MUSEU DE ZOOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

**Filogenia da tribo Callitrichini Thomas, 1903 (Primates,
Platyrrhini, Callitrichinae), com base em caracteres morfológicos**

Guilherme Siniciato Terra Garbino

São Paulo
2013

GUILHERME SINICIATO TERRA GARBINO

**Filogenia da tribo Callitrichini Thomas, 1903 (Primates,
Platyrrhini, Callitrichinae), com base em caracteres morfológicos**

Dissertação apresentada ao
programa de Pós-Graduação do
Museu de Zoologia da
Universidade de São Paulo para o
obtenção do título de Mestre em
Sistemática, Taxonomia Animal e
Biodiversidade

Orientador: Prof. Dr. Mario de
Vivo

São Paulo
2013

Autorização

Autorizo a reprodução e divulgação parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

I authorize the reproduction and dissemination of this work in part, by any means, electronic or conventional, for study and research, provide the source is cited.

Ficha catalográfica

Garbino, Guilherme Siniciato Terra

Filogenia da tribo Callitrichini Thomas, 1903 (Primates, Platyrrhini, Callitrichinae), com base em caracteres morfológicos / Guilherme Siniciato Terra Garbino; orientador Mario de Vivo. – São Paulo, SP: 2013.

192 p.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2013.

1. Callitrichini. 2. Filogenia – Callitrichini. 3. Primatas - Filogenia I. Vivo, Mario. II. Título.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Mario de Vivo

Orientador

Agradecimentos

Ao escrever essas páginas, certamente a parte mais descontraída de uma dissertação, não posso deixar de pensar na frase do fisiologista francês Claude Bernard, que talvez já tenha se tornado um chavão nesse tipo de coisa: “A arte é Eu, a ciência é Nós”. Absolutamente, só pude me satisfazer com este trabalho graças em grande parte ao auxílio das pessoas abaixo mencionadas, que dedicaram livremente parte de seu tempo a me ajudar. Por quaisquer erros e devaneios aqui contidos, no entanto, me considero o único culpado.

Gostaria de agradecer primeiramente ao Professor Dr. Mario de Vivo pela orientação e pela confiança depositada em mim, desde meu ingresso na mastozoologia, quando da minha iniciação científica em 2008, até o presente. Por ter contribuído imensamente ao desenvolvimento em mim de um pensamento científico e crítico e por me ensinar a ter uma conduta sempre honesta neste ramo.

Ao programa de pós-graduação em Sistemática, Taxonomia animal e Biodiversidade do Museu de Zoologia da USP na pessoa do coordenador, Prof. Dr. Mario de Pinna. Ao Mario agradeço também por toda a ajuda fornecida nesse período. À secretaria de pós-graduação, principalmente à Marta Maria que me aguentou durante esses anos instáveis do começo da pós do museu, ao Omair e à Sônia que também foram muito importunados por mim.

À técnica da coleção do MZUSP Juliana Gualda, pela amizade e por toda ajuda oferecida, desde 2008. Ao Ismael P. de Jesus, com quem tiver o prazer de conviver na seção de mastozoologia do museu, desde 2010.

A meu amigo e professor Fabio Oliveira do Nascimento, pela amizade e pelas sempre ótimas conversas sobre sistemática, mamíferos e a vida, algumas das quais sempre me acompanharão (outras já esqueci... para meu próprio bem). Também por ter me ajudado a interpretar meus resultados, pelas ótimas ilustrações, pela leitura crítica e pela ajuda nas análises estatísticas, desde o início até agora.

À minha grande amiga Carla Aquino, pela inestimável, longa e grande amizade, ajuda e companheirismo nesses mais de cinco anos. Pelas discussões sobre minha dissertação, em diversas partes de sua produção. Tenho orgulho de ter “crescido junto” com você!

A meu amigo Rafael Marcondes pela grande amizade, desde os tempos de graduação. Agradeço especialmente pelas inúmeras revisões e comentários enriquecedores em diversas fases da produção desta dissertação.

À Thalita Alves, pelos anos de amizade e paciência, ao lado de quem eu tive prazer de morar, espalçar (= chorar de rir) e trabalhar.

À Gabi Rezende, minha micoleãozóloga favorita, não tenho como agradecer suficientemente pela amizade e companhia nessa reta final. Você sabe que foi a culpada por muitas coisas boas que me aconteceram nesses últimos meses, além de ter sido

minha inspiração e motivação. Por isso eu te perdôo por pegar no meu pé pra terminar essa dissertação antes do prazo...

À querida Anna Ferraroni, pelo aprendizado e companhia nesse último ano e meio. E também pelos risotos, pastas, frittatas, cynares, fernets, risadas e pela May(i)a!

Ao campeão Marcus “Puera” Brandão, por toda ajuda nesse período, pela amizade, pelas risadas e pelas aventuras nesses matos da vida.

A meus queridos amigos do MZUSP, alguns antigos, outros novos e outros sumidos: Aline Corrêa, Aninha Dornellas, Ariane Gouvea, Deborah “Luna”, Fábio Schunck, Fernanda Bocalini, Glaucia del Rio, Gustavo Bravo, Léo Novaes, Luciane Ferreira, Marco Rego (grande Marcola), Marina Somenzari, Nati Aristizábal, Rodrigo “Portuga”, Sérgio, Thalita Alves, Thiago “Pudim” Vernaschi, Vagner Cavarzere, Vitor Piacentini, Vivian Trevine e Yolanda Salgueiro.

À minha querida amiga Carol Aires, que mesmo distante neste período, continua sendo uma pessoa que muito admiro. Ao Felipe Martins, pela ajuda nas etapas iniciais, com a obtenção dos programas de filogenia. Serei sempre grato à Carol e ao Adalberto, pois a eles devo minhas primeiras experiências com trabalho de campo em mamíferos. À Thais, presente nos melhores e piores momentos da primeira metade desse mestrado.

Às bibliotecárias do MZUSP, Dione Serripietri e Marta Zamana e ao Ricardo. Pela grande e inestimável ajuda na obtenção das mais obscuras referências e ajuda na formatação do produto final.

Aos Drs. Suely Marques-Aguiar e José de Souza e Silva-Júnior (Cazuza) do MPEG pelo acesso aos espécimes depositados nessa instituição. Ao Cazuza por toda ajuda neste período.

Ao Dr. João Alves Oliveira e ao técnico de coleções Sérgio M. Vaz do MNRJ por permitir o acesso aos espécimes depositados nessa instituição. Ao Sérgio M. Vaz por me enviar prontamente informações sobre e fotos de espécimes depositados no MNRJ.

À Dra. Maria Nazareth do INPA por permitir o acesso à coleção desta instituição. À Manoela Borges pelas fotos requisitadas e ao Alexandre Somavilla pela estadia em Manaus.

À Dra. Mariluce (Malu) Messias da UNIR-RO, pelo acesso à coleção zoológica desta instituição.

Aos amigos do MPEG, Abílio Ohana, Victor Fonseca e Michelle Mercês, os quais foram importunados por mim, repetidas vezes (Victor principalmente), para a obtenção de fotos e artigos, todos imprescindíveis.

Aos outros amigos(as) mastozoólogos(as) espalhados pelo país (e às vezes fora dele!): Ana Fegies (Naná), Anderson Feijó (Fumaça), Edmara Gregorin, Edson Fiedler, Elisandra Chiquito, Fabio Machado (Lugar), Gabi Rezende, Gustavo Libardi (Napster),

Ivan Junqueira, Joyce Rodrigues (Cem), Leandro Godoy, Ligiane Moras, Pam Brennand, Paulo R. Roth, Puera, Raul Fonseca e Thiago Semedo.

Ao Felipe Ennes Silva, por compartilhar informações não publicadas (e empolgantes) sobre *Mico marcai* e *M. humilis*, que foram muito valiosas para a discussão de meu projeto.

Aos ornitólogos, Prof. Dr. Luis Fabio Silveira, Dr. Vitor Q. Piacentini, Marco Rego, Thiago Vernaschi, Bret Whitney e Fábio Schunck, pelo grande auxílio na obtenção de novos espécimes, gravações e fotos, essenciais para meu estudo. Ao professor Luis Fabio Silveira por disponibilizar o uso do estereomicroscópio com câmera embutida da seção de ornitologia do MZUSP.

Ao Dr. Alexandre Percequillo, pela oportunidade de conhecer o incrível rio Abacaxis, onde pude observar um *Mico* na natureza pela primeira vez, além de conhecer o seu Gilson, o dono original do barco “Callibella”, uma figuraça digna de nota.

À Dra. Susan M. Ford da Southern Illinois University, por me incentivar a realizar este trabalho, pelas valorosas sugestões, pelo envio de bibliografia importantíssima (e difícil de obter) e por responder com prontidão às minhas muitas perguntas, principalmente no início de meu trabalho. À professora Dra. Lesa C. Davis, da Northeastern Illinois University que me forneceu seus dados “crus” para comparação, os quais me fizeram seguir muito mais seguro em meu trabalho.

Aos professores Dr. Marcio M. de Moraes Jr., Dr. Alfred L. Rosenberger e ao Dr. Richard F. Kay pelo envio de bibliografia fundamental para meu trabalho. À Jill Lucena da Conservation International, que sempre me enviou prontamente qualquer edição atrasada da Neotropical Primates.

Por fim, agradeço a meus pais, José e Lucia, e meu irmão Henrique, por me incentivarem e acreditarem em mim. Ao meu pai, o primeiro cientista que conheci, por ser uma inspiração e modelo.

Este trabalho recebeu suporte financeiro da CAPES, incluindo auxílio financeiro da CAPES PROAP 055/2011 e 055/2013. Recebi também auxílio financeiro da Sociedade Brasileira de Mastozoologia (SBMz) para apresentar parte de meus resultados no II congresso latinoamericano de mastozoologia em 2012.

“I do remember one thing.
It took hours and hours but...
by the time I was done with it
I was so involved
I didn't know what to think.
I carried it around with me
for days and days...
playing little games
like not looking at it for a whole day
and then... looking at it.
to see if I still liked it.
I did.”

A. Belew e M. Belew - Indiscipline

“Quem se olha em espelho, o faz partindo de preconceito afetivo, e um mais ou menos falaz pressuposto: ninguém se acha na verdade feio: quando muito, em certos momentos, desgostamo-nos por provisoriamente discrepantes de um ideal estético já aceito. Sou claro? O que se busca, então, é verificar, acertar, trabalhar um modelo subjetivo, preexistente; enfim, ampliar o ilusório, mediante sucessivas novas capas de ilusão. Eu, porém, era um perquiridor Imparcial, neutro absolutamente. O caçador de meu próprio aspecto formal, movido por curiosidade, quando não impessoal, desinteressada; para não dizer o urgir científico. Levei meses.”

J. Guimarães Rosa – O Espelho

Resumo

Quatro gêneros compõem a tribo Callitrichini: *Callibella* (monotípico), *Callithrix* (com seis espécies), *Cebuella* (monoespecífico) e *Mico* (com 13 espécies, recentemente desmembrado de *Callithrix* por filogenias moleculares). As espécies da tribo ocorrem desde o sudeste do Brasil (estado de São Paulo), até o sul da Colômbia (departamento de Putumayo). Atualmente, morfologistas não reconhecem a validade de *Mico*, e *Callibella* não é reconhecido em algumas filogenias moleculares. Com o objetivo de testar a validade desses quatro gêneros, estabelecer hipóteses de relacionamento entre eles e entre as espécies que os compõem, realizei uma filogenia morfológica incluindo todas 21 espécies atualmente reconhecidas para o grupo. O grupo-externo é constituído por *Callimico goeldii*, *Leontopithecus chrysomelas*, *L. chrysopygus*, *Saguinus fuscicollis weddelli*, *S. midas midas*, *Saimiri ustus* e *Callicebus moloch*. Foram obtidos 80 caracteres, 34 considerados multiestado. Desse total, quatro são morfológicos quantitativos, 21 tegumentares e 51 osteológicos quantitativos, um cariológico e três vocais. Para comparar os caracteres osteológicos e tegumentares, duas análises utilizando somente caracteres desses sistemas foram realizadas. Na análise tegumentar, foram obtidas 72 árvores com comprimento (l) de 84 passos e um índice de consistência (IC) de 0,571. A análise osteológica resultou em 12 árvores (l = 104; IC = 0,635). Comparando os IC, os caracteres de pelagem se revelaram mais homoplásticos que os osteológicos. Ainda, os primeiros resolviam principalmente as relações em níveis taxonômicos menos inclusivos, *i.e.* relações interespecíficas, enquanto que os osteológicos recuperavam tribos e gêneros. Após uma busca exata, utilizando os 80 caracteres, obtive uma única árvore totalmente resolvida (l = 211, IC = 0,588 e índice de retenção = 0,787). O monofiletismo de Callitrichini foi evidenciado, e o clado apresentou suporte Bremer igual a 10 passos. O grupo irmão da tribo foi *Leontopithecus*. A topologia do grupo-interno foi a seguinte: (((((*Mico argentatus* + *M. leucippe*) *M. emiliae*) ((*M. marcai* + *M. nigriceps*) *M. rondoni*)) (*M. acariensis* + *M. melanurus*)) ((*M. mauesi* + *M. humeralifer*) *Callibella humilis*) ((*M. intermedius* + *M. saterei*) *M. chrysoleucos*)) *Cebuella pygmaea*) ((*Callithrix jacchus* + *C. penicillata*)) ((*C. aurita* + *C. flaviceps*) (*C. geoffroyi* + *C. kuhlii*))). Devido à posição de *Callibella*, considero o gênero como sinônimo júnior de *Mico*, sendo *M. humilis* um representante diminuto do gênero provavelmente por ocorrer em simpatria com *M. marcai*. *Callithrix* é altamente autapomórfico, com nove sinapomorfias e um alto suporte de Bremer (7 passos). A relação *Cebuella* + *Mico* é inédita em estudos morfológicos e o grupo foi unido por sete sinapomorfias (suporte de Bremer = 5). Devido ao alto número de autapomorfias em *Callithrix*, o considero um gênero adaptado à sazonalidade e ao ambiente floristicamente pobre do leste do Brasil. A dicotomia inicial de *Mico* corresponde aproximadamente à clássica separação taxonômica das espécies “com tufo” e “sem tufo”. As relações interespecíficas desse gênero revelam um grupo parafilético ocorrendo no interflúvio Madeira/Tapajós. Este trabalho, portanto, reconhece três gêneros em Callitrichini: *Callithrix*, *Cebuella* e *Mico*, sendo a primeira filogenia morfológica a obter (*Cebuella* + *Mico*) e a primeira a propor que *M. humilis* estaria inserido em um subclado de *Mico*.

Abstract

A morphological phylogeny of Callitrichini Thomas, 1903 (Primates, Platyrrhini, Callitrichinae)

The tribe Callitrichini is composed of four marmoset genera: *Callibella* (monotypic, described in 2003), *Callithrix* (six species), *Cebuella* (monospecific) and *Mico* (13 species, recently revalidated based on molecular phylogenies). These species occur from southeastern Brazil to southern Colombia. Presently, morphologists do not recognize *Mico* as valid, and *Callibella* is also not recognized in molecular phylogenies. Aiming to test the validity of these genera and formulate relationships hypotheses among them and their species, I carried out a morphological phylogeny including all 21 currently recognized species of marmosets. The outgroup was composed of *Callimico goeldii*, *Leontopithecus chrysomelas*, *L. chrysopygus*, *Saguinus fuscicollis weddelli*, *S. midas midas*, *Saimiri ustus* e *Callicebus moloch*. A total of 80 characters, 34 multistate, were obtained. From this number, four are quantitative morphological, 21 qualitative tegumentar and 51 osteological, a karyological and three vocal. In order to compare tegumentary and osteological character set, two analyses, using exclusively characters from these morphological systems were carried out. On the tegumentar analysis, 72 trees with a length (l) of 84 steps and consistency index (CI) of 0.571, were obtained. The osteological analysis resulted in 12 trees (l = 104; IC = 0.635). By comparing the CIs, the pelage characters revealed to be more homoplastic than the osteological ones. Still, the former were better at resolving relationship at less inclusive levels, taxonomically, *i.e.* interspecific relations, while osteological characters recovered tribes and genera. After an exhaustive search, including all 80 characters, a single completely resolved tree was obtained (l = 211, IC = 0.588, retention index = 0.787). Callitrichini turned out to be a monophyletic group, with a Bremer support of 10 steps. The lion-tamarin genus *Leontopithecus* was its sister group. The ingroup topology was as follows: (((((Mico argentatus + M. leucippe) M. emiliae) ((M.marcai + M. nigriceps) M. rondoni)) (M. acariensis + M. melanurus)) ((M. mauesi + M. humeralifer) Callibella humilis) ((M. intermedius + M. saterei) M. chrysoleucos)) Cebuella pygmaea) ((Callithrix jacchus + C. penicillata)((C. aurita + C. flaviceps)(C. geoffroyi + C. kuhlii))). *Callibella* was nested inside *Mico*, and therefore it is to be regarded as a junior synonym of it. The significantly smaller size of *Mico humilis* may be related to the fact that it occurs sympatrically with *M. marcai*. *Callithrix* is a highly autapomorphic genus, with nine characters supporting it and a Bremer support of seven steps. Due to this fact, the genus is herein considered to be an eastern Brazil specialist. The clade *Cebuella* + *Mico*, supported by seven synapomorphies (Bremer support = 5), is recovered for the first time in a morphological work. The first dichotomy in *Mico* corresponds roughly to the classical “tufed” and “untufed” division. The interspecific relations among this genus reveal a paraphyletic group inhabiting the Madeira/Tapajós interfluvium. This work therefore recognizes three marmoset genera: *Callithrix*, *Cebuella* and *Mico*, being the first morphological phylogeny to obtain (*Cebuella* + *Mico*) and the first one to propose that *M. humilis* is nested within *Mico*.

Sumário

1. Introdução.....	1
1.1. Diversidade de Platyrrhini, com ênfase em Callitrichinae Thomas, 1903	1
1.2. A tribo Callitrichini (<i>Callithrix</i> , <i>Callibella</i> , <i>Cebuella</i> , <i>Mico</i>): monofiletismo e posição filogenética.....	4
1.3. Os gêneros atualmente reconhecidos para Callitrichini	13
1.3.1. <i>Callibella</i> Roosmalen & Roosmalen, 2003	13
1.3.2. <i>Cebuella</i> Gray, 1866	14
1.3.3. <i>Callithrix</i> Erxleben, 1777	14
1.3.4. <i>Mico</i> Lesson, 1840	15
2. Objetivos	17
3. Material e Métodos.....	18
3.1. Material examinado e escolha dos grupos externo e interno.....	18
3.1.1. Material examinado e coleções	18
3.1.2. Definição do grupo-externo.....	18
3.1.2. Definição do grupo-interno	20
3.2. Levantamento dos caracteres e terminologia utilizada.....	21
3.2.1. Caracteres osteológicos contínuos.....	21
3.2.2. Caracteres de pelagem e tegumento	21
3.2.3. Caracteres osteológicos discretos	23
3.2.4. Medidas osteológicas	24
3.2.5. Caracteres vocais.....	30
3.3. Análise filogenética.....	30
4. Resultados	34
4.1. Descrição dos caracteres e estados de caráter	34
4.1.1. Caracteres quantitativos	34
4.1.2. Pelagem e tegumento	38
4.1.3. Crânio.....	49
4.1.4. Dentes.....	55
4.1.5. Pós-crânio.....	62
4.1.6. Cariótipo.....	79
4.1.7. Vocais.....	80
4.1.8. Caracteres não incluídos na análise.....	82
4.2. Análises filogenéticas.....	86
4.2.1. Análise de congruência entre os caracteres de pelagem e tegumento e osteológicos	86
4.2.3. Forçando a posição de <i>Callimico</i> como grupo-irmão de Callitrichini.....	101

4.2.4. Incongruência entre os conjuntos morfológicos.....	104
5. Discussão	105
5.1. Comparação dos resultados obtidos dos conjuntos osteológico e morfológico externo ou "Caracteres osteológicos vs. de pelagem"	105
5.2. Filogenia de Callitrichini.....	111
5.2.1. O grupo irmão de Callitrichini	111
5.2.2. Relações intergenéricas de Callitrichini	118
5.2.3. Relações entre as espécies de <i>Callithrix</i>	120
5.2.4. Relações entre os Callitrichini amazônicos.....	121
5.3. Quo vadis <i>Callibella</i> ?.....	127
5.4. Considerações biogeográficas para Callitrichini	132
5.4.1. A primeira dicotomia: leste do Brasil - Amazônia.....	132
5.4.2. Diversificação em <i>Callithrix</i>	134
5.4.3. Posição ecofilogenética de <i>Callithrix</i>	136
5.4.4. Diversificação dos Callitrichini amazônicos: <i>Cebuella</i> e <i>Mico</i>	140
5.5. Proposta de classificação da subfamília Callitrichinae Thomas, 1903.....	147
6. Conclusões.....	160
7. Referências Bibliográficas	161
APÊNDICE I – Material examinado.....	182
APÊNDICE II – Matriz de caracteres.....	188

Lista de Figuras

Figura 1.1. Cladograma dos gêneros vivos de Platyrrhini.....	2
Figura 1.2. Distribuição dos quatro gêneros de Callitrichini.....	5
Figura 1.3. Primeiras tentativas de estabelecer uma filogenia de calitriquídeos.....	6
Figura 3.1. Campos cromogenéticos utilizados no presente estudo.....	22
Figura 3.2. Principais cúspides, cíngulos e bacias do molar superior e inferior de um primata generalizado.....	24
Figura 3.3. Altura da cabeça do úmero.....	25
Figura 3.4. Largura do epicôndilo medial do úmero.....	26
Figura 3.5. Largura do fêmur na altura do trocanter menor.....	26
Figura 3.6. Crânio de <i>Mico</i> em vista dorsal e ventral; mandíbula de <i>Mico</i> em vista lateral.....	28
Figura 3.7. Medidas do primeiro e segundo molares superiores.....	29
Figura 4.1. Caráter 1: largura do epicôndilo medial do úmero. Caráter 2: índice intermembral. Caráter 3: índice de redução do segundo molar. Caráter 4: largura do fêmur no trocanter menor.....	37
Figura 4.2. Caráter 6: presença de faixa mediana sagital escura na cabeça de juvenis.....	46
Figura 4.3. Caráter 9: máscara de pelos brancos ao redor da face.....	46
Figura 4.4. Caráter 10: região da frente.....	47
Figura 4.5. Caráter 12: pigmentação facial.....	47
Figura 4.6. Caracteres e estados de caráter em um desenho esquemático em vista dorsal.....	48
Figura 4.7. Caráter 26: região nasal em perfil.....	65
Figura 4.8. Caráter 28: Diagrama de Dice-Leeras da razão entre a largura através dos caninos pela largura através dos primeiros molares.....	65
Figura 4.9. Caráter 29: espinho nasal posterior no palatino.....	66
Figura 4.10. Caráter 30: palato ósseo.....	66
Figura 4.11. Caráter 36: espinho petrosal.....	67
Figura 4.12. Caráter 40: altura do côndilo mandibular em relação ao plano oclusal.....	68
Figura 4.13. Caráter 42: formato do processo coronóide.....	69
Figura 4.14. Caráter 44: alinhamento da denteção anterior (i1,2 e c), vista oclusal.....	70
Figura 4.15. Caráter 45: mesioestilo e distoestilo.....	71
Figura 4.16. Caráter 47: tamanho relativo do canino inferior.....	71
Figura 4.17. Caráter 48: orientação dos caninos inferiores, em vista frontal.....	72
Figura 4.18. Caráter 54: posição e tamanho do trigonido de m1 em relação ao talonido.....	72
Figura 4.19. Caráter 59: forma e tamanho de I2 em relação à I1.....	73
Figura 4.20. Caráter 64: cíngulo lingual de P4.....	74
Figura 4.21. Caráter 66: posição do protocone de M1.....	74
Figura 4.22. Caráter 67: morfologia do entocíngulo de M1.....	75
Figura 4.23. Caráter 71: incisura da escápula.....	76
Figura 4.24. Caracteres 73 e 74: morfologia do manúbrio.....	77
Figura 4.25. Caráter 75: forame entepicondilar do úmero.....	77
Figura 4.26. Caráter 76: morfologia do epicôndilo medial do úmero.....	78
Figura 4.27. Caracteres 78 e 79: Estrutura do chamado longo.....	81
Figura 4.28. Caráter 81 (não incluído na análise): apófise orbicular do martelo.....	83
Figura 4.29. Diagrama de consenso estrito das 72 árvores mais parcimoniosas obtidas na análise de 21 caracteres de pelagem e tegumento.....	87
Figura 4.30. Diagrama de consenso estrito das 12 árvores mais parcimoniosas obtidas na análise de 51 caracteres osteológicos.....	88

Figura 4.31. Árvore mais parcimoniosa obtida na análise principal	90
Figura 4.32. Árvore mais parcimoniosa obtida na análise principal com os valores do suporte de Bremer acima dos ramos	91
Figura 4.33. Diagrama não enraizado, obtido a partir da análise principal	93
Figura 4.34. Árvore mais parcimoniosa obtida forçando <i>Callimico goeldii</i> como grupo irmão de <i>Callitrichini</i>	103
Figura 5.1. Diferentes propostas filogenéticas para a subfamília <i>Callitrichinae</i>	117
Figura 5.2. Propostas filogenéticas para as espécies de <i>Callitrichini</i>	127
Figura 5.3. Gráfico de dispersão feito a partir do primeiro e segundo componentes da análise de componentes principais de nove medidas crânio-mandibulares de <i>Callitrichiidae</i>	129
Figura 5.4. Fotografias comparando os maiores e os menores crânios de <i>Callithrix</i> e <i>Mico</i>	131
Figura 5.5. Distribuição e relação filogenética dos três gêneros <i>Callitrichini</i>	133
Figura 5.6. Distribuição e relação filogenética dos três clados de <i>Callithrix</i>	135
Figura 5.7. Diagramas climáticos de cinco localidades brasileiras.....	139
Figura 5.8. Distribuição de <i>Cebuella</i> e <i>Mico</i>	140
Figura 5.9. Distribuição do clado “com tufo” e do clado “sem tufo” de <i>Mico</i>	143
Figura 5.10. Padrão de distribuição e relações dentro do clado “com tufo” de <i>Mico</i>	144
Figura 5.11. Distribuição do clado (<i>Mico acariensis</i> + <i>M. melampus</i>) e seu grupo irmão	145
Figura 5.12. Distribuição dos clados “Rondônia” e “leste da Amazônia” de <i>Mico</i>	146

Lista de Tabelas

Tabela 1.1. Principais propostas de classificação de <i>Callitrichini</i>	11
Tabela 3.1. Espécies de <i>Callitrichini</i> e do grupo-externo incluídas no estudo e tamanho da amostra.	19
Tabela 4.1. Espécies utilizadas na presente filogenia para as quais o número diplóide de cromossomos é conhecido.....	80
Tabela 4.2. Presença (X) ou ausência (0) de mesostilo no primeiro molar superior.	84
Tabela 5.1. Comparação do nível de homoplasia entre caracteres osteológicos e de pelagem e tegumento em filogenias de mamíferos.	108
Tabela 5.2: Fatores, autovalores e porcentagem da variância da análise de componentes principais utilizando nove variáveis crânio-dentárias.	130

Lista de Abreviações

ic = índice de consistência de um dado caráter

IC = índice de consistência de todos os caracteres de uma dada árvore

ir = índice de retenção de um dado caráter

IR = índice de retenção de todos os caracteres de uma dada árvore

I_T = incongruência geral, obtida da análise de evidência total

I_w = incongruência dentro de um conjunto de caráter

l = comprimento de um dado cladograma

m = número mínimo de passos que um caráter pode apresentar em qualquer árvore

rc = índice de consistência rescalonado de um dado caráter

RC = índice de consistência rescalonado para uma dada árvore

s = número mínimo de passos que um caráter pode apresentar na árvore obtida

1. Introdução

1.1. Diversidade de Platyrrhini, com ênfase em Callitrichinae Thomas, 1903

Os macacos do Novo Mundo, infraordem Platyrrhini, compreendem 20 gêneros e 152 espécies distribuídas desde o sul do México até o norte da Argentina (Lynch Alfaro *et al.* 2012; Rylands *et al.* 2012). Adotando a divisão do grupo em três famílias (sensu Schneider *in* Schneider e Rosenberger 1996; Kay *et al.* 2008; Rosenberger *et al.* 2009), *i.e.* Cebidae Bonaparte, 1831, Atelidae Gray, 1825 e Pitheciidae Gray, 1849; Cebidae possui duas subfamílias: Cebinae (contendo os gêneros *Cebus*, *Sapajus* e *Saimiri*) e Callitrichinae (figura 1.1). A inclusão de uma terceira subfamília, Aotinae Poche, 1908 com apenas o gênero *Aotus* Illiger, 1811, em Cebidae é controversa (Tejedor 2008; Rosenberger *et al.* 2009).

Atualmente não existem dúvidas quanto à afinidade próxima dos Platyrrhini com os Catarrhini e uma origem africana dos macacos do Novo Mundo (Hoffstetter 1972; Poux *et al.* 2006; Kay *et al.* 2008). Os macacos mais antigos conhecidos para a América do Sul, *Branisella boliviana* Hoffstetter, 1969 e *Szalatavus attricuspis* Rosenberger *et al.* 1991, provém do Oligoceno tardio (aproximadamente 26 milhões de anos atrás) de Salla, Bolívia e são similares em tamanho a um calitriquídeo grande como *Callimico* ou *Leontopithecus* (Rosenberger *et al.* 1990, 1991; Tejedor 2008). Não somente devido ao tamanho, mas também pelos molares triangulares e a presença de mesoestilo e hipocône não muito desenvolvido nestes dentes, alguns autores (Szalay e Delson 1979; Rosenberger *et al.* 1990, 1991, 2011; Horovitz 1999) consideraram essas duas espécies proximamente relacionadas aos calitriquíneos ou ao menos a Cebidae. Estes fósseis, no entanto, não apresentarem dentição posterior reduzida, como ocorre na maioria dos Callitrichinae e Cebinae (Rosenberger *et al.* 1990). Outros autores (Kay 1990; Fleagle e Tejedor 2002; Kay *et al.* 2008), entretanto, consideram todos os primatas fósseis sul americanos do Oligoceno tardio e início do Mioceno, incluindo nesse sentido *Branisella* e *Szalatavus*, como representantes de uma irradiação basal sem representantes viventes.

A subfamília Callitrichinae é um dos grupos mais diversos de Platyrrhini, com sete gêneros (*Callimico*, *Callibella*, *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*, *Saguinus* e *Leontopithecus*) e cerca de 40 espécies de micos e saguis que ocorrem desde o centro-

sul do Panamá até o sul do Brasil, no estado do Paraná (Rylands *et al.* 2000; Rylands *et al.* 2008; Rylands e Mittermeier 2009). Os fósseis mais antigos consensualmente atribuídos a calitriquídeos, *e.g.* *Micodon kiotensis* Setoguchi e Rosenberger 1985 e *Mohanamico hershkovizti* Luchterland, Kay e Madden 1986, datam do Mioceno médio (entre 12 e 13 milhões de anos atrás) de La Venta, Colômbia e são atribuídos a gêneros sem representantes viventes (Rosenberger *et al.* 1990; Kay 1994; Horovitz 1999).

Figura 1.1. Cladograma dos gêneros vivos de Platyrrhini (excluindo *Callibella* e *Oreonax*), modificado de Perelman et al. (2011). A proposta foi baseada em 34.927 pares de base de 54 genes.

Nos últimos 30 anos, o número de espécies reconhecidas para Callitrichinae aumentou significativamente: nesse período a subfamília passou de 16 espécies em 5 gêneros (incluindo *Callimico*) (Hershkovitz 1977) a 42 espécies em 7 gêneros (Rylands e Mittermeier 2009). Parte desse aumento é consequência de um surto de descrições de novas espécies: 12 das 31 novas formas de primatas do Novo Mundo descritas desde 1980 são calitriquíneos (Roosmalen *et al.* 2000; Rylands *et al.* 2000, 2012; Ferrari *et al.* 2010).

No entanto, o maior incremento nesse número de espécies se deve a uma mudança de paradigma na taxonomia do grupo, ocasionada, principalmente, pelos trabalhos taxonômicos realizados com *Callithrix*, por de Vivo (1988, 1991), e com *Leontopithecus*, por Rosenberger e Coimbra-Filho (1984). Os autores iniciaram a tendência atual na primatologia Neotropical de abandonar o uso da categoria taxonômica de subespécie (Groves 2001a,b; Aguiar 2009), baseando suas espécies válidas na diagnosticabilidade das formas, na ausência de variação clinal e, principalmente, na ausência de zonas de intergradação significativas entre os táxons.

Os calitriquídeos são reconhecidos há mais de dois séculos como um grupo de primatas neotropicais distinto dos demais, *e.g.* Geoffroy (1812); Gray (1821, 1825); Burnett (1828); Lesson (1840). Mais recentemente, o monofiletismo da subfamília Callitrichinae foi corroborado por análises filogenéticas cladistas, e nesse contexto podem-se citar as principais sinapomorfias morfológicas para o grupo (Ford 1980; Rosenberger 1981, 1983; Garber *et al.* 1996; Schneider e Rosenberger 1996): nanismo (alguns membros da subfamília estão entre os menores primatas conhecidos), presença de garras derivadas de unhas em todos os dígitos menos no hálux, perda do polegar opositor, molares superiores tricuspidados, não homólogos aos molares tribosfênicos plesiomórficos em Primates, redução ou perda dos terceiros molares superiores e inferiores, e tendência a produzir gêmeos mesmo com as fêmeas possuindo um útero simples.

Cronin e Sarich (1975), com base em similaridade imunológica entre albuminas e transferinas, também corroboram o monofiletismo de Callitrichinae.

Do mesmo modo, os primeiros estudos de filogenia baseados em sequências de nucleotídeos de DNA nuclear e mitocondrial também corroboraram o monofiletismo do

grupo (e.g. Schneider *et al.* 1993, 1996; Harada *et al.* 1995; Barroso *et al.* 1997; Tagliaro *et al.*, 1997).

1.2. A tribo Callitrichini (*Callithrix*, *Callibella*, *Cebuella*, *Mico*): monofiletismo e posição filogenética

Neste trabalho, utilizo o nome Callitrichini Thomas, 1903, na categoria taxonômica de Tribo, para englobar os quatro gêneros, *Callithrix*, *Callibella*, *Cebuella*, *Mico*, contendo o mesmo grupo de espécies que a Subfamília Hapalinae utilizado em Hill (1959), Callitrichinae de Byrd (1981) ou a Subtribo Callitrichina em Schneider *et al.* (1993), mas raramente utilizado posteriormente. O conteúdo da tribo difere de Szalay e Delson (1979) e Rosenberger (1981), os primeiros autores que a utilizaram, por não incluir *Saguinus* e *Leontopithecus*. As espécies da tribo correspondem aos táxons unidos sob o nome vernáculo de “marmoset”, em inglês (Rosenberger 1984; Garber *et al.* 1996).

A tribo contém atualmente 21 espécies, sete das quais descritas após 1990 (Rylands *et al.* 2012) distribuídas nos quatro gênero acima mencionados (tabela 1). Essas espécies constituem uma irradiação dentro de Callitrichinae definida por conter os menores primatas antropóides e os únicos a possuírem dentição anterior especializada na extração ativa de exsudatos vegetais de troncos lenhosos ((Ford 1980; Delson e Rosenberger 1984; Forsythe e Ford 2008; Marroig e Cheverud 2009; Rylands *et al.* 2009; Ferrari *et al.* 2010).

As espécies de Callitrichini são distribuídas desde a Amazônia ocidental (no sul da Colômbia, oeste do Equador e do Peru, norte da Bolívia e noroeste Brasileiro nos estados do Acre e Amazonas) até o sul, sudeste e sudoeste da Amazônia Brasileira (nos estados do Amazonas, Pará, Rondônia e Mato Grosso). Ocorrem no Brasil centro-oeste, no Mato Grosso do Sul, Goiás e Tocantins, atingindo o oeste Paraguaio e Boliviano. No leste do Brasil estão presentes desde o nordeste, no estado do Maranhão até o estado de São Paulo (figura 1.2) (Rylands *et al.* 2008, 2009).

Figura 1.2. Distribuição dos quatro gêneros de Callitrichini. Roxo: *Cebuella*; seta: *Callibella*; vermelho: *Mico*; verde: *Callithrix*.

HersHKovitz (1977) formulou a última hipótese de relações filogenéticas de calitriquídeos pré-cladística. Embora, em sua árvore filogenética (p. 406), o autor tenha proposto uma relação distante entre *Cebuella* e os grupos “jacchus” (= *Callithrix*) e “argentata” (= *Mico*) de *Callithrix*, e esse gênero aparentemente ser parafiletico no sentido cladista, a opinião do autor configura-se como uma exceção. Outros autores pré-cladistas como Elliot (1913) e Hill (1959: 111) já advogavam uma relação filogenética próxima entre *Callithrix* (incluindo as espécies hoje em *Mico*) e *Cebuella* (figura 1.3).

Figura 1.3. Primeiras tentativas de estabelecer uma filogenia de calitriquídeos. **A)** Filogenia proposta por Hill (1959: 111). O autor considera os gêneros Hapale (= *Callithrix*, parte de *Mico*), *Mico* e *Cebuella* (Hapalinae) como o grupo mais derivado dos calitriquídeos. Leontocebinae inclui *Saguinus* e *Leontopithecus*. **B)** Árvore filogenética de Callitrichidae segundo HersHKovitz (1977: 406), com base em caracteres osteológicos, principalmente o formato da mandíbula. Para o autor, *Callimico* pertenceria a uma família a parte.

Em todas as subsequentes análises cladísticas do grupo, os gêneros *Cebuella*, e *Callithrix* (incluindo *Mico*) formam um grupo monofilético, tanto nas baseadas em morfologia (Rosenberger 1977, 1983; Ford 1986; Kay 1990; Guedes e Salles 2005) e comportamento (Snowdon 1993, Garber 1994) como nas baseadas em sequências de nucleotídeos (e.g. Schneider *et al.* 1993; Harada *et al.* 1995; Barroso *et al.* 1997; Tagliaro *et al.* 1997; Wildman *et al.* 2009).

As seguintes sinapomorfias sustentam o clado de Callitrichini: aumento da coroa dos incisivos inferiores, hipertrofia do esmalte na face bucal e redução do esmalte na face lingual nos incisivos inferiores (Rosenberger 1978, 1983), ordem de eclosão dentária diferenciada (Byrd 1981), protocone deslocado distalmente, no nível da centrocrista (Natori 1986), ceco intestinal complexo (Garber 1992) e produção de duas ninhadas ao ano (Garber 1994). Essas características derivadas são, em sua maioria, associadas à ecologia trófica desses animais, na qual a ingestão de exsudatos vegetais compõe parte significativa da dieta (Rosenberger 1983; Sussman e Kinzey 1984; Garber *et al.* 1996).

A relação deste clado com os outros gêneros de Callitrichinae, *i.e.* *Callimico*, *Leontopithecus* e *Saguinus*, é variável, como exposto resumidamente a seguir e ilustrado detalhadamente na figura 5.1 da Discussão:

O primeiro trabalho cladista, baseado em osteologia, publicado por Rosenberger (1977), deixa em aberto se seria *Saguinus* ou *Leontopithecus* o grupo irmão de Callitrichini. A seguir são apresentados, em ordem cronológica, os principais trabalhos morfológicos que propuseram hipóteses filogenéticas para o grupo.

Byrd (1981), baseando-se na ordem de eclosão dentária, obteve como grupo irmão de Callitrichini o seguinte clado: (*Saguinus*, *Leontopithecus* (*Callimico*)). O autor, entretanto, claramente uniu esses três últimos gêneros com base em caracteres primitivos, já que a ordem de eclosão desses três gêneros mencionados é a mesma dos platirrinos maiores, como *Cebus* e *Callicebus*. Rosenberger (1983), Rosenberger e Coimbra-Filho (1984) e Ford (1986), com base em caracteres crânio-dentários e pós-cranianos, evidenciaram que *Leontopithecus* seria o gênero-irmão de Callitrichini. Kay (1990, 1994), baseando-se em caracteres crânio-dentários e Garber (1994), com base no sistema social dos calitriquíneos, propuseram o gênero *Saguinus* como grupo-irmão da tribo.

Em se tratando das relações entre as espécies da tribo Callitrichini, a análise fenética realizada subsequentemente por Natori (1994) resultou em *Cebuella pygmaea* mais próximo dos *Callithrix* (= *Mico*) amazônicos do que estes dos *Callithrix* do leste do Brasil. A hipótese filogenética dos gêneros de Platyrrhini de Guedes e Salles (2005) é a única baseada em morfologia a incluir *Callithrix*, *Cebuella* e *Mico* como terminais distintos (tratados como subgêneros). No referido trabalho, os autores obtiveram uma tricotomia entre os três gêneros, mantendo, assim, aberta a questão da validade dos três gêneros.

Dentre os trabalhos “moleculares” pré-análises de sequências, merece destaque o estudo de distância imunológica realizado por Cronin e Sarich (1975), que foi o primeiro trabalho a propor que *Callimico goeldii* seria grupo irmão de Callitrichini. Em outro estudo molecular, Seuánez *et al.* (1988) propuseram, com base em análise citológica, que *Callithrix jacchus* formaria um clado com *Saguinus* e *Leontopithecus* e que *Cebuella* formaria um clado com *Callithrix* (= *Mico*) *argentata* (grupo “argentata”, Tabela 1). Os autores chegaram a esse arranjo por considerar o número diplóide de *Saguinus*, *Leontopithecus* e *C. jacchus* de $2n = 46$ como derivado, quando a explicação mais parcimoniosa é que este número seja basal e o número cromossômico de *Cebuella* e *Mico* ($2n = 44$) seja derivado (Nagamachi *et al.* 1992, 1996).

A primeira filogenia molecular utilizando sequências de nucleotídeos foi realizada para Platyrrhini por Schneider *et al.* (1993). Esta, e a maioria das filogenias moleculares de Platyrrhini (Schneider *et al.* 1993, 1996; Harada *et al.* 1995), resultou em *Callimico* como grupo-irmão de Callitrichini. Tagliaro *et al.* (2000), com base em sequências do gene mitocondrial ND1, obtiveram um clado, com baixo suporte, formado por *Leontopithecus* e *Saguinus* como grupo-irmão de Callitrichini. Schneider *et al.* (1993) e Harada *et al.* (1995) com base no gene da ϵ -globina também obtiveram o mesmo resultado, com suporte Bootstrap 77% e 75,8%, respectivamente. Barroso *et al.* (1997) e Mundy e Kelly (2001), baseando-se em sequências do íntron 1 do gene IBRP obtiveram um clado formado por *Leontopithecus* e *Callimico* como grupo irmão dos menores calitriquíneos.

