

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
MUSEU NACIONAL

Patrícia Gonçalves Guedes

**Sistemática Filogenética dos Primatas do Novo Mundo
e a Evolução do Aparelho Mastigatório
(Platyrrhini, Primates)**

Orientador: Leandro O. Salles

Dissertação apresentada à Coordenação de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas – Zoologia

RIO DE JANEIRO
2000

Patrícia Gonçalves Guedes

Sistemática Filogenética dos Primatas do Novo Mundo
e a Evolução do Aparelho Mastigatório
(Platyrrhini, Primates)

Banca Examinadora:

Prof. Paulo Andreas Buckup
(Presidente da Banca)

Prof. Leandro de Oliveira Salles

Prof. Caetano Portelle Guerra

Rio de Janeiro, 10 de Julho de 2000

Trabalho realizado no Setor de Mastozoologia, Departamento de Vertebrados do Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Leandro de Oliveira Salles
Departamento de Vertebrados, Museu Nacional
Universidade Federal do Rio de Janeiro

FICHA CATALOGRÁFICA

GUEDES, Patrícia Gonçalves

Sistemática Filogenética dos Primatas do Novo Mundo e a Evolução do Aparelho Mastigatório (Platyrrhini, Primates). Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 2000. x, pp. 179.

Tese: Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Platyrrhini 2. Sistemática e Evolução 3. Aparelho Mastigatório

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro – Museu Nacional

II. Teses

AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas contribuíram para a realização deste trabalho. Algumas diretamente, outras indiretamente. Contudo, todo o apoio foi fundamental e assim a estas pessoas sou eternamente agradecida.

Inicialmente agradeço a Décio Ferreira de Moraes Júnior, cuja orientação foi fundamental nos primeiros passos de minha vida acadêmica. Aos amigos Ana Tourinho, Janaina Fernandes, Sergio Moreira e Alice Bustamante, companheiros de inúmeras aventuras zoológicas e com quem aprendi a ter determinação para alçar vôos maiores. À Vânia Garcia, pelo apoio no início de meus estudos primatológicos e a Luís Flamarion Oliveira, por ter permitido meu estágio no Setor de Mastozoologia. Aos técnicos deste Setor, Carlos Augusto Caetano, Stella Franco, e aos estudantes pelo agradável convívio, por vezes regado a boas risadas.

Ao meu amigo e orientador Leandro Salles, pelo grande estímulo e confiança depositados em meu trabalho.

Aos funcionários do Curso de Pós-Graduação em Zoologia do Museu Nacional, em especial ao Dr. Miguel Monné, por sua amizade e dedicação. Ao amigo Waldyr e Anete, por toda atenção e auxílio em inúmeras questões acadêmicas. Aos funcionários da Biblioteca do Museu Nacional, em especial Vera e Antônio, pela amizade e solicitude.

A Mario de Vivo (Museu de Zoologia da USP) e Suely Marques Aguiar (Museu Paraense Emilio Goeldii), pela permissão para o estudo dos exemplares depositados nas coleções por eles curadas. A Cástor Cartelle, por gentilmente

permitir a inclusão das formas fósseis brasileiras por ele descritas nesta dissertação, e por toda atenção e apoio para o desdobramento deste projeto.

A Jair da Silva, pela preparação das ilustrações presentes na dissertação e a Victor Sahate pelo auxílio na preparação dos cladogramas. A participação da dupla Arianna & Eduardo foi fundamental para a preparação das pranchas, assim como na impressão deste volume.

A Claudia Russo pelo auxílio com a redação do *abstract*, e à minha equipe temporária de auxiliares Arianna Camardella, Stella Franco, Maria Fernanda Abreu e Guilherme Carvalho, pela maravilhosa e essencial ajuda durante a preparação desta dissertação.

A Alfredo Teixeira Neto, por todo carinho e companheirismo constantes.

E como não poderia deixar de ser, agradeço aos meus amados familiares, por estarem sempre presentes em minha vida com seu apoio incondicional típico e pela compreensão durante minhas ausências, elementos necessários durante vários momentos da realização desta dissertação.

Este trabalho teve subsídio financeiro da CAPES, à qual sou grata.

RESUMO

A evolução do aparelho mastigatório dos primatas do Novo Mundo (16 gêneros correntemente reconhecidos para fauna recente, além de 4 formas fósseis) é abordada através de uma análise cladística. A informação contida neste complexo morfológico foi sintetizada em 80 hipóteses de homologia primária, e reunidas em uma matriz junto a outros atributos biológicos reunidos por HOROVITZ (1990), compreendendo um total de 131 séries de transformação. A matriz de caracteres correspondente a este universo de informações fenotípicas foi submetida a uma análise de parcimônia através da combinação de *branch swapping* ($m^* bb^*$) do programa Hennig86, considerando todos os caracteres como não-ordenados e o fóssil *Aegyptopithecus* como a referência de enraizamento. Obteve-se como resultado 40 árvores igualmente parcimoniosas de 289 passos, com $ci = 0.48$ e $ri = 0.67$. Após esta etapa, a ponderação sucessiva foi implementada, resultando em uma única árvore com 889 passos, $ci = 0.72$ e $ri = 0.85$. Este foi considerado o resultado principal deste estudo, na medida em que várias outras sub-unidades desta matriz maior foram igualmente analisadas. A estrutura hierárquica desta árvore é representada, por notação parentética, da seguinte maneira: (*Aegyptopithecus* *Pygathrix* (((*Pithecia* (*Chiropotes* *Cacajao*) ((*Brachyteles* (*Alouatta* *Stirtonia*)) (*Lagothrix* (*Caipora* (*Ateles* *Protopithecus*)))))) (((*Aotus* *Callicebus*) (*Cebus* (*Saimiri* *Carlocebus*)) (*Callimico* (*Saguinus* (*Leontopithecus* (*Callithrix* *gr. jachus* (*Cebuella* *Callithrix* *gr. argentata*)))))). Grande parte dessas hipóteses filogenéticas são pelo menos parcialmente corroboradas por análises baseadas em dados morfológicos e moleculares formuladas por outros autores. Destaca-se ainda a primeira avaliação cladística das relações de *Protopithecus* e *Caipora*, que emergem associados ao contexto filogenético dos Atelinos.

ABSTRACT

This Thesis studied the evolution of the masticatory apparatus of the New World monkeys as part of a broader cladistic research program on primate evolution. All the 16 currently recognized extant genera currently plus 4 fossil taxa were investigated. The information content in this morphological complex is summarized in 80 hypotheses of primary homology. Additionally, the final matrix also included 25 biological attributes assembled by HOROVITZ (1990), bringing a total of 131 transformation series. The *branch swapping* algorithm was chosen for the heuristic parsimony analysis (m* bb* - Hennig86 software). All characters were treated as unordered and *Aegyptopithecus* was used as the rooting reference. The analysis yielded 40 equally parsimonious trees (289 steps, CI = 0.48 and RI = 0.67). However, after using the successive weighting option, the reanalysis of the same data matrix resulted on a single tree (889 steps, CI = 72 and RI= 85) that was considered the major result of the Thesis. Under parenthesis notation the hierarchy of this tree may be presented as follows: (*Aegyptopithecus Pygathrix* (((*Pithecia* (*Chiropotes Cacajao*) ((*Brachyteles* (*Alouatta Stirtonia*)) (*Lagothrix* (*Caipora* (*Ateles Protopithecus*)))))) ((*Aotus Callicebus*) (*Cebus* (*Saimiri Carlocebus*)) (*Callimico* (*Saguinus* (*Leontopithecus* (*Callithrix gr. jachus* (*Cebuella *Callithrix gr. argentata*)))))). A significant part of these relationships supported several previous morphological and even molecular analysis. It should be noted that for the first time *Protopithecus* and *Caipora* were included in a cladistic analysis, and were found to be associated to the atelid phylogenetic context.*

ÍNDICE

Capítulo I – Introdução

1.1. Considerações Gerais	01
1.2. Grupo de Estudo	06

Capítulo II – Histórico

2.1. Classificação dos Primatas do Novo Mundo (Platyrrhini)	10
2.2. Paleontologia e origem de Platyrrhini	23

Capítulo III – Objetivos e Relevância 27 |

Capítulo IV – Material e Métodos

4.1. Material	29
4.2. Métodos	
4.2.1. Terminologia das estruturas dentárias e cranianas	30
4.2.2. Análise de caracteres	35
4.2.3. Táxons terminais	35
4.2.4. Análises de parcimônia	39

