, 2011.

REVELL, L.J. **Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things)**. Methods in Ecology and Evolution, v. 3, p. 217–223, 2012.

ROHLF, F.J.; SLICE, D. **Extensions of the Procrustes Method for the optimal superimposition of landmarks**. Systematic Zoology, v. 39, n. 1, p. 40-59, 1990.

ROTHMAN, J.M.; CHAPMAN, C.A.; PELL, A.N. **Fiber-Bound Nitrogen in Gorilla Diets: Implications for Estimating Dietary Protein Intake of Primates**. American Journal of Primatology, v. 70, p. 690–694, 2008.

SANTANA, S.; LYNCH -ALFARO, J.; ALFARO, M.E. **Adaptive evolution of facial colour patterns in Neotropical primates**. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, v. 279, n. 1736, p. 2204-2211, 2012.

SCHIMIDT, M. **Locomotion and postural behaviour**. Advances in Sciences and Research, v. 5, p. 23-29, 2010.

SCHLIEP, K.; PARADIS, E.; MARTINS, L.O.; POTTS, A.; WHITE, T.W.; STACHNISS, C.; KENDALL, M.; HALABI, K.; BILDERBEEK, R.; WINCHELL, K.; REVELL, L.; GILCHRIST, M.; BEAULIEU, J.; O’MEARA, B.; QU, L. **Package ‘phangorn’: Phylogenetic reconstruction and analysis**. Version 2.8.1, 2021.

SEGURA, V.; CASSINI, G.H.; PREVOSTI, F.J.; MACHADO, F.A. **Integration or Modularity in the mandible of canids (Carnivora: Canidae): a geometric morphometric approach**. Journal of Mammalian Evolution, v. 28, p. 145-157, 2020.

SHERRATT, E.; SERB, J.M.; ADAMS, D.C. **Rates of morphological evolution, asymmetry and morphological integration of shell shape in scallops**. BMC Evolutionary Biology, v. 17, n. 1, p. 1-11, 2018.

SHULTZ, S. **Socioecology, phylogeny and social organization**. In: Fuentes, A (ed). The International Encyclopedia of Primatology, John Wiley & Sons, inc, with permission, p. 1-3, 2018.

SMITH, R.J.; CHEVERUD, J.M. **Scaling of sexual dimorphism in body mass: a phylogenetic analysis of Rensch’s rule in primates**. International Journal of Primatology, v. 23, n. 5, p. 1095–1135, 2001.

STUMPF, R.M.; MARTINEZ-MOTA, R.; MILICH, R.M.; RICHNI, N.; SHATTUCK, M.R. **Sexual conflict in Primates**. Evolutionary Anthropology, v. 20, n. 2, p.:62-75, 2011.

TEMERIN, L.A.; CANT, J.G.H. **The evolutionary divergence of Old World Monkeys and Apes**. The American Naturalist, v. 122, n.3, p. 335-351, 1983.

TSUJI, K.; FUKAMI, T. **Sexual dimorphism and species diversity: from clades to sites.** Trends in Ecology & Evolution, v. 35, n.2, p. 105-114, 2020.

UPHAM, N.S.; ESSELSTYN, J.A.; JETZ, W. **Inferring the mammal tree: species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution and conservation.** Plos Biology, v.17, n. 2, p. 1-44, 2019.

WAITT, C; LITTLE, A.C.; WOLFENSOHN, S.; HONESS, P.; BROWN, A.P.; BUCHANAN-SMITH, H.M.; PERRETTI, D.I. **Evidence for *Rhesus* macaques suggests that male coloration plays a role in female primate mate choice.** The Royal Society, v. 270, p. 144-146, 2003.

WECKERLY, F.W. **Sexual-size Dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals.** Journal of Mammalogy, v. 79, p. 1, p. 33-52, 1998.

YAMAMOTO, M.E.; ARAUJO, A.; de SOUZA, M.B.C.; ARRUDA, M.F. **Social organization in *Callithrix jacchus*: cooperation and competition, (chapter 8).** In: Behavioral ecology of tropical animals. Advances in the Study of Behavior, v. 42, p. 259-273, 2010.