As semelhanças morfológicas entre os dois gêneros normalmente reconhecidos para Callitrichini, *Callithrix* (*sensu lato*, incluindo *Mico* e *Callibella*) e *Cebuella*, levaram à primeira menção na literatura de que o gênero *Callithrix* à exclusão de

Cebuella pygmaea seria parafilético (Rosenberger 1983). Este autor sugere, sem mencionar muitos caracteres (principalmente coloração e ecologia), que *Cebuella* seria grupo-irmão dos *Callithrix* do leste brasileiro (grupo “jacchus”, tabela 1). Hershkovitz (1975: 162-163) ainda propõe que as espécies de *Callithrix* do leste do Brasil (= *Callithrix*) e os amazônicos (= *Mico*) possuem diferenças suficientes para serem separados em subgêneros.

Barroso *et al.* (1997) e Porter *et al.* (1997) foram os primeiros a propor, com base em análises de sequências de DNA nuclear, que *Callithrix* seria parafilético. Os autores, no caso, afirmaram que *Cebuella* seria grupo-irmão de *Callithrix* (= *Mico*) *argentata*.

O quadro, no entanto, é mais complexo e as características mencionadas por Rosenberger (1983) são, na realidade, partes de um mosaico de caracteres [parte deles compilados por Ford e Davis (2009)], onde algumas características de pelagem e caracteres dentários unem *Cebuella pygmaea* aos *Callithrix* do leste brasileiro (= *Callithrix*, grupo de espécies “jacchus”, Tabela 1.1) (Hershkovitz, 1977; Rosenberger, 1983), enquanto caracteres cariotípicos (*e.g.* Nagamachi *et al.* 1992; Canavez *et al.* 1996) aproximam *C. pygmaea* aos *Callithrix* amazônicos (= *Mico*, grupo de espécies “*argentata*”). Porém, tais caracteres morfológicos e cariotípicos nunca foram utilizados numa análise filogenética comparativa dessas espécies a grupos-externos, com o objetivo de definir o estado plesiomórfico dessas características e verificar se há congruência entre os vários caracteres analisados em conjunto.

Nesse sentido, uma análise filogenética incluindo esses caracteres e a maioria das espécies da tribo é imprescindível para definir qual o número de táxons do grupo de gênero que devem ser reconhecidos para a subfamília.

Provavelmente os argumentos mais convincentes para a existência de um *Callithrix* parafilético sejam provenientes de análises de sequências de nucleotídeos. A maioria das filogenias moleculares que incluíram como táxons terminais tanto *Callithrix* amazônicos como do leste brasileiro, obtiveram consistentemente um *Callithrix* parafilético, com os *Callithrix* amazônicos mais proximamente relacionados à *Cebuella pygmaea* do que aos *Callithrix* do leste brasileiro (Barroso *et al.* 1997; Tagliaro *et al.* 1997, 2000; Canavez *et al.* 1999, Moreira e Seuánez 1999, mas veja Schneider e Rosenberger 1996, Sena *et al.* 2002 e Ribeiro *et al.* 2005).

Os trabalhos de filogenia molecular, embora incluam um conjunto novo de caracteres a uma análise filogenética, podem ser controversos. Devido ao baixo número de espécies que possuem genes codificados, são raros os trabalhos em que mais de duas espécies de *Callithrix* amazônicos são utilizadas como táxons terminais, merecendo nota nesse caso os trabalhos de Nagamachi *et al.* (1996); Roosmalen *et al.* (2000); Sena *et al.* (2002); Roosmalen e Roosmalen (2003) e Schneider *et al.* (2012). Além disso, a análise de sequências de nucleotídeos geralmente se restringe a um único haplótipo herdado, oferecendo apenas uma estimativa, independente das relações entre as espécies, que por sua vez pode ou não ser congruente com a história evolutiva do genoma em si, o qual, sim, refletiria a história evolutiva entre as espécies (Moore 1995, Wiens 2004, Cortés-Ortiz 2009). A afirmação parece evidente ao constataremos que topologias significativamente distintas de árvores filogenéticas de Callitrichini foram obtidas através da análise ora de DNA mitocondrial (Sena *et al.* 2002) ora de DNA nuclear (Barroso *et al.* 1997) (ver figura 5.2).

Baseando-se nesses estudos de filogenia molecular que indicaram um *Callithrix* parafilético, Rylands *et al.* (2000) propuseram a divisão o gênero em dois. Para isso, os autores revalidaram *Mico* Lesson, 1840, que foi adotado para se referir aos *Callithrix* amazônicos (= *Mico*, grupo de espécies “argentata”, tabela 1.1), enquanto *Callithrix* Erxleben, 1777 se restringiu aos *Callithrix* do leste brasileiro (= *Callithrix*, grupo de espécies “jacchus”). Outra opção seria sinonimizar *Cebuella* em *Callithrix*, essa possibilidade, no entanto, foi rejeitada pelos autores mencionados devido ao fato do primeiro gênero representar um táxon significativamente distinto dos demais Callitrichini.

Merece destaque o fato de que, tanto o uso de *Mico* como gênero válido, como o emprego de *Callibella* não foram unanimemente aceitos por todos os pesquisadores, principalmente pelos morfologistas (*e.g.* Aguiar e Lacher Jr. 2003, 2009; Kay *et al.* 2008; Aguiar 2009; Marroig e Cheverud 2009; Rosenberger 2011). Esses autores se opõem principalmente à revalidação de *Mico*, considerando-o um sinônimo júnior de *Callithrix*. Um dos argumentos para isso é considerarem ambos morfologicamente indistinguíveis entre si e *Cebuella* um táxon altamente diferenciado.

Tabela 1.1. Principais propostas de classificação de Callitrichini, incluindo o arranjo seguido inicialmente neste trabalho.

Thomas (1922)	Herskovitz (1977)	de Vivo (1991)	Rylands <i>et al.</i> (2000)	Groves (2001a, 2005)	Rylands <i>et al.</i> (2009) ⁷
	grupo <i>Callithrix jacchus</i>	grupo "jacchus"			
<i>Hapale aurita</i>	<i>Callithrix j. aurita</i>	<i>Callithrix aurita</i>	<i>Callithrix aurita</i>	<i>Callithrix (Callithrix) aurita</i>	<i>Callithrix aurita</i>
<i>Hapale flaviceps</i>	<i>Callithrix j. flaviceps</i>	<i>Callithrix flaviceps</i>	<i>Callithrix flaviceps</i>	<i>Callithrix (Callithrix) flaviceps</i>	<i>Callithrix flaviceps</i>
<i>Hapale leucocephala</i> ¹	<i>Callithrix j. geoffroyi</i>	<i>Callithrix geoffroyi</i>	<i>Callithrix geoffroyi</i>	<i>Callithrix (Callithrix) geoffroyi</i>	<i>Callithrix geoffroyi</i>
<i>Hapale jacchus</i>	<i>Callithrix j. jacchus</i>	<i>Callithrix jacchus</i>	<i>Callithrix jacchus</i>	<i>Callithrix (Callithrix) jacchus</i>	<i>Callithrix jacchus</i>
—	—	—	<i>Callithrix kuhlii</i>	<i>Callithrix (Callithrix) kuhlii</i> <i>Callithrix (Callithrix)</i>	<i>Callithrix kuhlii</i>
<i>Hapale penicillata</i>	<i>Callithrix j. penicillata</i>	<i>Callithrix penicillata</i>	<i>Callithrix penicillata</i>	<i>penicillata</i>	<i>Callithrix penicillata</i>
<i>Hapale albicollis</i> ²	—	—	—	—	—
<i>Hapale jordani</i> ³	—	—	—	—	—
	grupo <i>Callithrix argentata</i>	grupo "argentata"			
—	—	—	—	<i>Callithrix (Mico) acariensis</i>	<i>Mico acariensis*</i>
<i>Mico argentatus</i>	<i>Callithrix a. argentata</i>	<i>Callithrix argentata</i>	<i>Mico argentatus</i>	<i>Callithrix (Mico) argentata</i>	<i>Mico argentatus</i>
<i>Hapale chrysoleuca</i>	<i>Callithrix h. chrysoleuca</i>	<i>Callithrix chrysoleuca</i>	<i>Mico chrysoleucos</i>	<i>Callithrix (Mico) chrysoleuca</i>	<i>Mico chrysoleucos</i>
<i>Mico emiliae</i>	—	<i>Callithrix emiliae</i>	<i>Mico emiliae</i>	<i>Callithrix (Mico) emiliae</i>	<i>Mico emiliae</i>
<i>Hapale humeralifer</i>	<i>Callithrix h. humeralifer</i>	<i>Callithrix humeralifera</i>	<i>Mico humeralifer</i>	<i>Callithrix (Mico) humeralifera</i>	<i>Mico humeralifer</i>
<i>Hapale santaremensis</i> ⁴	—	—	—	—	—
—	<i>Callithrix h. intermedius</i>	<i>Callithrix intermedia</i>	<i>Mico intermedius</i>	<i>Callithrix (Mico) intermedia</i>	<i>Mico intermedius</i>
<i>Mico leucippe</i>	<i>Callithrix a. leucippe</i>	<i>Callithrix leucippe</i>	<i>Mico leucippe</i>	<i>Callithrix (Mico) leucippe</i>	<i>Mico leucippe</i>
—	—	—	—	<i>Callithrix (Mico) manicorensis</i>	
—	—	—	<i>Mico marcai</i>	<i>Callithrix (Mico) marcai</i>	<i>Mico marcai*</i>
—	—	—	<i>Mico mauesi</i>	<i>Callithrix (Mico) mauesi</i>	<i>Mico mauesi*</i>

(cont.)

Thomas (1922)	Herskovitz (1977)	de Vivo (1991)	Rylands <i>et al.</i> (2000)	Groves (2001a, 2005)	Rylands <i>et al.</i> (2009) ⁷
<i>Mico melanurus</i>	<i>Callithrix a. melanura</i>	<i>Callithrix melanura</i>	<i>Mico melanurus</i>	<i>Callithrix (Mico) melanura</i>	<i>Mico melanurus</i>
—	—	—	<i>Mico nigriceps</i>	<i>Callithrix (Mico) nigriceps</i>	<i>Mico nigriceps</i> *
—	—	—	<i>Mico saterei</i>	<i>Callithrix (Mico) saterei</i>	<i>Mico saterei</i> *
—	—	—	—	—	<i>Mico rondoni</i> *
—	—	—	<i>Mico humilis</i>	<i>Callithrix (Callibella) humilis</i> ⁶	<i>Callibella humilis</i> *
<i>Cebuella pygmaea</i>	<i>Cebuella pygmaea</i>	<i>Cebuella pygmaea</i> ⁵	<i>Cebuella pygmaea</i>	<i>Callithrix (Cebuella) pygmaea</i>	<i>Cebuella pygmaea</i>
—	—	—	<i>Cebuella p. pygmaea</i>	—	<i>Cebuella p. pygmaea</i>
—	—	—	<i>Cebuella p. niveiventris</i>	—	<i>Cebuella p. niveiventris</i>

¹ sinônimo júnior de *Callithrix geoffroyi*;

² sinônimo de *C. jacchus*;

³ sinônimo de *C. penicillata*;

⁴ sinônimo de *Mico humeralifer*;

⁵ não estudado pelo autor;

⁶ no original está como "*Calibella*", um erro tipográfico;

⁷ arranjo seguido inicialmente no presente estudo, com a adição de *Mico rondoni* Ferrari et al. (2010) e remoção de *Mico manicorensis*, um sinônimo júnior de *M. marcai* (Garbino in prep.);

* táxons descritos após 1990.

1.3. Os gêneros atualmente reconhecidos para Callitrichini

1.3.1. *Callibella* Roosmalen & Roosmalen, 2003

Descrito por Roosmalen e Roosmalen (2003), *Callibella* (espécie-tipo: *Callithrix humilis* Roosmalen *et al.* 1998) contém uma única espécie até o momento, *Callibella humilis* (Roosmalen *et al.* 1998), já incluída em *Callithrix* (Roosmalen *et al.* 1998), *Cebuella* [ao menos informalmente (Quammen 1997)] e *Mico* (Rylands *et al.* 2000). A espécie é conhecida da margem sul do rio Madeira, sendo limitada a leste pela margem esquerda do rio Aripuanã, oeste pela margem sul do rio Madeira e ao sul pelo rio Arauazinho (Rylands *et al.* 2008).

Os principais argumentos para a criação do gênero foram: seu tamanho diminuto, pouco maior que *Cebuella*; sua distinta morfologia craniana e mandibular (mencionadas na descrição original e corroboradas por Aguiar e Lacher Jr. 2003); caracteres de pelagem que variam ontogeneticamente e supostos caracteres ecológicos, não comprovados com base em evidências empíricas (Aguiar e Lacher Jr. 2009).

Ford e Davis (2009) também concluíram, com base em uma análise quantitativa multivariada e univariada e qualitativa do esqueleto pós-craniano, que *Callibella* é morfologicamente distinto dos demais Callitrichini.

Aguiar e Lacher Jr. (2009), com base na morfologia craniana e mandibular, consideram o gênero uma forma intermediária entre *Cebuella* e *Mico*. De fato, quando da descoberta da espécie, R.A. Mittermeier propôs que *Callibella* seria o ‘elo perdido’ entre os gêneros mencionados (Quammen 1997), posição essa mantida entre as hipóteses presentes na posterior descrição formal da espécie (Roosmalen *et al.* 1998).

Apesar de sua morfologia conspicuamente distinta, existe a possibilidade de *Callibella* ser um táxon altamente autapomórfico que esteja localizado dentro de um dos dois gêneros politípicos de Callitrichinae (*i.e.* *Callithrix* e *Mico*). Nesse caso, o aceite de *Callibella* como gênero válido tornaria um dos gêneros mencionados parafilético. Duas filogenias moleculares, uma baseada em mtDNA (Roosmalen e Roosmalen 2003) e outra baseada em uma análise combinada de mtDNA e nDNA (Schneider *et al.* 2012) obtiveram resultados distintos, mas ambos concordando em que a manutenção de

Callibella não resultaria no parafiletismo dos dois gêneros poliespecíficos de Callitrichini (ver figura 5.2).

1.3.2. *Cebuella* Gray, 1866

Gray (1866) criou *Cebuella* (espécie-tipo: *Iacchus pygmaeus* Spix, 1823) como subgênero de *Hapale* para incluir uma única espécie, o sagui pigmeu de Spix (1823). A única espécie do gênero, *Cebuella pygmaea*, é atualmente considerada politípica (Roosmalen e Roosmalen 1997; Rylands *et al.* 2000 *mas veja* Hershkovitz 1977; Groves 2001a, 2005), com duas subespécies: *C. pygmaea pygmaea* e *C. p. niveiventris* Lönnberg, 1940.

Ocorrendo desde o sul da Colômbia, na margem sul do rio Caquetá a oeste do Peru, leste do Equador, norte da Bolívia e noroeste do Brasil (nos estados do Acre, Amazonas e Rondônia), limitando-se ao sul pela margem norte do rio Madeira (Hershkovitz 1977; Rylands *et al.* 2009; Messias *et al.* 2012), é uma das espécies de Callitrichini mais amplamente distribuídas e a única que ocorre em mais de dois países, além do Brasil.

A posição filogenética do gênero variou bastante nas filogenias propostas, que analisaram as relações deste com ambos os *Callithrix* amazônicos (= *Mico*) e os *Callithrix* do leste brasileiro (= *Callithrix*), conforme mencionado anteriormente. Cortés-Ortiz (2009) realizou uma revisão dos trabalhos de filogenia molecular que incluíram *Cebuella* e pelo menos uma espécie de *Callithrix sensu lato*. De acordo com essa revisão, *Cebuella*, na grande maioria dos casos, se posicionava como grupo irmão da espécie de *Callithrix* amazônico (= *Mico*) utilizada no trabalho em questão.

1.3.3. *Callithrix* Erxleben, 1777

O gênero *Callithrix* Erxleben, 1777 (espécie-tipo: *Simia jacchus* Linnaeus 1758), na concepção original, incluía cinco espécies de calitriquíneos (entre eles *Callithrix jacchus*), uma espécie de parauaçu, *Pithecia pithecia* (Linnaeus, 1766), e nenhuma espécie de guigó (*Callicebus* Thomas, 1903). Entretanto, devido a um erro perpetuado pelos trabalhos de Geoffroy (1812) e Humboldt (1812), o nome *Callithrix* foi utilizado durante quase um século para se referir aos guigós, até que Thomas (1903), notando a existência do *Callithrix* de Erxleben (1777), anterior ao de Humboldt e Geoffroy, e que continha espécies totalmente distintas, considerou o nome dos dois primeiros autores

como um homônimo júnior de *Callithrix* Erxleben (1777), designou *Simia jacchus* como espécie-tipo de *Callithrix* e criou o gênero *Callicebus* para os guigós. Atualmente, *Callithrix* está restrito aos Callitrichini do leste Brasileiro (Rylands *et al.* 2000, 2009; Rylands e Mittermeier 2009).

Com seis espécies ocorrendo desde o sudeste do estado de São Paulo até o nordeste do Maranhão e a oeste até o centro do estado de Goiás (de Vivo 1991; Coimbra-filho *et al.* 2006), é o gênero mais bem conhecido de Callitrichini em termos comportamentais, taxonômicos, ecológicos e fisiológicos (*e.g.* Coimbra-Filho e Mittermeier 1974; Hershkovitz 1977; de Vivo 1991; Mendes *et al.* 2009). As filogenias das espécies de *Callithrix* concordam apenas em um *Callithrix aurita* e *C. flaviceps* basal às outras espécies do gênero (Natori 1986; Tagliaro *et al.* 1997, 2000; Moreira 2002). Em filogenias moleculares de genes mitocondriais, as espécies *C. penicillata* e *C. kuhlii* são parafiléticas, formando parte de um clado monofilético que contém também *C. geoffroyi* e *C. jacchus*, que é irmão a *C. aurita* (*C. flaviceps* não é incluído nessas filogenias) (Sena *et al.* 2002, Schneider *et al.* 2012). Tal resultado sugere que o grupo de espécies mencionado tenha se diversificado rapidamente, não havendo tempo para uma diferenciação molecular, ao menos nos *loci* selecionados para as análises (Tagliaro *et al.* 1997. Schneider *et al.* 2012).

1.3.4. Mico Lesson, 1840

O nome *Mico* (espécie-tipo: *Sima argentata* Linnaeus, 1771) foi criado como subgênero de *Hapale* por Lesson (1840), que, por sua vez, se baseou na descrição e ilustração de um *Mico argentatus* presente em Buffon (1767: 121) (o *Le Mico* de Buffon). Em sua concepção original, *Mico* englobaria os saguis sem tufo auricular e de cauda negra contrastando com o resto do corpo. *Mico* foi empregado subsequentemente como gênero por autores como Gray (1870), Thomas (1922) e Hill (1957, 1959), apenas para se referir aos *Callithrix* amazônicos sem tufo auricular (os autores mencionados excluía, nesse sentido, as espécies amazônicas com tufo, como *Mico humeralifer* e *M. chrysoleucos*). O nome *Mico* é empregado, atualmente, como gênero ou subgênero (Tabela 1) e inclui todas as espécies das terras altas amazônicas de Callitrichini, tanto com tufo auricular como sem, antes incluídas em *Callithrix* à exceção de *Callibella humilis*.

Mico é o gênero mais diverso de Callitrichini, com 14 espécies atualmente reconhecidas (Rylands *et al.* 2009; Ferrari *et al.* 2010) que ocorrem ao sul dos rios Madeira e Amazonas (nos estados brasileiros do Pará e Amazonas) e a sudoeste (em Rondônia, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul), sendo limitados a sudeste e sul pela chamada “diagonal das formações abertas” (Vanzolini 1963, de Vivo 1991). A única espécie que não ocorre exclusivamente em território brasileiro é *Mico melanurus*, registrada também para regiões limítrofes ao Brasil, na Bolívia e no Paraguai (de Vivo, 1991; Anderson, 1996), não sendo também exclusiva ao bioma amazônico (com outra possível exceção sendo *M. emiliae*), apesar de estar sempre associada a formações florestais dentro dos biomas de Cerrado, Pantanal e no Chaco (de Vivo 1988).

As espécies do gênero são caracterizadas morfologicamente por possuírem tufo auriculares radicados ao pavilhão auditivo ou pavilhão auditivo praticamente nu, cauda uniformemente colorida, podendo ser negra, branca, amarelada ou cauda não uniformemente colorida com padrão anelado, incisivos menores e mais largos que no grupo “jacchus” e *C. pygmaea*, caninos inferiores mais proeminentes do que no grupo “jacchus” e *C. pygmaea* e presença de campo cromogênico na altura dos quadris em algumas espécies (Hershkovitz 1977, de Vivo 1991).

Apesar desses indícios morfológicos, Aguiar e Lacher Jr. (2009: 372) afirmam, com base em uma análise multivariada de caracteres craniomandibulares, que *Callithrix* e *Mico* são meramente duas extremidades da mesma nuvem de pontos, sendo a distinção entre as duas espécies tênue, na melhor das hipóteses.

Da mesma forma, Rosenberger (2011: 1960) afirma não existir corroboração morfológica para a existência de um gênero separado para os *Callithrix* amazônicos.

Poucos trabalhos filogenéticos procuraram elucidar as relações intragenéricas de *Mico*. As filogenias anteriores, que usaram mais de duas espécies de *Mico* como táxons terminais, basearam-se em morfologia (Pires, 1990), cariótipo (Nagamachi *et al.* 1996) e sequências de nucleotídeos (Tagliaro *et al.* 1997; Sena *et al.* 2002; Roosmalen e Roosmalen. 2003; Schneider *et al.* 2012) (ver figura 5.2). Embora não tenha realizado uma análise cladística, Aguiar (2009) encontrou agrupamentos fenéticos entre as espécies de *Mico* que condizem, em parte, com grupamentos filogenéticos encontrados por Sena *et al.* (2002).

2. Objetivos

Conforme descrito na seção anterior, a ausência de filogenias morfológicas utilizando espécies de Callitrichini como táxons terminais, realizadas após a década de 1990, assim como o grande número de novas espécies descritas para o grupo após esse período, faz com que uma nova análise morfológica do grupo possa, potencialmente, esclarecer questões filogenéticas importantes sobre essa irradiação de calitriquídeos. Tendo isso em vista, os objetivos desse trabalho foram:

- Propor uma hipótese das relações filogenéticas entre as espécies de Callitrichini, com base nos caracteres morfológicos provenientes dos sistemas crânio-dentário, pós-craniano e de pelagem e tegumento; e realizar as modificações nomenclaturais que se façam necessárias;
- A partir das relações obtidas entre as espécies, verificar a validade dos táxons do grupo do gênero em Callitrichini, com base em caracteres morfológicos.

3. Material e Métodos

3.1. Material examinado e escolha dos grupos externo e interno

3.1.1. Material examinado e coleções

Ao todo, analisei 596 peles, 516 crânios e 79 esqueletos pós-cranianos de primatas platirrinos, pertencentes às famílias Pitheciidae e Cebidae (subfamílias Cebinae e Callitrichinae) (tabela 3.1). Os números de tombo e as localidades dos espécimes examinados encontram-se no apêndice I.

O material analisado encontra-se depositado nas seguintes instituições brasileiras: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus; Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Rio de Janeiro; Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Belém; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo e Coleção de mamíferos da Universidade Federal de Rondônia (UNIR), Porto Velho.

3.1.2. Definição do grupo-externo

Material das seguintes espécies utilizadas como grupo-externo foi analisado: *Callicebus moloch* (Hoffmannsegg, 1807), *Saimiri ustus* (I. Geoffroy, 1843), *Callimico goeldii* (Thomas, 1904), *Leontopithecus chrysomelas* (Kuhl, 1820), *Leontopithecus chrysopygus* (Mikan, 1823), *Saguinus fuscicollis weddelli* (Deville, 1849) e *Saguinus midas midas* (Linnaeus, 1758) (tabela 3.1).

Foi incluído na análise um único táxon não pertencente à família Cebidae, a espécie *Callicebus moloch* (Pitheciidae), no qual a árvore foi enraizada. A escolha dos demais grupos externos teve como objetivo incluir um Cebinae (considerado grupo-irmão de Callitrichinae), representado por *Saimiri ustus*, e pelo menos uma espécie dos outros gêneros de Callitrichinae. Duas espécies de *Saguinus*, *S. fuscicollis weddelli* e *S. midas midas* que diferem consideravelmente no tamanho e representam clados distintos das radiações do grupo (Tagliaro *et al.* 2005, Matauschek *et al.* 2011) foram incluídas pelo fato do gênero ser o mais diverso de Callitrichinae (Hershkovitz 1977). As espécies de *Leontopithecus* escolhidas para a análise foram o mico-leão preto (*L. chrysopygus*) por representar uma forma intermediária entre *L. rosalia* e *L. chrysomelas* e o mico-leão

da cara dourada (*L. chrysomelas*), escolhido por ser um calitriquídeo que possui caracteres cranianos únicos entre a subfamília (Rosenberger e Coimbra-Filho 1984).

Tabela 3.1. Espécies de Callitrichini e do grupo-externo incluídas no estudo e tamanho da amostra (total por gênero em negrito).

Taxon		Material		
Gênero	Espécie	pele	crânio	pós-crânio
<i>Callithrix</i>		127	110	14
	<i>aurita</i>	50	34	2
	<i>flaviceps</i>	6	3	0
	<i>geoffroyi</i>	26	25	4
	<i>jacchus</i>	32	29	4
	<i>kuhlii</i>	3	4	1
	<i>penicillata</i>	10	15	3
<i>Mico</i>		377	301	28
	<i>acariensis</i>	1	1	1
	<i>argentatus</i>	90	73	1
	<i>chrysoleucos</i>	41	39	1
	<i>emiliae</i>	9	6	1
	<i>humeralifer</i>	102	77	3
	<i>intermedius</i>	4	2	0
	<i>leucippe</i>	23	22	1
	<i>marcai</i>	6	6	3
	<i>mauesi</i>	16	15	5
	<i>melanurus</i>	45	39	4
	<i>nigriceps</i>	11	4	0
	<i>rondoni</i>	15	7	4
	<i>saterei</i>	14	10	4
<i>Callibella</i>	<i>humilis</i>	3	3	3
<i>Cebuella</i>	<i>pygmaea</i>	39	32	9
<i>Callicebus</i>	<i>moloch</i>	6	8	4
<i>Callimico</i>	<i>goeldii</i>	5	5	4
<i>Leontopithecus</i>		13	19	4
	<i>chrysomelas</i>	11	15	2
	<i>chrysopygus</i>	2	4	2
<i>Saguinus</i>		22	28	9
	<i>fuscicollis weddelli</i>	11	10	6
	<i>midas midas</i>	11	18	3
<i>Saimiri</i>	<i>ustus</i>	4	10	4
TOTAL		596	516	79

3.1.2. Definição do grupo-interno

Considero o monofiletismo de Callitrichini, o grupo-interno, como bem estabelecido e corroborado por dados morfológicos e moleculares, como já discutido na seção 1.2.

Para meu grupo-interno, analisei o material identificado por mim como pertencente às seguintes espécies: *Callibella humilis* (Roosmalen, Roosmalen, Mittermeier & Fonseca, 1998), *Cebuella pygmaea* (Spix, 1823), *Callithrix aurita* (Humboldt, 1812), *C. flaviceps* (Thomas, 1903), *C. geoffroyi* (Humboldt, 1812), *C. jacchus* (Linnaeus, 1758), *C. kuhlii* Coimbra-Filho, 1985, *C. penicillata* (Humboldt, 1812), *Mico acariensis* (Roosmalen, Roosmalen, Mittermeier & Rylands, 2000), *M. argentatus* (Linnaeus, 1777), *M. chrysoleucos* (Wagner, 1842), *M. emiliae* (Thomas, 1920), *M. humeralifer* (Humboldt, 1812), *M. intermedius* (Hershkovitz, 1977), *M. leucippe* Thomas, 1920, *M. marcai* (Alperin, 1993), *M. mauesi* (Mittermeier, Schwarz & Ayres, 1992), *M. melanurus* (Humboldt, 1812), *M. nigriceps* (Ferrari & Lopes, 1992), *M. rondoni* Ferrari, Sena, Schneider & Silva-Júnior, 2010, *M. saterei* (Silva-Júnior & Noronha, 1998) (tabela 3.1).

A análise contou com todas as espécies de *Callibella*, *Callithrix*, *Cebuella* e *Mico*. Nesse sentido, foram incluídos os holótipos das seguintes formas nominais: *Callithrix humeralifer intermedius* Hershkovitz, 1977; *Callithrix nigriceps* Ferrari e Lopes, 1992; *Callithrix mauesi* Mittermeier, Schwarz e Ayres, 1992; *Callithrix argentata marcai* Alperin, 1993; *Callithrix saterei* Silva-Júnior e Noronha, 1998; *Callithrix humilis* Roosmalen, Roosmalen, Mittermeier e Fonseca, 1998; *Callithrix acariensis* Roosmalen, Roosmalen, Mittermeier e Rylands, 2000; *Callithrix manicorensis* Roosmalen, Roosmalen, Mittermeier e Rylands 2000 e *Mico rondoni* Ferrari, Sena, Schneider e Silva-Júnior 2010, e o lectótipo de *Mico melanoleucus* Miranda Ribeiro 1955.

O arranjo taxonômico para o grupo-interno seguido inicialmente foi o presente em Rylands *et al.* (2009), com a adição do recentemente descrito, *Mico rondoni* (Ferrari *et al.* 2010) e com a remoção de *Mico manicorensis* descrito por Roosmalen *et al.* (2000), táxon que considero um sinônimo júnior de *Mico marcai* (Garbino in prep.) (tabela 1).

3.2. Levantamento dos caracteres e terminologia utilizada

3.2.1. Caracteres osteológicos contínuos

Quatro caracteres contínuos foram utilizados. A decisão de utilizar esse tipo de caráter baseou-se na impossibilidade de torná-los discretos via “gap coding” (Stevens 1991) e ao seu potencial sinal filogenético, sugerido por estudos prévios (Davis 1996, Ford e Davis 2009). Mais detalhes de como esses caracteres foram inseridos na matriz de dados se encontram na seção “Análise filogenética” (3.3). Considerei um número mínimo de três espécimes mensuráveis por espécie, para codificar o caráter contínuo em um dado terminal. Apenas espécimes considerados “adultos” e “adultos jovens” foram medidos. Essa classe etária foi determinada por apresentarem todos os dentes eclodidos e a sutura basiesfenóide/basioccipital fundida (adulto) e todos os dentes eclodidos, mas com a sutura aberta (adulto jovem) (de Vivo 1985).

3.2.2. Caracteres de pelagem e tegumento

Para os caracteres de pelagem, utilizei a divisão do corpo em campos cromogénéticos (Hershkovitz 1968, 1977), tratando estes como áreas a princípio independentes entre si. Segui a nomenclatura presente nas publicações citadas e também em Ávila-Pires (1969) e de Vivo (1991), além da tese de doutoramento de M. de Vivo (1988). Os campos cromogénéticos por mim utilizados e sua localização topológica no animal estão ilustrados e definidos na figura 3.1.

Os caracteres de pelagem e tegumento foram todos tratados como qualitativos discretos. Na maioria dos casos, foi utilizado o padrão de pelagem, como “presença de listras/presença de manchas”, “ausência/presença de contraste entre a coroa e o manto” ou ainda “número de bandas nos pêlos da cauda” e não a coloração da mesma.

Para os caracteres relacionados à pigmentação das partes nuas, característica perdida total ou parcialmente ao longo do tempo nas peles preservadas em museus, utilizei como material auxiliar fotos de exemplares vivos, obtidas principalmente nos bancos de dados dos seguintes sítios: <http://www.arkive.org/> e <http://www.mammalsociety.org/>. Também utilizei fotos de animais vivos e descrições presentes nas seguintes publicações: Hershkovitz (1977), de Vivo (1991), Silva-Júnior e Noronha (1998), Roosmalen *et al.* (2000), Ferrari *et al.* (2010) e Garbino *et al.* (2013).

Figura 3.1. Campos cromogênicos utilizados no presente estudo. Desenho esquemático do animal em vista dorsal. Co = coroa, Mt = manto, Ma = membros anteriores, Se = sela, Ga = garupa, Cx = coxa, Pe = pés, Ca = cauda (ilustração de F.O. Nascimento).

3.2.3. Caracteres osteológicos discretos

A terminologia anatômico-morfológica dos ossos do crânio segue Hershkovitz (1977). A terminologia das estruturas dentárias segue Van Valen (1966), Natori (1986) e Swindler (2002) (figura 3.2). Os casos em que utilizei termos dentários presentes em Hershkovitz (1977) são explicitados no texto e não se sobrepõem com a terminologia utilizada pelos outros autores acima mencionados, que é a predominante neste trabalho.

Ao me referir aos tipos de dentes, utilizo letra minúscula para os dentes da arcada superior e maiúscula para os dentes da superior. Assim, i1, c, p2 e m1, se referem respectivamente ao primeiro par de dentes incisivos inferiores, ao par de caninos, ao primeiro par de pré-molares e ao primeiro par de molares e I1, C, P2, M1 se referem aos mesmos dentes, mas da série dentária superior.

Para a nomenclatura anatômica do esqueleto pós-craniano segui Gray (1977), Hershkovitz (1977, 1990) e Ford e Davis (2009).

Figura 3.2. Principais cúspides, cíngulos e bacias de um molar superior (A) e inferior (B) de um primata generalizado (baseado em Natori, 1986).

3.2.4. Medidas osteológicas

As medidas cranianas foram aferidas com o intuito de obter caracteres quantitativos e de realizar uma Análise de Componentes Principais. Para realizá-las foi utilizado um paquímetro digital com precisão de até duas casas decimais.

As medidas pós-cranianas com potencial sinal filogenético foram selecionadas com base em Davis (1996) e Ford e Davis (2009) (figuras 3.3, 3.4 e 3.5):

1. Largura do epicôndilo medial do úmero (**HMEW**): tomada da extremidade troclear à extremidade medial, da face posterior, do epicôndilo medial.
2. Comprimento total do úmero (**HTL**): comprimento próximo-distal máximo.
3. Altura da cabeça do úmero (**HHH**): maior comprimento próximo-distal da superfície articular da cabeça do úmero.
4. Comprimento total do rádio (**RTL**): comprimento próximo-distal máximo, incluindo o processo estilóide.
5. Comprimento total do fêmur (**FTL**): maior comprimento, da porção proximal da cabeça à extremidade distal do côndilo medial.
6. Largura do fêmur na altura do trocanter menor (**FWLT**): largura transversal do fêmur incluindo o trocanter menor, tomada no plano da projeção do trocanter.
7. Comprimento da tíbia (**TTL**): medido da superfície mais anterior até o ponto mais distal da tíbia, incluindo o processo maleolar.

A variável utilizada para padronizar as medidas pós-cranianas foi a altura da cabeça do úmero (**HHH**) (figura 3.3). Essa medida foi escolhida por melhor relacionar-se ao tamanho geral do animal, segundo Davis (1996).

Figura 3.3. Altura da cabeça do úmero (**HHH**). Variável utilizada para padronizar as medidas pós-cranianas. Figura retirada de Davis (1996).

Figura 3.4. Largura do epicôndilo medial do úmero (**HMEW**). Úmero direito de *Callithrix kuhlii* (MZUSP 29791) em aspecto posterior da região troclear. Tr = tróclea do úmero.

Figura 3.5. Largura do fêmur na altura do trocanter menor (**FWLT**). Porção superior do fêmur direito de *Callithrix kuhlii* (MZUSP 29791) em aspecto anterior. Ca = cabeça do fêmur, Tma = trocanter maior, Tme = trocanter menor.

As seguintes medidas cranianas foram aferidas (figura 3.6):

1. Comprimento do crânio (**CT**): tomada da porção mais anterior do rostro (excluindo os incisivos) até a porção mais posterior do crânio.
2. Largura através do arco zigomático (**ZB**): maior largura entre as superfícies externas dos arcos zigomáticos.
3. Série dentária maxilar (**CM**): medida da porção mais anterior do canino no lado bucal, até a porção mais posterior do último molar.
4. Largura através de M1, superfície bucal (**M1B**): distância entre os pontos mais bucais dos primeiros molares superiores, direito e esquerdo.
5. Largura através de C, superfície bucal (**CB**): distância entre os pontos mais bucais dos caninos superiores, direito e esquerdo.
6. Comprimento do dentário (**CMd**): maior comprimento anteroposterior, excluindo os dentes.
7. Comprimento da série de dentes pós-caninos (**Cdm**): comprimento anteroposterior da série molar (pré-molares e molares).
8. Altura condilar (**HCd**): tomada da extremidade mais inferior do processo angular até a extremidade mais superior do côndilo mandibular.
9. Altura coronóide (**HCo**): tomada da extremidade mais inferior do processo angular até a extremidade mais superior do processo coronóide.

Figura 3.6. Crânio de *Mico* (com côndilo occipital danificado) em vista A. dorsal e B. ventral; C. mandíbula de *Mico* em vista lateral. Medidas aferidas: 1. Comprimento do crânio (CT); 2. Largura através do arco zigomático (ZB); 3. Série dentária maxilar (CM); 4. Largura através de M1 (M1B); 5. Largura através de C (CB); 6. Comprimento do dentário (CMd); 7. Comprimento da série de dentes pós-caninos (Cdm); 8. Altura condilar (HCd); 9. Altura coronóide (HCo).

As seguintes medidas dentárias foram aferidas, com auxílio de estereomicroscópio, seguindo Swindler (2002) (figura 3.7):

1. Comprimento bucolingual de M1 (**WM1**)
2. Comprimento mesiodistal de M1 (**LM1**)
3. Comprimento bucolingual de M2 (**WM2**)
4. Comprimento mesiodistal de M2 (**LM2**)

Figura 3.7. Medidas do primeiro (M1) e segundo (M2) molares superiores: Comprimento bucolingual de M1 (WM1), comprimento mesiodistal de M1 (LM1), comprimento bucolingual de M2 (WM2), comprimento mesiodistal de M2 (LM2) (*Mico leucippe* MZUSP 11281). Aumento = 2.0x.

As medidas dos molares foram aferidas com o intuito de calcular o índice de redução **R** do segundo molar superior em relação ao primeiro (Kanazawa e Rosenberger 1989), calculado através da seguinte equação,

$$R = (\text{área de M1} / \text{área de M2}) \times 100$$

Onde a área do primeiro molar superior (M1) é estimada pela multiplicação de seu comprimento mesiodistal pelo comprimento bucolingual e a área de M2 é estimada da mesma maneira.

3.2.5. Caracteres vocais

Espectrogramas foram gerados utilizando o software Raven Pro versão 1.4 (Bioacoustics Research Program 2011). As gravações utilizadas para *Cebuella pygmaea*, *Mico argentatus*, *M. emiliae*, *M. melanurus* e *M. humeralifer* provém da compilação feita por Emmons *et al.* (1998). Também utilizei uma gravação de chamados longos de *Cebuella pygmaea* cedida por R.S. Marcondes, gravado na margem esquerda do Rio Madeira, município de Porto Velho, estado de Rondônia. Para os outros táxons que foram codificados para caracteres vocais utilizei dados de sonogramas publicados (Snowdon *et al.* 1986, Snowdon 1993, Bezerra e Souto 2008, Mendes *et al.* 2009, Garbino *et al.* 2013).

Todos os parâmetros analisados foram extraídos dos chamados longos, devido ao fato desse tipo de chamado ser o mais estereotipado e, em tese, menos influenciado por aprendizagem (Snowdon 1993). Parâmetros relacionados à duração das notas e modulação em frequência foram utilizados.

3.3. Análise filogenética

Para realizar as buscas heurísticas e exatas utilizei o programa “Tree Analysis Using New Technology” (TNT) versão 1.1 (Goloboff *et al.* 2008, distribuído gratuitamente pela “Willi Hennig Society”). Para a confecção da matriz de caracteres (apêndice II) utilizei o programa NEXUS Data Editor versão 0.5.0 (Page 2001). Para a editoração dos cladogramas obtidos, utilizei o TreeView (Page 1996).

Para obter as árvores mais parcimoniosas (Kluge e Farris 1969, Farris 1970, 1983), utilizei o algoritmo “Branch and Bound” (BB) (Hendy e Penny, 1982), presente na opção “Implicit enumeration” considerada a opção ideal para um conjunto de dados relativamente pequeno, por encontrar a(s) melhor(es) árvore(s) dentre as possíveis. Não polarizei nenhum caráter qualitativo nas primeiras análises, a fim de minimizar o

número de pressuposições *a priori* sobre o estado plesiomórfico e apomórfico dos caracteres (Nixon e Carpenter 1993, mas veja Mooi *et al.* 2011).

Para codificar os caracteres quantitativos utilizei o método proposto por Goloboff *et al.* (2006). Neste método, a cada terminal é atribuído um intervalo de valores. Esse intervalo foi definido como a média mais uma vez o desvio padrão da média e a média menos o desvio padrão. Como a inserção desse tipo de caráter requer dados com distribuição normal, o teste Kolmogorov–Smirnov foi realizado, utilizando o programa SPSS Statistics versão 17.0, para verificar se os dados obedeciam a esse critério. Devido à metodologia utilizada, os caracteres quantitativos foram, dessa maneira, os únicos caracteres multiestado que foram polarizados *a priori*.

Quando houve uma descontinuidade clara entre os valores, codifiquei o caráter através da técnica “gap coding” (Stevens 1991, Rae 1998) tratando o mesmo, portanto, como qualitativo discreto e não ordenado.

A etapa de codificação de caracteres e construção da matriz nada mais é que um conjunto de hipóteses de homologia primária, sendo este um dos passos mais importantes e subestimados das análises filogenéticas (de Pinna 1991, Pleijel 1995, Hawkins *et al.* 1999). Visto que o algoritmo utilizado trata como “missing data” tanto estados de caracteres desconhecidos como não aplicáveis, segui os autores que dão preferência à codificação do segundo tipo de caráter como ‘?’ e não como um estado distinto, a fim de não introduzir redundância em meus dados (Hawkins *et al.* 1999, Strong e Lipscomb 1999, Sereno 2007, mas veja Pleijel 1995). Na matriz de caracteres (apêndice II), no entanto, mantive a distinção entre os caracteres não aplicáveis (codificados como ‘–’) e “missing data”, codificados como ‘?’ com o intuito de transmitir o máximo de informações possível.