Capítulo V – Resultados

5.1. Morfologia do aparelho mastigatório de Platyrrhini	43
5.2. Análises de Parcimônia	75
5.3. Análise filogenética	78
5.3.1. Séries de transformação de caracteres.....	81

Capítulo VI – Discussão 111 |

Capítulo VII – Conclusão 127 |

Referências bibliográficas..... 129 |

Apêndices

Apêndice 1: Exemplos examinados	146
Apêndice 2: Matriz total	152
Apêndice 3: Etapas da análise de parcimônia	153
Apêndice 4: Tabelas estatísticas do Hennig86	161
Apêndice 5: Desdobramentos do Programa de Pesquisa	168

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 - Filogenia dos primatas (SHOSHANI <i>et al.</i> , 1996)	05
Figura 2 - Filogenias de Platyrrhini: ROSENBERGER (1991) e FORD (1986)	14
Figura 3 - Filogenia de Platyrrhini (KAY, 1990)	16
Figura 4 - Filogenia de Platyrrhini (HOROVITZ, 1999)	19
Figura 5 - Dentição de Platyrrhini (ROSEN, 1974)	31
Figura 6 - Referências topológicas (AIELLO & DEAN, 1993)	32
Figura 7 - Terminologia das estruturas dentárias	33
Figura 8 - Terminologia para o dentário	34
Figura 9 - <i>Aegyptopithecus</i> (SZALAY & DELSON, 1979).....	38
Figura 10 - Face lingual dos incisivos superiores de <i>Callithrix</i>	44
Figura 11 - Face lingual dos incisivos superiores de <i>Alouatta</i> e <i>Cebus</i>	47
Figura 12 - Face lingual dos incisivos superiores de <i>Aotus</i> e <i>Chiropotes</i> ...	48
Figura 13 - Face lingual dos incisivos inferiores de <i>Pithecia</i> e <i>Ateles</i>	50
Figura 14 - Face lingual dos incisivos inferiores de <i>Cebuella</i> e <i>Callicebus</i> . 52	
Figura 15 - Face lingual de C-P ₃ de <i>Pithecia</i> e <i>Callimico</i>	55
Figura 16 - Série molar superior de <i>Cebus</i> e <i>Pithecia</i>	57
Figura 17 - Face labial da série molar superior de <i>Lagothrix</i> e <i>Alouatta</i> ...	59
Figura 18 - Face lingual da série molar superior de <i>Callimico</i> e <i>Lagothrix</i> .	61
Figura 19 - Face lingual da série molar superior de <i>Saimiri</i> e <i>Cacajao</i>	63
Figura 20 - Face lingual de C-P ₃ inferior de <i>Cebus</i> e <i>Cebuella</i>	69
Figura 21 - Dentários de <i>Ateles</i> , <i>Leontopithecus</i> , <i>Pithecia</i> e <i>Cebus</i>	70
Figura 22 - Árvore resultante da etapa IV de análise	77
Figura 23 - Filogenia - árvore com ponderação sucessiva	79
Figura 24 - <i>Protopithecus brasiliensis</i>	118
Figura 25 - <i>Caipora bambuiorum</i>	119

CAPÍTULO I - INTRODUÇÃO

1.1. Considerações gerais

Os primatas compõem um grupo de mamíferos placentários arborícolas, atualmente distribuídos pelas florestas da América do Sul, América Central, África e Ásia, tendo ocupado durante o Terciário a Europa e América do Norte (SZALAY & DELSON, 1979). Trata-se de um grupo antigo, com cerca de 70 milhões de anos, ocorrendo do Cretáceo Superior ao Recente (HOFFSTETTER, 1977; JURMAIN & NELSON, 1994), e seu aparecimento remonta à radiação adaptativa dos mamíferos placentários basais associada à transição K/T (Cretáceo/Terciário). O plesiadapiforme *Purgatorius*, do Cretáceo superior da América do Norte, é tido como o registro mais antigo associado à origem dos primatas (VAN VALEN & SLOAN, 1965), sendo o início da diversificação africana reportada somente a partir do Eoceno.

A definição de caracteres diagnósticos e a classificação dos táxons que compõem a Ordem Primates não é consensual entre vários autores (CARTMILL, 1974; SZALAY *et al.*, 1987; WIBLE & COVERT, 1987; BEARD, 1993; MCKENNA & BELL, 1997). Embora haja uma controvérsia quanto ao monofiletismo do grupo Archonta, este, sempre que reconhecido, inclui a Ordem Primates entre os clados que o compõem, ou seja, juntamente com Chiroptera, Dermoptera, Scandentia e em alguns casos Lipotyphla (=Insectivora) (*e.g.* SZALAY & DELSON, 1979; NOVACECK *et al.*, 1983; NOVACECK & WYSS, 1986; WIBLE & COVERT, 1987; NOVACECK *et al.*, 1988; HONEYCUTT & ADKINS, 1993; KAAS & PREUS, 1993; GOODMAN *et al.*, 1994; MCKENNA & BELL, 1997; MCNIFF & ALLARD, 1998).

De fato este grande agrupamento já havia sido postulado por W. K. GREGORY (1910) no início do século, sendo posteriormente abandonado formalmente no trabalho clássico de SIMPSON (1945) e revalidado na primeira interpretação cladística da classe Mammalia proposta por MCKENNA (1975).

Entre as inúmeras séries de transformação que marcaram a evolução dos primatas, destaca-se uma cefalização progressiva, grandes mudanças nos complexos ósteo-musculares das cinturas escapular e pélvica – associadas ao desenvolvimento de uma cauda preênsil e produzindo padrões de locomoção adaptados à vida arborícola – e um aparelho digestivo funcional em regime alimentar diverso.

A Ordem Primates reúne dois principais grupos ou clados. O primeiro, Strepsirrhini, é aquele cujos componentes são reconhecidos como os que retiveram uma estrutura semelhante ao arquétipo proposto para a ordem. O outro grupo é Haplorrhini, representado por formas cujo antigo rinário mamaliano foi transformado em um narina típica, resultado do encurtamento facial progressivo, com crescente perda parcial do fino olfato (HERSHKOVITZ, 1977; THORINGTON & ANDERSON, 1984; JURMAIN & NELSON, 1994; SHOSHANI *et al.*, 1996).

O grupo Haplorrhini é composto por Tarsiiformes e Anthropeidea (SZALAY & DELSON, 1979). Os tarsiiformes são representados por um único gênero vivente, *Tarsius*, distribuído pelas ilhas do sudeste asiático. Segundo GINGERICH (1981), existe um *gap* de pelo menos 35 milhões de anos entre os tarsiiformes basais (omomiídeos) e os *tarsius* viventes. O verdadeiro "fóssil vivo" trata-se de um pequeno animal, noturno e arborícola, que conserva muitos caracteres primitivos, responsáveis por sua inclusão entre os strepsirrininos em várias propostas de classificação (*e.g.* SIMPSON, 1945; SCHWARTZ & TATTERSALL, 1987).

Contudo, *Tarsius* apresenta vários caracteres derivados (sinapomórficos) dos haplorrinos, referentes à placentação, morfologia das narinas e às estruturas cranianas em geral, entre outros. Com o acúmulo crescente de informações oriundas de análises morfológicas e moleculares (SZALAY, 1975; SZALAY & DELSON, 1979; ROSENBERGER *et al.*, 1985; NOVACECK & WYSS, 1986; GOODMAN *et al.*, 1994; PORTER *et al.* 1995; SHOSHANI *et al.*, 1996; KAY *et al.*, 1997a, 1997b) sua posição filogenética dentro de Haplorrhini vem sendo cada vez mais corroborada (FIGURA 1).

Os antropóides representam a maior diversidade de primatas recentes – cerca de 70% (JURMAIN & NELSON, 1994) – ocupando quase toda a zona intertropical do mundo. São divididos essencialmente em Catarrhini (catarrinos ou primatas do Velho Mundo) e Platyrrhini (platirrininos ou primatas do Novo Mundo), compreendendo também outros táxons de *status* filogenético incerto (SZALAY & DELSON, 1979; FLEAGLE, 1988; WYSS & FLYNN, 1995; KAY *et al.*, 1997b, entre outros). Os catarrinos e platirrininos compartilham vários caracteres derivados, como os referentes à embriologia (LUCKET, 1975) e ao sistema circulatório (ARCHIBALD, 1977), sendo, portanto, o monofiletismo dos Anthropeidea correntemente aceito (*e.g.* GEBO, 1989; WILLIAMS & KAY, 1995; PORTER *et al.* 1995; SHOSHANI, 1996). Apesar da condição de grupo-irmão desses dois táxons ser amplamente acatada, há divergências quanto à origem dos antropóides, foro de discussão entre vários estudos na atualidade.

A problemática relativa à origem dos antropóides é freqüentemente reduzida à questão de qual destes, os adapídeos ou omomiídeos do Eoceno, seria o mais próximo das primeiras formas de antropóides do Oligoceno. Baseando-se em dados da morfologia dos pés, GEBO (1986) sugeriu que um grupo de

omomiídeos representaria um melhor estoque ancestral para Anthroidea do que um adapídeo, apesar de funcionalmente *Tarsius* e os omomiídeos estarem mais próximos dos estrepisirinos do que dos antropóides. Essas relações também foram sugeridas por outros autores (SZALAY & DELSON, 1979; ROSENBERGER *et al.*, 1985; KAY *et al.*, 1997a, 1997b) e parece refletir a linha de pensamento atual para esta questão.

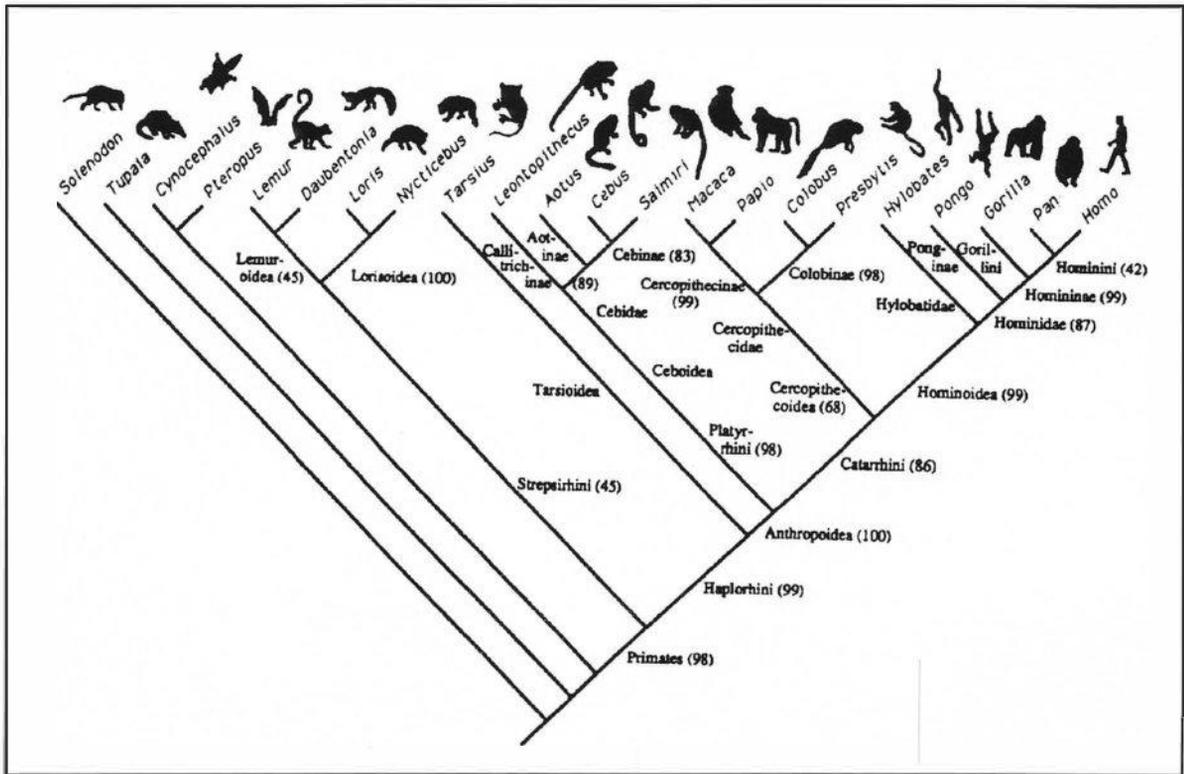


Figura 1: Filogenia dos Primatas, segundo SHOSHANI *et al.* (1996).

1.2. Grupo de estudo

Os platirrinos representam aproximadamente 30% da diversidade total de primatas recentes (MITTERMEIER *et al.*, 1988). Com todos os representantes arborícolas (HERSHKOVITZ, 1977; FLEAGLE, 1988), são muito diversificados em suas estratégias de alimentação e locomoção, explorando as florestas tropicais e subtropicais da América do Sul e Central.

Estão distribuídos amplamente desde o sul do México até o nordeste da Argentina (SZALAY & DELSON, 1979; FLEAGLE, 1988; MITTERMEIER, 1996), e apesar de terem sido encontrados no passado na Jamaica, Cuba e em Hispaniola, sua presença nas Antilhas parece ser resultado de introdução humana (MACPHEE, 1995; MACPHEE & ITURRALDE-VINENT, 1994, 1995a, 1995b). Com relação à altitude, podem ocorrer desde o nível do mar até cerca de 3000 m, em regiões andinas da Colômbia (SZALAY & DELSON, 1979).

A diversidade de Platyrrhini compreende os seguintes gêneros fósseis (†) e recentes (“Callithrichoidea” em MCKENNA & BELL, 1997):

Alouatta, *Antillothrix*[†], *Aotus*, *Ateles*, *Brachyteles*, *Branisella*[†], *Cacajao*, *Caipora*[†], *Callicebus*, *Callimico*, *Callithrix*, *Carlocebus*[†], *Cebuella*, *Cebupithecia*[†], *Cebus*, *Chilecebus*[†], *Chiropotes*, *Dolichocebus*[†], *Homunculus*[†], *Kondous*[†], *Lagonimico*[†], *Lagothrix*, *Laurentiana*[†], *Leontopithecus*, *Micodon*[†], *Mohanamico*[†], *Neosaimiri*[†], *Paralouatta*[†], *Pithecia*, *Protopithecus*[†], *Saguinus*, *Saimiri*, *Soriacebus*[†], *Stirtonia*[†], *Tremacebus*[†] e *Xenothrix*[†].

A totalidade das espécies de primatas neotropicais pertencem ao táxon Platyrrhini. São assim chamados essencialmente em função do desenvolvimento

de uma lâmina nasal, ausente nos catarrinos (HOFFSTETTER, 1977). Desta maneira, os platirrininos têm as narinas voltadas para os lados em um nariz achatado e um focinho curto, diferentemente dos catarrinos, onde essas estão voltadas para baixo, e um focinho relativamente curto quando comparado com o dos lemuriformes.

Dentro da grande diversidade morfológica dos primatas platirrininos, existem atributos morfológicos compartilhados por todos os gêneros, tais como: presença de três pré-molares; bula auditiva bastante inflada; ectotimpânico em forma de anel, não-prolongado num tubo auditivo ossificado; desenvolvimento de uma lâmina nasal e a presença de um padrão de sutura zigomático-parietal na região do *pterion* (ROSENBERGER, 1977). Esses caracteres podem ser interpretados como evidências (sinapomorfias) que corroboram o monofiletismo de Platyrrhini.

Com relação à estrutura dentária, os platirrininos retiveram a fórmula dentária "primitiva" de 2.1.3.3/2.1.3.3, porém sem o pente dentário (conjunto de incisivos extremamente alongados) típico dos estrepsirrininos (SWINDLER, 1976). Os gêneros de menor porte perderam o terceiro dente molar (*Leontopithecus*, *Saguinus*, *Callithrix* e *Cebuella*), enquanto outros gêneros apresentam uma certa tendência de redução de tamanho deste molar. Uma distinção facial nos platirrininos é a ausência de bochechas, utilizadas pelos catarrininos como reservatório de alimento durante a mastigação (FLEAGLE, 1988).