Para verificar a congruência entre os conjuntos de caracteres morfológicos utilizados, realizei primeiramente análises separadas utilizando somente os caracteres tradicionalmente chamados de “pelagem e tegumento” em uma análise e os “cranianos”, “dentários” e “pós-cranianos” em uma segunda (DeBlase e Martin 1981, Ford 1986, Wetterer *et al.* 2000). Se essa separação não é arbitrária, mas sim reflete uma separação real e com significado biológico, no entanto, é motivo de controvérsia (Kluge 1989, 1998, Wetterer *et al.* 2000). Posteriormente, realizei uma análise que incluiu todos os conjuntos morfológicos e mais três caracteres vocais e um caráter cariológico.

Calculei a incongruência entre os conjuntos de caracteres baseado no método de Mickevich e Farris (1981), descrito em Chu (1998). A fórmula utilizada foi a seguinte:

$$(I_T - I_W) / I_T$$

Onde I_T é a incongruência total e I_W é a incongruência dentro do conjunto de caráter.

As métricas de árvores calculadas foram o índice de consistência (IC) formulado por Kluge e Farris (1969) e que pode ser calculado pela seguinte equação,

$$IC = m/s$$

Onde m é igual ao número mínimo de passos que o caráter pode apresentar e s é o número de passos do caráter na árvore obtida.

Também foi calculado o índice de retenção (IR) (Farris 1989), através da seguinte equação,

$$IR = (g-s)/(g-m)$$

Onde g é igual ao máximo de homoplasias possível que o caráter pode apresentar, levando-se em conta apenas o conjunto de dados e o número de terminais.

O outro índice calculado, de consistência reescalado (RC), é o produto do IC pelo IR.

Os **IC**, **IR** e o **RC** foram calculados para todo o cladograma, neste caso as autapomorfias foram removidas para o cálculo do **IC** geral (Bryant 1995). O **ic**, **ir** e **rc** de cada caráter também foi calculado.

Para verificar a consistência dos ramos, foi calculado o suporte de Bremer (Bremer 1988, 1994) (também conhecido como “índice de decaimento”) para as árvores-consenso. O valor do suporte de Bremer, obtido para cada clado da árvore de consenso, corresponde ao número de passos extra (*i.e.* árvores ligeiramente menos parcimoniosas) necessário para colapsar os clados obtidos no consenso. A escolha do cálculo do suporte de Bremer ao invés de outras medidas de suporte (*e.g.* Jackknife, Bootstrap), foi tomada por mim com base no argumento de Grant e Kluge (2008) de que

esta medida oferece um valor de suporte objetivo por ser uma das únicas a tratar o suporte como função do poder explanatório da hipótese filogenética.

4. Resultados

4.1. Descrição dos caracteres e estados de caráter

Obtive 80 caracteres, dos quais 34 foram considerados como multiestado. Desse total, quatro são classificados como morfológicos quantitativos; 21 de pelagem e tegumento qualitativos; 51 osteológicos qualitativos (19 cranianos, 26 dentários e seis pós-cranianos); um caráter cariológico e três vocais. A distribuição dos estados destes caracteres entre os taxa analisados se encontra no apêndice II. Os **ic**, **ir** e **rc** de cada caráter, obtidos na análise principal, são apresentados abaixo.

4.1.1. Caracteres quantitativos

Para o significado das abreviações das medidas utilizadas aqui ver seção III.2. do Material e Métodos. Os intervalos de valores atribuídos aos terminais podem ser observados na matriz de caracteres (apêndice II). Como incluí apenas espécies das quais pude medir no mínimo três espécimes adultos, uma quantidade grande de terminais não foi codificada para este tipo de caráter. Nenhum dos caracteres contínuos aqui mencionados foi utilizado em filogenias prévias de Callitrichinae.

1. **Úmero, largura do epicôndilo medial (HMEW/HHH) (figura 4.1A): (ic = 0,592; ir = 0,605; rc = 0,358)**

Essa medida foi utilizada também na análise morfométrica realizada por Ford e Davis (2009). Corroborando os resultados das duas autoras, *Callibella humilis* apresenta um valor próximo ao de *Cebuella pygmaea* para essa medida. O maior valor, no entanto, é para o gênero *Callithrix* (figura 4.1A).

2. **Índice intermembral [(HTL+RTL)/(FTL+TTL)] (figura 4.1B): (ic = 0,430; ir = 0,089; rc = 0,936)**

Neste caráter, *Cebuella pygmaea* se destacou dos demais táxons que puderam ser codificados para o caráter. Segundo a compilação feita por Hershkovitz (1977), os maiores índices intermembrais observados em Callitrichinae são de *Leontopithecus* e *Cebuella*.

3. **Índice de redução do segundo molar superior em relação ao primeiro (MRI) (figura 4.1C): (ic = 0,459; ir = 0,522; rc = 0,240)**

O índice foi utilizado pela primeira vez para calitriquíneos por Kanazawa e Rosenberger (1988). A fórmula utilizada para seu cálculo está apresentada na seção de Material e Métodos. Em *Saguinus*, assim como encontrado pelos autores, observei uma tendência ao segundo molar ser bem mais reduzido que o primeiro (figura 4.1C), sendo uma maior redução da dentição posterior uma possível sinapomorfia para o gênero. *Mico* e *Cebuella* possuem o segundo molar menos reduzido que o primeiro, quando comparado à *Callithrix*, sendo esta uma sinapomorfia para o clado dos Callitrichini amazônicos.

4. **Fêmur, largura na altura do trocânter menor (FWLT/HHH) (figura 4.1D): (ic = 0,711; ir = 0,416; rc = 0,296)**

Ford e Davis (2009) utilizam a medida em uma análise morfométrica, e tratam o caráter como sinapomorfia de Callitrichini.

A)

B)

C)

D)

Figura 4.1. **A)** Caráter 1: Diagrama de Dice-Leeras da largura do epicôndilo medial do úmero (**HMEW/HHH**). **B)** Caráter 2: índice intermembral [**(HTL+RTL)/(FTL+TTL)**]. **C)** Caráter 3: Índice de redução do segundo molar superior em relação ao primeiro molar (**MRI**). **D)** Caráter 4: largura do fêmur na altura do trocânter menor (**FWLT/HHH**). As barras indicam 95 % do intervalo de confiança.

4.1.2. Pelagem e tegumento

Dois caracteres da morfologia externa são tradicionalmente utilizados em filogenia de platirrinos: presença de garras ou unhas em todos os dígitos exceto o hálux e superfície ventral da cauda glabra ou não (Rosenberger 1977; Horovitz e Meyer 1997; Horovitz *et al.* 1998; Guedes 2005). Outros caracteres do tipo também são empregados, tais como a morfologia de pêlos-guarda em Guedes (2005) e campos cromogénicos dos pêlos e da pelagem geral (Pires 1990, Jacobs *et al.* 1995, Gregorin 1996, Auricchio 2005). A única filogenia publicada que utilizou apenas caracteres de pelagem para primatas é a filogenia das espécies de *Saguinus* realizada por Jacobs *et al.* (1995).

Faço posteriormente (seção 5.1) uma breve discussão sobre o uso de caracteres de pelagem e tegumento em algumas filogenias de mamíferos.

5. **Mãos, garras em todos os dígitos exceto no hálux: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)**

(0) ausentes;

(1) presentes.

Mencionado primeiramente por Buffon (1767: 121), que inclusive notou a ausência de garras no hálux, e Illiger (1811: 72). Este, possivelmente, é o caráter de tegumento mais antigo utilizado para distinguir os calitriquíneos dos demais Platyrrhini.

6. **Cabeça, faixa mediana sagital escura em juvenis (figura 4.2): (ic = 0,500; ir = 0,900; rc = 0,450)**

(0) ausente;

(1) presente.

O caráter é mencionado por Hershkovitz (1977), apenas para alguns *Callithrix* (p. 504, 541), esteve presente em juvenis de *Mico chrysoleucos* (INPA 4110), *M. humeralifer* (MPEG 9213), *M. intermedius* (MPEG 12599) e *M. saterei* (MPEG 23960, INPA 5672). Por meio de fotos de animais vivos, a presença da listra em juvenis foi constatada em *Leontopithecus rosalia* e confirmada em *Mico*

humeralifer e *M. chrysoleucos*. Conforme a ilustração em Roosmalen *et al.* (1998) e fotos presentes no mesmo trabalho, os jovens de *Callibella humilis* também possuem a referida listra.

7. Face, pelagem geral: (ic = 0,400; ir = 0,625; rc = 0,250)

- (0) face pouco pilosa, principalmente na região perinasal;
- (1) face coberta por pelos, menos densos ao redor dos olhos e narinas;
- (2) face nua.

Callithrix aurita, *C. jacchus*, *Mico humeralifer*, *Mico mauesi* apresentam o caráter (1).

8. Face, máscara de pelos brancos contrastando com região ao redor: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) ausente
- (1) presente

O estado (1) é uma sinapomorfia para o clado (*Callithrix aurita* + *C. flaviceps*).

9. Cabeça, máscara de pelos brancos circundando a face (figura 4.3): (ic = 0,500; ir = 0,500; rc = 0,250)

- (0) ausente;
- (1) presente, incompleta, sendo mais evidente no supercílio e lateralmente aos olhos;
- (2) presente, completa e mais larga que em (1).

Estado (0) presente no grupo-externo e em *Saguinus*, *Callimico*, *Leontopithecus*, *Callithrix* e *Cebuella*. Estado (1) presente em *Mico humeralifer*, *M. humilis* e *M. mauesi*. (2) em *M. acariensis*, *M. emiliae* e *M. saterei*. Para as espécies de face inteiramente branca (*M. argentatus*, *M. chrysoleucos* e *M. leucippe*), o caráter foi codificado como “não aplicável”.

10. Face, região da fronte (figura 4.4): (ic = 0,800; ir = 0,900; rc = 0,720)

- (0) região da fronte indistinguível da região ao redor;

- (1) mancha branca mediana em formato de diamante (losango);
- (2) mancha branca mediana em formato triangular;
- (3) mancha negra mediana triangular;
- (4) mancha branca em “V”.

Callithrix (1); *Mico marcai*, *Mico nigriceps* e *Mico rondoni* (2). Embora ausente nos adultos, um espécime juvenil de *M. melanurus* (PEV 0974-0975) possui mancha branca triangular na testa indicando que o estado plesiomórfico na espécie seja provavelmente possuir a mancha branca.

11. Face, região da coroa em relação à região da nuca e manto imediatamente posterior (figura 4.6): (ic = 0,333; ir = 0,778; rc = 0,259)

- (0) mesma coloração;
- (1) coloração contrastando com região imediatamente posterior.

12. Face, pigmentação (figura 4.5): (ic = 0,833; ir = 0,909; rc = 0,757)

- (0) face pigmentada;
- (1) face pigmentada, exceto na região circum-orbital e nasal;
- (2) despigmentado ao redor das narinas e lábio superior, com faixa vertical pigmentada entre as narinas;
- (3) pigmentado ao redor da boca e na região ciliar;
- (4) face despigmentada.

Para peles mais antigas o caráter não pôde ser seguramente codificado, pois a pigmentação não é evidente o animal. Neste caso utilizei material fotográfico auxiliar, já mencionado na seção de "Material e Métodos". As espécies a apresentar polimorfismo foram *Mico melanurus*, com alguns exemplares possuindo o caráter (0) e alguns o (2) e *Mico argentatus*, podendo possuir a face totalmente despigmentada (4) ou com deposições de melanina ao redor da boca e na região ciliar (3), da mesma maneira que *Mico emiliae*.

13. Pavilhão auditivo, pigmentação: (ic = 0,750; ir = 0,909; rc = 0,682)

- (0) pigmentado;
- (1) deposição de melanina concentrados em sua porção distal;

- (2) deposição de melanina apenas na extremidade disto-superior;
- (3) despigmentado.

A condição basal do pavilhão pigmentado está presente em todos os grupos-externos, assim como em todas as espécies do gênero *Callithrix*. A condição varia apenas em *Cebuella* e *Mico*.

14. Pavilhão auditivo, pilosidade: (ic = 0,250; ir = 0,625; rc = 0,156)

- (0) moderadamente piloso a hirsuto;
- (1) pouco piloso.

15. Tufos auriculares, presença: (ic = 0,500; ir = 0,778; rc = 0,389)

- (0) ausentes;
- (1) presentes, intrínsecos ao pavilhão;
- (2) presentes, extrínsecos ao pavilhão.

16. Tufos auriculares, morfologia: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) tufos pré-auriculares presentes;
- (1) tufos pré e circum-auriculares presentes;
- (2) tufos restritos à face interna do pavilhão auditivo;
- (3) restritos à face externa do pavilhão auditivo;
- (4) em ambas as faces do pavilhão auditivo;
- (5) restrito ao trago.

Os tufos auriculares constituem um campo tricogenético (sensu Hershkovitz, 1968) exclusivo de *Callithrix* e algumas espécies de *Mico*. Tal característica é utilizada na comunicação intra e interespecífica (Hershkovitz 1977, Cavalcanti e Langguth 2008). A nomenclatura desses caracteres segue Ávila-Pires (1969) e de Vivo (1991).

Callithrix penicillata, *C. geoffroyi* e *C. kuhlii* apresentam o estado de caráter (0). *C. jacchus* apresenta o estado (1); *C. aurita* e *C. flaviceps* apresentam a condição (2). *M. intermedius* apresenta a condição (3). *Mico chrysoleucos*, *M. humeralifer* e *M. mauesi* apresentam a condição (4) e *Callibella humilis* possui um pequeno tufo restrito ao trago (5).

17. Membros anteriores, coloração da face dorsal (figura 4.6): (ic = 0,375; ir = 0,583; rc = 0,219)

- (0) homogeneamente coloridos;
- (1) claros distalmente, escurecendo proximalmente;
- (2) escuros distalmente, clareando distalmente;
- (3) claros nas mãos, escurecendo bruscamente do antebraço até os ombros.

O estado (2) é sinapomórfico para *Mico*, embora haja reversões.

18. Membros posteriores, coloração da porção externa: (ic = 0,500; ir = 0,750; rc = 0,375)

- (0) homogênea a da sela e campos adjacentes;
- (1) ocre, contrastando com campos adjacentes.

19. Manto, padrão geral (figura 4.6): (ic = 0,500; ir = 0,727; rc = 0,363)

- (0) indistinguível da sela ou fracamente definido;
- (1) bem definido, atingindo e/ou ultrapassando o ponto de inserção dos membros anteriores, que possuem a mesma coloração do manto ao menos em sua porção proximal;
- (2) bem definido, não atingindo região dos ombros;
- (3) dorso dividido em duas regiões (padrão de pelagem bizonal sensu Hershkovitz 1966), manto indefinido, por se confundir à porção anterior.

Das formas que considere possuírem uma distinta região do manto, o estado (1) é presente em *Saguinus m. midas*, *S. fuscicollis weddelli*, *C. humilis*, *M. humeralifer*, *M. mauesi* e *M. saterei*. (2) está presente em *Callithrix jacchus*, *C. penicillata*, *C. geoffroyi* e *C. kuhli*. O estado (3) é exclusivo de *M. intermedius*. *Mico melanurus* apresenta um polimorfismo, com alguns espécimes apresentando uma distinta região do manto e outros não (0/1).

20. Sela, padrão de bandejamento dos pelos: (ic = 0,500; ir = 0,769; rc = 0,385)

- (0) pelos uni- ou bi- coloridos;
- (1) pelos com padrão de bandejamento e coloração *aguti*;

- (2) pelos tri-bandeados sem a coloração *aguti*;
- (3) pelos tetra-bandeados.

Retirado de Hershkovitz (1977) e Silva-Júnior e Noronha (1998). *Mico intermedius* e *M. saterei* apresentam a condição (3). O padrão *aguti* primitivo de coloração está presente em todos *Callithrix* e em *Cebuella* (1).

21. Sela e garupa, padrão geral: (ic = 0,444; ir = 0,545; rc = 0,242)

- (0) padrão uniformemente colorido, região do manto indistinta;
- (1) pelos dispostos em estrias transversais;
- (2) padrão com manchas contrastantes (branco/preto) restrito à sela, podendo atingir garupa;
- (3) padrão com manchas feomelânicas sutilmente definidas apenas na sela, atingindo porção anterior da garupa;
- (4) padrão manchado atinge garupa e membros posteriores.

Retirado de Hershkovitz (1977) e Susan e Ford (2009). *Callithrix flaviceps*, *C. jacchus*, *C. kuhlii*, *C. penicillata* e *C. geoffroyi* apresentam o estado (1). Estado (2) presente em *Mico acariensis*, *M. humeralifer*, *M. mauesi*, *M. nigriceps*, *M. intermedius* e *M. saterei*. Estado (3) presente em *Saguinus m. midas* e *S. fuscicollis weddelli*. Embora o holótipo de *Callibella humilis* (MPEG 24769) não apresente padrão manchado, dois exemplares adicionais da espécie (INPA 4090, 4091) apresentam este padrão. Por este motivo considero um polimorfismo para o caráter na espécie.

22. Região dos quadris, presença de manchas (figura 4.6): (ic = 0,400; ir = 0,400; rc = 0,160)

- (0) ausentes;
- (1) presentes, não atingindo as coxas;
- (2) presentes, atingindo as coxas.

O potencial filogenético deste caráter foi ressaltado primeiramente por de Vivo (1991), que o considerou uma provável sinapomorfia para o gênero *Mico* (seu grupo “*argentata*” de *Callithrix*). A condição (1) está presente em *Mico*

intermedius, *M. humeralifer*, *M. mauesi* e *M. nigriceps*. A condição (2) se encontra em *Mico acariensis*, *M. melanurus* e *M. saterei*. Os demais taxa estudados não possuem as referidas manchas (estado 0).

23. Cauda, contraste com o dorso: (ic = 0,333; ir = 0,778; rc = 0,259)

(0) cauda não contrasta com o dorso, exibindo coloração igual ou próxima à deste;

(1) cauda nitidamente mais clara ou mais escura que o dorso.

Os não-calitriquídeos utilizados como grupo-externo, *Saimiri ustus* e *Callicebus moloch*, apresentam apenas a porção apical da cauda de coloração diferente do resto, sendo codificados como (0) e (1), respectivamente. Os espécimes analisados de *Leontopithecus chrysomelas* e *L. chrysopygus* apresentaram um polimorfismo, podendo possuir cauda inteiramente negra como o dorso (0) ou parcialmente dourada, contrastando com este (1). *Callibella humilis*, *Mico argentatus*, *M. leucippe*, *M. emiliae*, *M. chrysoleucos*, *M. rondoni*, *M. nigriceps*, *M. marcai* e *M. melanurus* apresentam o estado (1). As demais espécies possuem o estado (0).

24. Cauda, disposição dos pelos: (ic = 0,333; ir = 0,800; rc = 0,266)

(0) pelos não dispostos em anéis;

(1) pelos dispostos em anéis.

(0) presente em *Callicebus moloch*, *Saimiri ustus*, *Callimico* e nas espécies de *Saguinus* e *Leontopithecus* analisadas. Os saguis da tribo Callitrichini são os únicos primatas vivos, além do distantemente relacionado *Lemur catta*, a possuir cauda anelada (HersHKovitz 1975, Groves 2001a). A condição (1) está presente em *Callithrix*, *Cebuella* e é polimórfica em *Callibella* onde um dos três exemplares analisados apresentou cauda com anelações. Em *Mico* essa condição é variável, sendo que *Mico humeralifer* e *M. mauesi* são as únicas espécies cujos pêlos caudais apresentam duas bandas distintas e estão dispostos em anéis. *M. chrysoleucos* apresenta a condição (1). Em *Mico*, o estado (2) é exclusivo de *M. intermedius*, que também pode apresentar indícios de anelação caudal, sendo este caráter polimórfico para a espécie. Groves (2001a) e Ford e

Davis (2009) (provavelmente baseando-se em Groves, 2001a), erroneamente afirmam que nenhuma espécie de *Mico* apresenta anéis caudais verdadeiros, apenas pelos dispostos em anéis.

25. Cauda, coloração dos pelos dos anéis caudais: (ic = 0,666; ir = 0,500; rc = 0,334)

- (0) pêlos monocromáticos;
- (1) pêlos bi-bandeados;
- (2) pêlos tetra-bandeados.

Para manter os caracteres o mais independentes entre si quanto for possível (Farris 1983, Sereno 2007), incluir um quarto estado de caráter, a "anelação ausente", seria redundante com o caráter 23. Portanto, todos os táxons sem cauda anelada foram codificados como "não aplicável", sendo esse estado indicado por um hífen ("-") na matriz de taxa/caracteres. O estado (0) é exclusivo de *M. chrysoleucos*. O estado (1) ocorre em *Callithrix aurita*, *C. flaviceps*, *C. geoffroyi*, *C. kuhlii*, *M. humeralifer* e *M. mauesi* e também no exemplar *Callibella humilis* que possuía anéis caudais.

Figura 4.2. Caráter 6: presença de faixa mediana sagital escura na cabeça de juvenis. Desenho esquemático em vista dorsal da coroa de indivíduo juvenil de *Mico saterei* (ilustração de F.O. Nascimento).

Figura 4.3. Caráter 9: máscara de pelos brancos ao redor da face. (1) incompleta, sendo mais evidente no supercílio e lateralmente aos olhos. Desenho esquematizado da face de adulto de *Mico humilis*. (ilustração de F.O. Nascimento).

Figura 4.4. Caráter 10: região da fronte. (1) mancha branca em formato losangular; (2) mancha branca triangular. (ilustração de F.O. Nascimento).

Figura 4.5. Caráter 12: pigmentação facial. (1) despigmentada apenas na região circum-oral e das narinas; (2) despigmentado ao redor das narinas, no lábio superior e faixa vertical pigmentada entre narinas. (ilustração de F.O. Nascimento).

Figura 4.6. Caracteres e estados de caráter em um desenho esquemático em vista dorsal. Caráter 11(estado 1): coroa da mesma coloração que região posterior, 11(2): coloração contrastante. 17(1): membros anteriores mais claros distalmente, 17(2): escuros distalmente. 19(1): manto atinge região dos ombros, 19(2): não atinge ombros. 21(1): sela com padrão estriado, 21(2): padrão de manchas salpicadas preto/branco. 22(1): manchas nos quadris não atingem coxas, 22(2): atingem coxas. 24(0): cauda não anelada, 24(1): cauda anelada. (liustração de F.O. Nascimento).

4.1.3. Crânio

As seguintes publicações utilizaram caracteres osteológicos para inferências filogenéticas em Callitrichinae: Kinzey (1973), Rosenberger e Kinzey (1976), Hershkovitz (1977), Rosenberger (1977), Natori (1986), Rosenberger *et al.* (1990), Kay (1994), Horovitz e Meyer (1997), Horovitz *et al.* (1998), Horovitz (1999), Kay *et al.* (2008). Durante este trabalho adicionei outros caracteres não presentes nas publicações mencionadas.

26. Região nasal em perfil (figura 4.7): (ic = 0,500; ir = 0,833; rc = 0,416)

- (0) convexo em perfil;
- (1) reto/côncavo em perfil.

Este é inédito em filogenias de Platyrrhini. Hershkovitz (1977: 126) menciona características da região nasal de Platyrrhini e Salles (1992) (caráter 33) utiliza o caráter em Felidae. No presente trabalho, o caráter mostrou ser bastante variável entre as espécies analisada, sendo particularmente útil para diferenciar os agrupamento genéricos de Callitrichini aqui reconhecido. As únicas espécies que apresentam o estado (0) foram *Callimico goeldii* e as espécies de *Callithrix*. As demais foram codificadas com (1).

27. Ossos formadores da superfície externa das órbitas restringem o globo ocular: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) não;
- (1) sim.

O estado (1) se mostrou uma sinapomorfia para Callitrichinae, assim como hipotetizado por Martin (1992).

28. Arcada dentária superior, formato em vista oclusal (figura 4.8): (ic = 0,500; ir = 0,500; rc = 0,250)

- (0) razão da largura entre C na superfície bucal pela largura entre M1 na superfície bucal $> 0,81$;
- (1) razão C/M1 $< 0,79$.

Este caráter foi tratado inicialmente como contínuo, porém, como foi possível discriminar dois grupos de medidas (figura 4.8), o mesmo foi tratado como discreto e com dois estados. O único polimorfismo é da espécie *Leontopithecus chrysomelas*, codificada como 0/1. Kay *et al.* (2008, caráter 25) também utilizaram uma razão entre duas medidas dentárias para definir a forma do palato, mas esses autores consideraram a razão da largura entre os caninos pela largura entre os segundos molares superiores.

29. Palatino, espinho nasal posterior (figura 4.9): (ic = 0,333; ir = 0,667; rc = 0,222)

- (0) consistentemente presente;
- (1) reduzido ou ausente.

Caráter consistentemente presente em *Leontopithecus*. Considerei o caráter presente nas duas espécies de *Saguinus* e no *Callicebus* e *Saimiri* analisados. *Callimico* e os Callitrichini possuem o espinho nasal posterior reduzido ou ausente com algum grau de variação individual, à exceção de *Mico melanurus*, onde todos os espécimes analisados apresentaram a referida estrutura.

Esse caráter morfológico potencialmente une os Callitrichini com *Callimico*, sendo uma evidência já mencionada por Hill (1959: 23), embora tenha erroneamente considerado a espinha nasal posterior como presente em Callitrichini: “*The union with its fellow [a outra metade do osso pterigóide, formador da espinha] differs from that in Hapale and Cebuella in not forming a very distinct posterior nasal spine*”. Ignorando esse caráter, Hofmann et al. (2007) consideram o padrão de ossificação dos ossos dos membros anteriores como a primeira evidência morfológica da relação próxima entre *Callimico* e os Callitrichini, sugerida pelas filogenias moleculares.

30. Palatino, palato ósseo (figura 4.10): (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) acaba na mesma linha de M2;
- (1) termina posteriormente a M2.

Este caráter nunca foi utilizado em filogenias de Platyrrhini. *Callicebus*, *Callimico* e *Saimiri* possuem o estado (0), os demais terminais apresentam o estado (1).

31. Fossas esfenoidais, visíveis da fossa mesopterigóide: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

(0) não visíveis;

(1) visíveis.

O estado (1) é uma autapomorfia de *Leontopithecus* (Rosenberger e Coimbra-Filho 1984: 160).

32. Pterigóide, processo lateral em vista lateral: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

(0) porção ventral projetada ventro-posteriormente, geralmente não ultrapassando o nível de M2 em vista lateral;

(1) projetado ventralmente, geralmente ultrapassando nível de M2 em vista lateral.

Caráter utilizado primeiramente nesse estudo. O estado (1) é exclusivo de *Saguinus*.

33. Pterigóide, profundidade da fossa interpterigóide: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

(0) fossa entre as placas medial e lateral do pterigóide atinge a base do crânio;

(1) fossa reduzida a um pequeno espaço entre o processo lateral e o processo medial, que é reduzido.

O estado (1) é sinapomórfico para Callitrichini, assim como o encontrado por Horovitz (1997).

34. Pterigóide, posição do processo lateral em relação ao forame oval, em vista ventral do crânio: (ic = 0,333; ir = 0,333; rc = 0,111)

(0) termina distante do forame oval;

(1) termina próximo ao forame oval.

Este caráter é utilizado pela primeira vez no presente estudo. Dentro de Callitrichini, o estado (1) é uma sinapomorfia de *Mico*.

35. Bula timpânica, forame carotídeo, posição: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

(0) próximo ao forame jugular, em posição lateral na bula timpânica;

(1) posicionado mais ventralmente na bula timpânica, claramente separado do forame jugular, deslocado mais anteriormente que em (0).

O estado (0) é exclusivo de *Callicebus moloch*.

36. Bula timpânica, espinho petrosal (figura 4.11): (ic = 0,200; ir = 0,636; rc = 0,127)

(0) ausente ou vestigial;

(1) presente como protuberância discreta.

Este caráter é novo em filogenias de Platyrrhini. O estado (1) aparece em espécies de *Mico*, mas todos *Callithrix* analisados e em *Cebuella* a estrutura é ausente ou vestigial (0).

37. Forame pós-glenóide: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

(0) grande;

(1) pequeno/ausente.

A utilização de “pequeno” e “ausente” como dois estados de caráter distintos revelou-se inaplicável, pois, devido à plasticidade deste caráter, indivíduos de uma mesma espécie podem apresentar o forame pequeno ou ausente, podendo até o mesmo indivíduo apresentar forame reduzido de um lado do crânio e ausente do outro (e.g. *Mico melanurus*, MZUSP 4263). Apenas *Saimi ustus* apresentou o estado (0).

38. Forame magno, orientação: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) posteriormente orientado;
- (1) ventralmente orientado.

Callicebus moloch foi o único terminal a apresentar o estado (1).

39. Dentário, orientação da região sinfiseal, em vista lateral, em relação ao plano alveolar: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) vertical;
- (1) horizontal.

O estado (0) está presente nos gêneros *Callicebus*, *Callimico*, *Saimiri*, *Saguinus* e *Leontopithecus*. Estado (1) em *Callibella*, *Cebuella*, *Callithrix* e *Mico*.

40. Dentário, altura do côndilo mandibular em relação ao plano alveolar (figura 4.12): (ic = 0,500; ir = 0,000; rc = 0,000)

- (0) claramente acima;
- (1) pouco acima;
- (2) mesmo nível ou abaixo.

Callibella humilis e *Callithrix jacchus* possuem o estado (1) e *Callithrix penicillata* e *Cebuella pygmaea* o estado (2). Kay *et al.* (2008, caráter 83) também utilizaram o caráter.

41. Dentário, altura do processo coronóide em relação o processo condilar: (ic = 0,500; ir = 0,909; rc = 0,455)

- (0) mais alto;
- (1) mesmo nível.

Todas as espécies de *Mico*, além de *Callithrix geoffroyi* e *C. kuhlii* possuem o estado (1). Guedes e Salles (2005, caráter 76) e Kay *et al.* (2008, caráter 82) também utilizam esse caráter.

42. Dentário, formato do processo coronóide: (ic = 0,750; ir = 0,875; rc = 0,656) (figura 4.13)

- (0) ponta mais convexa e entalhe mandibular mais pronunciado que em (1) e (2);
- (1) ponta estreita e afilada, entalhe mandibular em ângulo maior;
- (2) ponta larga e romba, entalhe mandibular como em (1).

A diferença entre o processo coronóide dos Callitrichini (estados 1 e 2) e os demais Callitrichinae já era conhecida (estado 0) (HersHKovitz 1977; Byrd 1981). A distinção entre os estados (1) e (2), entretanto, é realizada pela primeira vez neste estudo.

43. Dentário, processo angular da mandíbula: (ic = 0,800; ir = 0,800; rc = 0,640)

- (0) mandíbula profunda ventralmente e posteriormente ao ramo horizontal;
- (1) pouco desenvolvido;
- (2) projetado posteriormente ao ramo vertical;
- (3) projetado posteriormente ao ramo vertical e ventralmente ao horizontal;
- (4) projetado ventralmente ao ramo horizontal.

Todos Callitrichini apresentaram o estado (3), exceto *Callibella humilis* e *Cebuella pygmaea* que apresentaram o (4). Os demais calitriquíneos possuem o estado (2). *Callicebus moloch* apresenta (0) e *Saimiri ustus* (1).

44. Dentário, alinhamento da dentição anterior (i1,2 e c), vista oclusal (figura 4.14): (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) i1 disposto lateralmente a i2 e c disposto lateralmente a i2 (em “U”);
- (1) i2 inserido lateroposteriormente a i1, c disposto lateralmente a i2 (em “U”);
- (2) i2 inserido lateroposteriormente a i1, c disposto lateroposteriormente a i2, com as pontas convergindo lingualmente (em “V”).

A condição do segundo par de incisivos inferiores estarem dispostos posteriormente ao primeiro par, denominada *en echelon* (Rosenberger 1977; Kay 1994) é exclusiva de Callitrichini, estando presente, contudo, em diferentes intensidades entre os gêneros (HersHKovitz 1975). O caráter (1), que eu assumi como sendo derivado *a posteriori*, é sinapomorfia do gênero *Callithrix*, sendo que *Callibella*, *Cebuella* e *Mico* apresentam o estado (2).

4.1.4. Dentes

45. i1-2, mesioestilo e distoestilo (figura 4.15): (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

A nomenclatura das cúspides acessórias dos incisivos inferiores segue HersHKovitz (1977) e Gregorin *et al.* (2006). Condição (0) presente em *Saimiri*, *Callimico*, *Saguinus* e *Leontopithecus*. Condição (1) presente em todos as espécies de *Callibella*, *Callithrix*, *Cebuella* e *Mico* (Callitrichini). O caráter foi retirado de Horovitz *et al.* (1998, caráter 31).

46. i1-2, altura da coroa de i1 em relação à i2: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) relativamente baixa;
- (1) relativamente alta.

Rosenberger e Coimbra-Filho (1984) apontam para coroas dos incisivos relativamente maiores, se comparadas à *Saguinus* e *Callimico*, dos incisivos inferiores das espécies de *Leontopithecus* analisadas.

47. c, tamanho relativo (figura 4.16): (ic = 0,500; ir = 0,800; rc = 0,400)

- (0) c aproximadamente com o dobro da altura de i1,2;
- (1) c aproximadamente da mesma altura ou pouco maior que i1,2.

Callimico, *Saguinus* e *Leontopithecus* possuem o estado (0). *Callicebus*, *Callithrix*, *Callibella*, *Cebuella* e *Mico* apresentam o estado (1). Conhecidos como os calitriquíneos “short-tusked” (com presas curtas) (Rosenberger 1977, 1978), o fato da coroa dos incisivos ser da mesma altura da dos caninos em Callitrichini se deve ao aumento dos incisivos e da manutenção do tamanho dos caninos, em *Callicebus* (o outro táxon a apresentar a condição (1)), a mesma altura da coroa de i e c se deve, entretanto, à diminuição da altura da coroa dos caninos e manutenção da altura da coroa dos incisivos.

48. **c, orientação, com mandíbula em vista frontal (figura 4.17): (ic = 0,500; ir = 0,667; rc = 0,334)**

- (0) obliquamente orientado;
- (1) verticalmente orientado.

Callicebus m. moloch, *Leontopithecus chrysopygus*, *L. chrysomelas* e as espécies de Callitrichini possuem o estado (1). Rosenberger e Coimbra-filho (1984) já mencionam uma orientação mais horizontal dos caninos de *Leontopithecus*.

49. **p2, altura do protoconido em relação ao de p3: (ic = 0,500; ir = 0,800; rc = 0,400)**

- (0) protoconido de p2 se projeta bem acima do de p3;
- (1) protoconido de p2 aproximadamente da mesma altura do de p3.

Estado (0) em *Saimiri*, *Callimico*, *Saguinus* e *Leontopithecus*. (1) *Callicebus* e Callitrichini. Kay *et al.* (2008) utilizam o caráter.

50. **p2, presença do metaconido: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)**

- (0) presente;
- (1) ausente ou vestigial.

O estado (0) foi exclusivo de *Callicebus m. moloch*.

51. **p3, presença do metaconido: (ic = 0,500; ir = 0,750; rc = 0,375)**

- (0) presente;
- (1) vestigial;
- (2) ausente.

A redução do metaconido é uma tendência observada em Callitrichini. *Callithrix aurita*, *C. geoffroyi* e *Cebuella pygmaea* apresentam o estado (1) e as demais

espécies da tribo o estado (2). Kay (1994) considera a presença do metaconido como um caráter importante para calitriquíneos.

52. p4, tamanho relativo do metaconido: (ic = 0,167; ir = 0,375; rc = 0,063)

- (0) presente, aproximadamente da mesma altura que protoconido;
- (1) presente, menor que protoconido;

As espécies *Callibella humilis*, *Callithrix penicillata*, *C. jacchus*, *C. kuhlii*, *C. geoffroyi*, *Cebuella pygmaea*, *Mico chrysoleucos*, *M. rondoni*, *M. melanurus* apresentaram o estado (1). As demais espécies possuíram o estado (0) ou não foram codificadas para o caráter. Nenhum dos táxons analisados apresentou o metaconido ausente.

53. p4, presença do entoconido: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) presente;
- (1) ausente.

O estado (1) é sinapomorfia da subfamília Callitrichinae.

54. m1, posição do trigonido (figura 4.18): (ic = 0,500; ir = 0,875; rc = 0,438)

- (0) maior, posicionado perpendicularmente ao talonido;
- (1) menor, posicionado obliquamente ao talonido.

Rosenberger e Coimbra-Filho (1984) utilizam o caráter para unir *Callithrix* e *Cebuella* a *Leontopithecus*, afirmando que em *Callithrix* (incluindo *Mico*) e *Cebuella* o trigonido é oblíquo em relação ao talonido. Pude verificar no entanto que *Callithrix* possui o estado (0), exceto por *C. penicillata* que é polimórfico para o caráter. *Cebuella* e *Mico* possuem o estado (1) deste caráter.

55. M3/m3, presença: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

Illiger (1811: 72) foi provavelmente o primeiro a notar que calitriquídeos possuíam apenas dois pares de molares na série dentária superior e inferior. Embora tradicionalmente considerado um caráter “robusto” e não passível a transformações no sentido 1→0 (Hershkovitz 1977; Rosenberger 1977), estudos recentes, incluindo fósseis de calitriquídeos, indicaram que os terceiros molares podem ter surgido novamente a partir de ancestrais com apenas dois pares de molares superiores e inferiores (Horovitz 1999; Porter e Garber 2004).

56. Último molar inferior, tamanho em relação à p4: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) aproximadamente do mesmo tamanho ou maior que p4;
- (1) menor que p4, com aproximadamente 2/3 do tamanho deste ou menos.

O estado (0) só esteve presente em *Callicebus m. moloch*. Considerado por Horovitz *et al.* (1998, caráter 56) como um dos caracteres exclusivos de Cebidae (incluindo *Aotus*).

57. I1, espessura bucolingual: (ic = 0,500; ir = 0,500; rc = 0,250)

- (0) relativamente mais finos;
- (1) relativamente mais espessos.

Rosenberger e Coimbra-filho (1984) apontam essa tendência para *Leontopithecus*, onde a condição atinge seu extremo em *L. chrysomelas* cujo primeiro par de incisivos superior possui o tubérculo lingual, como em *Callicebus* e outros Platyrrhini maiores. Os Callitrichini também possuem os incisivos superiores internos espessado, não chegando a formar o tubérculo lingual.

58. I1, tubérculo lingual: (ic = 0,500; ir = 0,000; rc = 0,000)

- (0) ausente;
- (1) presente.

Dentre os calitriquídeos, apenas *L. chrysomelas* apresenta essa característica autapomórfica no primeiro par de incisivos superior.

59. I2, forma e tamanho em relação a I1 (figura 4.19): (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) ponta de I2 convergente em vista frontal, coroa aproximadamente do mesmo tamanho ou pouco menor que de I1;
- (1) ponta de I2 divergente, coroa aproximadamente do mesmo tamanho ou menor que de I1;
- (2) ponta de I2 divergente, coroa geralmente maior que I1.

Este caráter é inédito em filogenias. Estado (1) presente em *Callithrix* e *Callimico*. (0) presente nos demais grupos-externos. (2) presente em *Callibella*, *Cebuella* e *Mico*. Os I2 divergentes relacionam-se à oclusão interdigitada dos incisivos de Callitrichini (Setoguchi e Rosenberger 1985; Kay 1994), primeiramente notada por Geoffroy (1812: 118): “*les latérales* [os incisivos] *isolées de chaque cote*”.

60. Diastema entre C e I2: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) presente;
- (1) ausente.

Estado (1) é um autapomorfia de *Callicebus*.

61. P2, presença de protocone: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) presente como cúspide discreta;
- (1) crista lingual cingular desenvolvida, cúspide indistinta;
- (2) ausente.

Só apresentaram o protocone em P2 (estado 0), os táxons *C. m. moloch*, *S. ustus* e *C. goeldii*. O único táxon a não possuir vestígios de um protocone neste dente (estado 2) foi *Cebuella pygmaea*. Kay (1994, caráter 8) também utiliza a presença do protocone como caráter em sua filogenia.

62. P4, presença de hipocone: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) presente;

(1) ausente.

Dos táxons analisados, apenas *C. m. moloch* apresenta hipocone em P4 (estado 0)..

63. P4, região entre protocone e paracone em vista oclusal: (ic = 0,286; ir = 0,545; rc = 0,156)

(0) convexa distal e mesialmente;

(1) côncava (identada) distalmente;

(2) identada mesial e distalmente.

Dentre os calitriquíneos, (1) é um caráter exclusivo de *Saguinus* e de algumas espécies de Callitrichini. Os calitriquíneos maiores, *Callimico* e *Leontopithecus* apresentam o estado 0. Kay (1994) refere-se ao caráter como “waisted premolars” (pré molares “identados”).

64. P4, cíngulo lingual (figura 4.20): (ic = 0,333; ir = 0,778; rc = 0,259)

(0) pouco desenvolvido, presente na face lingual do protocone e/ou linguodistal;

(1) envolve completamente o protocone.

Minha codificação difere da de Kay (1994) em *Callithrix* e *Mico*, pois este autor o codifica para um *Callithrix* incluindo *Mico*. As espécies de *Callithrix* possuem o estado 0 enquanto que as de *Callibella*, *Cebuella* e *Mico* possuem o estado 1. O caráter varia no grupo externo.

65. M1, cíngulo bucal do paracone e metacone: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

(0) aproximadamente no mesmo nível, em vista oclusal;

(1) paracone com cíngulo conspicuamente mais desenvolvido bucalmente.

O caráter une as quatro espécies de *Callithrix* maiores (*C. aurita*, *C. flaviceps*, *C. geoffroyi* e *C. kuhlii*). Natori (1986, caráter 5) utiliza um caráter semelhante.

66. M1, posição do protocone (figura 4.21): (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) mesialmente localizado, aproximadamente no mesmo nível que paracone;
- (1) distalmente localizado, aproximadamente no mesmo nível que o entalhe da centrocrista.

O estado (1) revelou neste estudo ser uma boa sinapomorfia para Callitrichini. Rosenberger (1977) mencionou o deslocamento distal do protocone do M1 na tribo. O caráter foi citado por Natori (1986: 328) embora o autor não o tenha utilizado em sua filogenia. As filogenias subsequentes (*e.g.* Kay 1994; Horovitz e Meyer 1997; Guedes e Salles 2005; Kay *et al.* 2008) não o utilizaram.