Os primatas do Novo Mundo exibem uma grande variedade de tamanhos, dietas e adaptações ecológicas. Em tamanho, eles podem variar desde os pequenos calitriquíneos até os grandes atelíneos. Dois grandes exemplos deste processo de diferenciação seriam: o mico-leãozinho (*Cebuella*), o menor platirrinino amazônico, com comprimento total de cerca de 33 cm, pouco mais de 100

gramas de peso, e com hábitos alimentares especializados para a insetivoria (SOINI, 1988); e o miqui (*Brachyteles*), o maior primata vivente das Américas, que pode chegar a 90 cm de altura e pesar cerca de 14 quilos, de hábito alimentar folívoro-frugívoro (NISHIMURA *et al.*, 1988). Entre todos os antropóides viventes, somente os representantes do gênero amazônico *Aotus* possuem hábito noturno, sendo sugestivamente chamados de macaco-da-noite (*owl monkeys*), entre outras denominações.

Apesar de apresentarem hábitos essencialmente arborícolas, os platirrinos podem ser encontrados numa grande variedade de estratos e ambientes arbóreos, sendo observados forrageando ou se deslocando algumas vezes no solo. Com uma ampla distribuição na Neotrópica, ocupam habitats bastante diversificados, podendo ser exemplificados pelos sagüis (*Saguinus*), que são formas tipicamente amazônicas, micos-leões (*Leontopithecus*), endêmicos da Mata Atlântica, e macacos-pregos (*Cebus*) e bugios (*Alouatta*), que se destacam por ocuparem áreas abertas além das florestas Atlânticas e Amazônicas.

Todos os primatas do Novo Mundo possuem cauda. Em alguns grupos, como os atelíneos são diferenciados pela evolução de uma cauda preênsil (que funciona como um ponto de apoio adicional na locomoção), representando uma condição única e exclusiva a esse grupo entre a totalidade dos primatas. Os estilos de locomoção variam enormemente, desde saltos e pulos (sagüi-de-Goeldi, *Callimico*), passando por escaladas quadrúpedes com quantidades variadas de saltos (parauacú, *Pithecia*), até a semi-braquiação (macaco-aranha, *Ateles*).

Toda esta diversidade adaptativa parece estar associada à emergência da grande variedade morfológica e de hábitos eco-comportamentais.

Os padrões comportamentais das espécies de Platyrrhini são tema de inúmeros estudos, que evidenciam a grande diferenciação de seus sistemas sociais. Podem formar grupos com composição e número variáveis ou ainda viverem solitários (HERSHKOVITZ, 1977; FLEAGLE *et al.*, 1997). O cuidado com a prole e as interações intra e inter-grupos também são bastante complexas e avaliadas em diversos estudos (*e.g.* MITTERMEIER *et al.*, 1988).

A dieta dos platirrinos pode ser constituída por frutas, folhas, néctar, insetos e vertebrados, podendo utilizar-se de um destes recursos, de uma combinação destes, ou ainda serem mais generalistas. Destaca-se entre as diferentes dietas o tipo especial de alimentação adquirido especialmente pelos micos (*Callithrix*), que consiste na alimentação de gomas ou exsudatos do tronco de árvores, denominada gomivoria por COIMBRA-FILHO (1971, 1972).

A maioria das espécies e subespécies dos gêneros de platirrinos são parapátricas e mostram diferenças ecológicas e morfológicas pouco evidentes entre elas, em contraste com as diferenças marcantes observadas entre os gêneros (FLEAGLE, 1988). Apesar da diversidade anatômica desses primatas, o dimorfismo sexual é pouco expressivo de uma maneira geral, especialmente quando comparado com o dos primatas do Velho Mundo (ROSEN, 1974).

CAPÍTULO II – HISTÓRICO

2.1. Classificação dos primatas do Novo Mundo (Platyrrhini)

Neste último século, a taxonomia dos primatas sofreu grandes mudanças, inicialmente devido à descrição de um número expressivo de novos táxons (vivos e fósseis), mas principalmente em função do aprofundamento dos estudos filogenéticos com base em dados morfológicos e moleculares. Por exemplo, os trabalhos de ROSENBERGER (1981a), FORD (1986), KAY (1990), FORD & DAVIS (1992), SCHNEIDER & ROSENBERGER (1996), SHOSHANI *et al.* (1996), HOROVITZ & MEYER (1997), HOROVITZ *et al.* (1998), HOROVITZ & MACPHEE (1999) e HOROVITZ (1999) apresentam esquemas filogenéticos que em maior ou menor grau se contrapõem às formulações clássicas como a de POCOCK (1925), SIMPSON (1945) e HERSHKOVITZ (1977).

Apesar disso, os 16 gêneros vivos (*sensu* HERSHKOVITZ, 1977) e todas as formas fósseis de primatas neotropicais foram mantidas sempre em um mesmo grupo, o que de certa maneira endossa a estabilidade do monofiletismo de Platyrrhini. Por outro lado, a proposição de famílias e categorias infra-familiares tem histórico controverso, tendo sido discutida em diversos trabalhos (*e.g.* MITTERMEIER & COIMBRA-FILHO, 1981; ROSENBERGER, 1981a; MITTERMEIER *et al.*, 1988; RYLANDS *et al.*, 1993 e SCHNEIDER & ROSENBERGER, 1996).

Com relação aos limites morfológicos (*gaps* morfológicos) entre os gêneros vivos de Platyrrhini, não há muita controvérsia na literatura, sendo o *status* de cada um desses aparentemente bem definido. Um caso que vem sendo correntemente discutido na literatura, principalmente em análises moleculares, diz

respeito às relações entre *Callithrix* e *Cebuella*. Embora sejam considerados formalmente gêneros separados, e *Cebuella* seja um gênero monotípico (HERSHKOVITZ, 1977), análises recentes sugerem que *Cebuella pygmaea* trata-se de uma espécie associada ao gênero *Callithrix*, mais precisamente ao grupo *argentata* (e.g. ROSENBERGER, 1981a; NAGAMACHI, 1995; CANAVEZ *et al.*, 1996; SCHNEIDER *et al.*, 1996a; BARROSO *et al.*, 1997; CHAVES *et al.*, 1999; MOREIRA & SEUÁNEZ, 1999; NAGAMACHI *et al.*, 1999), fato que todavia carece de uma reavaliação com base em atributos morfológicos.

Para as formas fósseis existem problemas em relação à validação dos gêneros propostos e espécies correntemente aceitas (e.g. KAY & MELDRUM, 1996; FLEAGLE *et al.*, 1996). A fragmentação do material paleontológico parece ter contribuído de maneira expressiva para a fragilidade das hipóteses taxonômicas à esses formalizadas.

Há, entretanto, um certo consenso de que existem três grupos nitidamente monofiléticos de Platyrrhini vivos: os calitriquíneos (*Callimico*, *Saguinus*, *Leontopithecus*, *Callithrix* e *Cebuella*), os pitecíneos (*Pithecia*, *Cacajao* e *Chiropotes*) e os atelíneos (*Alouatta*, *Ateles*, *Brachyteles* e *Lagothrix*). Dentro desses grupos existem dúvidas específicas quanto à posição filogenética de gêneros como *Callimico* e *Alouatta*. Existe também a tendência de considerar *Cebuella* como parte de *Callithrix*, como citado anteriormente, e a incerteza das relações dos gêneros *Aotus*, *Callicebus*, *Saimiri* e *Cebus* entre os platirrinos.

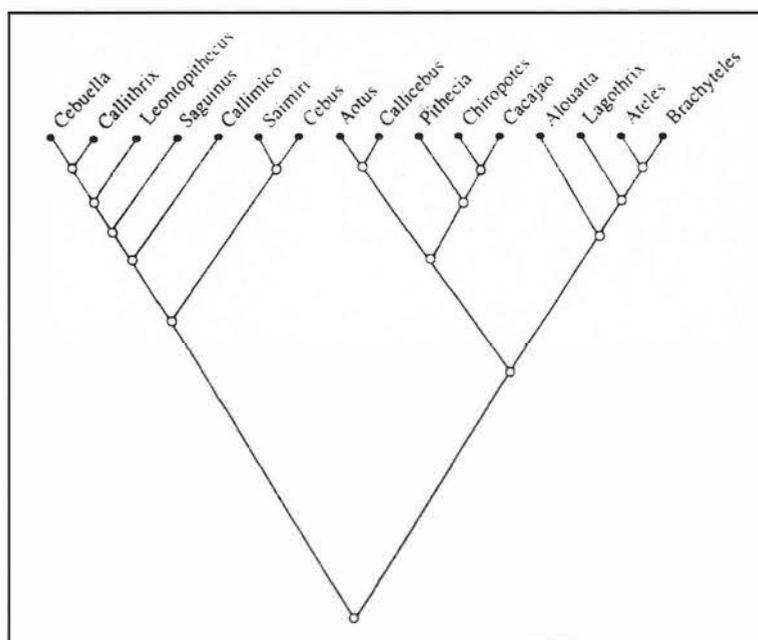
Tradicionalmente os platirrinos são reunidos em duas famílias (POCOCK, 1925; SIMPSON, 1945; HILL, 1957, 1962; CABRERA, 1958; NAPIER & NAPIER, 1967; SIMONS, 1972; SZALAY & DELSON, 1979): Cebidae e Callitrichidae. A controvérsia entre estas propostas reside principalmente na posição de *Callimico*.

Este gênero é contraditoriamente alocado à essas duas famílias, ora pela presença de caracteres tipicamente "cebídeos", como o terceiro molar desenvolvido, ora pela presença de caracteres como a estrutura tritubercular ou tricúspide dos molares que induzem a considerá-lo um "calitriquídeos". Autores como HERSHKOVITZ (1970b, 1977) o posicionam ainda numa terceira família monotípica, Callimiconidae.

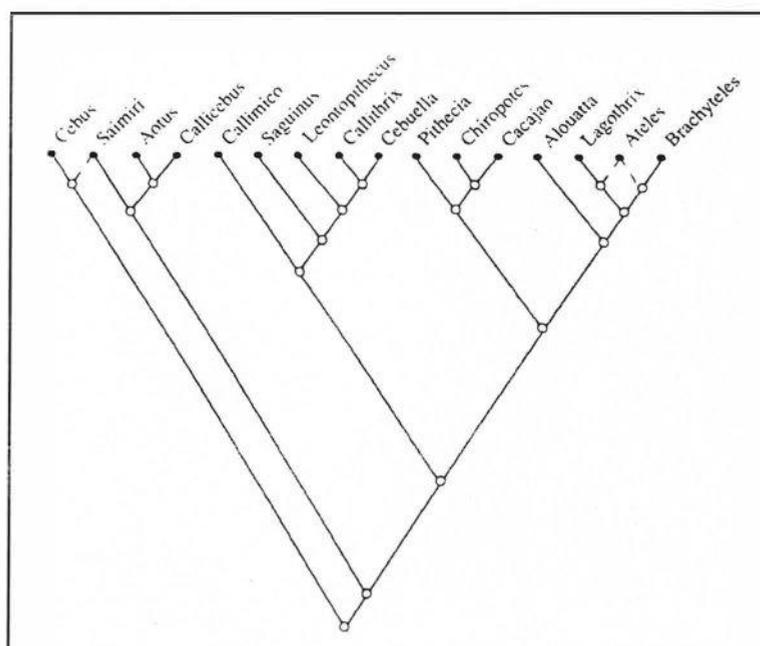
O estudo realizado por ROSENBERGER (1981a) pode ser considerado como a primeira tentativa filogenética de organizar a diversidade vivente de Platyrrhini, baseada em dados morfológicos. O esquema proposto pelo autor divide os platirrinos em duas famílias, Cebidae e Atelidae. Cebidae passa a incluir as subfamílias Callitrichinae (*Saguinus*, *Leontopithecus*, *Cebuella*, *Callithrix* e *Callimico*) e Cebinae (*Cebus* e *Saimiri*), enquanto Atelidae passa a incluir Atelinae (*Ateles*, *Brachyteles*, *Lagothrix* e *Alouatta*) e Pitheciinae (*Pithecia*, *Chiropotes*, *Cacajao*, *Callicebus* e *Aotus*). Entre as novidades apresentadas nesta classificação, destaca-se o agrupamento do clado *Cebus* + *Saimiri* com os pequenos platirrinos e a proposta de proximidade de *Aotus* e *Callicebus* com os pitecíneos (FIGURA 2).

O esquema proposto por FORD (1986) e FORD & DAVIS (1992), resultante da análise de diferentes tipos de caracteres, tais como medidas morfológicas, polimorfismos bioquímicos e imunológicos e dados citogenéticos, organiza os platirrinos em três famílias: Atelidae, Callitrichidae e Cebidae. Atelidae é composta pelas subfamílias Atelinae (*Ateles*, *Brachyteles*, *Lagothrix* e *Alouatta*) e Pitheciinae (*Cacajao*, *Pithecia* e *Chiropotes*); Callitrichidae é composta por Callitrichinae (*Saguinus*, *Leontopithecus*, *Cebuella* e *Callithrix*) e Callimiconinae

(*Callimico*); e finalmente Cebidae, composta por *Cebus*, *Saimiri*, *Aotus* e *Callicebus* (FIGURA 2).



A



B

Figura 2: Filogenia dos primatas do Novo Mundo segundo **A**: ROSENBERGER (1991a); **B**: FORD (1986).

KAY (1990) propõe um outro esquema, baseado em caracteres morfológicos, diferente das duas propostas anteriores. Neste esquema os calitriquíneos emergem como grupo-irmão dos atelíneos. Outro detalhe é a posição basal de *Cebus* e *Callicebus*, seguidos pelos pitecíneos, e ainda a posição incerta de *Aotus*, em uma tricotomia juntamente com os calitriquíneos e os atelíneos (FIGURA 3).

Os três estudos citados anteriormente podem ser considerados pioneiros nesta nova abordagem de classificação dos primatas do Novo Mundo e são comumente citados como propostas cladísticas, embora os autores não explicitem em seus trabalhos a metodologia utilizada e/ou disponibilizem suas supostas matrizes de caracteres. As diferenças metodológicas podem representar assim a potencial fonte de discrepância entre as propostas.

Entre os vários estudos filogenéticos recentes que fazem uso de dados moleculares, podem ser citados os de SCHNEIDER *et al.* (1993, 1996a, 1996b), HARADA *et al.* (1995), PORTER *et al.* (1997, 1999) e CANAVEZ *et al.* (1999). As filogenias resultantes dessas análises propõem essencialmente a existência de duas famílias, Atelidae e Cebidae, com diferenças em relação à posição de alguns gêneros e ocasionais propostas para a existência de Pitheciidae.

Existem ainda estudos que propõem filogenias baseadas em dados citogenéticos, como por exemplo os de NAGAMACHI *et al.* (1999), especificamente para os calitriquíneos, e o de WIESEMÜLLER & ROTHE (1999), que realizaram um estudo filogenético baseado em análises estatísticas, obtendo resultados que corroboram o monofiletismo de Callitrichinae e Atelinae.