67. M1, morfologia do entocíngulo (figura 4.22): (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) envolvendo o protocone distalmente, mais desenvolvido na face distal que mesial do protocone;
- (1) envolvendo o protocone distalmente, sendo interrompido nas faces mesial e labial desta cúspide;
- (2) envolvendo completamente o protocone, sendo desenvolvido igualmente em ambas as faces mesial e distal.

O estado (1) está presente em *Saguinus*, *Leontopithecus* e *Callithrix*. O estado (2) está presente em *Callibella*, *Cebuella* e *Mico*. O caráter é ilustrado em Kinzey (1973), mencionado por de Vivo (1991) e presente na filogenia de Natori (1986) (caráter 6).

68. M1, desenvolvimento da porção distal do entocíngulo: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) desenvolvido;
- (1) reduzido.

Callicebus m. moloch, *Saimiri ustus*, *Callimico goeldii*, *Saguinus f. weddelli* e *S. m. midas* apresentam o estado (0). Um entocíngulo mais desenvolvido distalmente confere um formato menos triangular aos primeiros molares superiores de *Saguinus*, se comparado à *Leontopithecus* ou aos Callitrichini (Rosenberger e Coimbra-filho, 1984).

69. M1-2, presença de hipocone: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) presente;
- (1) ausente.

Apenas *Callicebus m. moloch*, *Saimiri ustus* e *Callimico goeldii* apresentam hipocone nos primeiros molares (0).

70. M2, desenvolvimento do hipocone: (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) hipocone presente como uma cúspide discreta;
- (1) hipocone relativamente menos desenvolvido que as outras três cúspides ou ausente.

Os não-Callitrichinae em geral (neste trabalho, *Callicebus m. moloch* e *Saimiri ustus*) apresentam sempre um hipocone conspícuo. Em *Callimico goeldii*, o hipocone é reduzido a uma pequena cúspide, todavia conspícua.

4.1.5. Pós-crânio

Durante meu estudo, pude levantar alguns caracteres não utilizados em filogenias prévias, além dos obtidos nas publicações mencionadas, que são comentados abaixo. As filogenias de Ford (1986) e Guedes (2005) utilizaram caracteres pós-cranianos. Os trabalhos de Hershkovitz (1990) e Ford e Davis (2009) também apontam para o valor sistemático desses caracteres osteológicos em Platyrrhini.

71. Escápula, incisura (figura 4.23): (ic = 0,500; ir = 0,778; rc = 0,389)

- (0) ampla;
- (1) bem delimitada, em formato de “U”;
- (2) delimitada em sua borda superior por uma lâmina óssea.

Estado (2) presente em todo material de *Callimico* e *Callicebus* analisado. Vale mencionar que a presença de tal estrutura varia dentro dos grupos de espécies reconhecidos para *Callicebus*, podendo inclusive ser útil na definição destes. Na

espécie humana, a ossificação do ligamento (responsável pela formação da referida lâmina óssea no estado (2)) também é variável individualmente (Gray 1942). Em alguns casos (*e.g.* *M. marcai* INPA 2512, *M. melanurus* MNRJ 24912/13), indivíduos apresentaram uma formação incipiente da lâmina óssea que delimitaria um pequeno forame como o presente em *Callimico* e *Callicebus*, o forame, entretanto, nunca chegou a se formar nos Callitrichini. Guedes (2005) (caráter 2, cintura escapular) também utilizou este caráter.

72. Escápula, posição da lâmina horizontal em relação ao corpo da escápula. (ic = 0,667; ir = 0,500; rc = 0,334)

- (0) perpendicular;
- (1) oblíqua, inclinada para a porção superior;
- (2) oblíqua, inclinada para a porção inferior.

Dentre as poucas espécies para as quais o caráter pôde ser seguramente codificado, *C. aurita* e *C. kuhlii* possuem o estado (2), *S. ustus* e *C. goeldii* o estado (1) e as demais espécies codificadas possuíram o estado (0). Guedes (2005) (caráter 9 da cintura escapular) também utilizou tal caráter.

73. Esterno, porção cranial do manúbrio (figura 4.24): (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) formato quadrado, quilha não evidente;
- (1) forma trapezóide, quilha evidente.

Os dois caracteres do esterno utilizados nessa filogenia são inéditos em filogenias de Platyrrhini. Neste estudo constatei que a morfologia desse osso, o estado (1), é caráter diagnóstico e sinapomórfico para *Callithrix*. Herhskovitz (1990), notando sua importância sistemática, utilizou a morfologia do manúbrio como caráter taxonômico em sua revisão de *Callicebus*.

74. Esterno, porção caudal do manúbrio (figura 4.24): (ic = 0,333; ir = 0,714; rc = 0,238)

- (0) sem constrição em sua porção posterior;
- (1) forte constrição em sua porção posterior.

Estado (1) presente nas espécies de *Leontopithecus* e *Callithrix* que puderam ser codificadas para o caráter, e também no pitecídeo *C. m. moloch*.

75. Úmero, forame entepicondilar (figura 4.25): (ic = 0,500; ir = 0,667; rc = 0,334)

(0) presente;

(1) ausente.

Caráter mencionado por Rosenberger e Coimbra-Filho (1984); utilizado na filogenia de Ford (1986) (caráter PC104) e não citado em filogenias subsequentes, com exceção da filogenia não publicada de Guedes (2005) (caráter 32 de pós-cranio). Embora as duas espécies analisadas de *Saguinus* apresentem o forame entepicondilar do úmero (0), entre as espécies do gênero cujo esqueleto é conhecido, *Saguinus imperator* não apresenta a estrutura (Hershkovitz, 1990, obs. pess.). O forame é consistentemente ausente (1) em todo o material pós-craniano dos gêneros de Callitrichini analisados, exceto por um exemplar de *Mico mauesi* sem procedência (INPA 4108).

76. Úmero, morfologia do epicôndilo medial (figura 4.26): (ic = 0,667; ir = 0,900; rc = 0,600)

(0) não se projeta lateralmente;

(1) projeta-se lateralmente, não perpendicular ao eixo principal do úmero;

(2) projeta-se lateralmente, perpendicular ao eixo principal do úmero.

O estado (2) é exclusivo de *Callithrix*; (1) é presente nas espécies de *Mico* e em *Callibella humilis*, além de estar em *C. m. moloch*. *Cebuella pygmaea* é polimórfico, apresentando os estados (1) e (2).

Ford e Davis (2009) mencionam o tamanho do epicôndilo medial do úmero como caráter que separaria *Callithrix* de *Callibella*, *Cebuella* e *Mico*. Foi possível neste estudo observar qualitativamente que o epicôndilo medial do úmero de *Callithrix* é muito mais pronunciado lateralmente do que dos outros táxons de Callitrichini analisados.

Figura 4.7. Caráter 26: região nasal em perfil. (0) convexo (*Callithrix kuhlii* MZUSP 29791); (1) côncavo (*Mico leucippe* MZUSP 11281).

Figura 4.8. Caráter 28: Diagrama de Dice-Leeras da razão entre a largura através dos caninos (C) pela largura através dos primeiros molares (M1), ambas tomadas da superfície bucal. O caráter foi codificado por "gap coding" (Stevens 1993). As barras indicam 95 % do intervalo de confiança.

Figura 4.9. Caráter 29: espinho nasal posterior no palatino (seta). (0) ausente (*Callithrix jacchus* MZUSP 8289); (1) presente (*Saguinus midas midas* MZUSP 11293). Região palatina em vista ventral. Aumento = 0,75x.

Figura 4.10. Caráter 30: palato ósseo. (0) termina na mesma linha de M2 (*Callimico goeldii* MZUSP 32105); (1) acaba posteriormente a M2 (*Mico leucippe* MZUSP 11281). M1 = primeiro molar superior, M2 = segundo molar superior, M3 = terceiro molar superior. Aumento = 0,75x.

Figura 4.11. Caráter 36: espinho petrosal: (0) ausente ou vestigial (*Callithrix jacchus* MZUSP 8289); (1) presente como protuberância discreta (*Mico argentatus* MZUSP 5007). fm = foramen magnum, fo = foramen ovale. Aumento = 0,75x.

Figura 4.12. Caráter 40: altura do côndilo mandibular (seta) em relação ao plano oclusal (linha tracejada): (0) claramente acima (*Mico humeralifer* MZUSP 11306); (1) pouco acima (*Callithrix penicillata* MZUSP 2592); (2) mesmo nível ou abaixo (*Cebuella pygmaea* MZUSP 11468). Aumento = 0,75x.

Figura 4.13. Caráter 42: formato do processo coronóide (seta). (0) mais convexa e com o entalhe mandibular mais pronunciado que em (1) e (2) (*Callimico goeldii* MZUSP "98 macho", não tombado); (1) ponta estreita e afilada, entalhe mandibular em ângulo maior (*Callithrix aurita* MZUSP 2805); (2) ponta larga e romba, entalhe mandibular como em (1) (*Mico argentatus* MZUSP 5007). e = entalhe mandibular. Aumento = 0,75x.

Figura 4.14. Caráter 44: alinhamento da dentição anterior (i1,2 e c), vista oclusal. (0) i1 disposto lateralmente a i2 e c disposto lateralmente a i2 (em “U”) (*Saguinus midas midas* MZUSP 11293); (1) i2 inserido lateroposteriormente a i1, c disposto lateralmente a i2 (em “U”) (*Mico argentatus* MZUSP 5007); (2) i2 inserido lateroposteriormente a i1, c disposto lateroposteriormente a i2, com as pontas convergindo lingualmente (em “V”) (*Callithrix jacchus* MZUSP 8289). i1 = primeiro par de incisivos inferiores; i2 = segundo par de incisivos inferiores; c = par de caninos inferior. Aumento = 0,75x.

Figura 4.15. Caráter 45: mesioestilo e distoestilo. (0) ausentes (*Saguinus fuscicollis weddelli* MZUSP 7326); (1) presentes (*Callithrix jacchus* MZUSP 8289). m = mesoestilo; d = distoestilo. Aumento = 0,75x.

Figura 4.16. Caráter 47: tamanho relativo do canino inferior. (0) aproximadamente com o dobro da altura de i1,2 (*Lentopithecus caissara* MNRJ 28861); (1) aproximadamente da mesma altura ou pouco maior que i1,2 (*Mico marcai* MNRJ 2857). i2 = segundo par de incisivos inferiores; c = par de caninos inferior. Escala = 1 cm.

Figura 4.17. Caráter 48: orientação dos caninos inferiores (seta), em vista frontal. (0) obliquamente orientados (*Saguinus m. midas* MZUSP 11343); (1) verticalmente orientados (*Mico leucippe* MZUSP 11311). Escala = 1 cm.

Figura 4.18. Caráter 54: posição e tamanho do trigonido de m1 em relação ao talonido. (0) maior, posicionado perpendicularmente ao talonido (*Callithrix aurita* MZUSP 2805); (1) menor, posicionado obliquamente ao talonido (*Mico humeralifer* MZUSP 11257). Ta = talonido; Tr = trigonido. Aumento = 0,75x.

Figura 4.19. Caráter 59: forma e tamanho de I2 em relação à I1. (0) ponta de I2 convergente, coroa aproximadamente do mesmo tamanho ou pouco menor que de I1 (*Saguinus fuscicollis weddelli* MZUSP 7328); (1) ponta de I2 divergente, coroa aproximadamente do mesmo tamanho ou menores que de I1 (*Callithrix aurita* MZUSP 2805); (2) I2 divergente, coroa geralmente maior que I1 (*Mico argentatus* MZUSP 4916). I1 = incisivos superiores internos; I2 = incisivos superiores externos. Aumento = 0,75x.

Figura 4.20. Caráter 64: cíngulo lingual de P4 (seta). (0) ausente ou pouco desenvolvido (*Callithrix kuhlii* MZUSP 29791); (1) presente, envolve protocone (*Saguinus f. weddelli* MZUSP 7328). M1 = primeiro molar superior; P4 = último pré-molar superior; P3 = penúltimo pré-molar superior. Aumento = 1,0x.

Figura 4.21. Caráter 66: posição do protocone de M1. (0) aproximadamente no mesmo nível que o paracone (*Leontopithecus chrysopygus* MZUSP 2142); (1) aproximadamente no mesmo nível que o entalhe da centrocrista (*Cebuella pygmaea* MZUSP 9966). Ce = entalhe da centrocrista; Pa = paracone; Pr = protocone. Aumento = 1,0x.

Figura 4.22. Caráter 67: morfologia do entocíngulo de M1. (0) envolvendo o protocone distalmente, mais desenvolvido na face distal que mesial do protocone (*Callimico goeldii* MZUSP 32105); (1) envolvendo o protocone distalmente, sendo interrompido nas faces mesial e labial desta cúspide (*Callithrix kuhlii* MZUSP 29791); (2) envolvendo completamente o protocone, sendo desenvolvido igualmente em ambas as faces mesial e distal (*Cebuella pygmaea* MZUSP 9966). En= entocíngulo; M1 = primeiro molar superior; M2 = segundo molar superior; Pr = protocone; P4 = último pré-molar superior. Aumento = 1,0x.

Figura 4.23. Caráter 71: incisura da escápula (seta vermelha). (0) ampla (*Mico mauesi* MZUSP CGS 7302, não tombado); (1) bem definida, em “U” (*Callithrix aurita* MZUSP TX 50707, não tombado); (2) delimitada em sua borda superior por uma lâmina óssea (*Callimico goeldii* MZUSP “98 macho”, não tombado). Aumento = 0,75x.

Figura 4.24. Caracteres 73 e 74: porção cranial do manúbrio em formato quadrado, com quilha não evidente (73, estado 0, *Callimico goeldii* MZUSP 32105); ou formato trapezóide com quilha evidente (73 estado 1, *Callithrix aurita* MZUSP TX 50707, não tombado). Sem constrição em sua porção posterior (0); forte constrição (seta vermelha) em sua porção posterior (1). Aumento = 0,75x.

Figura 4.25. Caráter 75: forame entepicondilar do úmero (linha tracejada). (0) presente (*Saguinus fuscicollis weddelli* MZUSP 7331); (1) ausente (*Callithrix aurita* MZUSP TX 50707, não tombado). Aumento = 0,75x.

Figura 4.26. Caráter 76: morfologia do epicôndilo medial do úmero. (0) não projeta-se lateralmente (*Leontopithecus chrysomelas* MZUSP 32487); (1) projeta-se lateralmente, não perpendicular ao eixo principal do úmero (*Mico melanurus* MZUSP PEV 1047, não tombado); (2) projeta-se lateralmente, perpendicular ao eixo principal do úmero (*Callithrix penicillata* MZUSP 11284). Em = epicôndilo medial. Aumento = 0,75x.

4.1.6. Cariótipo

77. Número diplóide de cromossomos (2n) (tabela 4.1): (ic = 0,750; ir = 0,889; rc = 0,667)

(0) 44;

(1) 46;

(2) 47;

(3) 48.

Callicebus moloch possui o número diploide de 48 cromossomos (Pieczarka e Nagamachi, 1988) e *Saimiri ustus* possui $2n = 44$ (Romagno 2001). Todas as espécies de calitriquíneos cariotipadas, à exceção de *Cebuella pygmaea*, *Callimico goeldii* e as espécies de *Mico* (Seuánez *et al.* 1989) (o cariótipo de *Callibella humilis* é desconhecido), compartilham o número diploide de 46 cromossomos (Ford, 1986). O número diploide de 44 cromossomos presente em *Cebuella pygmaea* e *Mico* é considerado derivado em Callitrichinae, tendo se originado provavelmente a partir de uma translocação robertsoniana e por este motivo considero este um caráter homólogo nesses dois gêneros (Barros *et al.* 1990; Nagamachi *et al.* 1992) e convergente no distantemente relacionado *Samiri ustus*.

As seis espécies de *Callithrix* possuem cariótipo conhecido (Nagamachi *et al.* 1997). Sabe-se o número diplóide de apenas cinco espécies de *Mico*: *Mico argentatus*, *Mico chrysoleucos*, *M. humeralifer*, *M. mauesi*, *M. rondoni* e *M. saterei* (Barros *et al.* 1996; Nagamachi *et al.* 1996).

Tabela 4.1. Espécies utilizadas na presente filogenia para as quais o número diplóide de cromossomos é conhecido.

TAXON/NUMERO DIPLÓIDE (2n)	44	46	47	48
<i>Callicebus m. moloch</i>				X
<i>Saimiri ustus</i>	X			
<i>Callimico goeldii</i>			X	X
<i>Saguinus f. weddelli</i>		X		
<i>Saguinus m. midas</i>		X		
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>		X		
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>		X		
<i>Callithrix aurita</i>		X		
<i>Callithrix flaviceps</i>		X		
<i>Callithrix geoffroyi</i>		X		
<i>Callithrix jacchus</i>		X		
<i>Callithrix kuhlii</i>		X		
<i>Callithrix penicillata</i>		X		
<i>Cebuella pygmaea</i>	X			
<i>Mico argentatus</i>	X			
<i>Mico chrysoleucos</i>	X			
<i>Mico humeralifer</i>	X			
<i>Mico mauesi</i>	X			
<i>Mico rondoni</i>	X			
<i>Mico saterei</i>	X			

4.1.7. Vocaís

Os parâmetros vocais aqui utilizados foram retirados de Snowdon *et al.* (1986), Snowdon (1993), Bezerra e Souto (2008) e Mendes *et al.* (2009).

78. Estrutura do chamado longo. Intervalo entre as notas (figura 4.27): (ic = 1,000; ir = 1,000; rc = 1,000)

- (0) constante;
- (1) diminui progressivamente;
- (2) aumenta progressivamente.

79. Estrutura do chamado longo. Duração das notas (figura 4.27): (ic = 0,667; ir = 0,667; rc = 0,445)

- (0) mesma duração;

- (1) sucessivamente mais curtas;
- (2) sucessivamente mais longas.

80. Estrutura do chamado longo. Modulação em frequência: (ic = 0,667; ir = 0,800; rc = 0,534)

- (0) ausente ou pouco expressiva;
- (1) presente, frequência descendente;
- (2) presente, frequência ascendente.

Figura 4.27. Caracteres 78 e 79: Intervalo entre as notas do chamado longo: constante (caráter 78, estado 0, *Cebuella pygmaea*, retirado da figura 2.3 de Snowdon 1993); diminui progressivamente (78, estado 1, *Callithrix aurita*, obtido a partir da figura 3.1 de Mendes *et al.* 2009); aumenta progressivamente (78, estado 2, *Leontopithecus chrysopygus*, retirado da Figura 1 de Snowdon *et al.* 1986). Duração das notas do chamado: mesma duração (caráter 79, estado 0); sucessivamente mais curtas (79, estado 1); sucessivamente mais longas (79, estado 2).

4.1.8. Caracteres não incluídos na análise

Os seguintes caracteres não foram incluídos na análise devido ao baixo número de táxons para os quais pude seguramente codificá-los. A decisão de mencioná-los é devido ao seu potencial sistemático, pois é provável, caso mais material se torne disponível para análise, que estes caracteres sejam úteis para definir alguns grupos de *Callitrichini*.

81. Ouvido médio, martelo, apófise orbicular (figura 4.28):

- (0) ausente;
- (1) presente.

Herskovitz (1975, 1977) apontou a presença de uma estrutura no martelo denominada pelo autor como “apófise orbicular”. Essa estrutura, presente com certo grau de variação individual, seria uma autapomorfia dos *Callithrix* amazônicos do autor (= *Mico*). Neste estudo, no entanto, não foi possível analisar esse ossículo em todos os táxons. Para as poucas espécies analisadas, parece ser verdadeira a afirmação de Herskovitz, e além disso *Cebuella* também aparenta possuir a referida estrutura.

Figura 4.28. Caráter 81 (não incluído na análise): apófise orbicular do martelo (seta). (0) ausente (B, *Callithrix penicillata* MZUSP 11283); (1) presente (A *Mico chrysoleucos* MZUSP 4894, C *Mico humeralifer* MZUSP 11298, D *Cebuella pygmaea* MZUSP 11467).

82. Mesoestilo em M1:

- (0) ausente;
- (1) presente.

Embora a presença dessa estrutura defina grandes grupos de Platyrrhini, tanto fósseis como vivos (Horovitz 1999; Kay *et al.* 2008), ela não foi consistentemente ausente nem presente em nenhuma espécie analisada, podendo inclusive estar ausente no M1 de um lado, e presente no outro (tabela 4.2).

Tabela 4.2. Presença (X) ou ausência (0) de mesoestilo no primeiro molar superior (M1) em 20 espécimes de *Callitrichini* aleatoriamente selecionados da coleção do Museu de Zoologia da USP (MZUSP).

N° tombo	TAXON	Mesoestilo em M1	
		Direto	Esquerdo
2232	<i>Callithrix geoffroyi</i>	X	X
2234	<i>Callithrix geoffroyi</i>	0	0
8289	<i>Callithrix jacchus</i>	X	X
2393	<i>Callithrix penicillata</i>	X	X
2588	<i>Callithrix penicillata</i>	0	X
2592	<i>Callithrix penicillata</i>	X	X
4908	<i>Mico argentatus</i>	0	0
4916	<i>Mico argentatus</i>	X	0
4971	<i>Mico argentatus</i>	0	0
5007	<i>Mico argentatus</i>	0	X
4890	<i>Mico chrysoleucos</i>	X	X
11257	<i>Mico humeralifer</i>	0	0
11261	<i>Mico humeralifer</i>	X	X
11298	<i>Mico humeralifer</i>	X	X
11306	<i>Mico humeralifer</i>	X	X
11309	<i>Mico humeralifer</i>	X	X
11398	<i>Mico humeralifer</i>	X	0
11281	<i>Mico leucippe</i>	X	0
11291	<i>Mico leucippe</i>	X	X
11311	<i>Mico leucippe</i>	X	X

83. Genitália:

- (0) simples, não hipertrofiada;
- (1) complexa, hipertrofiada.

Os órgãos genitais de ambos os sexos em *Mico* são maiores e mais complexos que em *Callithrix* e *Cebuella* (HersHKovitz 1975; Roosmalen *et al.* 2000). Roosmalen e Roosmalen (2003: 5) afirmam, no entanto que a genitália de *Callibella humilis* não é hipertrofiada como nos outros *Mico*, *Callithrix* e *Cebuella*. *Mico saterei* aparentemente possui uma genitália única, sendo uma autapomorfia para a espécie (Silva-Júnior e Noronha 1998), mas esse caráter pode estar presente em outras espécies de *Mico* e não ter sido notado devido à ausência de exemplares coletados em tempos recentes ou exemplares

armazenados em meio líquido. Por este motivo, faz-se necessária uma análise mais abrangente taxonomicamente deste caráter.

84. Trinado:

- (0) ausente;
- (1) presente.

Snowdon (1993) relata a semelhança entre os trinados de *Cebuella pygmaea* e *Mico argentatus* e Bezerra e Souto (2008) descrevem esse tipo de vocalização em *Callithrix jacchus*. Ford e Davis (2009) assumem que os Callitrichini amazônicos são os únicos a realizar o trinado com a língua movendo-se rapidamente. Se os Callitrichini são de fato os únicos a emitirem trinados, este caráter é uma provável sinapomorfia vocal para o grupo. Entretanto, mais estudos de bioacústica são necessários, já que esse tipo de chamado é conhecido para apenas duas das 15 espécies amazônicas.

4.2. Análises filogenéticas

4.2.1. Análise de congruência entre os caracteres de pelagem e tegumento e osteológicos

Como mencionado na seção de Material e Métodos, os caracteres foram divididos em “pelagem e tegumento” e “osteológicos”. Três análises foram realizadas: duas considerando cada conjunto de caráter separadamente e uma posterior "análise principal", que reuniu todos esses caracteres, com a adição de um caráter cariológico e três vocais.

4.2.1.1. Pelagem e tegumento

A análise de parcimônia utilizando somente caracteres de pelagem e tegumento (figura 4.29) resultou em 72 árvores com o mesmo comprimento ($l = 84$; $IC = 0,571$; $IR = 0,778$ cada), após o consenso estrito ($l = 100$; $IC = 0,480$; $IR = 0,679$). Foram recuperados, nesta análise, um total de 13 (52 % do total) dos clados obtidos na análise principal (seção 4.2.2.1.), sendo estes, principalmente relativos a relações de categorias taxonômicas menos inclusivas (11 dos 13 clados em comum).

4.2.1.2. Osteológicos

Na análise que utilizou somente caracteres osteológicos (figura 4.30) foram obtidas 12 árvores mais parcimoniosas ($l = 104$; $IC = 0,635$; $IR = 0,831$ cada), o consenso estrito resultou em uma árvore com 109 passos ($IC = 0,606$; $IR = 0,809$). Nesta análise, 10 (40 % do total) clados presentes na análise principal foram recuperados, sendo em sua maioria (8) clados que definem os grupos hierárquicos superiores em Callitrichinae, *i.e.* os gêneros *Leontopithecus* e *Saguinus*, a tribo Callitrichini, a dicotomia entre *Callithrix* e os demais Callitrichini (*Cebuella* e *Mico*).

Figura 4.29. Diagrama de consenso estrito das 72 árvores mais parcimoniosas obtidas na análise de 21 caracteres de pelagem e tegumento. Cada uma das árvores apresentou um comprimento de 84 passos e um IC = 0,571. Os números acima dos ramos são referentes aos valores do suporte de Bremer.

Figura 4.30. Diagrama de consenso estrito das 12 árvores mais parcimoniosas obtidas na análise de 51 caracteres osteológicos. Cada árvore apresentou um comprimento de 104 passos e um IC = 0,635. Os valores sobre os ramos são referentes ao suporte de Bremer.

4.2.2.1 Análise principal

Essa análise contou com todos os 80 caracteres analisados simultaneamente, incluídos nesse número um caráter cariológico (caráter 77) e três vocais (caracteres 78, 79 e 80). A análise de evidência total resultou em uma única árvore com comprimento (l) igual a 211; índice de consistência (IC), sem as autapomorfias, igual a 0,588 e índice de retenção (IR) igual a 0,787 (figura 4.31).

Figura 4.31. Árvore mais parcimoniosa obtida na análise principal ($l = 211$, $IC = 0,588$, $IR = 0,787$, $RC = 0,462$). A numeração acima dos ramos se refere aos clados que podem ser verificados na seção 4.2.2.2.

Figura 4.32. Árvore mais parcimoniosa obtida na análise principal com os valores do suporte de Bremer acima dos ramos.

4.2.2.2. Sinapomorfias

A seguir estão listados os clados obtidos e as respectivas sinapomorfias que os sustentam. Nesta seção são discutidos também os caracteres ambíguos.

Ao citar os valores de suporte de ramo (Bremer) obtidos por mim e por outros autores, o faço de modo comparativo, como indicativo da robustez relativa das hipóteses filogenéticas em questão, e não como uma base probabilística para prever a existência do grupo em futuras análises ou como um indicativo de que a hipótese seja verdadeira (Grant e Kluge 2008).

A numeração dos nós com o respectivo valor do suporte de Bremer associado a estes podem ser verificados nos diagramas das figuras 4.31 e 4.32.

Grupo externo

No diagrama não enraizado abaixo (figura 4.33), os dois táxons não-Callitrichinae (*Callicebus m. moloch* e *Saimiri ustus*) se apresentaram como um grupo monofilético à parte, relação esta suportada por cinco caracteres. Nenhuma análise filogenética recente (todas independentes de enraizamento para o grupo em questão), exceto Kay *et al.* (2008), corrobora esse resultado (Kay 1994; Horovitz e Meyer 1997; Horovitz *et al.* 1998; Horovitz 1999; Guedes e Salles 2005; Wildman *et al.* 2009). O observado pode ser explicado por uma baixa amostragem de outras espécies não-Callitrichinae como grupos-externos na análise, visto que o grupo focal deste trabalho foi um subclado dentro desta subfamília e não a relação dela com os outros Platyrrhini. Além disso, *Callicebus* e *Saimiri* se unem, na análise, por caracteres sabidamente plesiomórficos e observados inclusive em todos os demais Anthroidea, à exceção de Callitrichinae (Rosenberger 1977; Fleagle 1988), como a presença de unhas ao invés de garras (caráter 5), e a presença de um hipocone conspícuo (70).

Figura 4.33. Diagrama não enraizado, obtido a partir da análise principal. A seta indica a posição da raiz, em *Callicebus moloch*.

Clado 1 (subfamília Callitrichinae)

Caracteres: 5(0→1); 17(1→0); 27(0→1); 53(0→1); 70(0→1)

O monofiletismo da subfamília Callitrichinae foi suportado por dois caracteres de pelagem e tegumento (5 e 17), e três osteológicos (27, 53 e 70). Destes eventos de transformação mencionados acima, nenhum é dependente de otimização (não ambíguos), e o caráter 17 constituiu o único homoplástico. O clado apresentou um suporte de Bremer (4 passos) próximo ao encontrado para a maioria dos clados (entre 2 e 4 passos).

Concordando com as filogenias morfológicas (*e.g.* Rosenberger 1977; Ford 1986; Kay 1990, 1994; Guedes e Salles 2005) e com nenhuma filogenia molecular (*e.g.* Schneider *et al.* 1993, Pastorini *et al.* 1998, Cortés-Ortiz 2009), obtive *Callimico goeldii* como o ramo mais basal de Callitrichinae, sendo esta espécie, portanto, o grupo-irmão de todas as outras espécies da subfamília.

Clado 2 (*Saguinus* (*Leontopithecus* (*Callitrichini*)))

Caracteres: 3(0,734-0,777→0,584-0,644); 30(0→1); 33(0→1); 55(0→1); 61(0→1); 69(0→1)

Todos os caracteres discretos sinapomórficos para o clado são homologias secundárias (não homoplásticos). O ramo apresentou um suporte (3 passos) próximo ao obtido para a maioria dos ramos.

O clado constituído por (*Saguinus m. midas* + *Saguinus f. weddelli*) é o grupo-irmão de (*Leontopithecus* + Callitrichini).

Clado 3 (gênero *Saguinus*)

Caracteres: 3(0,584-0,644→0,482-0,540); 19(0→1); 28(1→0); 32(0→1); 63(0→1)

As duas espécies de *Saguinus* aqui analisadas são unidas por um caráter de pelagem (19), três osteológicos discretos (28, 32 e 63) e um contínuo (caráter 3). As

transformações dos caracteres discretos 19, 28 e 63 são homoplásticas não ambíguas. A sinapomorfia 32(0→1) é uma homologia secundária não ambígua.

Clado 4 (Leontopithecini + Callitrichini)

Caracteres: 4(0,993-1,004→1,016-1,047); 46(0→1); 48(0→1); 68(0→1); 75(0→1)

Cinco sinapomorfias osteológicas suportam a relação de grupo-irmão do gênero *Leontopithecus* com a tribo Callitrichini. Das quatro transformações, duas [46(0→1) e 68(0→1)] são homologias secundárias. As outras duas, dos caracteres 48 e 75, são homoplásticas, mas ocorrem apenas, entre os táxons analisados, no distantemente relacionado *Callicebus m. moloch*.

Essa configuração corrobora os resultados de outras filogenias, a saber: Rosenberger (1983), Rosenberger e Coimbra-Filho (1984), Ford (1986), Garber (1992), Horovitz *et al.* (1998, parte), Guedes e Salles (2005) e Kay *et al.* (2008).

Clado 5 (gênero *Leontopithecus*)

Caracteres: 20(1→0); 31(0→1); 35(0→1); 77(0→2); 79(0→2)

O gênero *Leontopithecus*, representado no cladograma por duas espécies, *L. chrysomelas* e *L. chrysopygus*, foi o grupo-irmão de Callitrichini. Um caráter de pelagem (20), dois osteológicos (30, 35) e dois vocais (77, 79) unem as duas espécies de *Leontopithecus*. Os eventos 20(1→0) e 35(0→1) são homoplásticos, sendo o 20 não ambíguo e o 35 dependente de otimização. As transformações 21(1→0), 77(0→2) e 79(0→2) são homologias secundárias.

O suporte de Bremer (cinco passos) foi considerado moderado, sendo o mesmo valor que suporta o gênero *Mico* e o clado 12 (*Cebuella pygmaea* + gênero *Mico*).

Clado 6 (tribo Callitrichini)

Caracteres: 0(0,451-0,518→0,561→0,545); 7(1→0); 19(0→2); 24(0→1); 29(0→1); 39(0→1); 43(2→3); 45(0→1); 47(0→1); 49(0→1); 51(0→1 ou 0→2); 52(0→1); 66(0→1)

A tribo Callitrichini, o grupo focal deste estudo, foi altamente corroborada, possuindo 13 sinapomorfias e o maior suporte de Bremer da análise (10 passos). Destas sinapomorfias, quatro (39, 43, 45 e 66) são homologias secundárias e outros quatro (7, 19, 24 e 28) são homoplásticas não ambíguas. Como apresentado na “Introdução”, atualmente não há dúvidas quanto ao monofiletismo da tribo.

Dois caracteres que suportam a tribo (47 e 49) são homoplásticos, somente devido ao grupo externo *Callicebus m. moloch* também apresentar o mesmo estado de caráter. A transformação sinapomórfica do caráter 51 em Callitrichini ser (0→1) ou (0→2), é dependente de otimização.

Dentro de Callitrichini, uma relação de grupo-irmão entre *Cebuella* e *Mico* foi obtida, com *Callithrix* como grupo irmão deste clado. *Callibella* se posicionou dentro de *Mico* e por este motivo considero o primeiro um sinônimo júnior do primeiro. Deste ponto em diante a espécie *Callibella humilis* será referida como *Mico humilis*.

Clado 7 (gênero *Callithrix*)

Caracteres: 1(0,561-0,595→0,624-0,630); 2(0,756-0,774→0,731-0,747); 6(0→1); 10(0→1); 15(0→2); 17(0→1); 21(0→1); 26(1→0); 73(0→1)

Nove sinapomorfias unem as seis espécies de *Callithrix*. Dessas, uma (73) é uma homologia secundária. Embora os caracteres 10 e 15 sejam homoplásticos, o estado 1 do caráter 10 e o estado 2 do 15 só são encontrados no gênero. Os demais eventos, com exceção do 21(0→1), que é dependente de otimização, são homoplásticos não ambíguos.

O gênero é o mais autapomórfico e consequentemente o mais bem corroborado da tribo, possuindo inclusive o segundo maior suporte de Bremer da análise (sete passos), que considero elevado se comparado ao valor para outros ramos. Os prováveis

motivos para essa maior derivação morfológica nos *Callitrichini* do leste brasileiro serão discutidos em seções posteriores.

Como o alinhamento da dentição posterior (caráter 44) não foi polarizado *a priori*, o estado derivado foi considerado ambíguo. Mas se consideramos a série de transformação 0→1→2 válida, como será discutido nas próximas seções, este pode ser um caráter sinapomórfico (estado 2) adicional para o gênero.

Clado 8 (*Callithrix jacchus* + *C. penicillata*)

Caracteres: 3(0,584-0,596→0,541-0,559); 34(1→0); 63(0→1)

A relação de grupo irmão entre as duas espécies é sustentada por três caracteres. Os dois caracteres discretos são homoplásticos e não dependentes de otimização. O suporte de Bremer de dois passos foi considerado, por comparação com os outros valores obtidos, como normal.

Clado 9 ((*Callithrix kuhlii* + *C. geoffroyi*)(*C. aurita* + *C. flaviceps*))

Caracteres: 65(0→1); 67(0→1); 71(0→1); 72(0→2)

Todos os quatro caracteres osteológicos que suportam este clado são homoplásticos. Metade deles são ambíguos, sendo o evento 70(0→1) dependente de otimização apenas na base do cladograma e o 71(0→2) uma transformação exclusiva do clado, sendo a transformação (0→1) ambígua na base.

Clado 10 (*Callithrix kuhlii* + *C. geoffroyi*)

Caracteres: 17(1→2); 41(0→1)

Duas sinapomorfias, uma morfológica externa e uma osteológica, sustentam as duas espécies. Ambos os caracteres são homoplásticos não ambíguos.

Clado 11 (*Callithrix aurita* + *C. flaviceps*)

Caracteres: 8(0→1); 15(2→1); 16(0→2); 78(0→1); 79(0→1); 80(0→1)

Das seis sinapomorfias do grupo, três de pelagem e três vocais, duas são homologias secundárias (8 e 77), duas são homoplásticas não ambíguas (15 e 80) e as outras duas são dependentes de otimização. Porém, as transformações 16(0→2) e 79(0→1) são exclusivas deste clado.

Este foi o ramo sustentando duas espécies com o maior suporte de Bremer da análise (seis passos), além de ser corroborado por dados de dois sistemas distintos (pelagem e vocal).

Clado 12 (*Cebuella pygmaea* + gênero *Mico*)

Caracteres: 4(1,041-1,047→1,048-1,064); 12(0→1); 13(0→1); 63(0→2); 67(0→2); 77(1→0); 80(0→1)

A relação (*Cebuella* + *Mico*) foi corroborada por sete caracteres. Destes, apenas um não homoplástico (67). Dentre os demais, o evento 12(0→1) é ambíguo e o 77(1→0) depende de otimização apenas na base da árvore. Os outros três caracteres não são ambíguos. O suporte de Bremer (cinco passos) foi considerado moderado. A posição de *Cebuella*, inédita em filogenias morfológicas, corrobora estudos moleculares prévios, compilados na seção introdutória desta dissertação e em Cortés-Ortiz (2009).

A transformação 59(1→2), foi considerada ambígua por não ser polarizada *a priori*. Se considerarmos a série de transformação para o caráter (0→1→2), esta pode ser uma sinapomorfia adicional para o grupo.

Clado 13 (gênero *Mico*)

Caracteres: 11(0→1); 17(0→2); 19(2→1); 20(1→0); 41(0→1)

Os quatro caracteres de pelagem e um osteológico que são sinapomórficos para *Mico*, são homoplásticos e não ambíguos. O gênero possui um suporte de Bremer igual a cinco passos.

Clado 14 ((*Mico chrysoleucos* (*M. saterei* + *M. intermedius*))(*M. humilis* (*M. humeralifer* + *M. mauesi*)))

Caracteres: 6(0→1); 15(0→1); 63(2→1)

Este ramo é suportado por dois caracteres de pelagem e tegumento e um osteológico, todos homoplásticos e não ambíguos. O clado 14 é referido como clado “com tufo”, na seção de “Discussão”.

Clado 15 (*Mico chrysoleucos* (*M. saterei* + *M. intermedius*))

Caracteres: 12(1→4); 13(1→3)

O presente grupo monofilético é corroborado por dois caracteres homoplásticos de pelagem, um ambíguo (12) e outro não (13).

Clado 16 (*Mico saterei* + *M. intermedius*)

Caracteres: 18(0→1); 20(0→3); 21(0→3)

A relação entre as duas espécies é suportada por três sinapomorfias morfológicas externas, homoplásticas e ambíguas.

Clado 17 (*Mico humilis* (*M. humeralifer* + *M. mauesi*))

Caracteres: 9(0→1); 10(0→3); 20(0→2)

Os três caracteres de pelagem que sustentam o clado são homoplásticos. Deste, um é ambíguo (9). A transformação 9(0→1), no entanto, é exclusiva do clado.

Clado 18 (*Mico humeralifer* + *M. mauesi*)

Caracteres: 21(0→2); 52(1→0)

Um caráter de pelagem e um osteológico são sinapomorfias deste grupo. Ambos são homoplásticos e ambíguos.

Clado 19 ((*Mico acariensis* + *M. melanurus*) ((*M. rondoni* (*M. marcai* + *M. nigriceps*)) (*M. emiliae* (*M. argentatus* + *M. leucippe*))))

Caracteres: 12(1→2); 23(0→1); 24(1→0); 71(0→1)

O clado 19 é referido como clado “sem tufo” na seção de “Discussão”. Quatro sinapomorfias, três morfológicas externas e uma osteológica pós-craniana sustentam o grupo. Todas são homoplásticas, sendo duas não ambíguas (12 e 24). Os dois caracteres dependentes de otimização são ambíguos apenas na base do cladograma.

Clado 20 (*Mico acariensis* + *M. melanurus*)

Caracteres: 10(0→3); 22(0→2)

Dois caracteres homoplásticos de pelagem corroboram o grupo. Um deles (10) não depende de otimização.

Clado 21 ((*Mico rondoni* (*M. marcai* + *M. nigriceps*)) (*M. emiliae* (*M. argentatus* + *M. leucippe*))))

Caracteres: 14(0→1); 19 (1→0)

Apenas uma das duas sinapomorfias homoplásticas (14) é ambígua, a outra (19) não depende de otimização. Ambos caracteres são de pelagem.

Clado 22 (*Mico rondoni* (*M. marcai* + *M. nigriceps*))

Caracteres: 7(0→1); 10(0→2); 18(0→1)

Os três caracteres que sustentam o nó 22, denominado por mim como “clado Rondônia”, são homopásticos e não ambíguos. O grupo apresentou um suporte de Bremer (três passos) moderado.

Clado 23 (*Mico marcai* + *M. nigriceps*)

Caracteres: 20(0→2); 21(0→3)

Ambos os caracteres morfológicos externos são homoplásticos, um não ambíguo (20) e outro dependente de otimização (21). A relação entre as duas espécies possuiu um suporte de Bremer baixo (um passo).

Clado 24 (*Mico emiliae* (*M. argentatus* + *M. leucippe*))

Caracteres: 3(0,644→0,645-0,647); 52(1→0)

Dois caracteres osteológicos dentários, um contínuo (3) e um discreto (52) são sinapomórficos para o grupo chamado aqui de “clado do leste Amazônico”. O caráter discreto é homoplástico e dependente de otimização.

Clado 25 (*Mico argentatus* + *M. leucippe*)

Caracteres: 7(0→2); 11(1→0); 13(1→3); 17(2→0)

Corroborado por quatro caracteres homoplásticos não ambíguos, este foi o clado de *Mico* com o maior suporte de Bremer (três passos). Os quatro caracteres são de pelagem e tegumento.

4.2.3. Forçando a posição de *Callimico* como grupo-irmão de Callitrichini

Por meio da função *constrain* do software utilizado (Goloboff *et al.* 2008), foi possível forçar uma relação de grupo-irmão entre *Callimico goeldii* e a tribo Callitrichini. Isso foi realizado com dois objetivos distintos: de averiguar a existência de sinapomorfias morfológicas para o clado, que é corroborado pela maioria das análises

moleculares (Pastorini *et al.* 1998) e verificar se tal arranjo "forçado" ocasionaria em alguma mudança na topologia do grupo-interno.

A análise obtida resultou em uma árvore de 219 passos, IC = 0,567; IR = 0,767; RC = 0,434. Unindo *C. goeldii* e os Callitrichini estão duas sinapomorfias ósseas, (1 e 29). O grupo interno na árvore com restrições (figura 4.34) apresenta a mesma topologia que a obtida na árvore sem restrições, evidenciando que, ao menos para a topologia, o grupo-irmão sendo *Callimico* ou *Leontopithecus* é irrelevante. Para a análise da evolução dos caracteres e para a formulação de hipóteses de homologia, no entanto, a posição de *Callimico* e *Leontopithecus* se torna muito relevante, como será discutido nas seções seguintes.

Figura 4.34. Árvore mais parcimoniosa ($l = 219$, $IC = 0,567$, $IR = 0,767$, $RC = 0,434$) obtida forçando *Callimico goeldii* como grupo irmão de Callitrichini. Os caracteres 1(0,545-0,588) e 29(1) unem o clado.

4.2.4. Incongruência entre os conjuntos morfológicos

Como descrito na seção “3.3. Análise filogenética”, calculei a incongruência entre os conjuntos de caracteres baseado no método de Mickevich e Farris (1981).

O cálculo da incongruência dentro do conjunto de caracteres, I_w , é dado da seguinte maneira: na análise utilizando somente os caracteres da morfologia externa (pelagem e tegumento), cada uma das 72 árvores mais parcimoniosas obtidas requer 36 passos extras para atingir o mínimo de passos (mínimo de 48, observados 84); a análise utilizando somente os caracteres osteológicos requer 38,921 passos extras (mínimo de 67,074, observados 105,995). A incongruência dentro de cada conjunto de caráter (I_w) requer, portanto, um total de $36 + 38,921 = 74,921$ passos extras.

O I_T é calculado, segundo Mickevich e Farris (1981), a partir da árvore mais parcimoniosa obtida através da análise de evidência total. Nesse caso, o número mínimo de passos foi 124 e o observado foi 211. Sendo necessário, portanto, um total de 87 mudanças extras na análise de evidencia total para estimar a filogenia.

A incongruência entre os conjuntos de caracteres seria então $(87 - 74,921)/(87) = 0,138$, Significando que 13,8 % do total de passos extras na análise com os conjuntos combinados podem ser atribuídos à incongruência entre os caracteres osteológicos e os de pelagem e tegumento.

5. Discussão

5.1. Comparação dos resultados obtidos dos conjuntos osteológico e morfológico externo ou "Caracteres osteológicos vs. de pelagem"

Caracteres de pelagem e tegumento são raramente utilizados em filogenia de platirrinos e quando o são, apenas poucos caracteres do tipo são empregados (*e.g.* Rosenberger 1977; Horovitz e Meyer 1997). É um fato curioso que a utilização de tais caracteres seja mais difundida em trabalhos realizados com grupo de mamíferos menos visualmente orientados que primatas, tais como roedores (*e.g.* Carleton 1980), canídeos (*e.g.* Yahnke 1995), felídeos (*e.g.* Mattern e McLennan 2000) e morcegos (*e.g.* Wetterer *et al.* 2000; Simmons e Conway 2001; Velazco 2005).

Para um grupo visualmente orientado como Primates, e para o qual caracteres cromáticos são tradicionalmente utilizados para a delimitação de táxons (HersHKovitz 1966; Rosenberger e Coimbra-Filho 1984; de Vivo 1991; Gregorin 2006; Rosenberger 2011), a utilização de um número expressivo de caracteres de pelagem em filogenias é paradoxalmente rara. Como exceção, pode-se citar o trabalho de Jacobs *et al.* (1995), onde, em uma filogenia das espécies de *Saguinus* e incluindo várias subespécies do grupo *fuscicollis*, os autores obtiveram uma árvore razoavelmente bem resolvida e congruente em alguns aspectos com a evidência proveniente de filogenias com base em sequências do citocromo b. Os outros trabalhos com platirrinos que utilizaram esse tipo de caráter, já mencionados na seção “4.1 Descrição dos caracteres e estados de caráter”, não coincidentemente trabalharam com espécies como táxons terminais (à exceção de Guedes 2005, que utilizou gêneros).

Chu (1998) e Bertelli e Gianinni (2005), em filogenias de gaivotas e pinguins, respectivamente, constataram que caracteres tegumentares resolviam as relações principalmente em categorias taxonômicas menos inclusivas, *i.e.* dentro de gêneros, enquanto caracteres osteológicos recuperavam clados em categorias taxonômicas mais inclusivas, *i.e.* gêneros e subfamílias.

Assim como o observado pelos autores acima mencionados, a maioria dos grandes grupos (categorias taxonômicas de gênero e tribo) recuperados na análise de evidência total neste trabalho, também o foram na análise utilizando apenas os caracteres osteológicos (10 ou 40 % dos clados da evidência total). O suporte (Bremer) dos ramos foi maior na análise osteológica do que na principal para os gêneros *Saguinus*

(9 na análise osteológica e 4 na análise principal) e *Leontopithecus* (12 na osteológica e 5 na principal), e para a tribo Callitrichini (17 na osteológica e 10 na principal); sendo menor para o gênero *Callithrix* (3 na osteológica e 7 na principal) e para o grupo dos Callitrichini amazônicos (nó 12) (1 na osteológica e 5 na principal). A única relação de grupo-irmão entre espécies, obtida na análise exclusivamente osteológica que também foi recuperada na análise conjunta foi o clado (*Callithrix jacchus* + *C. penicillata*).

Na análise que utilizou somente caracteres de pelagem e tegumento, no entanto, apenas 8 (32 %) dos clados obtidos na evidência total foram recuperados, sendo este conjunto de dados mais apropriado para resolver as relações filogenéticas entre as espécies de *Mico* (e.g. demonstrar as relações de grupos-irmãos entre *Mico argentatus* + *M. leucippe*; *M. nigriceps* + *M. marcai* e *M. humeralifer* + *M. mauesi*) e o grupo (*Callithrix aurita* + *C. flaviceps*). Para os grupos monofiléticos em comum, obtidos na análise estritamente tegumentar e na análise principal, o suporte de Bremer foi mais alto na primeira análise apenas para os clados (*Mico humeralifer* + *M. mauesi*) (suporte de 5 na tegumentar e 2 na principal) e (*Mico marcai* + *M. nigriceps*) (suporte de 3 na tegumentar e 1 na principal).

Comparativamente, os valores de suporte de Bremer mais altos foram obtidos na análise osteológica, enquanto a análise tegumentar apresentou a maioria dos clados com o valor de suporte igual a 1, o menor possível.

Mesmo alguns ramos, principalmente os referentes a categorias taxonômicas iguais ou superiores a gênero, não sendo resgatados na análise exclusivamente tegumentar, 15 dos 19 subclados de Callitrichini possuem pelo menos uma sinapomorfia tegumentar na análise incorporando toda a evidência. Além disso, pelo menos um caráter de tipo sustenta os gêneros *Leontopithecus* (caráter 20) e *Saguinus* (19) e também toda a subfamília Callitrichinae (caracteres 7 e 19).

Os índices de consistência (IC) e de retenção (IR) dos dois conjuntos analisados separadamente foram maiores na análise contendo os dados osteológicos (IC_o e IR_o) do que na com os dados tegumentares (IC_t e IR_t) (IC_t = 0,571; IR_t = 0,778 e IC_o = 0,635; IR_o = 0,831), evidenciando que os caracteres de pelagem foram de fato mais homoplásticos. A incongruência entre os conjuntos de caracteres (13.8 % do total de passos extras), calculada segundo o método de Mickevich e Farris (1981), também é considerada baixa.

Analisando um total de dez trabalhos de filogenia de mamíferos que utilizaram os dois tipos de dados morfológicos ou apenas tegumentares (tabela 5.1 abaixo), pude observar que em 50 % destas filogenias o IC_t é menor que IC_o , em 10 % o IC_t é maior que o IC_o , em 10 % ambos IC_t e IC_o são equivalentes e 30 % das filogenias não utilizaram caracteres osteológicos, não sendo possível fazer a comparação. Esses resultados mostram uma tendência dos caracteres de tegumento serem mais homoplásticos, embora a diferença entre os ICs não seja tão grande, na maioria dos casos.

É necessário fazer a ressalva, no entanto, que tanto o IC como o IR dependem diretamente do número de táxons (mas não de caracteres) incluído na análise (Sanderson e Donoghue 1989). Ainda segundo os dados compilados por estes autores, o valor do IC de uma matriz com 27 gêneros como terminais foi 0,49 e para 27 espécies como táxons terminais, foi obtido um valor de 0,40. Neste trabalho, o IC para 28 espécies terminais foi 0,588.

Para outros grupos de mamíferos, no entanto, os caracteres tegumentares e osteológicos não se comportam da mesma maneira que observei no presente estudo de Primates: na filogenia das espécies do gênero *Micronycteris* e subgêneros (Simmons 1996), ambos os conjuntos de dados tegumentares e osteológicos foram úteis para resolver as relações interespecíficas, mas os caracteres osteológicos foram mais úteis para resolver uma porção específica da árvore (a relação de grupo irmão *Glyphoncteris sylvestris* + *G. daviesi* e *Micronycteris hirsuta* + *M. sanborni*), não resolvida pelos caracteres do tegumento, enquanto esta partição morfológica foi útil para demonstrar o monofiletismo de *Micronycteris sensu stricto*. Wetterer *et al.* (2000) obtiveram resultados semelhantes para a família Phyllostomidae: a maioria dos clados resolvidos em níveis taxonômicos menos inclusivos (no caso, gêneros) eram corroborados por um conjunto de dados separadamente mas não por outros. Os mesmos autores ainda concluíram que os caracteres crânio-dentários utilizados eram mais úteis para resolver as relações entre categorias taxonômicas inferiores à subfamília enquanto caracteres de anatomia lingual eram úteis para delimitar as subfamílias.

Tabela 5.1. Comparação do nível de homoplasia entre caracteres osteológicos e de pelagem e tegumento em filogenias de mamíferos. Todos os ICs foram calculados com os caracteres não informativos excluídos.

Grupo	Numero de terminais	IC (Número de caracteres)			Referência
		Caracteres osteológicos	Caracteres de pelagem e tegumento	"Evidência total"	
gênero <i>Alouatta</i>	10 (in) + 3 (ext)	0,880 (n = 19)	0,695 (n = 6) ^a	0,785 (n = 32) ^a	Gregorin 1996 (não publicado)
gêneros <i>Micronycteris</i> , <i>Lampronnycteris</i> , <i>Glyphonycteris</i> , <i>Neonycteris e Trinycteris</i>	12 (in) + 1 (ext)	0,60 (n = 15)	0,529 (n = 7)	0,697 (n = 22)	Simmons 1996
gênero <i>Pseudalopex</i>	13 (in)	0	0,944 (n = 10)	N/A	Yahnke 1995
Tribo Oryzomyini	54	0,392 (n = 68)	0,141 (n = 16)	0,243 (n = 99)	Weksler 2006
gênero <i>Saguinus</i>	13 (in)	0	0,707 (n = 16)	N/A	Jacobs <i>et al.</i> 1995
gênero <i>Platyrrhinus</i>	14 (in) + 4 (ext)	0,587 (n = 43)	0,312 (n = 17)	0,530 (n = 60)	Velazco 2005
Familia Canidae	33 (in) + 1 (ext)	0,318 (n = 69)	0,333 (n = 30)	0,355 (n = 187)	Zrzavy e Ricankova 2004
gênero <i>Callicebus</i>	28 (in) + 4 (ext)	0	0,420 (n = 31)	N/A	Auricchio 2005 (não publicado)
Familia Phyllostomidae	59 (in) + 4 (ext)	0,234 (n = 51)	0,503 (n = 38)	0,463 (n = 150) ^b	Wetterer et al. 2000

(cont.)

Grupo	Numero de terminais	IC (Número de caracteres)			Referência
		Caracteres osteológicos	Caracteres de pelagem e tegumento	"Evidência total"	
Familia Mormoopidae	9 (in) + 8 (ext)	0,610 (n = 101) ^d	0,323 (n = 40)	0,683 (n = 204) ^{c,d}	Simmons e Conway 2001
Tribo Callitrichini	7 (in) + 21 (ext)	0,635 (n = 51)	0,571 (n = 21)	0,588 (n = 80) ^e	presente trabalho

a = caráter 28 excluído para calcular o IC (potencialmente não-informativo);

b = mais 61 caracteres cariológicos e de outros sistemas morfológicos incluídos;

c = incluídos mais 63 caracteres de outros sistemas morfológicos;

d = caracteres 1, 2, 4, 41 e 45 excluídos do cálculo do IC (potencialmente não-informativos);

e = adicionados um caráter cariológico e três vocais.

Um problema encontrado em meu trabalho com Callitrichinae constituiu o fato de que muitas características de padrões de pelagem não se aplicam a táxons filogeneticamente mais afastados do grupo de estudo¹. A divisão bizonal ou trizonal da região dorsal (sensu Herhskovitz 1966) de várias espécies de calitriquíneos, por exemplo, não se aplica aos outros primatas neotropicais, no caso o grupo externo composto por *Saimiri ustus* e *Callicebus moloch*. Esta inaplicabilidade dos caracteres de tegumento a táxons mais distantes do grupo interno, devido provavelmente a uma taxa de mudança mais rápida que caracteres osteológicos, também foi constatada nos trabalhos de Bertelli e Gianinni (2005) com a plumagem de Spheniscidae (pinguins) e Bertelli *et al.* (2002) que trabalharam com Tinamiformes (macucos, inhambus). Esses últimos autores, analisando as espécies de Tinamiformes e tendo como grupo-externo três gêneros de aves ratitas (*Apteryx*, *Pterocnemia* e *Rhea*), constataram que 62 dos 80 caracteres tegumentares não se aplicavam a esses táxons distantemente relacionados aos Tinamiformes. No presente estudo, no entanto, apenas três dos 21 caracteres tegumentares utilizados não se aplicam à *Saimiri ustus* e *Callicebus moloch*. Os caracteres vocais apresentaram uma dificuldade semelhante, pois os três foram baseados na estrutura dos chamados longos, um caráter único de calitriquídeos, sem homólogos conhecidos entre os outros Platyrrhini.

Struhsaker (1981: 282) afirma que caracteres de pelagem em macacos do velho mundo (Catarrhini) são muito lábeis, quando se trabalha com categorias taxonômicas de espécie e subespécie, para serem usados em filogenias por variarem intrapopulacionalmente. Jablonski (1995), no entanto, obtém uma árvore bem resolvida para as espécies e subespécies de *Pygathrix* e *Rhinopithecus*, utilizando 39 caracteres cromáticos de um total de 178 (aproximadamente 21 % do total dos caracteres). Assim como esta última autora, no presente trabalho os caracteres de pelagem e tegumento perfizeram 25 % da matriz e, da mesma maneira, foram úteis para a resolução da árvore.

Estes resultados me permitiram concluir que os caracteres de pelagem e tegumento constituem uma fonte confiável e útil de caracteres, para o grupo estudado, sendo particularmente necessários na resolução de relações em categorias taxonômicas infragenéricas neste caso. Em relação à utilização separada de caracteres de diversos

¹ Uma ampla gama de variação cromática em *Mico*, somada ao tempo recente de divergência dentro do gênero (Schneider *et al.* 2012) e à baixa variação intraespecífica no padrão de coloração da pelagem sugere que estes padrões se fixam rapidamente na populações destes saguis.

sistemas morfológicos, os resultados obtidos por mim me permitiram chegar a uma conclusão semelhante à de Wetterer *et al.* (2000: 136), sendo possível neste caso citar os autores na íntegra:

“As noted previously, we find that there is no reliable way to divide morphological characters into groups that reflect some underlying biological reality. The incongruent areas of these partitions may merely represent an arbitrary division of evidence.”

5.2. Filogenia de Callitrichini

5.2.1. O grupo irmão de Callitrichini

Neste trabalho obtive o gênero *Leontopithecus*, endêmico da Floresta Atlântica do centro-leste e sudeste do Brasil, como grupo irmão da tribo Callitrichini. A posição de *Leontopithecus* como grupo irmão de Callitrichini foi proposta pela primeira vez por Rosenberger e Coimbra-Filho (1984) com base principalmente em caracteres cranianos e dentários; sendo sugerida posteriormente por Ford (1986) com base em caracteres craniais, dentários e pós-cranianos; e mais recentemente por Horovitz *et al.* (1998), Guedes e Salles (2005) e Kay *et al.* (2008), baseados principalmente em caracteres cranianos e dentários. Na árvore de Snowden (1993), que extraiu seus caracteres da estrutura do chamado longo (um tipo de vocalização), *Leontopithecus* também se encontra como grupo irmão de Callitrichini, posição, entretanto, considerada arbitrária pelo próprio autor (Snowdon 1993: 92), pois segundo o mesmo, a vocalização dos micos-leões analisados se assemelhou mais, nos parâmetros de modulação em frequência e duração das sílabas, com os *Saguinus* do grupo *fuscicollis*.

Os caracteres que sustentam a posição dos micos-leões como grupo-irmão de Callitrichini são mencionados na seção de “Resultados”. Rosenberger e Coimbra-filho (1984) já citam o aumento na espessura bucolingual dos incisivos superiores, caninos orientados mais verticalmente em vista frontal (condição incipiente em *Leontopithecus*), trigonido oblíquo em relação ao talonido (condição, observada por mim, variável dentro de Callitrichini) e, aparentemente como uma evidência independente, a ausência do forame entepicondilar no úmero como sinapomorfias para o clado. Dois caracteres de pelagem observados em *Leontopithecus rosalia*, mas não utilizados na presente filogenia, são de interesse por serem compartilhados com alguns Callitrichini: a

presença de uma listra negra longitudinal na porção superior da cabeça de jovens (caráter 6 deste estudo) e o ocasional surgimento de anéis caudais em indivíduos em cativeiro.

Os únicos estudos que sugerem que o grupo irmão de Callitrichini seja *Saguinus* são as filogenias baseadas em osteologia de Kay (1990, 1994), Kay e Meldrum (1997) e a filogenia baseada em comportamento de Garber (1994) (figura 5.1).

Nenhuma filogenia molecular oferece suporte às hipóteses (*Leontopithecus* + Callitrichini) e (*Saguinus* + Callitrichini). As análises de nucleotídeos, ao contrário, apontam *Callimico goeldii* como o grupo irmão do clado (e.g. Schneider *et al.* 1993, 1996; Horovitz e Meyer 1997; Chaves *et al.* 1999; Dornum e Ruvolo 1999; Moreira 2002), relação esta com escasso suporte morfológico (Schneider e Rosenberger 1996; Horovitz 1999; Porter e Garber 2004) (ver figura 5.1).

Algumas filogenias moleculares, entretanto, posicionam *Leontopithecus* a apenas um passo de distância do clado dos Callitrichini, como grupo irmão de (*Callimico* + Callitrichini) (Canavez *et al.* 1999; Chaves *et al.* 1999; Dornum e Ruvolo 1999; Mundy e Kelly 2003; Wildman *et al.* 2009; Perelman *et al.* 2011), como parte do clado (*Leontopithecus* + *Callimico*) que é grupo-irmão de Callitrichini (Barroso *et al.* 1997; Moreira e Seuánez 1999; Mundy e Kelly 2001) ou como parte do clado (*Leontopithecus* + *Saguinus*), também grupo-irmão de Callitrichini (DeBoer 1974).

Recentemente, Hofmann *et al.* (2007) alegaram ter encontrado a primeira evidência morfológica da relação de grupo irmão de (*Callimico* + Callitrichini): o padrão de ossificação das epífises e dos ossos curtos de *Callimico* seria mais próximo de *Callithrix* do que de *Saguinus*.

Um problema de amostragem, no entanto, é evidente no artigo (sendo inclusive constatado pelos próprios autores), já que apenas três espécies foram amostradas: *Callimico goeldii*, *Callithrix jacchus* e *Saguinus oedipus* (estando também inclusos na publicação dados secundários sobre *Cebuella pygmaea* e *Saguinus niger*), excluindo nesse sentido uma importante radiação de calitriquídeos representada por *Leontopithecus*, que é um táxon chave na compreensão da evolução do caráter já que se posiciona na maioria das análises, como exemplificado acima, como irmão de

Callitrichini ou a um passo desta posição, como irmão do clado (*Callimico* + Callitrichini).

Além deste problema de caráter amostral, a afirmação de que este seja o primeiro caráter presente na literatura é errônea. Kay *et al.* (2008), citando como fonte do caráter um trabalho do ano de 2004, utilizam em suas filogenias a presença da espinha nasal posterior. No presente trabalho constatei que a espinha nasal posterior (caráter 29) é consistentemente ausente apenas em *Cebuella*, *Callimico* e *Callithrix*, além de estar presente em apenas uma das 15 espécies de *Mico*, *M. melanurus*.

Este caráter, já notado como ausente em *C. goeldii* por Hill (1959), embora o autor o tenha considerado presente em Callitrichini, é potencialmente o caráter morfológico mais antigo a unir *Callimico goeldii* aos Callitrichini. Outro caráter, obtido no presente trabalho, o formato da arcada dentária superior (razão C / M1, caráter 28) também apresentou um estado (1) exclusivo de *Callimico* e dos Callitrichini.

Observa-se neste caso a valorização de alguns poucos caracteres, no caso apenas três, em detrimento de uma série de outros caracteres supostamente derivados, ausentes em *Callimico goeldii*, como ausência de protocone em P2 (caráter 61), ausência de hipocone em M1 (caráter 69), ausência dos terceiros molares e produção de gêmeos, além das supostas sinapomorfias que unem *Leontopithecus* aos Callitrichini à exclusão de *Callimico* e *Saguinus*, como o septo transbular presente (caráter 14 de Horovitz 1999, não utilizado na presente filogenia), a posição oblíqua do talonido em relação ao trigonido (caráter 54) e a ausência do epicôndilo medial do úmero (caráter 76). Para “encaixar” *Callimico goeldii* como grupo irmão de Callitrichini, é necessário propor o ressurgimento do protocone em P2, do hipocone de M1, dos dentes m3 e M3 e da produção de gêmeos em *Callimico*, além de considerar que o septo transbular (presente só em *Leontopithecus* e Callitrichini dentre todos Platyrrhini), o trigonido oblíquo em relação ao talonido e a perda do forame entepicondilar do úmero surgiram independentemente em *Leontopithecus* e nos Callitrichini.

Tendo em vista que os princípios fundamentais de classificação biológica baseiam a criação de grupos naturais na congruência entre dois ou mais caracteres pressupostamente não correlacionados (Brady 1983), essas suposições realizadas a partir de um arcabouço molecular fazem pouco sentido à luz da parcimônia, sendo

necessário assumir um número alto de mudanças morfológicas de regiões aparentemente independentes entre si.

Finalmente, como mencionado na seção de resultados, a análise que força a posição de *Callimico* como grupo-irmão de Callitrichini não altera em absoluto a topologia do grupo interno.

A)

B)

C)

D)

E)

F)

G)

H)

Figura 5.1. Diferentes propostas filogenéticas para a subfamília Callitrichinae com o conjunto de dados utilizado em parênteses. **A)** Barroso et al. (1997) (gene IRBP); Moreira e Seuánez (1999) (gene citocromo b); Mundy e Kelly (2001) (IRBP); **B)** Canavez et al. (1999) (B2-Microglobulina); Chaves et al. (1999) (Willebrand factor gene); Dornum e Ruvolo (1999) (gene G6PD); Mundy e Kelly (2003) (MC1R); Wildman et al. (2009) (7.7 kb de DNA); Perelman et al. (2011) (54 genes); **C)** Rosenberger (1983), Rosenberger e Coimbra-Filho (1984) (Osteologia); Ford (1986) (Osteologia, cariótipo); Garber (1992) (Morfo-comportamental); Guedes e Salles (2005) (Osteologia); **D)** Cronin e Sarich (1975) (Distâncias imunológicas); Horovitz e Meyer (1997) e Horovitz et al. (1999) (Tegumento, Osteologia, DNA mitocondrial e nuclear); Singer et al. (2002) (sequências Alu); **E)** Schneider et al. (1993) (gene da e-globina); Harada et al. (1995) (e-globina, IRBP); **F)** Garber (1994) (comportamental); Kay (1990, 1994) (osteologia, fósseis); **G)** Kay et al. (2008) (crânio, dentição); **H)** DeBoer (1974) (Cariologia); **I)** Moreira (2002) (gene SRY).

5.2.2. Relações intergenéricas de Callitrichini

A corroboração, com base em caracteres morfológicos, da existência de um grupo monofilético de saguis amazônicos formado por *Cebuella* e *Mico*, e o posicionamento de *Mico humilis* em *Mico* são propostas inéditas deste trabalho.

Ao todo, 13 caracteres sustentam Callitrichini como um grupo monofilético com um alto suporte de Bremer (10 passos). Dentro de Callitrichini podem ser reconhecidas três linhagens monofiléticas principais, todas distribuídas alopaticamente entre si (figura 4.31).

Considero as diferenças entre os três principais ramos de Callitrichini suficientemente expressivas para estes merecerem distinção genérica. Os nomes mais antigos aplicáveis a cada um desses clados são, portanto: *Callithrix* Erxleben, 1777; *Cebuella* Gray, 1823 e *Mico* Lesson, 1840. Esse arranjo genérico seguido é basicamente o mesmo proposto por Rylands *et al.* (2000). Embora não reconhecendo *Mico* como um gênero válido, Hershkovitz (1975: 162, 163) e Groves (2001a, 2005) consideram as diferenças entre *Callithrix* e *Mico* suficientemente significativas para a distinção destes grupos em, no máximo, dois subgêneros distintos. Os gêneros aqui reconhecidos se relacionam da seguinte maneira: (*Callithrix* (*Cebuella* + *Mico*)). Considerando apenas estes três gêneros em Callitrichini, o monotípico *Callibella* Roosmalen & Roosmalen 2003 é tratado aqui como um sinônimo júnior de *Mico*, como já explicitado na seção de resultados.

Embora o grupo “jacchus” (= *Callithrix*) e o grupo “argentata” (= *Mico*) já fossem reconhecidos como clados monofiléticos distintos nas últimas revisões sistemáticas e filogenias morfológicas dos táxons (Hershkovitz 1975, 1977; Natori 1986; Pires 1990; de Vivo 1991), raramente os autores se preocuparam em enumerar caracteres morfológicos sinapomórficos para o grupo, embora, como já mencionado na seção 4.1 (Descrição dos caracteres e estados de caráter), Hershkovitz (1975) tenha listado características que separariam os dois gêneros, Natori (1986) menciona alguns caracteres dentários como sinapomorfias e de Vivo (1991) tenha citado como sinapomorfias um caráter dental para o grupo “jacchus” e “argentata” e um de pelagem para “argentata”. Nenhum desses autores, no entanto, aventou a possibilidade de *Cebuella* ser mais proximamente relacionado a um desses dois grupos do que estes eram entre si.

Entretanto, tradicionalmente, o gênero *Hapale* foi utilizado para saguis com tufo e cauda anelada, formando um grupo parafilético que incluía espécies como o amazônico *Mico humeralifer* (*Hapale humeralifer*) e *Callithrix jacchus* (*Hapale jacchus*) do nordeste brasileiro, enquanto que os saguis sem tufo, estes somente amazônicos, eram incluídos em *Mico* (Lesson 1840, Gray 1870, Thomas 1922, Hill 1957) (ver Tabela 1.1). Coimbra-Filho e Mittermeier (1974) foram os únicos autores a propor, com base em outros caracteres além de pelagem, que as espécies com tufo de *Mico* (na época apenas *M. chrysoleucos* e *M. humeralifer* eram conhecidas) seriam mais aparentadas a *Callithrix* do que aos saguis amazônicos.

HersHKovitz (1975), no entanto, rebate incisivamente estes dois autores provendo uma série de caracteres morfológicos, osteológicos e de partes moles, exclusivos das espécies amazônicas e alguns exclusivos das espécies do leste do Brasil. Meus resultados corroboram o proposto por HersHKovitz, onde todas as espécies de Callitrichini amazônicos que ocorrem ao sul dos rios Madeira e Amazonas formam um grupo monofilético.

Natori (1986) e Pires (1990), ambos com base em morfologia, encontraram um clado (*Callithrix* + *Mico*). Os autores, no entanto, não incluem *Cebuella* e nenhum outro calitriquíneo como grupos externos, sendo impossível nesse sentido testar se (*Callithrix* + *Mico*) formam um grupo natural à exclusão de *Cebuella*. Natori (1994) em uma análise fenética subsequente inclui *Cebuella* e este táxon situa-se próximo de *Mico* em seu fenograma.

Uma análise filogenética abrangente, como a realizada neste estudo, que contou com a incorporação de *Cebuella pygmaea* e representantes dos outros três gêneros de Callitrichinae, *i.e.* *Callimico*, *Leontopithecus* e *Saguinus*, torna a hipótese da existência de um clado (*Callithrix* + *Mico*) passível de teste. Os resultados obtidos aqui de fato evidenciam que *Cebuella* é mais próximo de *Mico* do que este é de *Callithrix*, falseando, portanto, a hipótese mencionada.

O gênero *Callithrix* revelou ser o mais autapomórfico de Callitrichini para os caracteres analisados, e uma hipótese que explicaria essa derivação será exposta em seções subsequentes.

O reconhecimento de *Mico* com base apenas em caracteres morfológicos é algo inédito, principalmente ao considerarmos que muitos autores morfologistas (e.g. Kay *et al.* 2008; Aguiar 2009; Marroig e Cheverud 2009; Rosenberger 2011) não reconhecem a distinção genérica entre *Callithrix* e *Mico*.

O grupo monofilético dos Callitrichini amazônicos, com *Mico* como grupo irmão de *Cebuella pygmaea* e *Callithrix* do leste brasileiro como irmão de *Mico* + *Cebuella* (considerando *Callibella* um sinônimo de *Mico*), são condizentes com a maioria das filogenias moleculares que utilizam espécies representativas desses três gêneros [Tagliaro *et al.* 1997, 2000; Canavez *et al.* 1999; Chaves *et al.* 1999; Moreira e Seuanéz 1999 (*parte*); Mundy e Kelly 2003; Schneider *et al.* 2012].

Mundy e Kelly (2001), no entanto, obtém *Callithrix* como grupo-irmão de *Cebuella* à exclusão de *Mico*, com base em 1,816 pares de base de somente um gene (IRBP) em um clado com 62 % de suporte Bootstrap.

Além disso, Sena *et al.* (2002) com base em 549 pares de base de apenas um gene, o mitocondrial COII, encontraram *Cebuella* como irmão de (*Callithrix* + *Mico*), obtendo 76 % de suporte Bootstrap para este último clado. A árvore do gene CCR5 também resulta em clado formado por (*Callithrix* + *Mico*) à exclusão de *Cebuella pygmaea* (Ribeiro *et al.* 2005).

A posição de *Mico humilis* dentro de um subclado de *Mico* no presente trabalho, entretanto, é algo inesperado, já que as duas filogenias moleculares anteriores (i.e. Roosmalen e Roosmalen 2003, Schneider *et al.* 2012), as únicas que incluíram *Mico humilis* nas análises, obtiveram o táxon como grupo-irmão do clado (*Cebuella pygmaea* + *Mico*) (Roosmalen e Roosmalen 2003) ou como grupo-irmão das outras espécies de *Mico*, com a seguinte relação: ((*Cebuella pygmaea* (*Mico humilis* + outros *Mico*)) (Schneider *et al.* 2012).

5.2.3. Relações entre as espécies de *Callithrix*

Em *Callithrix*, observa-se uma divisão inicial entre o clado formado por (*Callithrix jacchus* + *C. penicillata*), as menores espécies, e os demais congêneres. Essa dicotomia inicial contradiz todas as filogenias prévias do gênero, onde consensualmente

encontrava-se um *Callithrix aurita* (junto com *C. flaviceps*, nas raras análises em que é incluído) basal às demais espécies que, nas filogenias moleculares, formavam uma politomia (figura 5.2) (Tagliaro *et al.* 1997; Sena *et al.* 2002; Schneider *et al.* 2012). A relação de grupo-irmão entre *C. aurita* e *C. flaviceps* já foi proposta por outros autores (Pires 1990; Mendes *et al.* 2009), assim como o grupo (*Callithrix jacchus* + *C. penicillata*) (Natori 1986, 1994).

5.2.4. Relações entre os Callitrichini amazônicos

A primeira dicotomia separa *Cebuella pygmaea*, endêmico da Amazônia ocidental, das 14 espécies aqui reconhecidas para *Mico*, cuja maioria ocorre na margem sul dos rios Madeira e Amazonas, com *M. melanurus* atingindo o Chaco paraguaio e boliviano e o limite noroeste do Cerrado brasileiro.

Considero válido manter o status genérico do monoespecífico *Cebuella*, ao invés de sinonimizar o gênero em *Mico*, pelos seguintes motivos:

- representa um clado altamente autapomórfico, sendo o terminal da árvore com mais apomorfias com sete caracteres exclusivos. Sendo comparável nesse sentido aos grupamentos genéricos de *Callithrix* (sustentado por nove sinapomorfias) e *Mico* (cinco sinapomorfias);
- considero que o fato de ser o único Callitrichini da Amazônia oriental reforça a idéia de que o táxon é uma irradiação única dentro da tribo e merecedora de status genérico, por ser esta uma região biogeograficamente relevante para espécies de mamíferos e aves isoladas por rios (Cracraft e Prum 1988; Costa 2003; Eberhard e Bermingham 2005) e também uma área de endemismo reconhecida para Primates (da Silva e Oren 1996);
- com o intuito de manter a estabilidade taxonômica, a combinação inédita *Mico pygmaeus*, causaria uma mudança taxonômica desnecessária, já que existe um grande volume de trabalhos publicados utilizando as combinações *Cebuella pygmaea* (e.g. Lönnberg 1940; Hershkovitz 1977; Kanazawa e Rosenberger 1988; Garber 1994; Horovitz *et al.* 1998; Rylands *et al.* 2000; Sena *et al.* 2002; Guedes e Salles 2005; Messias *et al.* 2012) e *Callithrix pygmaea* (e.g. Rosenberger 1981; Garber 1992; Groves 2001a, 2005; Tagliaro *et al.* 2000; Townsend 2001).

A topologia dentro do gênero *Mico* apresenta algumas semelhanças com as hipóteses filogenéticas prévias do gênero (figura 5.2), como a proximidade de *Mico rondoni* e *M. marcai* com *M. argentatus*, e uma relação próxima entre *M. mauesi*, *M. humeralifer* e *M. chrysoleucos*. Observam-se também algumas incongruências, como a posição de *M. saterei* nas diversas filogenias e na presente, e a posição de *M. humilis*.

Dentro de *Mico*, a primeira divisão corresponde, aproximadamente, à divisão não explicitamente filogenética das espécies de *Mico* “com tufo” (nó 14) e as espécies “sem tufo” (nó 19) (Hershkovitz 1977; Silva-Júnior e Noronha 1998; Roosmalen *et al.* 2000). Aproximadamente, pois *Mico humilis* e *M. saterei* são as únicas espécies sem tufo auricular no clado “com tufo”, embora a primeira espécie apresente orelha hirsuta com um pequeno tufo na pina (uma autapomorfia do táxon).

O clado “com tufo” é parcialmente recuperado, com as espécies *Mico chrysoleucos*, *M. humeralifer* e *M. mauesi*, pela análise cariológica de Nagamachi *et al.* (1996). Mesmo com algumas espécies do grupo não apresentando tufo, ao reconstruir o caráter 15 (presença/ausência de tufo auricular), a hipótese mais parcimoniosa e congruente com os outros dados utilizados na análise é que a presença de tufo é sinapomórfica para o clado, sendo secundariamente alterada em *M. saterei* (cujos subadultos apresentam orelha hirsuta). Estritamente, portanto, essa divisão clássica não corresponde a um grupamento monofilético, como já constatado estudos prévios (Sena *et al.* 2002; Schneider *et al.* 2012). Mesmo assim, utilizo aqui a denominação dos clados de “com tufo” e “sem tufo” para fins didáticos.

Mais dois caracteres de pelagem são compartilhados pelo clado dos saguis “com tufo”: o primeiro é a variação ontogenética no padrão de coloração da coroa de juvenis (caráter 6, discutido na seção 4.1.2.), confirmado com base em juvenis de todas as espécies do clado, exceto *M. mauesi* pois para este táxon não observei espécimes dessa classe etária. O segundo caráter exclusivo para o grupo dentro de *Mico*, mas considerado uma plesiomorfia quando analisado num contexto mais abrangente, é a anulação caudal. Embora esta esteja ausente nas peles de *M. intermedius* analisadas (mas evidente em foto feita por T. Semedo, disponível no site <http://www.mammalsociety.org/>), em dois dos três *M. humilis* e ser ausente em todos exemplares de *M. saterei*. Osteologicamente, a incisura ampla da escápula, em formato de “U” (caráter 71), é uma plesiomorfia para o grupo, sendo útil, porém, para

diagnosticar esse subclado de *Mico*, já que o grupo “sem tufo” possui outro estado para o caráter.

Ainda dentro do grupo de *Mico* “com tufo”, a relação de grupo-irmão (*Mico humeralifer* + *M. mauesi*) obtida é condizente com a maioria dos estudos filogenéticos (Nagamachi *et al.* 1996; Tagliaro *et al.* 1997, 2000; Schneider *et al.* 2012). A grande semelhança morfológica entre as duas espécies, somada ao “parafilestismo” de *Mico mauesi* (Tagliaro *et al.* 1997, 2000) evidenciam que as duas espécies divergiram entre si recentemente. O resultado da análise Bayesiana realizada por Sena *et al.* (2002), que obtém *M. mauesi* mais próximo de (*M. saterei* + *M. melanurus*) do que de *M. humeralifer*, não é corroborado frente ao peso das evidências cariotípicas (Nagamachi *et al.* 1996), de sequências de outros loci de DNA mitocondrial e nuclear (Tagliaro *et al.* 1997; Schneider *et al.* 2012) e da evidência morfológica apresentada neste trabalho.

O clado *Mico intermedius* + *M. saterei*, corrobora a predição de Silva-Júnior e Noronha (1998) de que estas espécies seriam proximamente relacionadas.

O grupo que denomino de *Mico* “sem tufo”, é aqui dividido em três radiações: o clado dos “*Mico* do leste Amazônico” os “*Mico* de Rondônia” e um terceiro grupo formado por (*M. acariensis* + *M. melanurus*), que atinge o centro da América do Sul.

O grupo monofilético que compreende os “*Mico* do leste Amazônico” (*M. emiliae* (*M. argentatus* + *M. leucippe*)), já fora parcialmente resgatado na filogenia morfológica de Pires (1990), que obteve (*M. argentatus* + *M. leucippe*) e na filogenia molecular de Sena *et al.* (2002), com o clado (*M. argentatus* + *M. emiliae*). Apesar da morfologia externa semelhante entre *Mico emiliae* e *M. rondoni*, a primeira espécie apresenta caracteres osteológicos e de tegumento compartilhado com *M. argentatus* e *M. leucippe*.

O clado “Rondônia”, contendo as espécies do extremo oeste da distribuição do gênero (*M. rondoni* (*M. marcai* + *M. nigriceps*)), é proposto aqui pela primeira vez. Um caráter cromático que une as espécies é a coloração ocre conspícua dos membros posteriores. Embora nenhuma filogenia prévia tenha incluído mais que uma espécie deste clado, Roosmalen e Roosmalen (2003), encontraram *M. marcai* (citado como *M. manicorensis*) irmão de *M. argentatus* e Schneider *et al.* (2012), na análise dos elementos Alu, obtiveram *M. rondoni* como irmão de *M. argentatus*. Assim como estes

dois autores, neste estudo todo o clado de Rondônia é irmão do clado que contém *M. argentatus*.

O grupo-irmão (*M. acariensis* + *M. melanurus*) não possui precedentes em outros trabalhos, pois a primeira espécie nunca foi incluída em filogenias.

A)

B)

C)

D)

Figura 5.2. Propostas filogenéticas para as espécies de Callitrichini. **A)** Natori (1986), baseada em anatomia dentária; **B)** Pires (1990), baseada em anatomia craniana, dentária e em pelagem; **C)** Sena *et al.* (2002), baseada no gene mitocondrial COII (549 pb); **D)** Roosmalen e Roosmalen (2003), baseada em sequências da região controle do DNA mitocondrial (902pb); **E)** Schneider *et al.* (2012), baseada em sequências da região controle do DNA mitocondrial (905pb); **F)** Schneider *et al.* (2012), baseada em sequências de elementos Alu inseridos no DNA nuclear.

5.3. Quo vadis *Callibella* ?

Neste trabalho, o único caráter qualitativo discreto presente em *Mico humilis* que aproximaria o táxon à *Cebuella pygmaea*, excluindo-o de *Mico*, foi o processo angular estar projetado fortemente abaixo do (ventralmente ao) ramo horizontal (caráter 43). A altura do côndilo mandibular em relação à fileira de dentes (caráter 40), também aproxima *Cebuella* de *M. humilis*, mas o primeiro apresentou um estado exclusivo de *Mico*, dentre os saguis amazônicos, mas presente, por exemplo, em *Callithrix penicillata*, com o côndilo podendo estar abaixo da fileira. O crânio, no entanto, apresenta os mesmos caracteres de *Mico*. Adicionalmente, *M. humilis* e *Cebuella* são unidos com base no índice intermembral (caráter 2 deste trabalho), um caráter contínuo.

A altura do côndilo mandibular em relação à fileira de dentes (aproximadamente no mesmo nível desta) e o processo angular ventralmente projetado parecem ser os únicos caracteres morfológicos qualitativos que justificariam a manutenção de *Callibella* como um gênero distinto, aproximando este táxon de *Cebuella* (Aguiar e Lacher Jr. 2003). No entanto, dentre as espécies de *Callithrix*, *C. penicillata*, além de ser menor em dimensões cranianas que alguns de seus congêneres (Hershkovitz 1977; de Vivo 1991) (ver figura 5.4), também apresenta o côndilo mandibular aproximadamente na mesma altura do plano dentário. Se compararmos esta espécie com o maior *Callithrix aurita*, o côndilo mandibular deste último se localiza claramente acima da fileira de dentes.

Considerando apenas o esqueleto pós-craniano, *Mico humilis* é único dentre o gênero por apresentar um maior epicôndilo medial do úmero (HMEW). De certa forma o valor do índice intermembral de *M. humilis* obtido aqui, intermediário entre o encontrado para *Cebuella* e outros *Mico*, corrobora o mencionado por Ford e Davis (2009: 427) que dizem (em tradução livre e colchetes meus): “O sagui anão [*Mico humilis*] não é simplesmente um sagui pigmeu [*Cebuella pygmaea*] um pouco maior.