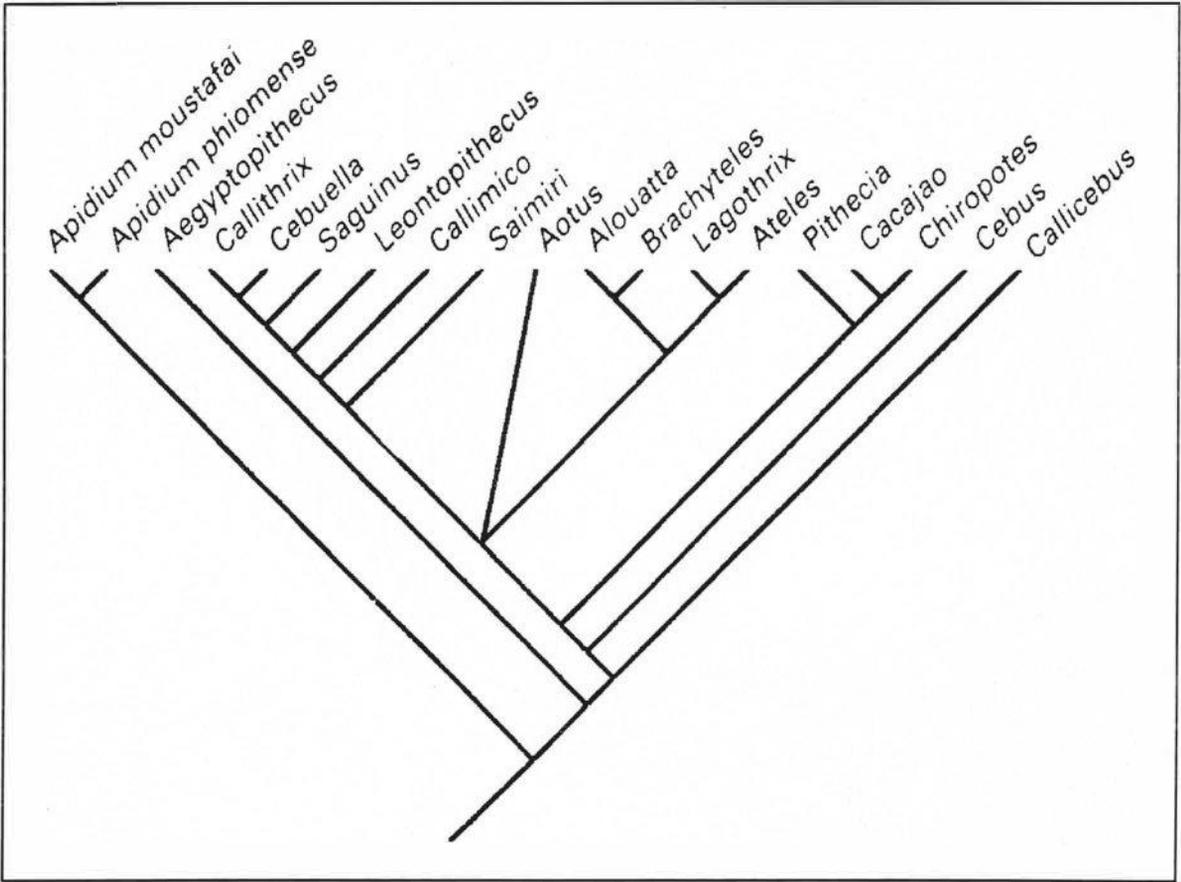


Figura 3: Filogenia dos Primatas do Novo Mundo, segundo KAY (1990).

Análises filogenéticas utilizando simultaneamente dados morfológicos e moleculares foram realizadas por HOROVITZ & MEYER (1997) e HOROVITZ *et al.* (1998). Nesses estudos os autores conduziram análises de “evidência total”, combinando dados de seqüências de DNA nuclear e mitocondrial e caracteres morfológicos. A topologia obtida nesta análise apresenta os platirrinos divididos em dois clados, Atelidae (atélíneos, pitecíneos e *Callicebus*) e Cebidae (calitriquíneos – incluindo *Callimico* como grupo-irmão do clado *Callithrix* + *Cebuella* – *Cebus*, *Saimiri* e *Aotus*), entidades propostas também em outros trabalhos.

Embora exista um número crescente de análises centradas em aspectos evolutivos de determinados mosaicos de caracteres de Platyrrhini, a ausência da diversidade fóssil nas análises é fator preponderante. Assumindo que existam cerca de 20 gêneros de platirrinos fósseis (TEJEDOR, 1988), espera-se que a inclusão desses em uma análise cladística gere um impacto considerável, alterando as topologias correntemente propostas para os gêneros vivos. O único estudo utilizando formalmente a metodologia filogenética envolvendo a diversidade recente e fóssil de Platyrrhini foi realizado por HOROVITZ (1999). Neste trabalho a autora analisa a quase totalidade das formas fósseis (com exceção de *Micodon*, *Chilecebus*, *Protopithecus* e *Caipora*). Seus resultados corroboram a divisão dos platirrinos em dois grupos principais: Ateloidea (=atélídeos) e Ceboidea (=cebídeos) (FIGURA 4).

Compreende-se ser imperativo que esforços como o de HOROVITZ (1999) sejam conduzidos com sucesso. O novo passo a ser dado significa avaliar a diversidade fóssil não simplesmente abrangendo sua totalidade, mas fazer dessa objeto de estudos morfológicos detalhados, de maneira a maximizar a

interpolação da informações históricas nesses contida. Adicionalmente, tentativas de extração de DNA desses fósseis poderão abrir todo um novo leque de informações para estudos de sistemática molecular.

Nas figuras a seguir são ilustradas três propostas taxonômicas para Platyrrhini, a de SZALAY & DELSON (1979) uma proposta taxonômica tradicional, sem a utilização de métodos filogenéticos; ROSENBERGER (1981a), uma primeira tentativa de se utilizar a filogenia como base para a classificação dos platirrininos; e finalmente MCKENNA & BELL (1997), a proposta mais recente a organizar a diversidade recente e fóssil em uma classificação, sem no entanto fazer uso formal de qualquer método filogenético.

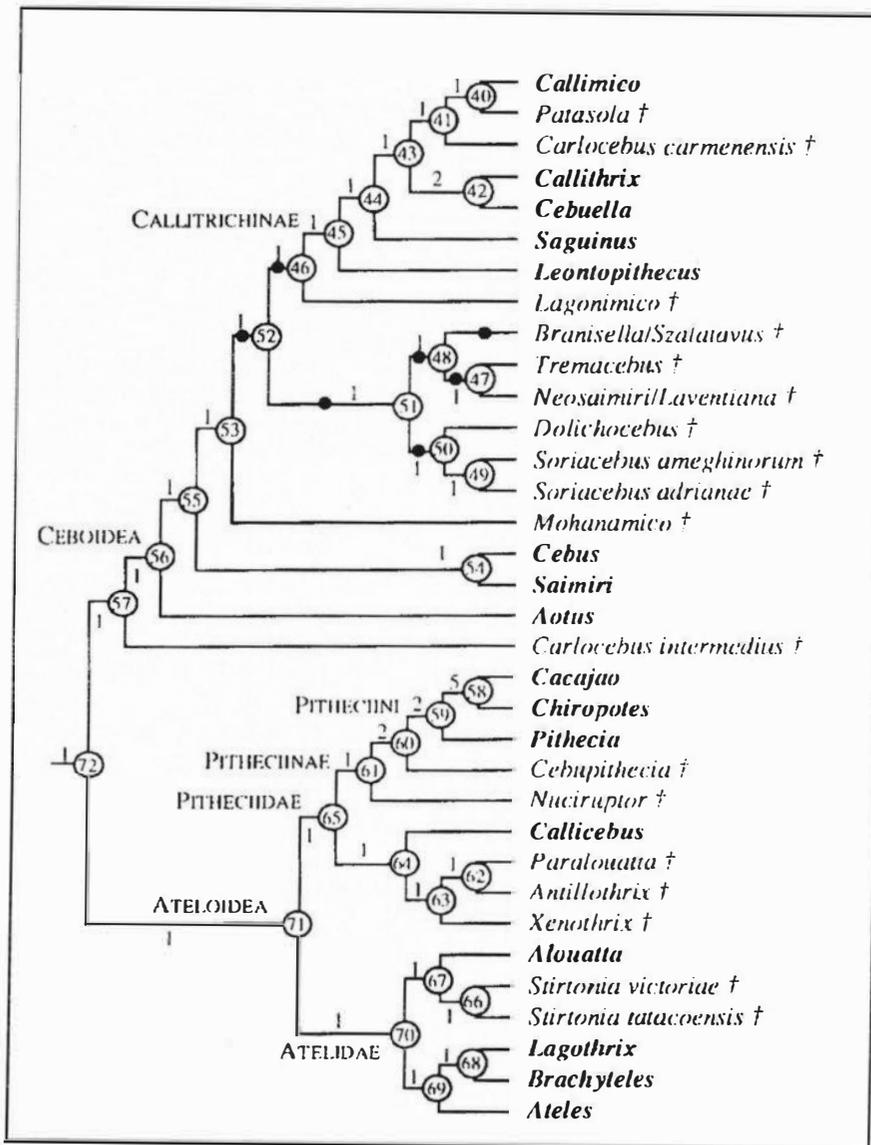


Figura 4: Filogenia dos Primatas do Novo Mundo, segundo HOROVITZ (1999).

SZALAY & DELSON (1979)

Observação: (†) fósseis

Ordem Primates Linnaeus, 1758

Subordem Haplorrhini Pocock, 1918

Infra-ordem Platyrrhini E. Geoffroy, 1812

Família Cebidae Bonaparte, 1831

Subfamília Cebinae Bonaparte, 1831

Cebus Erxleben, 1777

Saimiri Voigt, 1831

†*Neosaimiri* Stirton, 1952

†*Dolichocebus* Kraglievich, 1951

Subfamília Branisellinae Hershkovitz, 1977

†*Branisella* Hoffstetter, 1969

Subfamília Callitrichinae Thomas, 1903

Tribo Callitrichini Thomas, 1903

Callithrix Erxleben, 1777

Cebuella Gary, 1866

Saguinus Hoffmannsegg, 1807

Leontopithecus Lesson, 1840

Tribo Callimiconini Miranda-Ribeiro, 1911

Callimico Miranda-Ribeiro, 1911

Família Atelidae Gray, 1825

Subfamília Atelinae Gray, 1825

Tribo Atelini Gray, 1825

Ateles E. Geoffroy, 1806

Lagothrix E. Geoffroy, 1812

Brachyteles E. Geoffroy, 1806

Tribo Alouattini Elliot, 1904

Alouatta Lacépède, 1799

†*Stirtonia* Hershkovitz, 1970a

Subfamília Pitheciinae Mivart, 1865

Tribo Pitheciini Mivart, 1865

Subtribo Callicebina Pocock, 1925

Callicebus Thomas, 1903

Subtribo Pitheciina Mivart, 1865

Pithecia Desmarest, 1820

Chiropotes Lesson, 1840

Cacajao Lesson, 1840

†*Cebupithecia* Stirton & Savage, 1951

Tribo Xenotrichini Hershkovitz, 1970a

†*Xenothrix* Williams & Koopman, 1952

Tribo Homunculini Ameghino, 1891

Aotus Illiger, 1811

†*Homunculus* Ameghino, 1891

†*Tremacebus* Hershkovitz, 1974

ROSENBERGER (1981a)

Infra-ordem Platyrrhini

Família Cebidae

Subfamília Cebinae

Tribo Cebini

Cebus

Tribo Saimiriini

Saimiri† "*Saimiri*" (*bernensis*)† *Neosaimiri*† *Dolichocebus*

Subfamília Callitrichinae

Tribo Calitrichini

Callithrix (incluindo *Cebuella*)*Leontopithecus**Saguinus*

Tribo Callimiconini

*Callimico***Família Atelidae**

Subfamília Atelinae

Tribo Atelini

*Ateles**Brachyteles**Lagothrix*

Tribo Alouattini

Alouatta† *Stirtonia*

Subfamília Pitheciinae

Tribo Pitheciini

Sub-tribo Pitheciina

*Pithecia**Chiropotes**Cacajao*† *Cebupithecia*

Sub-tribo Callicebina

Callicebus† *Xenothrix*

Sub-tribo Homunculina

† *Homunculus*

Tribo Aotina

Aotus† *Tremacebus*Família *incertae sedis*† *Branisella*

MCKENNA & BELL (1997)

Super-Família Callitrichoidea Gray, 1821 (new rank)

†*Carlocebus* Fleagle, 1990

Subfamília Branisellinae Hershkovitz, 1977

†*Branisella* Hoffstetter, 1969 (= *Szalatavus* Rosenberger, Hartwig & Wolff, 1991)

Família Callitrichidae Gray, 1821

Subfamília Callitrichinae Gray, 1821

†*Micodon* Setoguchi & Rosenberger, 1985

Leontopithecus Lesson, 1840

Saguinus Hoffmannsegg, 1807

Callithrix Erxleben, 1777

Cebuella Gray, 1866

Subfamília Callimiconinae Thomas, 1913

Callimico Miranda-Ribeiro, 1911

Família Atelidae Gray, 1825

Subfamília †Xenotrichinae Hershkovitz, 1970

†*Xenotrix* Williams & Koopman, 1952

Subfamília †Homunculinae Ameghino, 1894

†*Homunculus* Ameghino, 1891 (=†*Ecphantodon* Mercerat, 1831; †*Cebinae* Mivart, 1865) (Incluindo †*Dolichocebus* Kraglievich, 1951)

Subfamília Cebinae Bonaparte, 1831

†*Chilecebus* Flynn, Wyss, Charrier & Swisher, 1995

†*Antillothrix* MacPhee, Horovitz, Arredondo & Jiménez Vasquez, 1995

Tribo Cebini Bonaparte, 1831

†*Laventiana* Rosenberger, Setoguchi & Hartwig, 1991

Saimiri Voigt, in Cuvier, 1831.

Cebus Erxleben, 1777

Aotus Humboldt, 1811

Tribo Tremacebini Hershkovitz, 1974 (new rank)

†*Tremacebus* Hershkovitz, 1974

Tribo Lagonimiconini KAY, 1994

†*Lagonimico* Kay, 1994

Tribo Callicebini Pocock, 1925 (new rank)

†*Callicebus* Thomas, 1903

Subfamília Pitheciinae Mivart, 1865

†*Soriacebus* Fleagle, Powers, Conroy e Waters, 1987

†*Cebupithecia* Stirtion & Savage, 1951

†*Mohanamico* Luchterhand, Kay & Madden, 1986

Pithecia Desmarest, 1804

Chiropotes Lesson, 1840

Cacajao Lesson, 1840

Subfamília Atelinae Gray, 1825

Tribo Atelini Gray, 1825

Ateles É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1806

†*Caipora* Cartelle & Hartwig, 1996

Brachyteles Spix, 1823

Lagothrix É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812

Tribo Alouattini Trouessart, 1897

†*Protopithecus* Lund, 1838

†*Paralouatta* Rivero & Arredondo, 1991

†*Stirtonia* Hershkovitz, 1970 (=†*Kondous* Setoguchi, 1985)

Alouatta Lacépède, 1799

2.2. Paleontologia e origem de Platyrrhini

Poucas áreas dentro do estudo da evolução dos primatas têm experimentado crescimento tão rápido quanto a paleontologia dos primatas do Novo Mundo. Há 50 anos todos os fósseis de platirrinos não chegavam a somar dez indivíduos e eram todos associados ao gênero *Homunculus*. Atualmente reconhecem-se mais de 400 fragmentos pertencentes a, no mínimo, 20 gêneros fósseis (TEJEDOR, 1998), reconhecidos principalmente a partir de fragmentos de maxilas e mandíbulas.

Entre estas formas fósseis de platirrinos, destaca-se *Branisella boliviana* (HOFFSTETTER, 1969), proveniente do Oligoceno inferior da Bolívia, que tem o *status* de ocorrência mais antiga para o continente sul-americano, com idade estimada entre 25 e 30 milhões de anos (MACFADDEN, 1990). Embora tenham sido encontradas novas amostras deste táxon (ROSENBERGER, 1981b; ROSENBERGER *et al.*, 1990; TAKAI & ANAYA, 1996), sua posição filogenética ainda é alvo de debate, sendo constantemente considerado um táxon *incertae sedis* (e.g. ROSENBERGER, 1981a) ou somente situada em subfamília distinta das outras formas conhecidas (MCKENNA & BELL, 1997).

Platirrinos fósseis são conhecidos de várias localidades na América do Sul e Central, tais como: Argentina, Bolívia, Chile, Colômbia, Brasil, Cuba, Jamaica e Hispaniola. A maior parte das localidades onde foram encontrados os fósseis de primatas do Novo Mundo datam do Mioceno e provavelmente cobrem um intervalo entre 19 e 14 M.a. (milhões de anos). Uma lacuna parece ocorrer entre 14 M.a. e o fim do Pleistoceno, no qual as duas únicas localidades com registro fóssil estão no Brasil e nas ilhas do Caribe. Portanto, apesar de as últimas décadas serem marcadas por um crescimento considerável de estudos

paleontológicos sobre os primatas do Novo Mundo, o material revelado ainda é bastante escasso, insatisfatoriamente amostrado, dado à magnitude da massa continental sul-americana.