Callibella não possui as pernas relativamente curtas e braços relativamente longos de *Cebuella* (índice intermembral)”.

Os caracteres de pelagem também diagnosticam a espécie como um *Mico*: a presença de uma coroa escura contrastando com a nuca e manto (caráter 11) é compartilhada com a maioria das espécies de *Mico*, a despigmentação ao redor das narinas e boca segue um padrão similar ao observado em *Mico humeralifer* e *M. mauesi*, mas sutilmente diferente do encontrado em *M. acariensis*, *M. melanurus* e *M. marcai*, que possuem uma fina listra pigmentada entre as narinas que desce até a extremidade do lábio superior (ver fotos de *M. marcai* e *M. acariensis* vivos em Roosmalen *et al.* 2000). *Mico humilis*, além disso, possui uma cauda escura contrastando com o dorso, caráter exclusivo de *Mico*, presente em oito das 14 das espécies exceto nas mais claras (*M. chrysoleucos*, *M. leucippe* e *M. intermedius*) e em três escuras, *M. humeralifer*, *M. mauesi* e *M. saterei*. Nesse sentido, o único caráter de pelagem exclusivo de *Mico humilis* é a presença de um tufo de pelos na pina. Várias espécies de *Mico* do mesmo clado de *M. humilis*, entretanto, possuem caracteres autapomórficos nessa região: *Mico intermedius* possui tufos de pelos restritos à superfície externa da orelha, *M. saterei* apresenta a metade distal das orelhas pigmentada, *M. humeralifer* possui tufos auriculares expandidos lateralmente, nitidamente diferentes dos tufos de *M. chrysoleucos* e *M. mauesi*.

Quando é realizada a análise contendo dados de ambos os sistemas, tegumentar e osteológico, *Callibella* de fato posiciona-se dentro de *Mico*, como grupo irmão do clado (*Mico humeralifer* + *M. mauesi*), unindo-se a estas espécies por três sinapomorfias, já mencionadas na seção de “Resultados”.

Um dos caracteres quantitativos que aproximariam este táxon de *C. pygmaea* seria seu tamanho diminuto, caindo entre o sagui pigmeu e as espécies de *Callithrix* e *Mico* (Roosmalen *et al.* 1998, Aguiar e Lacher Jr. 2003, Rosenberger 2011). Para verificar essa afirmação, foi realizada aqui uma análise de componentes principais a partir de nove variáveis cranianas e mandibulares. Ao considerarmos que o primeiro componente é geralmente associado ao tamanho (Jolicoeur e Mosimann 1960), e que 90 % da variação observada deve-se a esse componente (tabela 5.2), a análise multivariada evidencia (assim como em Aguiar e Lacher Jr. 2003) que *Mico humilis* de fato possui um tamanho intermediário entre *Cebuella* e a nuvem de pontos formada por *Callithrix* e

Mico. Também é possível constatar que *C. penicillata* se aproxima de *M. humilis* no tamanho (figura 5.3). Da mesma maneira, no entanto, é observada uma grande variação de tamanho em *Saguinus* e isto não significa automaticamente que o gênero, que, além disso, possui uma gama de variação nos campos cromó- e tricogenéticos bem maiores do que o encontrado Callitrichini, deva ser separado em vários devido somente ao tamanho.

Figura 5.3. Gráfico de dispersão feito a partir do primeiro e segundo componentes da análise de componentes principais de nove medidas crânio-mandibulares de calitriquídeos.

Schneider *et al.* (2012), em uma análise filogenética baseada em sequências de nucleotídeos, apontam que o grau de divergência genética entre *Mico humilis* e os outros *Mico* é comparável à divergência entre *Callithrix aurita* e os outros *Callithrix*.

O tamanho significativamente menor de *Mico humilis* em relação a seus congêneres provavelmente está relacionado ao fato de sua área de distribuição ser inteiramente compartilhada por outra espécie de Callitrichini, *Mico marcai*. Como o que ocorre com as espécies simpátricas de *Saguinus* formam bandos mistos, onde as diferenças de tamanho entre as espécies são maiores; há neste caso uma diferença de

tamanho que, se a comparação com *Saguinus* for verdadeira, reflete uma estratégia de repartição de nichos entre as duas espécies (Heymann 1997)².

F. E. Silva (dados não publicados), em comunicação pessoal, registrou um possível bando misto entre *Mico humilis* e *M. marcai* na boca do Rio Roosevelt, médio Aripuanã. Caso confirmado, a formação de bandos mistos entre as duas espécies seria um ponto que corroboraria a hipótese formulada por Heymann para *Saguinus* e transposta aqui para *Mico*.

Tabela 5.2: Fatores, autovalores e porcentagem da variância da análise de componentes principais utilizando nove variáveis crânio-dentárias.

Componentes	Autovalores iniciais	Soma dos fatores extraídos		
	Cumulativo %	Total	% da Variância	Cumulativo %
1	90,527	9,053	90,527	90,527
2	94,813	,429	4,285	94,813
3	96,920	,211	2,108	96,920
4	97,721	,080	,800	97,721
5	98,303	,058	,582	98,303
6	98,816	,051	,513	98,816
7	99,270	,045	,454	99,270
8	99,590	,032	,320	99,590

Pelos motivos acima expostos, considero *Mico humilis* um *Mico* de tamanho diminuto, que não merece *status* genérico distinto por compartilhar muitos caracteres

² Duas outras espécies de *Mico* ocorrem em simpatria com outros Callitrichinae: *Mico rondoni* com *Saguinus f. weddelli* e *M. argentatus* com *Saguinus niger*, nesse caso as espécies são bem divergentes ecologicamente (Ferrari *et al.* 2010). A grande diferença de tamanho observada entre as espécies de *Mico* simpátricas pode ser portanto resultado de exclusão competitiva, como ocorre entre outros mamíferos congêneres, semelhantes ecologicamente, e simpátricos como *Dasybus* sp., *Mazama* sp. e *Leopardus* sp.

exclusivos com outras espécies de *Mico* e por estar inserido dentro de um subclado deste gênero.

Essa hipótese, de *Callibella* ser um *Mico* pequeno, já foi levantada por Roosmalen *et al.* (1998: 12, hipótese 4, tradução livre e colchetes meus): “A nova espécie é apenas outro *Callithrix* [= *Mico*] desta região (...) Esta espécie é apenas consideravelmente menor do que qualquer outra espécie do gênero.”. A hipótese 5 dos autores, de que *M. humilis* seria de fato uma irradiação distinta não é corroborada aqui, pois, embora essa espécie seja de fato morfologicamente distinta, não constitui uma irradiação separada e independente de *Mico*.

Figura 5.4. Fotografias (mesma escala) comparando os maiores e os menores crânios de *Callithrix* e *Mico*. **A)** *Callithrix aurita* (MZUSP 2805) (acima) e *C. penicillata* (MZUSP 2592) (abaixo). **B)** *Mico chrysoleucos* (INPA 4039) (acima) e *M. humilis* (INPA 4090). Escala = 1 cm.

5.4. Considerações biogeográficas para Callitrichini

5.4.1. A primeira dicotomia: leste do Brasil - Amazônia

A primeira divergência de Callitrichini consiste em um ramo praticamente restrito à bacia amazônica (*Cebuella* + *Mico*), à exceção de duas espécies (*M. emiliae* e *M. melanurus*) e um clado do leste brasileiro (gênero *Callithrix*), que também possui duas espécies atingindo o centro-oeste do Brasil (*C. jacchus* e *C. penicillata*) (figura 5.5).

A posição filogenética dos táxons pertencentes à região do centro da América do Sul e centro oeste brasileiro ou adjacências, *i.e.* *Callithrix jacchus*, *C. penicillata*, *Mico emiliae* e *M. melanurus*, inseridos nos respectivos gêneros, corrobora o encontrado por Costa (2003) para marsupiais e roedores, onde nenhum taxon do centro-oeste brasileiro foi basal ao clado Amazônico e ao da Floresta Atlântica, mas sim se encontravam dentro dos clados atlânticos ou amazônicos.

Comparações de filogenias geograficamente congruentes só fazem sentido se forem feitas entre eventos com mesma datação, pois podem ser na realidade padrões coincidentes referentes a acontecimentos não contemporâneos e, portanto, não homólogos (Nihei 2011). Schneider *et al.* (2012), na mais recente estimativa para a divergência entre *Callithrix* e (*Cebuella* + *Mico*), datam o evento para o Mioceno tardio, há aproximadamente 5,5 milhões de anos.

Esse padrão de divergência observado entre os três gêneros é similar ao encontrado, por exemplo, para a separação entre os ratos-de-taquara *Dactylomys* e *Kannabateomys* (Upham e Patterson 2012); entre as populações do morcego-vampiro *Desmodus rotundus* (Martins *et al.* 2009) e os araçarís *Pteroglossus bailloni* e seu grupo irmão ((*P. humboldti* + *P. inscriptus*) *P. viridis*) (Eberhard e Bermingham 2005). Em Primates, o padrão se assemelha à separação sugerida pela filogeografia de *Callicebus* (Casado *et al.* 2007), embora a inclusão de mais táxons seja necessária para uma visão mais clara do padrão biogeográfico desse gênero muito diverso; e à Atelinae, com *Brachyteles* e o extinto *Caipora* ambos no leste brasileiro e seus respectivos grupos irmãos, *Lagothrix* e *Ateles*, respectivamente, Amazônicos (com *Ateles* atingindo o México) (Rosenberger *et al.* 2008).

Cebuella* *Mico* *Callithrix

Figura 5.5. Distribuição e relação filogenética dos três gêneros Callitrichini: *Callithrix* (verde) no leste, nordeste e centro-oeste do Brasil; *Cebuella* (vermelho), no oeste amazônico, a oeste dos rios Madeira e Amazonas e *Mico* (azul), no escudo Brasileiro, a sul do rio Amazonas e leste do Madeira (distribuição dos gêneros retirada e modificada de IUCN 2012).

5.4.2. Diversificação em *Callithrix*

Em *Callithrix* observa-se uma separação inicial entre os clados formado por *C. jacchus* + *C. penicillata* das demais espécies. Este grupo é típico de formações abertas (*C. penicillata* ocorrendo no Cerrado) ou florestas secas (*C. jacchus* na Caatinga), embora *C. jacchus* também ocorra em restingas e ambientes florestais úmidos (figura 5.6).

O clado composto por *C. aurita* e *C. flaviceps* ocorre em áreas de floresta ombrófila densa e semidecídua, a primeira espécie ocorre desde o nível do mar até o limite altitudinal de ocorrência de florestas nas serras da Mantiqueira de dos Órgãos enquanto *C. flaviceps* é conhecida de altitudes superiores a 400 metros (de Vivo 1991). O grupo formado por *C. geoffroyi* e *C. kuhlii* ocorrem em altitudes mais baixas do que o clado mencionado anteriormente, sendo restrito à florestas ombrófilas densas e semidecíduas, as “matas de tabueiro” da costa leste do Brasil ao norte do Rio de Janeiro (de Vivo 1991).

A topologia encontrada encontra paralelos na hipótese de diferenciação de *Callithrix* formulada por Hershkovitz (1968, 1977), aonde o ancestral das espécies atuais de *Callithrix* seria proveniente do Brasil central, ocupando uma área semelhante à de *C. penicillata*. Como o afirmado por outros autores (Hershkovitz 1968; Kinzey 1982; de Vivo 1991), poucos rios aparentam ser barreiras efetivas para a dispersão das espécies de *Callithrix*, sendo neste caso, o Rio Doce, o mais importante, por separar o clado *C. aurita* + *C. flaviceps* de *C. geoffroyi* de *C. kuhlii* (figura 5.6). Próximo a este rio, aliás, são evidenciadas quebras filogeográficas de diversas espécies de Tetrapoda (Costa e Leite 2012). Do mesmo modo, Costa e Leite (*op. cit.*) encontraram quebras filogeográficas na região do Rio Jequitinhonha, na mesma região onde *Callithrix kuhlii* é substituído por *C. penicillata*.

Figura 5.6. Distribuição e relação filogenética dos três clados de *Callithrix* (distribuição retirada e modificada de IUCN 2012 pelo autor).

5.4.3. Posição ecofilogenética de *Callithrix*

O gênero *Callithrix* é endêmico do leste do Brasil e ocorre em áreas muito mais influenciadas pela sazonalidade do que seu grupo irmão constituído por *Cebuella* + *Mico* (Hueck 1972; de Vivo 1991). Nesse sentido, duas espécies ocorrem no extremo de sazonalidade para platirrinos vivos: *Callithrix jacchus* na Caatinga (embora ocorra também em matas de restinga, tabuleiros e na Mata Atlântica) e *Callithrix penicillata* no Cerrado (figura 5.7). As demais espécies ocorrem na Mata Atlântica, tanto ombrófila densa como estacional semidecidual, que apesar de apresentarem maior umidade, ainda possuem menor produtividade e sazonalidade mais pronunciada do que as florestas do bioma amazônico (Hueck 1972; Rosenberger *et al.* 2009) (figura 5.7).

Rosenberger *et al.* (2009), afirmam que as duas subfamílias Atelinae e Calitrichinae produziram gêneros endêmicos e altamente derivados no leste do Brasil. O maior calitriquídeo vivo e também o mais insetívoro, *Leontopithecus* e o maior atelíneo, o mais folívoro e menos adaptado à ingestão de frutos moles, *Brachyteles*. Nesse contexto, os autores citam *Callithrix*³ como um táxon gomívoro e facilmente adaptável, mas não discorrem sobre adaptações deste gênero, pois consideram uma irradiação não exclusiva do leste do Brasil, mas também amazônica.

Os autores, portanto, consideram *Callithrix* na mesma categoria de *Alouatta*, *Sapajus* e *Callicebus*: todos estes conquistaram um ambiente floristicamente mais pobre e mais sazonal que a Amazônia por serem táxons generalistas e amplamente distribuídos.

A partir da análise morfológica aqui realizada, entretanto, pode-se observar que, em relação aos outros dois gêneros de Callitrichini, *Callithrix* representa um clado altamente autapomórfico, principalmente em relação aos caracteres osteológicos analisados.

Os gêneros *Sapajus* (com ocorrência desde o norte da América do Sul até o norte da Argentina e sul do Brasil), *Alouatta* (distribuído desde o México até o norte da Argentina e sul do Brasil) e *Callicebus* (encontrado desde a Colômbia até o estado de São Paulo, no sudeste Brasileiro), apesar de apresentarem ampla distribuição, não apresentam diferenças interespecíficas significativas, até onde se sabe, em caracteres

³ É necessário ressaltar que Rosenberger *et al.* (2009) consideram *Mico* um sinônimo de *Callithrix*. Portanto, para os autores, esse segundo gênero seria amplamente distribuído, ocorrendo desde a região amazônica até o leste brasileiro.

qualitativos osteológicos (Hershkovitz 1990; Silva-Júnior 2001; Gregorin 2006). Entre *Callithrix* e *Mico*, no entanto, as diferenças morfológicas são evidentes. A presença de um grupo monofilético com um conjunto único de caracteres diferindo dos seus parentes próximos amazônicos, quer seja considerado um gênero à parte ou não, pode ser considerada forte evidência de que *Callithrix* seja um táxon especializado e não um generalista como os gêneros (*Callicebus*, *Sapajus* e *Alouatta*) citados por Rosenberger *et al.* (2009).

Forsythe e Ford (2011), com base em uma série de medidas cranianas, argumentam que *Cebuella* é, para a altura do coronóide, largura do palato e o comprimento anterior do crânio, a espécie mais adaptada à gomivoria. Alguns dos caracteres exclusivos de *Callithrix* não abordados pelos autores, também podem estar relacionados a uma maior ingestão de exsudatos. Este gênero apresenta a dentição anterior da mandíbula alinhada em “V” (caráter 44, estado 2, do presente estudo) (Hershkovitz 1975), o epicôndilo medial do úmero mais pronunciado (caracteres 1 e 76 deste estudo) (Ford e Davis 2009). Além disso, os caracteres inéditos do esterno levantados neste trabalho, *i.e.* esse osso mais quilhado, constringido em sua porção posterior e anteriormente em formato trapezoidal (caracteres 73 e 74), também podem relacionar-se a esse hábito.

Os caracteres pós-cranianos do úmero e do esterno podem estar relacionados a um maior tempo gasto em posicionamento vertical (Ford e Davis 2009), o que por sua vez pode estar relacionado a um maior hábito exsudatívoro.

A dentição anterior mais em “V” de *Callithrix* diminui a área de contato com o substrato, maximizando a pressão aplicada neste (Rosenberger 2010). O epicôndilo medial do úmero pronunciado pode estar relacionado a um maior tempo gasto na postura vertical típica dos calitriquídeos (Garber 1992; Ford e Davis 2009). Embora esta discussão permaneça especulativa, um esterno mais quilhado pode ser devido a uma quantidade maior de músculos peitorais originando neste osso, sendo isso também relacionado à manutenção de uma postura vertical. Rosenberger (2010) sugere que o esqueleto apendicular contribua com força muscular para o aumento do torque durante a mordida.

A)

B)

C)

D)

E)

Figura 5.7. Diagramas climáticos de cinco localidades brasileiras, na abscissa estão os meses do ano, na ordenada à direita está representada a temperatura média e na esquerda a precipitação. **A)** Baturité – Ceará, área de ocorrência de *Callithrix jacchus*; **B)** Inhumas – Goiás, área de ocorrência de *C. penicillata*; **C)** Linhares – Espírito Santos, área de ocorrência de *C. geoffroyi*; **D)** Feijó – Acre; localidade de *Cebuella pygmaea*; **E)** Porto Velho – Rondônia; localidade de *Mico rondoni*. Os diagramas foram gerados a partir do *software* New LocClim versão 1.10 (Grieser *et al.* 2006).

5.4.4. Diversificação dos Callitrichini amazônicos: *Cebuella* e *Mico*

A dicotomia entre *Cebuella* e *Mico*, o primeiro restrito às terras baixas da Amazônia ocidental e o segundo um táxon essencialmente restrito ao escudo Brasileiro, em regiões de terra firme nas margens sul do Rio Madeira e do Rio Amazonas (figura 5.8), encontra paralelos em filogenias e filogeografias de outros grupos de vertebrados, como por exemplo, a dicotomia entre os araçarís *Pteroglossus inscriptus* e *P. humboldti*, aos clados (*Pteroglossus beauharnaesii* + *P. bitorquatus*) (*P. flavirostris* + *P. mariae*) (Eberhard e Bermingham 2005), às subespécies do tucano de bico preto, *Ramphastos vitellinus* (Weckstein 2005) e a separação entre os grupos de espécies “moloch” e “cupreus” de *Callicebus* (Herskovitz 1990, obs. pess.).

Figura 5.8. Distribuição de *Cebuella* (vermelho), nas planícies do oeste amazônico, a oeste dos rios Madeira e Amazonas e *Mico* (azul), no escudo Brasileiro, a sul do rio Amazonas e leste do Madeira (distribuição dos gêneros retirada de IUCN 2012).

Estima-se que a divergência entre os dois clados ocorreu no Plioceno, aproximadamente entre 4,5 e 4 milhões de anos (Schneider *et al.* 2012). Apesar de a filogenia de *Psophia* apresentar alguns padrões semelhantes a presente filogenia, as duas não são comparáveis, pois esse gênero de aves se diversificou mais recentemente, entre 2,0 e 0,7 milhões de anos (Ribas *et al.* 2011).

Na ausência de evidência para afirmar que alguma espécie de Callitrichini ocorre ou ocorreu no escudo das Guianas, ao norte do rio Amazonas, e pelo gênero *Mico* não atingir o centro de endemismo Belém, estimo que área de ocorrência do ancestral de *Cebuella* + *Mico* deveria englobar o escudo Brasileiro no centro-sul amazônico. Com base nisso, o ancestral de *Cebuella* teria se dispersado para a margem oeste do Madeira. Concomitante com o tempo estimado de divergência entre esses gêneros, no final do Mioceno e início do Plioceno, a planície do oeste amazônico, que foi um sistema de planície inundável denominado “Lago Pebas” entre 11 e 17 milhões de anos, estava recentemente drenada (Hoorn *et al.* 2010). A ocorrência restrita de *Cebuella* a áreas inundáveis (várzea) (Townsend 2001), pode indicar uma distribuição associada aos remanescentes dessa planície inundável (Marroig e Cerqueira 1997).

Ao compararmos o padrão de distribuição observado para os gêneros às áreas de endemismo propostas para a região amazônica (Cracraft 1985; Cracraft e Prum 1988), *Cebuella pygmaea* está restrito às áreas de endemismo Inambari e Napo. As duas prováveis subespécies de *C. pygmaea* estão restritas respectivamente à área Inambari (*C. p. niveiventris*) e, a subespécie nominal (*C. p. pygmaea*), à área de endemismo Napo (Roosmalen e Roosmalen 1997; Rylands *et al.* 2009).

O gênero *Mico* é restrito, na Amazônia, aos centros de endemismo Rondônia, Tapajós e Xingu, esses dois também sendo interpretados por alguns autores como um único centro “Pará” (Cracraft 1985; da Silva e Oren 1996; da Silva e Garda 2011), estando ausente, dentre as áreas de endemismo ao sul do Amazonas/Madeira, apenas do centro Belém (de Vivo 1991).

Desde o primeiro trabalho biogeográfico na Amazônia que focou nos rios como barreiras à dispersão de primatas ser publicado por Alfred Russell Wallace (1852), a hipótese de que os rios amazônicos seriam os principais responsáveis para explicar a especiação dos primatas amazônicos é uma das mais aceitas para o grupo atualmente (Hershkovitz 1968, 1977; Ayres e Clutton-Brock 1992; Peres *et al.* 1996) (para uma

revisão das hipóteses ver Bonvicino e Weksler 2012). De acordo com ela, o soerguimento dos Andes teria alterado o curso original dos rios amazônicos, ocasionando em uma série de eventos vicariantes, resultado da fragmentação das populações ancestrais ali estabelecidas (Marroig e Cerqueira 1997). Para corroborar essa hipótese, no entanto, é preciso que filogenias e filogeografias demonstrem que grupos de espécies (no caso de filogenias) e populações (no caso de filogeografias) formem um grupo monofilético em relação ao da margem oposta, além dos grupos de ambas as margens serem monofiléticos em relação a um grupo de outra região (Kinzey 1982; Marroig e Cerqueira 1997; Bonvicino e Weksler 2012).

A relação de grupo-irmão entre o clado *M. melaurus* + *M. acariensis* e os demais *Mico* do grupo “sem tufo” assemelha-se ao esquema dispersionista hipotetizado por Hershkovitz (1968).

O resultado aqui obtido para *Mico*, da mesma forma do que o observado em outras duas filogenias para o gênero (Sena *et al.* 2002; Schneider *et al.* 2012), demonstra que não existe um grupo monofilético para o interflúvio Madeira/Tapajós (centro de endemismo Rondônia) (figura 5.9), com o “clado Rondônia” mais proximamente relacionado ao “clado do leste Amazônico” do que ao grupo monofilético geograficamente vizinho, o clado “com tufo” (figura 5.10, 5.11, 5.12), refutando assim a hipótese de que os rios seriam um fator primário na especiação do gênero. Da Silva e Oren (1996), numa análise de parcimônia de endemismo incluindo 51 espécies de primatas, também ressaltam a “natureza composta” do centro de endemismo Rondônia. É interessante que essa informação, embora não baseada em uma análise filogenética abrangente, já tenha sido utilizada por Kinzey (1982: 480), um defensor da teoria dos refúgios (Haffer 1969), para refutar a hipótese dos rios como agentes na especiação de *Mico*. O clado dos *Mico* “com tufo” é restrito ao interflúvio Aripuanã/Tapajós (com *M. humilis* atingindo a margem esquerda do Aripuanã) (figura 5.10) e o clado dos *Mico* do leste amazônico é endêmico ao interflúvio Tapajós/Tocantins (figura 5.12).

Outro fator que impossibilita que o surgimento dos rios planálticos afluentes da margem sul do Madeira e Amazonas seriam responsáveis por eventos vicariantes em *Mico* é a idade dos mesmos. As divergências dentro deste gênero são todas estimadas

em menos de 2.5 milhões de anos, enquanto as bacias do escudo Brasileiro já eram bem estabelecidas desde o Cretáceo (Potter 1997; Lima e Ribeiro 2011).

Os rios, entretanto, funcionam como barreiras efetivas à dispersão das espécies do gênero (Hershkovitz 1977; de Vivo 1991; Ayres e Clutton-Brock 1992), sendo, portanto, importantes mantenedores da diversidade e não os causadores desta (Bonvicino e Weksler 2012).

Figura 5.9. Distribuição do clado “com tufo” (roxo) e do clado “sem tufo” (verde escuro) de *Mico*. A área hachurada representa a região de simpatria entre os dois clados.

Figura 5.10. Padrão de distribuição e relações filogenéticas entre o clado “com tufo” de *Mico*, delimitado pelos rios Tapajós e Aripuanã.

Ainda, é constatado um padrão interdigitado das distribuições das espécies dos diferentes clados de *Mico* no interflúvio Madeira/Tapajós (figuras 5.10, 5.11, 5.12): *Mico melanurus* ocorre a leste de *M. intermedius*; *M. acariensis* ocorre entre *M. chrysoleucos* e *M. saterei*; *M. marcai* é vizinho ao sul de *M. intermedius* e a leste de *M. chrysoleucos*, além de ocorrer em simpatria com *M. humilis*; todo o clado “Rondônia” é “encurralado” ao sul e sudeste pelo clado (*M. acariensis* + *M. melanurus*) e a leste pelo clado “com tufo”. O observado sugere que um simples evento vicariante não é

suficiente para explicar os padrões de distribuição e parentesco observado neste estudo, sendo necessário assumir que ocorreram colonizações independentes dessa região.

Figura 5.11. Distribuição do clado (*Mico acariensis* + *M. melaurus*) (laranja) na América do Sul central, e seu grupo irmão (azul), contendo os clados “Rondônia” e “leste da Amazônia”.

Figura 5.12. Distribuição dos clados “Rondônia” (tons de verde) e “leste da Amazônia” (tons de azul) de *Mico*.

Assim como o exposto por Bush (1994), o padrão de especiação dos táxons amazônicos é complexo e muitas vezes espécie-específico. No entanto, para as espécies de *Mico*, sustento que seja possível eliminar todas as hipóteses prévias que sugerem eventos mais antigos que 3 milhões de anos.

5.5. Proposta de classificação da subfamília Callitrichinae Thomas, 1903

Com base na filogenia obtida e nos caracteres morfológicos observados, é proposta aqui uma classificação da subfamília Callitrichinae Thomas, 1903 em quatro tribos monofiléticas. O arranjo taxonômico foca-se em Callitrichini, já que este foi o grupo com o maior número de espécies estudadas. Esta classificação contém a sinonímia dos táxons da categoria de Família, *i.e.* Família, Tribo e subordinados, de todos Callitrichinae, e a sinonímia genérica apenas de Callitrichini. Também faço comentários taxonômicos sobre a validade e autoria de alguns nomes.

Para a confecção da sinonímia dos táxons da categoria de Família e seus subordinados, é mencionado somente o primeiro uso dos nomes. Para uma lista mais completa dos nomes criados antes de 1977, ver Hershkovitz (1977).

Na "diagnose", os caracteres em **negrito** são sinapomórficos para o grupo em questão.

Família Cebidae Bonaparte, 1831

Subfamília Callitrichinae Thomas, 1903

Arctopithecini Geoffroy, 1812: 118, gêneros incluídos: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Mico*), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Harpaladae Gray, 1821: 298, gêneros incluídos: *Jacco* (= *Callithrix*), *Harpale* (sic) (= *Callithrix*).

Saguinina Gray, 1825: 338, gênero incluído: “*Saguinus*”, lapsus de *Sagouin* Lacépède (= *Callithrix*).

Titidae Burnett, 1828: 305, gêneros incluídos: *Midas* (= *Leontopithecus*, *Saguinus*), *Ouistitis* (= *Callithrix*, *Mico*).

Ouistidae Burnett, 1828: 305, erro tipográfico de “Ouistitidae”, um nome alternativo para “Titidae”.

Ouistitidae Burnett, 1828: 306, nome alternativo para “Titidae”.

Hapalina Bonaparte, 1831: 14, gênero incluído: *Hapale*, com os subgêneros: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*), *Mydas* (sic) (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Jacchina Gray, 1849: 10, gêneros incluídos: *Jachus* (sic) (= *Callithrix*, *Cebuella*?, *Mico*?), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Leontocebinae Miranda-Ribeiro, 1940: 846, gênero incluído: *Leontocebus* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Mididae Gill, 1872: 2, gêneros incluídos: *Cebuella*, *Hapale* (= *Callithrix*, *Mico*), *Jachus* (= *Callithrix*), *Leontopithecus*, *Mico*, *Midas* (= *Saguinus*), *Oedipus* (= *Saguinus*), *Saguinus* Lacépède (= *Callithrix*), *Seniocebus* (= *Saguinus*).

Callitrichidae Thomas, 1903: 12, gêneros incluídos: *Callithrix* (= *Callithrix*, *Cebuella* e *Mico*), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Notas taxonômicas: Recentemente, Brandon-Jones e Groves (2002) e Groves (2005), sugeriram que a autoria original de Callitrichini Thomas 1903 (e, logicamente, de todos os táxons nos níveis de família e tribo subordinados a este) fosse alterada para Gray, 1821, com base no fato do nome de Thomas (1903) ser uma emenda justificada de Callitricini Gray, 1821 (CALLI + TRICH + INI, ver artigo 32.5.3.1 do ICZN 1999 e Hershkovitz 1984), assumindo neste contexto que Gray criou a família “Callitricidae” (sic) com base em *Callithrix* de Erxleben (1777). No entanto, Gray (1821: 298) explicitamente cita o *Callitrix* (sic) de Geoffroy (1812) (não *Callithrix* Erxleben, 1777) como o gênero que serviu de nome base para a sua família “Callitricidae”. Humboldt (1812) já menciona que o *Callitrix* de Erxleben e o de Geoffroy se referem à espécies muito diferentes. Embora não tenha explicitado, Thomas (1903) considera *Callithrix* Geoffroy, 1812 um homônimo júnior de *Callithrix* Erxleben, 1777, pelo fato destes dois autores incluírem espécies totalmente distintas nos respectivos *Callithrix*. Geoffroy (1812), entretanto, não menciona em seu trabalho quais os autores dos gêneros mencionados no mesmo, não deixando claro se estava baseando-se no *Callithrix* de Erxleben (1777) ou se de fato seu *Callithrix* era um nome novo, dificultando a afirmação de que os dois nomes seriam homônimos. Outro fato que enfraquece a teoria de que *Callithrix* de Geoffroy (1812) e Humboldt (1812) seria o mesmo táxon de Erxleben (1777) é que nenhuma das espécies incluídas pelos dois primeiros autores, *i.e.* *sciureus* (hoje em *Saimiri*), *lugens*, *amictus*, *torquatus* e *moloch* (todos atualmente em *Callicebus*), eram conhecidas por Erxleben na época de seu trabalho.

Em contrapartida, o único argumento de Brandon-Jones e Groves (2002) a favor de *Callithrix* Geoffroy, 1812 ser o mesmo de Erxleben, 1777 é o fato de Geoffroy ter utilizado *Callithrix*, sete anos antes e em um trabalho co-autorado por G. Cuvier, para englobar todos os primatas neotropicais exceto *Alouatta* e citar explicitamente “*cebus* et *callithrix* d’Erxleben” como um dos gêneros sinonimizados em *Callithrix* (Geoffroy e Cuvier 1795). Neste trabalho, no entanto, os autores diagnosticam o gênero *Callithrix* como possuindo seis dentes molares (*six dents molaires*, p. 461) quando todos os calitriquídeos (*i.e.* saguis, micos e micos-leões) conhecidos na época possuíam cinco dentes da série molar inferior e superior de cada lado da mandíbula e maxila, diferença esta notada pela primeira vez por Illiger (1811: 72). A única espécie do *Callithrix* de Erxleben, 1777 que possui de fato três pares de molares superiores e três inferiores é *Callithrix pithecia* (= *Pithecia pithecia*).

Outros autores (*e.g.* Simpson 1945; Hershkovitz 1977, 1990; Byrd 1981; de Vivo 1985, 1991; Rosenberger *et al.* 1990) não atribuíram a autoria de Callitrichini a Gray, por considerarem *Callithrix* Geoffroy, 1812 como homônimo júnior de *Callithrix* Erxleben, 1777, assim como considerado por Thomas (1903) e Humboldt (1812) antes dele. Concorro, nesse sentido, com a argumentação desses autores e considero Callitricinae Gray, 1821 um homônimo júnior de Callitrichidae Thomas, 1903. Logo, o nome Callitricinae Gray, 1821 deve entrar como sinonímia nos táxons da categoria de Família, Tribo e seus subordinados que contém os gêneros *Saimiri* e *Callicebus*, da mesma maneira que *Callithrix* Geoffroy, 1812 está na sinonímia genérica de *Callicebus* Thomas, 1903 (Thomas 1903; Hershkovitz 1990).

Diagnose: garras em todos os dígitos exceto no hálux; mãos não oponíveis (Rosenberger 1983); capacidade encefálica menor que 15 cc (Horovitz *et al.* 1998); órbitas menos convergentes que outros antropóides (entre 58° e 63°) (Kay *et al.* 2008); globo ocular totalmente encerrado pelos ossos formadores das órbitas (Martin 1992); hipocone de M1 reduzido ou ausente; último molar sempre conspicuamente menor que molar seguinte; comportamento de posicionamento vertical em troncos (Garber 1992).

Tribo Callimiconini Thomas, 1913

Callimiconinae Thomas, 1913: 4, gênero incluído: *Callimico*.

Diagnose: juba de pelos encobrindo totalmente o pavilhão auditivo; tendência a produzir apenas um filhote por gestação; protocone distinto em P2; M3 e m3 presentes; hipocone em M1 e M2 presente; **espinho nasal posterior ausente**; espinha petrosal desenvolvida; **forame escapular delimitado por lâmina óssea** (Hill 1959); forame entepicondilar do úmero presente; **número diplóide $2n = 47/48$** (Seuánez et al. 1989); produção de apenas um filhote por gestação (Porter e Garber 2004); **fungos como item importante na dieta** (Porter 2001).

Gênero incluído: *Callimico* Miranda-Ribeiro, 1912.

Tribo Saguinini Schneider et al. 1993

Arctopithecini Geoffroy, 1812: 118, parte, gêneros incluídos: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Mico*), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Hapalina Bonaparte, 1831: 14, parte, gênero incluído: *Hapale*, com os subgêneros: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*), *Mydas* (sic) (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Jacchina Gray, 1849: 10, parte, gêneros incluídos: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Cebuella*?, *Mico*?), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Mididae Gill, 1872: 2, parte, gêneros incluídos: *Cebuella*, *Hapale* (= *Callithrix*), *Jacchus* (= *Callithrix*), *Leontopithecus*, *Mico*, *Midas* (= *Saguinus*), *Oedipus* (= *Saguinus*), *Saguinus* Lacépède (= *Callithrix*), *Seniocebus* (= *Saguinus*).

Callitrichidae Thomas, 1903: 12, parte, gêneros incluídos: *Callithrix* (= *Callithrix*, *Cebuella* e *Mico*), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Leontocebinae Miranda-Ribeiro, 1940: 846, parte, gênero incluído: *Leontocebus* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Leontopithecinae Byrd, 1981: 114, parte, gêneros incluídos: *Leontopithecus* e *Saguinus*.

Saguina Schneider *et al.*, 1993: 235, gênero incluído: *Saguinus*.

Notas taxonômicas: a tribo Saguinina criada por Gray, 1821 foi baseada no gênero *Saguinus* Lacépède 1799, um erro tipográfico de *Sagouin* Lacépède, 1799, gênero que incluía somente *Sagouin jacchus* (= *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, sendo esta a espécie tipo do gênero, por monotipia). O nome cunhado por Gray, 1821, é, portanto, baseado em uma emenda injustificada do nome genérico *Sagouin* Lacépède, 1799, que por sua vez é um sinônimo júnior de *Callithrix* Erxleben, 1777. Logo, este fato é suficiente para emendar o nome original Saguinini Gray, 1821 para Sagouinini Gray, 1821 e concluir que a tribo Saguinina Gray, 1821 não foi criada para incluir o gênero *Saguinus* de Hoffmannsegg, 1807 (*contra* Groves 2001b: 127). Byrd (1981) menciona “Saguininae” como nome alternativo para seu Leontopithecinae, sendo este o caso, a autoria de Saguininae não é atribuída à Byrd (1981) (ver artigo 11.6, ICZN 1999). O primeiro trabalho, portanto, a utilizar Saguinini para se referir a *Saguinus* Hoffmannsegg, 1807 (este sendo o gênero tipo, por monotipia) é Schneider *et al.* (1993), que utiliza o nome na categoria de Subtribo (“Saguina”). Leontocebinæ, de Miranda-ribeiro (1940) e utilizado posteriormente por Hill (1959) e Rosenberger *et al.* (1990), é baseado em *Leontocebus* Wagner, 1839, que inclui os gêneros atualmente aceitos *Leontopithecus* e *Saguinus* e cuja espécie tipo é *Midas leoninus* Geoffroy (= *Saguinus fuscicollis fuscus* Lesson).

Diagnose: orelhas nunca encobertas por juba, mas não utilizadas na comunicação intragrupo como em Callitrichini; **crânio alongado anteroposteriormente (dolicocefálico)** (Kay *et al.* 2008); espinha nasal posterior presente; forame entepicondilar do úmero presente (exceto em *Saguinus imperator*); M1 não triangular (Rosenberger e Coimbra-Filho 1984); **tendência a possuir M2 muito menor que M1** (Kanazawa e Rosenberger 1988, presente estudo).

Gênero incluído: *Saguinus* Hoffmannsegg, 1807

Tribo Leontopithecini Byrd, 1981

Arctopithecini Geoffroy, 1812: 118, parte, gêneros incluídos: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Mico*), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Hapalina Bonaparte, 1831: 14, parte, gênero incluído: *Hapale*, com os subgêneros: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*), *Mydas* (sic) (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Jacchina Gray, 1849: 10, parte, gêneros incluídos: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Mididae Gill, 1872: 2, parte, gêneros incluídos: *Cebuella*, *Hapale* (= *Callithrix*), *Jacchus* (= *Callithrix*), *Leontopithecus*, *Mico*, *Midas* (= *Saguinus*), *Oedipus* (= *Saguinus*), *Saguinus* Lacépède (= *Callithrix*), *Seniocebus* (= *Saguinus*).

Callitrichidae Thomas, 1903: 12, parte, gêneros incluídos: *Callithrix* (= *Callithrix*, *Cebuella* e *Mico*), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Leontocebinae Miranda-Ribeiro 1940: 846, parte, gênero incluído: *Leontocebus* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Leontopithecinae Byrd, 1981: 114, parte, gêneros incluídos: *Leontopithecus* e *Saguinus*.

Diagnose: juba de pelos cobrindo completamente o pavilhão auditivo; **curta membrana interdigital entre os dígitos manuais, que são alongados** (Pocock 1917); espinha nasal posterior presente; **profunda depressão entre os processos pterigóides, envaginando o esfenóide** (HersHKovitz 1977); forame entepicondilar do úmero ausente (Rosenberger e Coimbra-filho 1984); **epicôndilo medial do úmero pouco desenvolvido** (Ford e Davis 2009, presente estudo); **sincronia ovulatória** (Garber 1994); **inibição reprodutiva comportamental** (Garber 1994).

Gênero incluído: *Leontopithecus* Lesson, 1840

Tribo Callitrichini Thomas, 1903

Arctopitheci Geoffroy, 1812: 118, parte, gêneros incluídos: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Mico*), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Harpaladae Gray, 1821: 298, gêneros incluídos: *Jacco* (= *Callithrix*), *Harpale* (= *Callithrix*).

Saguinina Gray, 1825: 338, gênero incluído: “*Saguinus*”, *lapsus* de *Sagouin* Lacépède (= *Callithrix*).

Titidae Burnett, 1828: 305, parte, gêneros incluídos: *Midas* (= *Leontopithecus*, *Saguinus*), *Ouistitis* (= *Callithrix*, *Mico*).

Ouistidae Burnett, 1828: 305, erro tipográfico de “*Ouistitidae*”, um nome alternativo para “*Titidae*”.

Ouistitidae Burnett, 1828: 306, nome alternativo para “*Titidae*”.

Hapalina Bonaparte, 1831: 14, parte, gênero incluído: *Hapale*, com os subgêneros: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*), *Mydas* (sic) (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Jacchina Gray, 1849: 10, parte, gêneros incluídos: *Jacchus* (= *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*), *Midas* (= *Saguinus*, *Leontopithecus*).

Mididae Gill, 1872: 2, parte, gêneros incluídos: *Cebuella*, *Hapale* (= *Callithrix*), *Jacchus* (= *Callithrix*), *Leontopithecus*, *Mico*, *Midas* (= *Saguinus*), *Oedipus* (= *Saguinus*), *Saguinus* Lacépède (= *Callithrix*), *Seniocebus* (= *Saguinus*).

Callitrichidae Thomas, 1903: 12, gêneros incluídos: *Callithrix* (= *Callithrix*, *Cebuella* e *Mico*).

Diagnose: ordem de eclosão dentária M1-I1-M2-I2 (Byrd 1981); camada delgada de esmalte na face lingual dos incisivos inferiores (Rosenberger 1978); oclusão interdigitada entre I e i (Kay 1994); coroa de i1,2 aproximadamente do mesmo tamanho da de c (Rosenberger 1977); mesioestilo e distoestilo presentes em i1,2 (Horovitz 1999); processo coronóide aproximadamente da mesma altura ou pouco acima de processo condilar; processo angular bem desenvolvido posteriormente ao ramo

horizontal e ventralmente ao horizontal da mandíbula; forame entepicondilar do úmero ausente; **epicôndilo medial do úmero pronunciado** (Ford e Davis 2009); **exibição genital em machos** (Garber 1994).

Gêneros incluídos: *Callithrix* Erxleben, 1777

Cebuella Gray, 1866

Mico Lesson, 1840

Gênero *Callithrix* Erxleben, 1777

Espécie-tipo: *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por monotipia.

Callithrix Erxleben, 1777: 55. Espécie-tipo *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por designação subsequente (Thomas, 1903: 457).

Callitrix Boddaert, 1784: 42. Grafia incorreta de *Callithrix* Erxleben, 1777.

Sagoinus Kerr, 1792: 80. Espécie-tipo *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por designação subsequente (Thomas, 1903: 457).

Sagouin Lacépède, 1799: 570. Espécie-tipo *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por monotipia.

Saguin Fischer, 1803: 113. Espécie-tipo *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por designação subsequente (Hershkovitz, 1977: 481).

Sagoïn Desmarest, 1804: 8. Espécie-tipo: *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por designação subsequente (Hershkovitz, 1977: 481).

Hapale Illiger, 1811: 71. Espécie-tipo: *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por designação subsequente (Thomas, 1903: 457).

Saguinus Illiger, 1811: 71. Pré-ocupado por *Saguinus* Hoffmannsegg, 1807.

Jacchus Humboldt, 1812: 359. Espécie-tipo: *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por tautonímia absoluta.

Arctopithecus G. Cuvier, 1817: 115. Espécie-tipo: *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por designação subsequente (Herskovitz, 1977: 482).

Harpale Gray, 1821: 298. Emenda injustificada ou grafia incorreta.

Iacchus Spix, 1823: 32. Emenda injustificada de *Jacchus* Humboldt, 1812.

Ouistitis Burnett, 1828: 307. Espécie-tipo *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por designação subsequente (Pocock, 1917: 257).

Hapales F. Cuvier, 1829: 401. Espécie-tipo *Simia jacchus* Linnaeus, 1758, por designação subsequente (Herskovitz, 1977: 482).

Antopithecus F. Cuvier, 1829: 401. Grafia incorreta ou erro tipográfico de *Arctopithecus* G. Cuvier, 1817.

Jachus Schlegel, 1876: 254. Emenda injustificada de *Jacchus* Humboldt, 1812.

Sagoninus Pocock, 1917: 257. Grafia incorreta de *Sagoinus* Kerr, 1792.

Cuistitis Cabrera, 1958: 185. Grafia incorreta de *Ouistitis* Burnett, 1828.

Diagnose: listra negra sagital na coroa de juvenis (Herskovitz 1977; presente estudo); tufos auriculares presentes; mãos mais claras que restante dos membros anteriores (presente estudo); **sela e garupa com padrão estriado**; cauda anelada; **perfil frontonasal convexo** (presente estudo); espinho petrosal pouco desenvolvido (presente estudo); **alinhamento em "V" dos incisivos e caninos inferiores** (Herskovitz 1975); **I2 divegentes, menores que I1** (presente estudo); **entocíngulo de M1 interrompido mesialmente e lingualmente** (Natori 1986; de Vivo 1991); **manúbrio com pronunciada constrição caudal** (presente estudo); M2 mais reduzido que M1 (presente estudo).

Espécies incluídas: *Callithrix aurita* (É. Geoffroy, 1812)

Callithrix flaviceps (Thomas, 1903)

Callithrix geoffroyi (Humboldt, 1812)

Callithrix jacchus (Linnaeus, 1758)

Callithrix kuhlii Coimbra-Filho, 1985

Callithrix penicillata (É. Geoffroy, 1812)

Gênero *Cebuella* Gray, 1866

Espécie-tipo: *Iacchus pygmaeus* Spix, 1823, por monotipia.

Callithrix Erxleben, 1777: 55, parte.

Hapale Illiger, 1811: 71, parte.

Iacchus Spix, 1823: 32, parte.

Midas É. Geoffroy, 1828: 36, parte.

Cebuella Gray, 1866: 734. Espécie-tipo *Iacchus pygmaeus* Spix, 1823, por monotipia.

Diagnose: índice intermembral elevado (Hershkovitz 1977); sem variação ontogenética na pelagem; orelhas encobertas por juba de pelos; sela e garupa com padrão de pintas; cauda anelada; **processo condilar no mesmo plano ou pouco abaixo da fileira de dentes** (Aguiar e Lacher Jr. 2003); **processo angular projeta-se ventralmente ao ramo horizontal; protocone de P2 ausente; M2 menos reduzido que M1** (presente estudo); **número reduzido de adultos do mesmo sexo no grupo** (Garber 1994).

Espécie incluída: *Cebuella pygmaea* (Spix, 1823)

Gênero *Mico* Lesson, 1840

Espécie-tipo: *Simia argentata* Linnaeus 1771, por monotipia.

Callithrix Erxleben, 1777: 55, parte.

Sagoinus Kerr, 1792 :80, parte.

Hapale Illiger, 1811: 71, parte.

Jacchus Humboldt, 1812: 359, parte.

Midas É. Geoffroy, 1828: 36, parte.

Liocephalus Wagner, 1839: 244. Espécie-tipo *Simia argentata* Linnaeus, 1771, por designação subsequente (Hershkovitz, 1977: 483).

Mico Lesson, 1840: 192. Espécie-tipo *Simia argentata* Linnaeus, 1771, por monotipia.

Micoella Gray, 1870: 130. Espécie-tipo *Mico sericeus* Gray, 1868 (= *Hapale chrysoleucos* Wagner, 1842), por designação subsequente (Pocock, 1917: 257).

Callibella Roosmalen e Roosmalen, 2003: 2. Espécie-tipo *Callithrix humilis* Roosmalen, Roosmalen, Mittermeier e Rylands 1998, por designação original.

Calibella Groves 2005: 131. Erro tipográfico de *Callibella* Roosmalen e Roosmalen, 2003.

Notas taxonômicas: O nome *Liocephalus* Wagner, 1839 criado como subgênero de *Hapale*, foi considerado como publicado em 1840 por Hershkovitz (1977: 482) e no mesmo trabalho considerado pelo autor como sinônimo júnior de *Mico* Lesson, 1840. A data correta para a publicação de Wagner, no entanto, é de 1839 (Sherborn 1927). De acordo com o princípio da prioridade cronológica (artigo 23, ICZN 1999), o nome *Liocephalus* Wagner, 1839 seria um sinônimo sênior de *Mico* Lesson, 1840 e, portanto, seria o nome genérico válido para este grupo de saguis. O artigo 23 do código de nomenclatura zoológica, no entanto, existe com a finalidade de manter a estabilidade taxonômica de nomes amplamente difundidos na literatura. De acordo com este artigo,

um sinônimo júnior tem prioridade sobre o sênior se (reproduzidos do código, tradução livre minha):

“23.9.1.1. o sinônimo ou homônimo sênior não foi usado como um nome válido desde 1899, e

23.9.1.2. o sinônimo ou homônimo júnior foi usado para um táxon particular, como nome válido, em pelo menos 25 trabalhos, publicados por pelo menos 10 autores dentro dos 50 anos imediatamente precedentes e cobrindo um intervalo maior de 10 anos.”

O nome *Liocephalus* Wagner, 1839 se enquadra no primeiro critério e *Mico* Lesson, 1840, que seria o sinônimo júnior, se enquadra no segundo, existindo na literatura 25 trabalhos publicados nos últimos 50 anos por 10 autores diferentes que utilizam *Mico* como um nome válido (e.g. Thomas 1922, Lönnberg 1940, Hill 1957, 1959, Rylands *et al.* 2000, 2009; Groves 2001, 2005; Alperin 2002, Sena *et al.* 2002, Roosmalen e Roosmalen 2003, Guedes e Salles 2005, Pimenta e Silva-Júnior 2005, Coimbra-Filho *et al.* 2006, Noronha *et al.* 2007, 2008a,b, Ford e Davis 2009, Röhe e Silva-Júnior 2009, Rylands e Mittermeier 2009, Ferrari *et al.* 2010, Fialho 2010, Forsythe e Ford 2011, Garbino 2011, Marques *et al.* 2011, Schneider *et al.* 2012).

Diagnose: nuca mais escura que região do manto (presente estudo); mãos mais escuras que porções proximais dos membros anteriores (presente estudo); pelos da sela uni- ou bicoloridos (presente estudo); cauda contrastando em coloração com o dorso (presente estudo); perfil frontonasal reto/côncavo (presente estudo); I2 maiores que I1 e com pontas divergentes (presente estudo); entocíngulo de M1 envolve protocone completamente (Natori 1986; de Vivo 1991); M2 menos reduzido que M1 (presente estudo).

Espécies incluídas: *Mico acariensis* (Roosmalen, Roosmalen, Mittermeier & Rylands, 2000)

Mico argentatus (Linnaeus, 1777)

Mico chrysoleucos (Wagner, 1842)

Mico emiliae (Thomas, 1920)

Mico humeralifer (É. Geoffroy, 1812)

Mico humilis (Roosmalen, Roosmalen, Mittermeier & Fonseca, 1998)

Mico intermedius (Hershkovitz, 1977)

Mico leucippe Thomas, 1920

Mico marcai (Alperin, 1993)

Mico mauesi (Mittermeier, Schwarz & Ayres, 1992)

Mico melanurus (É. Geoffroy, 1812)

Mico nigriceps (Ferrari & Lopes, 1992)

Mico rondoni Ferrari, Sena, Schneider & Silva-Júnior, 2010

Mico saterei (Silva-Júnior & Noronha, 1998)

6. Conclusões

- Callitrichini é um grupo monofilético, altamente corroborado por caracteres morfológicos;
- Dentro da tribo existem três linhagens monofiléticas principais, correspondentes aos seguintes gêneros: *Callithrix*, *Cebuella* e *Mico*;
- Um grupo monofilético essencialmente amazônico e do centro da América do Sul (*Cebuella* + *Mico*) à exclusão de *Callithrix* é recuperado com base exclusivamente em caracteres morfológicos;
- *Mico* é corroborado por caracteres morfológicos dos sistemas tegumentar e osteológico;
- *Mico* é monofilético apenas se consideramos *Callibella* um sinônimo júnior deste;
- *Callithrix* é altamente autapomórfico e é considerado um táxon especializado endêmico do centro-leste do Brasil, da mesma maneira que *Brachyteles* e *Leontopithecus*, ambos do leste brasileiro;
- As relações interespecíficas de *Mico* sugerem que os rios do interflúvio Madeira/Tocantins não foram um fator primário para a especiação do gênero.

7. Referências Bibliográficas

Aguiar, J.M. 2009. Cranial variability in Amazonian marmosets. Tese de Doutorado. Texas A & M University.

Aguiar, J.M. & Lacher Jr., T.E. 2003. On the morphological distinctiveness of *Callithrix humilis* van Roosmalen *et al.* 1998. **Neotropical Primates** 11(1): 11-18.

Aguiar, J.M. & Lacher Jr., T.E. 2009. Cranial morphology of the dwarf marmoset *Callibella* in the context of callitrichid variability. *In*: Ford, S.M.; Porter, L.M. & Davis, L.C. (Eds.) **The Smallest Anthropoids**. Springer, New York. pp. 355-380.

Alperin, R. 1993. *Callithrix argentata* (Linnaeus, 1771): Considerações taxonômicas e descrição de subespécie nova. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia** 9(2): 317-328.

Alperin, R. 2002. Sobre a localidade tipo de *Mico marcai* (Alperin, 1993). **Neotropical Primates** 10(3): 126-128.

Anderson, S. 1996. Mammals of Bolívia, Taxonomy and Distribution. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 231: 1-652.

Auricchio, P. 2005. História evolutiva de primates: Análise filogenética de *Callicebus* Thomas, 1903 (Primates – Pitheciidae – Callicebinae). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências.

Ávila-Pires, F.D. de. 1969. Taxonomia e zoogeografia do gênero “*Callithrix*” Erxleben, 1777 (Primates, Callitrichidae). **Revista Brasileira de Biologia** 29(1): 49-64.

Ayres, J.M. & Clutton-Brock, T.H. 1992. Rivers boundaries and species range size in Amazonian primates. **American Naturalist** 140: 531-537.

Barros, R.M.S.; Nagamachi, C.Y. & Pieczarka, J.C. 1990. Chromosomal evolution in *Callithrixemiliae*. **Chromosoma** 99: 440-447.

Barros, R.M.S., Pieczarka, J.C.; Noronha, M.A.; Silva-Júnior., J. de S.; Moura, C. de S. & Nagamachi, C. Y. 1996. O cariótipo de *Callithrix* sp. n., nova espécie de primata. **Resumos... XXI Congresso Brasileiro de Zoologia**. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

Barroso, C.M.L.; Schneider, H.; Schneider, M.P.C.; Sampaio, I.; Harada, M.L.; Czelusniak, J. & Goodman, M. 1997. Update on the phylogenetic systematics of New World Monkeys: Further DNA evidence for placing the pygmy marmoset (*Cebuella*) within the genus *Callithrix*. **International Journal of Primatology** 18(4): 650-674.

Bertelli, S.; Giannini, N.P. & Globoff, P.A. 2002. A phylogeny of the tinamous (Aves: Palaeognathiformes) based on integumentary characters. **Systematic Biology** 51(6) : 959-979.

Bertelli, S. & Giannini, N.P. 2005. A phylogeny of extant penguins (Aves: Sphenisciformes) combining morphology and mitochondrial sequences. **Cladistics** 21: 209-239.

Bezerra, B.M. & Souto, A. 2008. Structure and usage of the vocal repertoire of *Callithrix jacchus*. **International Journal of Primatology** 29: 671-701.

Bioacoustics Research Program. 2011. **Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Versão 1.4)**. The Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York.

Bonvicino, C.R. & Weskler, M. 2012. Speciation in Amazonia: patterns and predictions of a network of hypotheses. *In*: Patterson, B.D. & Costa, L.P. (Eds.) **Bones, clones and biomes: The history and geography of recent Neotropical mammals**. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 259-282.

Brady, R. 1985. On the independence of systematics. **Cladistics** 1: 113-126.

Brandon-Jones, D. & Groves, C.P. 2002. Neotropical primate family-group names replaced by Groves (2001) in contravention of Article 40 of the International Code of Zoological Nomenclature. **Neotropical Primates** 10(3) : 113-115.

Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in Angiosperm phylogenetic reconstruction. **Evolution** 42(4) : 795-803.

Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics** 10 : 295-304.

Bryant, H.N. 1995. Why autapomorphies should be removed : a reply to Yeates. **Cladistics** 11 : 381-384.

Buffon, G.L.L. de. 1767. Histoire naturelle, generale et particuliere, avec la description du cabinet du roi. **Imprimerie Royale**, Paris, Vol 15.

Bush, M.B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. **Journal of Biogeography** 21(1) : 5-17.

Byrd, K.E. 1981. Sequences of dental ontogeny and callitrichid taxonomy. **Primates** 22(1): 103-118.

Canavez, F.; Alves, G.; Fanning, T.G. & Seuánez, H.N. 1996. Comparative karyology and evolution of the Amazonian *Callithrix* (Platyrrhini, Primates). **Chromosoma** 104: 348-357.

Canavez, F.; Moreira, M.A.M.; Ladasky, J.J.; Pissinati, A.; Parham, P. & Seuánez, H.N. 1999. Molecular phylogeny of New World Primates (Platyrrhini) based on b2-microglobulin DNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 12(1): 74-82.

Carleton, M.D. 1980. Phylogenetic relationships in Neotomine-Peromyscine Rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae. **Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan** 157: 1-146.

Casado, F.; Bonvicino, C.R. & Seuánez, H.N. 2007. Phylogeographic analyses of *Callicebus lugens* (Platyrrhini, Primates). **Journal of Heredity** 98(1): 88-92.

Cavalcanti, G.C. & Langguth, A. 2008. Recognition of mate and speciation in marmoset genus *Callithrix* (Primates, Cebidae, Callithriquinae [*sic*]). **Revista Nordestina de Biologia** 19(1): 59-73.

Chaves, R.; Sampaio, I.; Schneider, M.P.; Schneider, H.; Page, S.L. & Goodman, M. 1999. The Place of *Callimico goeldii* in the callitrichine phylogenetic tree: Evidence from von Willebrand Factor Gene Intron II Sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 13(2): 392-404.

Chu, P.C. 1998. Phylogeny of the Gulls (Aves: Larinae) inferred from osteological and integumentary characters. **Cladistics** 14: 1-43.

Coimbra-Filho, A.F. & Mittermeier, R.A. 1974. New data on the taxonomy of the Brazilian marmosets of the genus *Callithrix* Erxleben, 1777. **Folia Primatologica** 20: 241-264.

Coimbra-Filho, A.F.; Mittermeier, R.A.; Rylands, A.B.; Mendes, S.L.; Kierulff, M.C.M. & Pinto, L.P.S. 2006. The Taxonomic Status of Wied's Black-tufted-ear Marmoset, *Callithrix kuhlii* (Callitrichidae, Primates). **Primate Conservation** 21: 1-24.

Cortés-Ortiz, L. 2009. Molecular phylogenetics of the Callitrichidae with an emphasis on the Marmosets and *Callimico*. In: Ford, S.M.; Porter, L.M. & Davis, L.C. (Eds.) **The Smallest Anthropoids**. Springer, New York. pp.3-24.

Costa, L.P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography** 30: 71-86.

Costa, L.P. & Leite, Y.R. 2012. Historical fragmentation shaping vertebrate diversification in the Atlantic Forest biodiversity hotspot. In: Patterson, B.D. & Costa, L.P. (Eds.) **Bones, clones and biomes: The history and geography of recent Neotropical mammals**. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 283-306.

Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. **Ornithological Monographs** 36: 49-84.

Cracraft, J. & Prum, R.O. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. **Evolution** 42(3): 603-620.

Cronin, J.E. & Sarich, V.M. 1975. Molecular Systematics of the New World Monkeys. **Journal of Human Evolution** 4: 357-375.

Davis, L.C. 1996. Functional and phylogenetic implications of ankle morphology in Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*). In: Norconck, M.A.; Rosenberger, A.L.; Garber, P.A. (Eds.) **Adaptive radiations of Neotropical Primates**. Plenum Press, New York. pp. 133-156.

DeBlase, A.F. & Martin, R.D. 1981. **A Manual of Mammalogy with Keys to Families of the World**, 2a.edição Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque. 436 p.

DeBoer, L.E.M. 1974. Cytotaxonomy of the Platyrrhini (Primates). **Genen Phaenen** 17: 1-115.

Delson, E. & Rosenberger, A.L. 1984. Are there any Anthropoid primate "living fossils"? In: Eldredge, N. & Stanley, S. (Eds.) **Living Fossils**. Springer-Verlag, New York. pp. 50-61.

Eberhard, J.R. & Bermingham, E. 2005. Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 36: 288-304.

Elliot, D.G. 1913. **A review of the Primates**, Vol. 1. American Museum of Natural History, New York. 594 p.

Emmons, L.H.; B.M. Whitney & Ross Jr. D.L. 1998. **Sounds of Neotropical rainforest mammals: An audio field guide**. Cornell Laboratory Of Ornithology. [CD de áudio]

Farris, J.S. 1970. Methods for computing Wagner trees. **Systematic Zoology** 19(1): 83-92.

Farris, J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. *In*: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (Eds.) **Advances in Cladistics**, Volume 2. Columbia University Press, New York. pp. 7-36.

Farris, J.S. 1989. The retention index and homoplasy excess. **Systematic Zoology** 38(4): 406-407.

Ferrari, S.F. & Lopes, M.A. 1992. A New Species of Marmoset, Genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates), from Western Brazilian Amazonia. **Goeldiana Zoologia** 12: 1-13.

Ferrari, S.F.; Sena, L.; Schneider, M.P.C. & Silva-Júnior, J.S. 2010. Rondon's Marmoset, *Mico rondoni* sp.n., from Southwestern Brazilian Amazonia. **International Journal of Primatology** 31(5): 693-714.

Fleagle, J.G. 1988. **Primate adaptation & evolution**. Academic Press, Inc. San Diego. 486 p.

Fleagle, J.G. & Tejedor, M.F. 2002. Early platyrrhines of southern South America. *In*: Hartwig, W.C. (Ed.) **The Primate Fossil Record**. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 161-173.

Ford, S.M. 1980. Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the Callitrichidae in Platyrrhini. **Primates** 21(1): 31-43.

Ford, S.M. 1986. Systematics of the New World Monkeys. *In*: Swindler, D.R. & Erwin, J. (Eds.) **Comparative Primate Biology Volume 1: Systematics, Evolution and Anatomy**. Alan R. Liss, Inc, New York. pp. 73-135.

Ford, S.M. & Davis, L.C. 2009. Marmoset postcrania and the skeleton of the Dwarf Marmoset, *Callibella humilis*. *In*: Ford, S.M.; Porter, L.M. & Davis, L.C. (Eds.) **The Smallest Anthropoids**. Springer, New York. pp.411-448.

Forsythe, E.C. & Ford, S.M. 2008. Craniofacial adaptations to tree-gouging among marmosets. **American Journal of Physical Anthropology** 135 (S46): 97.

Garber, P.A. 1992. Vertical clinging, small body size, and the evolution of feeding adaptations in the Callitrichinae. **American Journal of Physical Anthropology** 88: 469-482.

Garber, P.A. 1994. Phylogenetic approach to the study of tamarin and marmoset social systems. **American Journal of Primatology** 34: 199-219.

Garber, P.A.; Rosenberger, A.L. & Norconck, M.A. 1996. Marmoset misconceptions. In: Norconck, M.A.; Rosenberger, A.L. & Garber, P.A. (Eds.) **Adaptive radiations of Neotropical Primates**. Plenum Press, New York. pp. 87-95.

Garbino, G.S.T. 2011. The southernmost record of *Mico emiliae* (Thomas, 1920) for the state of Mato Grosso, northern Brazil. **Neotropical Primates** 18: 53-55.

Garbino, G.S.T.; Silva, F.E. & Davis, B.J.W. 2013. Range extension of the vulnerable dwarf marmoset *Callibella humilis* (Roosmalen et al. 1998) and first analysis of its long call structure. **Primates**, *publicado online 22 de Agosto de 2013*.

Geoffroy, É. Saint-Hilaire. 1812. Tableau des quadrumanes ou des animaux companst le premier ordre de la classe des mammifères. **Annales du Muséum D'Histoire Naturelle Paris** 19 :85-112.

Globoff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics** 24: 774-786.

Goloboff, P.A.; Mattoni, C.I. & Quinteros, A.S. 2006. Continuous characters analyzed as such. **Cladistics** 22: 589-601.

Grant, T. & Kluge, A.G. 2008. Clade support measures and their adequacy. **Cladistics** 24: 1051-1064.

Gray, D.J. 1942. Variations in human scapulae. **American Journal of Physical Anthropology**: 57-72

Gray, H. 1977. **Anatomy, descriptive and surgical**. 15a. Edição. Pick, T.P. & Howden, R. (Eds.). Gramercy Books, New York. 1257p.

Gray, J.E. 1825. An outline of an attempt at the disposition of Mammalia into tribes and families, with a list of the genera apparently appertaining to each tribe. **Annals of Philosophy** 10: 337-344.

Gray, J.E. 1849. On some or little-known species of monkeys. **Proceedings of the Zoological Society of London**: 7-10.

Gray, J.E. 1866. Notice on some new species of marmoset monkeys (*Hapale* and *Midas*). **Proceedings of the Zoological Society of London**: 733-735.

Gray, J.E. 1868. Notice of an interesting American monkey living in the Society's gardens. **Proceedings of the Zoological Society of London**: 256-257.

Gray, J.E. 1870. Catalogue of monkeys, lemurs and fruit-eating bats in the collection of the British Museum. **Trustees of the British Museum**, London.

Gregorin, R. 1996. Variação geográfica e taxonomia das espécies brasileiras do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Primates, Atelidae). Dissertação de Mestrado. Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Gregorin, R. 2006. Taxonomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède (Primates, Atelidae) no Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 23(1): 64-144.

Gregorin, R.; Gonçalves, E.; Lim, B.K. & Engstrom, M. D. 2006. New species of disk-winged bat *Thyroptera* and range extension for *T. discifera*. **Journal of Mammalogy** 87 (2): 238-246. 2006.

Grieser, J.; Giommes, R. & Bernardi, M. 2006. New LocClim - the Local Climate Estimator of FAO. In: **European Geosciences Union**. Geophysical Research Abstract, vol. 8 08305, Vienna.

Groves, C.P. 2001a. **Primate Taxonomy**. Smithsonian Institution Press, Washington. 350 p.

Groves, C.P. 2001b. Why taxonomic stability is a bad idea, or why are there so few species of primates (or are there?). **Evolutionary Anthropology** 10: 192-198.

Groves, C.P. 2005. Order Primates. In: Wilson, E. & Reeder, D.M. (Eds.) **Mammal Species of the World**. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. pp. 111-184.

Guedes, P.G. 2005. Relações Filogenéticas dos Primatas do Novo Mundo (Primates, Platyrrhini). Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional.

Guedes, P.G. & Salles, L.O. 2005. New insights on the phylogenetic relationships of the two giant extinct New World monkeys (Primates, Platyrrhini). **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro** 63(1): 147-159.

Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. **Science** 165(3889): 131-137.

Harada, M.L.; Schneider, H.; Schneider, M.P.C.; Sampaio, I.; Czelusniak, J. & Goodman, M. 1995. DNA evidence on the phylogenetic systematics of New World monkeys: Support for the sister-grouping of *Cebus* and *Saimiri* from two unlinked Nuclear genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 4(3): 331-349.

Hawkins, J.A.; Hughes, C.E. & Scotland, R.W. 1997. Primary Homology Assessment, Characters and Character States. **Cladistics** 13: 275-283.

Hendy, M.D. & Penny, D. 1982. Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. **Mathematical Biosciences** 59: 277-290.

Hershkovitz, P. 1966. Taxonomic notes on tamarins, genus *Saguinus* (Callitrichidae, Primates), with descriptions of four new forms. **Folia Primatologica** 4: 381-395.

Hershkovitz, P. 1968. Metachromism or the principle of evolutionary change in mammalian tegumentary colors. **Evolution** 22: 556-575.

Hershkovitz, P. 1975. Comments on the taxonomy of Brazilian marmosets (*Callithrix*, Callitrichidae). **Folia Primatologica** 24: 137-172.

Hershkovitz, P. 1977. **Living New World monkeys (Platyrrhini) with an introduction to Primates**, Vol. 1. Chicago University Press, Chicago. 1117 p.

Hershkovitz, P. 1984. On the validity of the family-group name Callitrichidae (Platyrrhini, Primates). **Mammalia** 48(1): 153.

Hershkovitz, P. 1990. Titis, New World monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae, Platyrrhini): A Preliminary Taxonomic Review. **Fieldiana Zoology** 55: 1-109.

Hoffstetter, R. 1972. Relationships, origins, and history of the Ceboid monkeys and caviomorph rodents: a modern reinterpretation. *In*: Dobzhansky, T.; Hecht, M.K. &

W.C. Sterre (Eds.) **Evolutionary Biology**, Vol. 6. Appleton-Century-Crofts, New York. pp. 323-347.

Hofmann, M.I.; Schradin, C. & Geissmann, T. 2007. Radiographic evaluation of neonatal skeletal development in *Callimico goeldii* reveals closer similarity to *Callithrix jacchus* than to *Saguinus oedipus*. **American Journal of Primatology** 69: 420-433.

Hoorn, C.; Wesselingh, F.P.; Hoviloski, J. & Guerrero, J. 2010. The development of the Amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). In: Hoorn, C. & Wesselingh, F.P. (Eds.) **Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past**. Wiley-Blackwell Publishing, Oxford. pp. 123-142.

Horovitz, I. 1999. A phylogenetic study of living and fossil platyrrhines. **American Museum Novitates** 3269: 1-40.

Horovitz, I. & Meyer, A. 1997. Evolutionary trends in the ecology of new world monkeys inferred from a combined phylogenetic analysis of nuclear, mitochondrial, and morphological data. In: Givnish, T.J. & Sytsma, K.J. (Eds.) **Molecular Evolution and Adaptive Radiation**. Cambridge University Press, Cambridge. pp.189-224.

Horovitz, I.; Zardoya, R. & Meyer, A. 1998. Platyrrhine Systematics: A Simultaneous Analysis of Molecular and Morphological Data. **American Journal of Physical Anthropology** 106: 261-281.

Hill, W.C.O. 1957. **Primates comparative anatomy and taxonomy III: Pithecoidea Platyrrhini (families Hapalidae and Callimiconidae)**. University Press, Edinburgh. 354 p.

Hill, W.C.O. 1959. The Anatomy of *Callimico goeldii* (Thomas): A Primitive American Primate. **Transactions of the American Philosophical Society, New Series** 49(5): 1-116.

Hueck, K. 1972. As florestas da América do Sul. Editora Polígono, São Paulo. 466 p.

Humboldt, F. H. A. von. 1812. **Recueil d'observations de zoologie et d'anatomie comparée, faites dans l'océan Atlantique, dans l'intérieur du nouveau continent et dans la mer du sud pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803**, Vol 1. Paris.

Illiger, C. 1811. **Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographics utriusque classis**. C. Salfeld, Berlin.

IUCN (International Union for the Conservation of Nature). 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Versão 2012.1. <http://www.iucnredlist.org>. Acesso em 29 Abril 2013.

Jablonski, N.G. 1995. The phyletic position and systematics of the douc langurs of Southeast Asia. **American Journal of Primatology** 35: 185-205.

Jolicoeur, P. & Mosimann, J.E. 1960. Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. **Growth** 24: 339-354.

Kanazawa, E. & Rosenberger, A.L. 1988. Reduction Index of the upper M2 in Marmosets. **Primates** 29(4): 525-533.

Kay, R.F. 1990. The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae (Platyrrhini, Anthropoidea). **Journal of Human Evolution** 19: 175-208.

Kay, R.F. 1994. "Giant" Tamarin from the Miocene of Colombia. **American Journal of Physical Anthropology** 95: 333-353.

Kay, R.F.; Fleagle, J.G.; Mitchell, T.R.T.; Colbert, M.; Bown, T. & Power, D.W. 2008. The anatomy of *Dolichocebus gaimanensis*, a stem platyrrhine monkey from Argentina. **Journal of Human Evolution** 54: 323-382.

Kay, R.F. & Meldrum, D.J. 1997. A new small platyrrhine and the phyletic position of Callitrichinae. *In*: Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (Eds.) **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia**. Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 435-458.

Kinzey, W.G. 1973. Ceboid models for the evolution of Hominoid dentition. **Journal Human Evolution** 3: 193-203.

Kinzey, W.G. 1982. Distribution of primates and forest refuges. *In*: Prance, G.T. (Ed.) **Biological diversification in the tropics**. Columbia University Press, New York. pp. 456-482.

Kluge, A.G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). **Systematic Zoology** 38(1): 7-25.

Kluge, A.G. 1998. Total evidence or taxonomic congruence: Cladistics or consensus classification. **Cladistics** 14: 151-158.

Kluge, A.G. & Farris, S.F. 1969. Phyletics and the evolution of Anurans. **Systematic Zoology** 18(1): 1-32.

Lesson, R.-P. 1840. **Species de Mammifères: Bimanes et Quadrumanes ; suivi d'un mémoire les Oryctéropes**. J.B. Baillière, Paris.

Lima, F.C.T. & Ribeiro, A.C. 2011. Continental-scale tectonic controls of Biogeography and Ecology. *In*: Albert, J.S. & Reis, R.E. (Eds.) **Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes**. The Regents of the University of California. pp. 145-164.

Lönnberg, E. 1940. Notes on marmosets. **Arkiv För Zoologi** 32A: 1–22.

Lynch-Alfaro, J.W.; Boubli, J.P.; Olson, L.E.; Di Fiore, A.; Wilson, B.; Gutiérrez-Espeleta, G.A.; Chiou, K.L.; Schulte, M.; Neitzel, S.; Ross, V.; Schwochow, D.; Nguyen, M.T.T.; Farias, I.; Janson, C.H. & Alfaro, M.E. 2012. Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. **Journal of Biogeography** 39: 272-288.

Marques, A.A.B.; Schneider, M. & Alho, C.J.R. 2011. Translocation and radiotelemetry monitoring of black-tailed marmosets, *Callithrix (Mico) melanura* (É. Geoffroy *in* Humboldt), in a wildlife rescue operation in Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 71(4) : 983-989.

Marroig, G. & Cerqueira, R. 1997. Plio-pleistocene South American history and the Amazon Lagoon hypothesis : a piece in the puzzle of Amazonian diversification. **Journal of Comparative Biology** 2(2) : 103-119.

Marroig, G. & Cheverud, J.M. 2009. Size and shape in callimico and marmoset skulls: allometry and heterochrony in the morphological evolution of small anthropoids. *In*: Ford, S.M.; Porter, L.M. & Davis, L.C. (Eds.) **The Smallest Anthropoids**. Springer, New York. pp. 331-353.

Martin, R.D. 1992. Goeldi and the dwarfs: the evolutionary biology of the small New World monkeys. **Journal of Human Evolution** 22: 367-393.

Martins, F.M.; Templeton, A.R.; Pavan, A.C.O.; Kohlbach, B.C. & Morgante, J.S. 2009. Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): Marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers . **BMC Evolutionary Biology** 9: 294-306.

Matauschek, C.; Roos, C. & Heymann, E.W. 2011. Mitochondrial phylogeny of Tamarins (*Saguinus*, Hoffmannsegg 1807) with taxonomic and biogeographic

implications for the *S. nigricollis* species group. **American Journal of Physical Anthropology** 144: 564-574.

Mattern, M.Y. & McLennan, D.A. 2000. Phylogeny and speciation of felids. **Cladistics** 16: 232-253.

Mendes S.L.; Vielliard J.M.E. & De Marco Jr. P. 2009. The vocal identity of the *Callithrix* species (Primates, Callitrichidae). In: Ford, S.M.; Porter, L.M. & Davis, L.C. (Eds.) **The Smallest Anthropoids**. Springer, New York, pp. 63-84.

Messias, M.R.; Coragem, J.T.; Gomes, I.S.R; Oliveira, M.A.; Bonavigo, P.H.; Nienow, S.S. & Souza, E.S. 2012. Southern extension of the geographical range of the pygmy marmoset *Cebuella pygmaea niveiventris* (Lönnberg, 1940) [sic] in the southwestern Amazon basin, state of Rondônia, Brazil. **Neotropical Primates** 18(1): 30-31.

Mickevich, M.F. & Farris, J.S. 1981. The implications of congruence in *Menidia*. **Systematic Zoology** 30: 351-370.

Miranda-Ribeiro, A. 1940. Commentaries on South American Primates. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 35(4): 779-851.

Mittermeier, R.A.; Schwarz, M. & Ayres, J.M. 1992. A New Species of Marmoset, Genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates) from the rioMaués Region, state of Amazonas, Central Brazilian Amazonia. **Goeldiana Zoologia** 14: 1-17.

Mooi, R.D.; Williams, D.M.& Gill, A.C. 2011. Numerical cladistics, an unintentional refuge for phonetics – a reply to Wiley et al. **Zootaxa** 2946: 17-28.

Moore, W.S. 1995. Inferring Phylogenies from mtDNA Variation: Mitochondrial-Gene Trees Versus Nuclear-Gene Trees. **Evolution** 49(4): 718-726.

Moreira, M.A.M. & Seuánez, H.N. 1999. Mitochondrial Pseudogenes and Phyletic Relationships of *Cebuella* and *Callithrix* (Platyrrhini, Primates). **Primates** 40(2): 353-364.

Mundy, N.I. & Kelly J. 2001. Phylogeny of lion tamarins (*Leontopithecus* spp)] based on Interphotoreceptor Retinol Binding Protein Intron Sequences. **American Journal of Primatology** 54: 33-40.

Mundy, N.I. & Kelly J. 2003. Evolution of a pigmentation gene, the Melanocortin-1 receptor, in Primates. **American Journal of Physical Anthropology** 121: 67-80.

Nagamachi, C.Y.; Pieczarka, J.C. & Barros, R.M.S. 1992. Karyotypic comparison among *Cebuella pygmaea*, *Callithrix jacchus* and *C. emiliae* (Callitrichidae, Primates) and its taxonomic implications. **Genetica** 85: 249-257.

Nagamachi, C.Y.; Pieczarka, J.C.; Barros, R.M.S.; Schwarz, M.; Muniz, J.A.P.C. & Mattevi, M.S. 1996. Chromosomal relationships and phylogenetic and clustering analyses on genus *Callithrix*, group *argentata* (Callitrichidae, Primates). **Cytogenetics and Cell Genetics** 72: 331-338.

Nagamachi, C.Y.; Pieczarka, J.C.; Schwarz, M.; Barros, R.M.S. & Mattevi, M.S. 1997. Comparative chromosomal study of five taxa of genus *Callithrix*, group *Jacchus* (Platyrrhini, Primates). **American Journal of Primatology** 41: 53-60.

Natori, M. 1986. Interspecific relationships of *Callithrix* based on dental characters. **Primates** 27(3):321-336.

Natori, M. 1994. Craniometrical Variations Among Eastern Brazilian Marmosets and Their Systematic Relationships. **Primates** 35(2): 167-176.

Nihei, S.S. 2011. Biogeografia cladística. In: Carvalho, C.J.B. & Almeida, E.A.B. (Eds.) **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. Editora Roca, São Paulo. pp. 99-122.

Noronha, M.A.; Silva-Júnior, J.S.; Spironello, W.R. & Ferreira, D.C. 2007. New occurrence records of *Mico acariensis* (Primates, Callitrichidae). **Neotropical Primates** 14(3): 140-141.

Noronha, M.A.; Silva-Júnior, J.S.; Spironello, W.R. & Ferreira, D.C. 2008a. New occurrence records of Maués marmoset, *Mico mauesi* (Primates, Callitrichidae). **Neotropical Primates** 15(1): 24-26.

Noronha, M.A.; Spironello, W.R. & Ferreira, D.C. 2008b. New occurrence records for *Mico melanurus* (Primates, Callitrichidae). **Neotropical Primates** 15(1): 26-28.

Page, R.D.M. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. **Computer Applications in the Biosciences** 12: 357-358.

Page, R.D.M. 2001. **NEXUS Data Editor for Windows**. Version 0.5.0

Pastorini, J. ; Forstner, M.R.J. ; Martin, R.D. & Melnick, D.J. 1998. A reexamination of the phylogenetic position of *Callimico* (Primates) incorporating new mitochondrial DNA sequence data. **Journal of Molecular Evolution** 47 : 32-41.

Peres, C.A. ; Patton, J.L. & da Silva, M.N.F. 1996. Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddle-back tamarins. **Folia Primatologica** 67 : 113-124.

Pieczarka, J. C. & Nagamachi, C.Y. 1988. The karyotype of *Callicebus moloch moloch* (Cebidae, Primates). **Revista Brasileira de Genética** 11: 653-659.

Pimenta, F.E. & Silva-Júnior, J.S.. 2005. An update on the distribution of Primates of the Tapajós-Xingu interfluvium, Central Amazonia. **Neotropical Primates** 13: 25–30.

de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics** 7: 367-394.

Pires, M.R.S. 1990. Análise filogenética e biogeográfica da família Callitrichidae (Platyrrhini-Primates). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa.

Pleijel, F. 1995. On character coding for phylogeny reconstruction. **Cladistics** 11: 309-315.

Pocock, R.I. 1917. The genera of Hapalidae (marmosets). **Annals and Magazine of Natural History** (8)20: 247-258.

Porter, C.A.; Czelusniak, J.; Schneider, H.; Schneider, M.P.C.; Sampaio, I. & Goodman, M. 1997. Sequences of the primate e-globin gene: implications for systematics of the marmosets and other New World primates. **Gene** 205: 59-71.

Porter, L.M. 2001. Dietary differences among sympatric Callitrichinae in Northern Bolivia: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*. **International Journal of Primatology** 22(6): 961-992.

Porter, L.M. & Garber, P. 2004. Goeldi's monkeys: a primate paradox? **Evolutionary Anthropology** 13: 104-115.

Potter, P.E.1997. The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history. **Journal of South American Earth Sciences** 10(5-6): 331-344.

Poux, C.; Chevret, P.; Huchon, D.; de Jong, W.W. & Douzery, E.J.P. 2006. Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. **Systematic Biology** 55(2): 228-244.

Quammen, D. 1997. You looking for me? **Sports Illustrated** 3 Feb 1997, pp 66-76.

Rae, T.C. 1998. The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. **Cladistics** 14: 221-228.

Ribas, C.C.; Aleixo, A.; Nogueira, A.C.R.; Miyaki, C.Y. & Cracraft, J. 2011. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. **Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences** 279: 681-689.

Röhe, F. & Silva-Júnior, J.S. 2009. Confirmation of *Callicebus dubius* (Pitheciidae) distribution and evidence of invasion into the geographic range of *Callicebus stephennashi*. **Neotropical Primates** 16(2): 71-73.

Romagno, D. Primates tables chromosome. **Caryologia** 54(4): 285-297.

Roosmalen, M.G.M. van & Roosmalen, T. van. 1997. An Eastern extension of the geographical range of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. **Neotropical Primates** 5(1): 3-6.

Roosmalen, M.G.M. van & Roosmalen T. van. 2003. The description of a new marmoset genus, *Callibella* (Callitrichinae, Primates), including its molecular phylogenetic status. **Neotropical Primates** 11(1): 1-10.

Roosmalen, M.G.M. van; Roosmalen T. van; Mittermeier, R.A. & Fonseca, G.A.B. 1998. A New and Distinctive Species of Marmoset (Callitrichidae, Primates) from the lower Rio Aripuanã, State of Amazonas, Central Brazilian Amazonia. **Goeldiana Zoologia** 22: 1-27.

Roosmalen, M.G.M. van; Roosmalen T. van; Mittermeier, R.A. & Rylands, A.B. 2000. Two New Species of Marmoset, Genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates), from the Tapajós/Madeira Interfluvium, South Central Amazonia, Brazil. **Neotropical Primates** 8(1): 2-18.

Rosenberger, A.L. 1977. *Xenothrix* and Ceboid Phylogeny. **Journal of Human Evolution** 6: 461-481.

Rosenberger, A.L. 1978. Loss of incisor enamel in marmosets. **Journal of Mammalogy** 59(1): 207-208.

Rosenberger, A.L. 1980. **Gradistic views and adaptive radiation of platyrrhine primates. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie** 71(2): 157-163.

Rosenberger, A.L. 1981. Systematics: The higher taxa. *In*: Coimbra-Filho, A.F. e Mittermeier, R.A. (Eds.) **Ecology and Behavior of Neotropical primates**, Vol. 1. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. pp. 9-27.

Rosenberger, A.L. 1983. Aspects of the systematics and evolution of the marmosets. *In*: Mello, M.T. de (Ed.) **A Primatologia no Brasil**. Sociedade Brasileira de Primatologia, Belo Horizonte. pp. 159-180.

Rosenberger, A.L. 2010. Adaptive profile versus adaptive specialization: fossils and gummivory in early primate evolution. *In*: Burrows, A.M. & Nash, L.T. (Eds.) **The Evolution of Exudativory in Primates**. Springer, New York, pp. 273-295.

Rosenberger, A.L. 2011. Evolutionary morphology, Platyrrhine evolution, and systematic. **The Anatomical Record** 294: 1955-1974.

Rosenberger, A.L. & Coimbra-Filho, A. 1984. Morphology, taxonomic status and affinities of the Lion Tamarins, *Leontopithecus* (Callitrichinae, Cebidae). **Folia Primatologica** 42: 149-179.

Rosenberger, A.L.; Halenar, L; Cooke, S.B. & Hartwig W.C. 2008. Morphology and evolution of the spider monkey, genus *Ateles*. *In*: Campbell, C.J. (Ed.) **Spider monkeys: the biology, behavior and ecology of the genus *Ateles***. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 19-49.

Rosenberger, A.L. & Kinzey, W.G. 1976. Functional patterns of molar occlusion in Platyrrhine primates. **American Journal of Physical Anthropology** 45: 281-298.

Rosenberger, A.L.; Setoguchi, T. & Hartwig, W.C. 1991. *Laventiana annectens*, new genus and species: Fossil evidence for the origins of callitrichine New World monkeys. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA** 88: 2137-2140.

Rosenberger, A.L.; Setoguchi, T. & Shigehara, N. 1990. The fossil record of callitrichine primates. **Journal of Human Evolution** 19: 209-236.

Rosenberger, A.L.; Tejedor, M.F.; Cooke, S.B. & Pekar, S. 2009. Platyrrhine Ecophylogenetics in Space and Time. *In*: Garber, P.A.; A. Estrada; J.C. Bicca-Marques; E.W. Heymann & Strier, K.B. (Eds.) **South American Primates, Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology and Conservation**. Springer, New York. pp. 69-133.

Rylands, A.B.; Coimbra-Filho, A. & Mittermeier, R.A. 2009. The Systematic and Distributions of the Marmosets (*Callithrix*, *Callibella*, *Cebuella* and *Mico*) and

Callimico (*Callimico*) (Callitrichidae, Primates). In: Ford, S.M.; Porter, L.M. & Davis, L.C. (Eds.) **The Smallest Anthropoids**. Springer, New York. pp. 25-61.

Rylands, A.B. & Mittermeier, R.A. 2009. The diversity of the New World Primates (Platyrrhini): an annotated taxonomy. In: Garber, P.A.; A. Estrada; J.C. Bicca-Marques; E.W. Heymann & K.B. Strier (Eds.) **South American Primates, Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology and Conservation**. Springer, New York. pp. 23- 54.

Rylands, A.B.; Mittermeier, R.A.; Coimbra-Filho, A.F.; Heymann, E.W.; de la Torre, S.; Silva Jr., J.S.; Kierulff, C.M.; Noronha, M.A. & Röhe, F. 2008. **Marmosets and Tamarins: Pocket Identification Guide**. Conservation International. CI-Colombia, Bogotá.

Rylands, A.B.; Mittermeier, R.A. & Silva Jr., J.S. 2012. Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. **International Zoo Yearbook** 46: 1-14.

Rylands, A.B.; Schneider, H.; Langguth, A.; Mittermeier, R.A.; Groves, C.P. & Rodríguez-Luna, E. 2000. An assessment of the diversity of New World Primates. **Neotropical Primates** 8(2): 61-93.

Salles, L.O. 1992. Felid phylogenetics: extant taxa and skull morphology (Felidae, Aeluroidea). **American Museum Novitates** 3047: 1-67.

Sanderson, M.J. & Donoghue, M.J. 1989. Patterns of variation in levels of homoplasy. **Evolution** 43(8): 1781-1795.

Schneider, H.; Bernardi, J.A.R.; Cunha, D.B. da; Tagliaro, C.H.; Vallinoto, M.; Ferrari, S.F. & Sampaio, I. 2012. A molecular analysis of the evolutionary relationships in the Callitrichinae, with emphasis on the position of the dwarf marmoset. **Zoologica Scripta** 41(1): 1-10.

Schneider, H. & Rosenberger A.L. 1996. Molecules, morphology, and platyrrhine systematic. In: Norconk, M.A.; Rosenberger, A.L.; Garber, P.A. (Eds.) **Adaptive Radiations of Neotropical Primates**. Plenum Press, New York. pp. 3-19.

Schneider, H.; Sampaio, I.; Harada, M.L.; Barroso, C.M.L.; Schneider, M.P.C.; Czelusniak, J. & Goodman, M. 1996. Molecular phylogeny of the new world monkeys (Platyrrhini, Primates) based on two unlinked nuclear genes: IRBP intron 1 and ϵ -globin sequences. **American Journal of Physical Anthropology** 100: 153–179.

Schneider, H.; Schneider, M.P.C.; Sampaio, I.; Harada, M.L.; Stanhopes, M.; Czelusniak, J. & Goodman, M. 1993. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 2(3): 225-242.

Sena, L.; Vallinoto, M.; Sampaio, I.; Schneider, H.; Ferrari, S.F. & Schneider, M.P.C. 2002. Mitochondrial COII Gene Sequences Provide New Insights into the Phylogeny of Marmoset Species Groups (Callitrichidae, Primates). **Folia Primatologica** 73: 240-251.

Seuáñez, H.N.; Forman, L. & Alves, G. 1988. Comparative chromosome morphology in three callitrichid genera: *Cebuella*, *Callithrix*, and *Leontopithecus*. **Journal of Heredity** 79: 418-424.

Seuáñez, H.N.; Forman, L.; Matayoshi, T. & Fanning, T.G. 1989. The *Callimico goeldii* (Primates, Platyrrhini) genome: Karyology and middle repetitive (LINE-1) DNA sequences. **Chromosoma** 98: 389-395.

Sherborn, C.D. 1927. **Index Animalium : 1801 – 1850**. Sectio secunda, Part XIV : *Laminella - lyzzia*. Cambridge University Press.

Silva-Júnior, J.S. 2001. Especiação nos Macacos-Prego e Cairaras, Gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae). Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

Silva-Júnior, J.S. & Noronha, M.A. 1998. On a new species of bare-eared marmoset, Genus *Callithrix* Erxleben, 1777, from central Amazonia, Brazil (Primates: Callitrichidae). **Goeldiana Zoologia** 21: 1-26.

da Silva, J.M.C. & Garda, A.A. 2011. Padrões e processos biogeográficos na Amazônia. In: Carvalho, C.J.B. & Almeida, E.A.B. (Eds.) **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. Editora Roca, São Paulo. pp. 189-197.

da Silva, J.M.C. & Oren, D.C. 1996. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. **Biological Journal of the Linnean Society** 59: 421-437.

Simmons, N.B. & Conway, T.M. 2001. Phylogenetic relationships of mormoopid bats (Chiroptera: Mormoopidae) based on morphological data. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 258: 1-97.

Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 85: 1-350.

Snowdon, C.T. 1993. A vocal taxonomy of the callitrichids. *In*: Rylands, A.B. (Ed.) **Marmosets and tamarins: Systematics, behavior and ecology**. Oxford University Press, Oxford. pp. 78-94.

Snowdon, C.T.; Hodun, A.; Rosenberger, A.L. & Coimbra-Filho, A.F. 1986. Long-call structure and its relation to taxonomy in lion tamarins. **American Journal of Primatology** 11: 253-261.

Spix, J. 1823. **Simiarum et Vespertilionum brasiliensium species novae on histoire naturelle des espèces nouvelles de singes et de chauves-souris observées et recueillies pendant le voyage dans l'intérieur du Brasil executé par ordre de S. M. le Roi de Baviere dans les années 1817,1818, 1819,1820**. Typis Francisci Seraphici Hubschmanni, Monachii 8: 1-72.

Stevens, P.F. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: a review. **Systematic Botany** 16(3): 553-583.

Struhsaker, T.T. 1981. Vocalizations, phylogeny and palaeogeography of red colobus monkeys (*Colobus badius*). **African Journal of Ecology** 19:265-283.

Sussman, R.W. & Kinzey, W.G. 1984. The ecological role of the Callitrichidae: a review. **American Journal of Physical Anthropology** 64: 419-449.

Swindler, D.R. 2002. **Primate Dentition: An Introduction to the teeth of non-human Primates**. Cambridge University Press, New York. 296 p.

Szalay, F.S. & Delson, E. 1979. **Evolutionary history of the primates**. Academic Press, New York. 580 p.

Tagliaro, C.H.; Schneider, M.P.C.; Schneider, H.; Sampaio, I. C. & Stanhope, M.J. 1997. Marmoset phylogenetics, conservation perspectives, and evolution of the mtDNA Control Region. **Molecular Biology and Evolution** 14(6): 674-684.

Tagliaro, C.H.; Schneider, M.P.C.; Schneider, H.; Sampaio, I. & Stanhope, M. 2000. Molecular studies of *Callithrix pygmaea* (Primates, Platyrrhini) based on transferrin intronic and ND1 regions: implications for taxonomy and conservation. **Genetics and Molecular Biology** 23(4): 729-737.

Tagliaro, C.H.; Schneider, H.; Sampaio, I.; Schneider, M.P.C.; Vallinoto, M. & Stanhope, M. 2005. Molecular phylogeny of the genus *Saguinus* (Platyrrhini, Primates) based on the ND1 mitochondrial gene and implications for conservation. **Genetics and Molecular Biology** 28(1): 46-53.

Tejedor, M. F. 2008. The origin and evolution of Neotropical Primates. **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro** 66(1): 251-269.

Thomas, O. 1903. Notes on south american monkeys, bats, carnivores and rodents with descriptions of new species. **Annals and Magazine of Natural History** (7)12: 455-464.

Thomas, O. 1913. On some rare Amazonian mammals from the collection of the Para museum. **Annals and Magazine of Natural History** (8)11: 130-136.

Thomas, O. 1922. On the systematic arrangement of the marmosets. **Annals and Magazine of Natural History** (9)9: 196-199.

Townsend, W.R. 2001. *Callithrix pygmaea*. **Mammalian Species** 665: 1-6.

Upham, N.S. & Patterson, B.D. 2012. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 63: 417–429.

Van Valen, L. 1966. Deltatheridia, a new order of mammals. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 132: 1-126.

Vanzolini, P.E. 1963. Problemas faunísticos do cerrado. In: M. G. Ferri (Ed.) **Simpósio Sobre o Cerrado**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo. pp. 307–320.

Velazco, P. M. 2005. Morphological phylogeny of the bat genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the description of four new species. **Fieldiana, Zoology, New Series** 105: 1-53.

de Vivo, M. 1985. On some monkeys from Rondônia, Brasil (Primates: Callitrichidae, Cebidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 36(11):103-110.

de Vivo, M. 1988. Sistemática de *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates). Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

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

Wallace, A.R. 1852. On the monkeys of the Amazon. **Proceedings of the Zoological Society of London** 20: 107–110.

Weckstein, J.D. 2005. Molecular phylogenies of the *Ramphastos* toucans: implications for the evolution of morphology, vocalizations, and coloration. **The Auk** 122(4): 1191-1209.

Wetterer, A.L.; M.V. Rockman & N.B. Simmons. 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): Data from diverse morphological systems, sex chromosomes and restriction sites. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 248: 1-200.

Wiens, J.J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. **Systematic Biology** 53(4): 653-661.

Wildman, D.E.; N.M. Jameson; J.C. Opazo & S.V. Yi. 2009. A fully resolved genus level phylogeny of neotropical primates (Platyrrhini). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 53: 694-702.

Yahnke, C. J. 1995. Metachromism and the insight of Wilfred Osgood: evidence of common ancestry for Darwin's fox and the Sechura fox. **Revista Chilena de Historia Natural** 68: 459-467.

Zrzavy, J. & Ricankova, V. 2004. Phylogeny of recent Canidae (Mammalia, Carnivora): relative reliability and utility of morphological and molecular datasets. **Zoologica Scripta** 33(4): 311-333.

APÊNDICE I – Material examinado

Callithrix aurita (55): localidade desconhecida (MNRJ 2826, MZUSP 11382, 11383, 11384, 11385); **BRASIL: Minas Gerais:** Água Limpa, Além Paraíba (MNRJ 1354, 1355); Fazenda Pombal, Volta Grande (MNRJ 2603); Gaspar Lopes, Alfenas (MNRJ 23754); Rio Novo (MNRJ 23737, 23739, 23740); Silveira Lobo (MNRJ 2816, 2824); **Divisa Minas Gerais/Rio de Janeiro:** Fazenda Alexandreta, Porto das Flores (margem do rio Preto) (MNRJ 2817); Fazenda da Gruta, Mar de Espanha (MNRJ 23738); **Rio de Janeiro:** Bemposta, Três Rios (MNRJ 2821, 2823, 2827); Carlos Guinle, Teresópolis (MNRJ 7236, 7238, 7239); Fazenda Boa Fé, Teresópolis (MNRJ 7234, 7235, 7237, 7240); Fazenda Palmital, Mambucaba, Angra dos Reis (MNRJ 23741); Itatiaia (MNRJ 2818, 2819, 2828); Pedra Branca, Paraty (MNRJ 6101); Santana, margem direita rio Paraíba do Sul (MNRJ 41982); Serra de Macaé (MZUSP 2803, 2804, 2805); Teresópolis (MNRJ 2231, 2815, 2820, 2822, 2825, 2829); **São Paulo:** Bananal (MZUSP, não tombado TX 50707); Cantareira (MZUSP 3723, 6480, 6488); Fazenda da Posse, São José do Barreiro (MNRJ 23742); Itatiba (MZUSP 3710); São João (MNRJ 23743, MZUSP 3750); Ipiranga, São Paulo (MZUSP 311); Sertão do Taquará, Serra da Bocaina (MNRJ 11920); Ubatuba (MZUSP 1865, 1866, 1867, 1868).

Callithrix flaviceps (6): **BRASIL: Espírito Santo:** possivelmente Santa Teresa (MNRJ 33442); Santa Teresa (MNRJ 5875, 5876, 5877, 5879, 23755).

Callithrix geoffroyi (27): **BRASIL: Bahia:** proximidades de Maurília (MNRJ 43931, 43932); proximidades de Monte Pascoal (MNRJ 36933); **Espírito Santo:** Colatina (MZUSP 2228, 2230, 2231, 2232, 2234, 2235); Rio Doce (MZUSP 2392, 2394, 2395, 2396, 2397); Vitória (MNRJ 5629); **Minas Gerais:** Fazenda Boa Esperança, São José da Lagoa (MZUSP 5922); Machacalis (MZUSP 7881); Rio Doce (MZUSP 2390, 2923, 5924, 5925); Rio Doce, baixo Piracicaba (MZUSP 5926, 5927); Rio Doce, baixo Suaçuí (MZUSP 5923); Teófilo Otoni (MZUSP 2729, 2730).

Callithrix jacchus (36): **BRASIL: Alagoas:** Usina Sinimbu, Mangabeiras (MZUSP 8289); **Bahia:** Corupeba, Recôncavo (MZUSP 3855); Salvador (MZUSP 11359); Santa Rita de Cássia (MZUSP 8573, 8573 duplicado, 8574, 8575); **Ceará:** Açudinho, Baturité (MZUSP 8693, 8694, 8695, 8696, 8697); Arajara (MZUSP 11746); Icarai-Mosquito (MZUSP 8689, 8690, 8691, 8692); **Paraíba:** Camaratuba (MZUSP 8441, 8442, 8443); Coremas (MZUSP 8444, 8445); Mamanguape (MZUSP 8448); Mamanguape, Uruba (MZUSP 8446, 8447, 8449); **Pernambuco:** Serra das Vertentes (MZUSP 11365, 11366); Tapera (MZUSP 4285, 4286); Água Azul, Vicência (MZUSP 11362, 11363, 11364).

Callithrix kuhlii (4): **BRASIL: Bahia:** RPPN Serra do Teimoso (MZUSP 29791); Fazenda Pontal, Ilhéus (MZUSP 3498); Rio do Braço, Ilhéus (MZUSP 7048); **Minas Gerais:** Rio Pardo (MZUSP 7908).

Callithrix penicillata (18): **BRASIL: Bahia:** Vila Nova (MZUSP 2592); **Goiás:** Fazenda M. Peixoto, Rio das Almas (MZUSP 3921); Inhumas (MZUSP 3923); Ponte Ipê Arcado (MZUSP 2155) **Minas Gerais:** Buritis (MZUSP 11286, 11289); Cachoeira do rio Urucuia, Buritis (MZUSP 11287); Lagoa Formosa, Cabeceiras (MZUSP 11283, 11285); Morro da garça (MZUSP 11282); Pirapora (MZUSP 3062); Piumhi (MNRJ 73463); **São Paulo:** Barretos (MZUSP 1424, 1425, 1426); Pedregulho (MZUSP 11352); Rio Grande, Barretos (MZUSP 1422, 1423);

Cebuella pygmaea (40): Cataveiro, Belém (MPEG 8846); Jardim Zoológico do Museu Goeldi (MPEG 12584); sem dados (MNRJ 2783, INPA 705, 4273); **BRASIL:** Amazonas (pode ser vários estados) (MPEG 6631); Rio Solimões (MPEG 377); **Acre:** Boca do Chandless, rio Purus (MZUSP 11240); Feijó (MPEG 21854); Ocidente, margem direita (MPEG 22952, 22954); Ocidente, margem esquerda (MPEG 22953). Rio Macauã, margem direita (MZUSP não tombado, DMN99024, DMN99025); Rio Macauã, margem esquerda (MZUSP não tombado, MDN99005); **Amazonas:** Benjamin Constant (INPA 4041); Democracia, margem esquerda rio Madeira (INPA 4119); Maguarizinho, rio Japurá (MZUSP 11467, 11468); Pauini (MZUSP 11370, 11371, 11376); Serrinha, rio Japurá (MZUSP 11466); Uarini, margem esquerda Solimões, comunidade Barroso, Res. Desenvolv. Sust. Mamirauá (MPEG 37114); **Rondônia:** Porto Velho (UNIR M175); **PERU:** Palmares (MPEG 380, 382); **Loreto:** Iquitos (não confiável) (MPEG 201, 210, 273, 274, 278, 279, 281, MZUSP 9966); Chimbote (MPEG 275, 280, 283); Territorio Yahuas, próximo à Pebas (MNRJ 2781, 2782)

Mico acariensis (1): **BRASIL: Amazonas:** Margem direita do baixo rio Acari, próximo à confluência com os rios Sucunduri e Canumã (INPA 3931, Holótipo).

Mico argentatus (92): cria do CENP (MPEG 21632); localidade desconhecida (MNRJ 2847, 11915, 29114, 29115); **BRASIL: Pará:** 25 km S e 26 km W de Santarém, Belterra (MPEG 8951, 8982, 8983, 8984, 10023, 10023 duplicado, 10024, 10025); BR-165 (Santarém-Cuiabá) km 217 (MPEG 21386); Cametá (MNRJ 5954, MZUSP 4916, 4967, 4968); Carixicatuba (MZUSP 4829, 4865, 4900, 4901, 4902, 4903, 4904, 4906, 4907, 4908, 4909, 4911, 4913, 4940, 4959, 4964, 4965, 4966, 4969, 4970, 4972, 4973, 4974, 4975, 5007, 5026, 11407); Colônia Marauá, Santarém (MPEG 154); Fazenda Muruá (MZUSP 3588, 3589, 3590, 3591, 3592, 3593, 3594, 3595, 3596); Fazenda Vaicajá, Cametá (MNRJ 2846, MPEG 38, 156, 157, 162, 163); Foz do rio Tapajós (MNRJ 5953); Ipanema, Santarém (MNRJ 11574); Mojuí dos Campos, Santarém (MPEG 21373); Os Patos, próximo à Taperinha (MZUSP 11367); PA-156 Km 27 (Cametá-Tucuruí), margem direita Rio Ananera (MPEG 23157, 23158); Piquiatuba, rio Tapajós (MNRJ 5946, MZUSP 4840, 4899, 4905, 4910, 4914, 4915, 4918); Rio Pracupi portal/pontal (MPEG 366); Santarém (MNRJ 11571, 11572, 11573, 11575, 11576, 11577, 23826, MPEG 269, 328, MZUSP 4971, 6633); Tauari, rio Tapajós (MZUSP 4313, 11272, 11307, 11308); Vila São Braz, próximo à Santarém (MPEG 21374).

Mico chrysoleucos (49): localidade desconhecida (comprado no mercado de Manaus) (MZUSP 11246); localidades desconhecidas (MNRJ 2835, Lectótipo; MNRJ 2836); **BRASIL: Amazonas:** estrada Humaitá-Apuí (BR-230), km 306, margem direita do rio Aripuanã (MPEG 23064); Lago do Batista (MNRJ 5944, 5947, 5948, 5949, 5950, 5951, 5952, 6031, 6054, 6055, 6061, 6062, 6080, 6095, MZUSP 4210, 4211, 4884, 4885, 4886, 4887, 4888, 4890, 4892, 4893, 4894, 4896, 4976, 5006, 5008, 5009, 5018, 5019, 5020, 5022, 5028, 5029, 5030, 11409, 11410, 11411); Prainha, margem direita do rio Aripuanã (MZUSP 13466, 13467); Nova Olinda do Norte (INPA 4039); Rio Madeira, 5 km sul da boca de Paraná do Canhumã, município de Nova Olinda do Norte (INPA 4110).

Mico emiliae (9): **BRASIL: Mato Grosso:** Alta Floresta (MPEG 24595, 24596); Cláudia (MZUSP 35106); Orlândia, Alta Floresta (MPEG 24606, 24608, 24609, 24610, 24611); **Pará:** Maloca, alto Curuá (MPEG 170, Parátipo);.

Mico humeralifer (107): nascido em cativeiro (MPEG 21405, 21406); localidade desconhecida (INPA 4108; MNRJ 1068, 2840, 24778; MZUSP 11393, 11413) **BRASIL: Amazonas:** Itapiranga (MZUSP 11347, 11348, 11349, 11350, 11351); Laranjal, margem direita do rio Maués (INPA 4803); Parintins (MZUSP 11412); Ponta Alegre, margem esquerda do rio Eirá (INPA 4111); **Pará:** Barreira, rio Tapajós (MZUSP 11360); Boim (MPEG 172, MZUSP 4927); BR-230 Road, km 17 Itaituba-Jacareacanga (MPEG 8485, 8486); BR-230 Road, km 62, close to Itaituba (MZUSP 18866); Brasília Legal (MZUSP 11294, 11298, 11299, 11300, 11301, 11306, 11309, 11310, 11312); Itaituba (MPEG 9213, MZUSP 3577, 3578, 3579, 3580, 3581, 3582, 3583, 3584, 3585, 3586); Itaituba, Parque Nacional Jamanxi (MPEG 40984); Juruti, Comunidade Jabuti (MPEG 39474, 39475); Juruti, Platô Capiiranga (MPEG 38387); Juruti, porto da ALCOA (MPEG 38504, 38505); Paricatuba (MNRJ 11000); Santarém (MPEG 862, 21400, 21402); Santarém, rio Arapiuns (MPEG 30, 1384); Santarém, Vila Franca (MPEG 21403, 21404); Sumaúma, rio Tapajós (MZUSP 11254, 11264, 11265, 11266, 11267, 11268, 11269, 11270, 11271, 11297, 11302, 11303, 11304, 11332, 11333); Seringal j...(ilegível) novo (MNRJ 23818); Urucurituba (MZUSP 1132, 1137, 1138, 1139, 1140, 1776, 1777, 1781, 1782, 1783, 11255, 11256, 11257, 11258, 11259, 11260, 11261, 11262, 11263, 11356, 11357, 11358, 11396, 11397, 11398, 11399); Vila Braga (MNRJ 2838, 2839, MPEG 43, 173, 174, 175, MNRJ 2838, 2839).

Mico humilis (3): **BRASIL: Amazonas:** Margem esquerda do baixo rio Aripuanã, comunidade de Nova Olinda, município Novo Aripuanã (INPA 4090, MPEG 24769); Rio Atininga, margem direita, 10 km SE de Manicoré (INPA 4091).

Mico intermedius (5): **BRASIL: Amazonas:** Margem esquerda do rio Aripuanã, boca do rio Guariba (MNRJ 8156, Holótipo); Rio Roosevelt, margem direita, próximo ao rio Aripuanã (MPEG 23065); “Trilha do Roosevelt”, Pousada Rio Roosevelt, margem direita do rio Roosevelt, município de Novo Aripuanã (MZUSP, não tombado); **Mato Grosso:** Aripuanã (MNRJ 2850, MPEG 12599, Parátipo).

Mico leucippe (27): **Brasil: Pará:** Fordlândia (MNRJ 4508, 4798, 5116, 29116, MZUSP 10093, 11248, 11279, 11280, 11281, 11291, 11295, 11296, 11305, 11311, 11402, 11403); Lago Araipá (MZUSP 9965); Monte Cristo (MZUSP 3598, 3599, 3600, 3602, 3603, 11361); Pedreira, rio Tapajós (MZUSP 9964); Ramal do km 180 da BR-163 Flona no Trairão, Ipaituba (MPEG não tombado, André Ravetta col.); Tavio, rio Tapajós (MZUSP 10094, 11394).

Mico marcai (7): **BRASIL: Amazonas:** estrada Humaitá-Apuí (BR-230), km 292, margem esquerda do rio Aripuanã (MPEG 22960); Boca do rio Castanhas (= rio Roosevelt) (MNRJ 2851, 2867, Parátipo, MNRJ 2856, Holótipo); comunidade Santa Cruz, margem direita do rio Mariepauá (INPA 2512); Seringal São Luiz, margem direita do rio Madeira, 5 km S de Manicoré (INPA 2511, Holótipo de *Callithrix manicorensis*; INPA 3930).

Mico mauesi (9): nascido em cativeiro, Manaus (INPA 4107); **BRASIL: Amazonas:** Rio Maués-Açu, margem esquerda, município de Maués (INPA 4082, 4105, 4109; MPEG 22177, Holótipo); Rio Maués-Maraú, margem esquerda (INPA 4106); Santa Maria, margem direita do rio Abacaxis, município de Nova Olinda do Norte (MPEG 23962, 23963, 23964).

Mico melanurus (48): localidade desconhecida (MNRJ 2849, 2858, 2859; MPEG 13295); **BRASIL: Mato Grosso:** Cáceres (MNRJ 5845, 5847, 5849); Cidade laboratório Humboldt, Aripuanã (MPEG 13289, 13290, 21395, 21396, 15266, 15267); Mata do Toscano, município de Cáceres (MNRJ 2848, 2852); Rio Aricá (MNRJ 2854, 2855; MZUSP 6327, 6328, 6330, 6333, 11415); Salto, rio Jaurú (MNRJ 2853); Santo Antonio do Leverger (MZUSP 4263, 4264, 4265, 4266); Wood close to “Casa de Pedra”, Chapada dos Guimarães (MNRJ 24912, 24913); **Mato Grosso do Sul:** Corumbá (MZUSP 3367, 3368, 3369, 3370, 3376, 3377, 7909, 7910, 7911, 24734); Fazenda Panatanlzinho, Posto Espiridão (MNRJ 25008); Palmeiras (MZUSP 6329, 6332); **Rondônia:** rodovia BR-429, município de São Francisco do Guaporé (SFF97/01, SFF97/03); UHE Rondon II, município de Pimenta Bueno (UFRO- M192, M346, M356).

Mico nigriceps (10): **BRASIL: Amazonas:** rodovia Humaitá-Apuí (BR-230), km 16 (MPEG 21999, Parátipo); rodovia Humaitá-Apuí Road (BR-230), km 17 (MPEG 21996, Parátipo; MPEG 21998, Holótipo); Lago dos Reis, Humaitá-Apuí Road (BR-230), margem direita do rio Madeira (MPEG 21956, 21957, 21958, 21959); comunidade Tenharin, margem esquerda do Rio dos Marmelos, rodovia Humaitá-Apuí (BR-230), km 104 (MPEG 22961, 22962); **Rondônia:** Calama, margem direita do rio Ji-Paraná (MPEG 21997, Parátipo).

Mico rondoni (18): localidade desconhecida (UFRO-M396); **BRASIL: Rondônia:** rodovia BR-364, município de Porto Velho (UFRO-M078); Campus da Universidade Federal de Rondônia, município de Porto Velho (UFRO-M048); Garimpo Bom Futuro, município de Ariquemes (MNRJ 66399); Boca do rio Urupá, comunidade Gi-Paraná, vila Rondônia (MNRJ 23827); Porto Velho (UFRO-M162, M165); Santa Bárbara (MZUSP 20142); UHE Samuel, rio Jamari, município de Porto Velho (MNRJ 29476, Parátipo; MPEG 21888, MPEG 21366, 21647, 21660, 21892, 21896, Parátipos, MPEG 21893, Holótipo); Vila Rondônia, boca do rio Urupá com Gi-Paraná (MNRJ 23827).

Mico saterei (13): localidade desconhecida (INPA 4104, MPEG 23961); **BRASIL: Amazonas:** Boca do rio Canumã, margem direita, Município de Borba (MPEG 23955, Holótipo, MPEG 23956); São João, margem esquerda do rio Marimari, município de Borba (MPEG 23957, 23958); Terra Preta, margem direita do rio Abacaxis, município de Nova Olinda do Norte (MPEG 23959, 23960); Rio Mari mari, reserva indígena Maués (INPA 41010); Rio Mari mari, Vila Batista (INPA 4081, 4102, 4103, 4040, 5672).

Mico sp. (1): **BRASIL: Amazonas:** Magem oposta à comunidade Tenharin, margem direita do Rio dos Marmelos, rodovia Humaitá-Apuí (BR-230) (MPEG 22955).

Callicebus moloch moloch (11): **BRASIL: Pará:** Boca do Bacajá (MZUSP 25444); Carixicatuba, rio Tapajós (MZUSP 24735); Fordlândia (MZUSP 11737, 11838, 11840, 16690); Lago do Souza, rio Iriri (MZUSP 25441, 25442, 25443); Monte Cristo, rio Tapajós (MZUSP 11817); Santo Antonio, rio Tocantins (MZUSP 13472).

Callimico goeldii (5): Zoológico (MNRJ 23736); **BRASIL: Acre:** (MZUSP não tombado “98macho”, “99macho”); Rio Macuã, Flona Macauã (MZUSP 32105); Seringal Oriente, próximo à Taumaturgo (MZUSP 9963).

Leontopithecus chrysomelas (17): Zoológico (MNRJ 24571, MZUSP 19816, 32487); **BRASIL: Bahia:** (MZUSP 3865); Fazenda São José, Pontal, Ilhéus (MNRJ 8521, 8522); Fazenda São José, rio do Braço, Ilhéus (MNRJ 8529, 8520); Ilhéus (MNRJ 24572, 24573, 24574, 24575, 24576, 30223); Poções (MNRJ 23828); Ribeirão da Fortuna, Buerarema (MNRJ 8518); Rodovia Buerarema km 5, Buerarema (MNRJ 8523).

Leontopithecus chrysopygus (5): Zoológico (MZUSP 32484, 32631); **BRASIL: São Paulo:** Bauru (MZUSP 470, 2063); Vitoriana (MZUSP 2141).

Saguinus fuscicollis weddelli (13): localidade desconhecida (MZUSP 18952, 18953); provalmente Acre (MZUSP não tombado, "98macho"); **BRASIL: Acre:** Iquiri (MZUSP 7323, 7324, 7325, 7326, 7327, 7328, 7329, 7330, 7331); Pedra Branca (MZUSP 22898).

Saguinus midas midas (18): **BRASIL: Amapá:** Serra do Navio (MZUSP 11273, 11275, 11276, 11278, 11292, 11293, 18934); **Amazonas:** Igarapé Anibá (MZUSP 4947, duplicado); Itacoatiara (MZUSP 4791, 4943, 4953); Lago Poraquecuara (MZUSP 11334); Rio Jaraqui, afluente do Negro (MZUSP 11336); Rio Urubu (MZUSP 4942, 4945); Silves (MZUSP 4921); **Pará:** Oriximiná (MZUSP 11343, 11344).

Saimiri ustus (10): **BRASIL: Amazonas:** Costa do Tefé (MZUSP 19023); **Pará:** Caxiricatuba, rio Tapajós (MZUSP 5527); Fordlândia (MZUSP 19148, 19712, 19717, 19718, 19719); Monte Criso, rio Tapajós (MZUSP 3614); Piquiatuba (MZUSP 10531); Taperinha (MZUSP 3615).

APÊNDICE II – Matriz de caracteres

Táxon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Callicebus moloch moloch</i>	0,505-0,537	0,747-0,756	0,837-0,842	0,779-0,856	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Saimiri ustus</i>	0,509-0,518	0,791-0,793	0,746-0,801	0,933-1,049	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Callimico goeldii</i>	0,545-0,588	0,713	0,734-0,777	0,951-1,016	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i>	0,431-0,451	0,801-0,823	0,459-0,540	0,993-1,018	1	0	0	0	0	4	0	0
<i>Saguinus midas midas</i>	0,441-0,461	0,751	0,450-0,482	0,922-1,005	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	0,300-0,401	0,867-0,872	0,518-0,663	1,016-1,088	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Callibella humilis</i>	0,558-0,664	0,766-0,778	0,644-0,763	?	1	1	0	0	1	3	1	1
<i>Callithrix aurita</i>	0,682-0,707	0,730-0,747	0,596-0,632	1,031-1,048	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Callithrix flaviceps</i>	?	?	?	?	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Callithrix geoffroyi</i>	0,577-0,632	?	0,584-0,619	1,057-1,164	1	1	0	0	0	-	0	0
<i>Callithrix jacchus</i>	0,595-0,630	0,731	0,506-0,541	0,994-1,041	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Callithrix kuhlii</i>	?	?	0,552	0,948	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Callithrix penicillata</i>	0,624-0,667	0,729-0,747	0,521-0,559	1,047-1,095	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Cebuella pygmaea</i>	0,595-0,621	0,824-0,840	0,708-0,738	1,048-1,146	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Mico acariensis</i>	?	?	?	?	1	?	0	0	2	3	?	2
<i>Mico argentatus</i>	?	?	0,598-0,645	?	1	0	2	0	-	0	0	[34]
<i>Mico chrysoleucus</i>	?	?	0,579-0,644	?	1	1	0	0	-	-	0	4
<i>Mico emiliae</i>	?	?	0,647-0,695	?	1	?	0	0	2	0	1	3
<i>Mico humeralifer</i>	0,485-0,561	0,746-0,759	0,581-0,621	1,026-1,065	1	1	0	0	1	3	1	1
<i>Mico intermedius</i>	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	1	4
<i>Mico leucippe</i>	?	?	0,649-0,692	?	1	0	2	0	-	0	0	4
<i>Mico marcai</i>	?	0,749-0,780	0,486-0,555	?	1	0	1	0	0	2	1	2
<i>Mico mauesi</i>	0,591-0,635	0,753-0,757	0,580-0,666	1,004-1,124	1	?	0	0	1	3	1	1
<i>Mico melanurus</i>	?	?	0,634-0,676	?	1	0	0	0	0	3	1	[23]
<i>Mico nigriceps</i>	?	?	0,628-0,717	?	1	0	1	0	0	2	1	2
<i>Mico rondoni</i>	0,488-0,526	0,774-0,779	0,546-0,678	1,001-1,064	1	0	1	0	0	2	1	[24]
<i>Mico saterei</i>	0,549-0,598	0,749-0,757	0,731-0,772	1,140-1,544	1	1	0	0	2	0	1	4

(cont.)

Táxon	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>Callicebus moloch moloch</i>	0	0	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	1	0	1	0
<i>Saimiri ustus</i>	0	0	0	-	1	0	0	?	0	0	-	0	-	1	0	0	0
<i>Callimico goeldii</i>	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	1	1
<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i>	0	1	0	-	0	0	1	1	2	0	0	0	-	1	1	0	0
<i>Saguinus midas midas</i>	0	1	0	-	3	0	1	1	4	0	0	0	-	1	1	0	0
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	[01]	0	-	1	1	1	0
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	[01]	0	-	1	1	[01]	0
<i>Callibella humilis</i>	1	0	1	5	2	0	1	2	[03]	0	[01]	[01]	1	1	1	1	1
<i>Callithrix aurita</i>	0	0	1	2	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Callithrix flaviceps</i>	0	0	1	2	1	0	2	1	1	0	0	1	1	0	1	?	1
<i>Callithrix geoffroyi</i>	0	0	2	0	2	0	2	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Callithrix jacchus</i>	0	0	2	1	1	0	2	1	1	0	0	1	2	0	1	1	1
<i>Callithrix kuhlii</i>	0	0	2	0	2	0	2	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Callithrix penicillata</i>	0	0	2	0	1	0	2	1	1	0	0	1	2	0	1	1	1
<i>Cebuella pygmaea</i>	1	0	0	-	0	0	2	1	4	0	0	1	2	1	1	1	1
<i>Mico acariensis</i>	1	0	0	-	?	0	1	?	3	2	1	0	-	1	1	1	1
<i>Mico argentatus</i>	3	1	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	-	1	1	1	1
<i>Mico chrysoleucos</i>	3	0	1	4	2	0	-	0	0	-	1	1	0	1	1	1	1
<i>Mico emiliae</i>	1	[01]	0	-	2	0	0	0	0	0	1	0	-	1	1	1	1
<i>Mico humeralifer</i>	1	0	1	4	2	0	1	2	2	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Mico intermedius</i>	3	0	1	3	2	1	3	3	3	1	?	[01]	?	1	1	1	?
<i>Mico leucippe</i>	3	1	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	-	1	1	1	1
<i>Mico marcai</i>	1	1	0	-	0	1	0	2	3	0	1	0	-	1	1	1	1
<i>Mico mauesi</i>	1	0	1	4	2	0	1	2	2	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Mico melanurus</i>	1	0	0	-	2	0	[01]	0	0	2	1	0	-	1	1	1	0
<i>Mico nigriceps</i>	?	1	0	-	2	1	0	2	3	1	1	0	-	1	1	1	1
<i>Mico rondoni</i>	1	1	0	-	2	1	0	0	0	[01]	1	0	-	1	1	1	1
<i>Mico saterei</i>	2	1	0	-	2	1	1	3	3	2	0	0	-	1	1	1	1

(cont.)

Táxon	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
<i>Callicebus moloch moloch</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Saimiri ustus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Callimico goeldii</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Saguinus midas midas</i>	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1
<i>Callibella humilis</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	[01]	3	4	1	1	1
<i>Callithrix aurita</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	3	2	1	1
<i>Callithrix flaviceps</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	3	2	1	1
<i>Callithrix geoffroyi</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	3	3	2	1	1
<i>Callithrix jacchus</i>	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	2	3	2	1	1
<i>Callithrix kuhlii</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	3	3	2	1	1
<i>Callithrix penicillata</i>	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0	2	3	2	1	1
<i>Cebuella pygmaea</i>	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0	3	4	1	1	1
<i>Mico acariensis</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico argentatus</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico chrysoleucos</i>	1	0	0	1	1	1	[01]	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico emiliae</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico humeralifer</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico intermedius</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	?	?	3	1	1	1
<i>Mico leucippe</i>	1	0	0	1	1	1	[01]	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico marcai</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico mauesi</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico melanurus</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico nigriceps</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico rondoni</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1
<i>Mico saterei</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	3	3	1	1	1

(cont.)

Táxon	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
<i>Callicebus moloch moloch</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Saimiri ustus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	[01]	0	0	0	1	0
<i>Callimico goeldii</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1
<i>Saguinus midas midas</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
<i>Callibella humilis</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	[12]
<i>Callithrix aurita</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Callithrix flaviceps</i>	1	1	?	1	?	?	1	?	1	1	1	1	1	0	1	1	?
<i>Callithrix geoffroyi</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Callithrix jacchus</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Callithrix kuhlii</i>	1	1	1	1	[12]	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Callithrix penicillata</i>	1	1	1	1	2	1	1	[01]	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Cebuella pygmaea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	2	1	2
<i>Mico acariensis</i>	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	?
<i>Mico argentatus</i>	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2
<i>Mico chrysoleucos</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1
<i>Mico emiliae</i>	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1
<i>Mico humeralifer</i>	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1
<i>Mico intermedius</i>	1	1	?	1	?	?	1	?	1	1	1	1	2	0	1	1	?
<i>Mico leucippe</i>	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2
<i>Mico marcai</i>	1	1	?	1	?	?	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2
<i>Mico mauesi</i>	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1
<i>Mico melanurus</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2
<i>Mico nigriceps</i>	1	1	?	1	?	?	1	?	1	1	1	1	2	0	1	1	2
<i>Mico rondoni</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1
<i>Mico saterei</i>	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1

(cont.)

Táxon	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
<i>Callicebus moloch moloch</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	?	0	1	1	3	?	?	?
<i>Saimiri ustus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	0	0	0	?	?	?
<i>Callimico goeldii</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	2	0	2	0
<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?
<i>Saguinus midas midas</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	0	?	1	1	0	1	2	2	2
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	0	?	1	1	0	1	2	2	2
<i>Callibella humilis</i>	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	?	0	0	?
<i>Callithrix aurita</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1
<i>Callithrix flaviceps</i>	0	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	1	2	1	1	1	1
<i>Callithrix geoffroyi</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	2	1	0	0	0
<i>Callithrix jacchus</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	0	0	0
<i>Callithrix kuhlii</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	2	?	1	1	2	1	0	0	0
<i>Callithrix penicillata</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	0	0	0
<i>Cebuella pygmaea</i>	1	0	1	2	1	1	1	0	0	?	0	1	[12]	0	0	0	1
<i>Mico acariensis</i>	1	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	?	?	?	?
<i>Mico argentatus</i>	1	0	1	2	1	1	1	?	?	?	?	1	1	0	0	0	1
<i>Mico chrysoleucos</i>	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	?	?	?
<i>Mico emiliae</i>	1	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	?	?	?	1
<i>Mico humeralifer</i>	1	?	1	2	1	1	1	0	0	0	[01]	1	1	0	0	?	1
<i>Mico intermedius</i>	1	0	1	2	1	1	1	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?
<i>Mico leucippe</i>	1	0	1	2	1	1	1	1	0	?	0	1	1	?	?	?	?
<i>Mico marcai</i>	1	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	?	?	?	?
<i>Mico mauesi</i>	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	?	?	?
<i>Mico melanurus</i>	1	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	?	1
<i>Mico nigriceps</i>	1	0	1	2	1	1	1	?	?	?	?	1	1	0	?	?	?
<i>Mico rondoni</i>	1	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	?	1
<i>Mico saterei</i>	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	?	?	?