O registro fossilífero sul-americano estende-se do Oligoceno ao Holoceno. O material existente, embora envolva um número expressivo de formas em comparação com a diversidade genérica vivente, é bastante fragmentado na maioria dos casos. Poucos fósseis completos foram revelados – dentre esses destacam-se *Caipora bambuiorum* e *Protopithecus brasiliensis*, ambos encontrados no nordeste do Brasil. Estão entre os espécimes mais bem conservados e completos dentre todos os fósseis de platirrinos descritos até o presente.

Essa ausência de primatas sul-americanos antes do Oligoceno induz a procura de propostas para origem dos Platyrrhini fora do continente sul-americano. Conseqüentemente, hipóteses biogeográficas dispersionistas foram formuladas afim de explicar a ocupação do continente associada à transição Eoceno-Oligoceno. Estas podem ser sumariadas nas alternativas abaixo (ver AIELLO, 1993 e CIOCHON & CHIARELLI, 1980a):

1) Modelo de origem asiática: segundo este modelo os platirrinos basais teriam seguido uma rota de dispersão através do Estreito de Behring da Ásia para a América do Norte e posteriormente invadido a América do Sul por dispersão (*waif dispersal*) através dos mares do Caribe no final do Eoceno (*e.g.* GINGERICH, 1980).

2) Modelo de origem norte-americana: propõe que formas basais de antropóides teriam-se originado na América do Norte a partir de um estoque ancestral de omomiídeos, atingindo por dispersão (*waif dispersal*), o continente sul-americano no final do Eoceno e desenvolvendo a linhagem platirrina (e.g. DELSON & ROSENBERGER, 1980).

3) Modelo de origem africana: segundo este modelo os antropóides basais teriam dispersado, no início do Terciário, da Ásia para a África, e os antropóides mais diferenciados da África para América do Sul durante o Eoceno, através de ilhas vulcânicas alinhadas ao longo do eixo Ceará - *Sierra Leone* (*waif dispersal*) (e.g. CIOCHON & CHIARELLI 1980b).

4) Modelo vicariante: neste pressupõe-se a existência de um estoque antropóide basal desconhecido, que estaria presente antes da completa separação da África e da América do Sul no Cretáceo (há cerca de 100 M.a.). A evolução dos primatas do Novo Mundo estaria, portanto, relacionada a este estoque basal que teria se diferenciado nas formas africanas e sul-americanas (e.g. HERSHKOVITZ, 1972, 1977).

Tempo de divergência

Com relação ao tempo de divergência calculado para alguns grupos de platirrinos, as hipóteses abaixo podem ser citadas.

SARICH (1970) e CRONIN (1976), com base em estudos imunológicos, fixaram em 30-40 M.a. a cladogênese Platyrrhini – Catarrhini (ou seja, uma separação no limite Eoceno-Oligoceno), e em 65-70 M.a. a radiação inicial dos primatas. Cabe salientar que, até o momento, os fósseis parecem corroborar essas estimativas.

Em sua abordagem molecular (gene *epsilon* do complexo beta globulina) para a evolução dos atelídeos, SAMPAIO (1993) estimou em cerca de 21-24 M.a. a primeira radiação dos platirrinos, onde teria ocorrido a separação da linhagem que originou posteriormente *Saguinus* e *Cebus* daquela que originou o grupo constituído pelos atelíneos e pitecíneos. Ainda segundo suas estimativas, a divergência atelíneos *versus* pitecíneos teria ocorrido entre 15-17 M.a. (Mioceno).

CHAVES *et al.* (1999) propõe que a emergência de Callitrichinae teria ocorrido há cerca de 20 M.a., e a separação dos ramos de *Callithrix* (*jacchus*, *argentata* e "*Cebuella*" *pygmaea*) há cerca de 5 M.a.

CAPÍTULO III – OBJETIVOS E RELEVÂNCIA

A partir da crescente ênfase em questões conservacionistas associadas à biodiversidade neotropical, os platirrinos, na condição de bio-indicadores de importância para ambientes florestais, passaram a assumir posição de destaque neste fórum. Tal fato promoveu o desenvolvimento de programas de pesquisas taxonômicas e filogenéticas que abordam questões relativas aos padrões de diversidade dos primatas do Novo Mundo. As recentes descobertas de novas espécies, associadas às condições de alto grau de endemismo, vieram contribuir para o ressurgimento do debate atual sobre a evolução desses primatas na Neotrópica.

A irradiação adaptativa dos platirrinos destaca-se como um dos problemas mais intrigantes da história evolutiva dos mamíferos distribuídos através das florestas do Terciário da América do Sul.

Apesar do monofiletismo de Platyrrhini ser amplamente subsidiado na literatura, assim como da grande maioria de suas formas genéricas, as relações filogenéticas intergenéricas permanecem controversas. Neste sentido, essa dissertação se propõe a elucidar alguns aspectos específicos da história evolutiva desses primatas, precisamente aqueles pertinentes à evolução do aparelho mastigatório. A abordagem de acesso ao complexo morfológico segue um protocolo cladístico de reconstrução filogenética, com o intuito de avaliar uma parcela expressiva da diversidade recente e fóssil reconhecida para Platyrrhini. Desta forma o presente estudo tem por objetivos prioritários:

1) Construir uma matriz de caracteres dentários, informativa à nível genérico, avaliando assim a congruência interna entre séries de transformação relativas ao aparelho mastigatório.

2) Reavaliar as hipóteses filogenéticas previamente propostas para Platyrrhini a partir dos resultados obtidos.

3) Verificar a influência da utilização de diferentes grupos-externos na análise das relações filogenéticas de Platyrrhini.

4) Avaliar o impacto da inclusão da diversidade fóssil nas topologias propostas para a fauna recente.

5) Reavaliar especificamente o *status* dos fósseis brasileiros, *Protopithecus* e *Caipora*, dentro do contexto filogenético de Platyrrhini.

Através desse estudo espera-se, portanto, contribuir para a melhor compreensão da problemática atual envolvendo a história evolutiva dos Platyrrhini.

CAPÍTULO IV – MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Material

No presente estudo foi incluída a totalidade das formas genéricas viventes conhecidas para Platyrrhini e quatro formas fósseis (*Caipora*, *Carlocebus*, *Protopithecus* e *Stirtonia*). A seleção desses fósseis seguiu critério simplesmente de disponibilização de informação confiável, por exemplo aqueles representados por poucos dentes ou acessíveis somente através de ilustrações insatisfatoriamente visíveis para determinação dos estados dos caracteres aqui formulados.

A coleção de primatas do Departamento de Vertebrados (Setor de Mastozoologia) do Museu Nacional - UFRJ (MN), Rio de Janeiro, foi utilizada como base para o estudo das formas recentes. Exemplares do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) foram utilizados para a inclusão de espécies pouco representadas na coleção do Museu Nacional. Deu-se ênfase ao exame do material referente ao gênero *Aotus*, por fazer parte de um projeto paralelo à essa dissertação.

Com relação ao gêneros fósseis *Protopithecus* e *Caipora*, os atributos morfológicos foram observados diretamente nos espécimes que se encontram depositados na coleção do Instituto de Geociências da Universidade Federal de Minas Gerais, e os dados morfológicos de *Carlocebus* e *Stirtonia* foram obtidos a partir de ilustrações presentes na literatura.

O material examinado encontra-se listado em anexo (Apêndice 1). O material correspondente ao subprojeto “Ensaio morfo-filogeográfico do gênero

Aotus encontra-se discriminado, com respectivo manuscrito, também em anexo (Apêndice 5).

4.2. Métodos

4.2.1. Terminologia das Estruturas Dentárias e Cranianas

O sistema nomenclatural utilizado para designar cada dente isoladamente é estritamente descritivo, sendo esses simplesmente numerados do anterior ao posterior. Para facilitar a referência às séries dentárias, são utilizados números sobrescritos para designar os dentes superiores e números subscritos para os dentes inferiores. Desta forma, I¹⁻², C¹, P²⁻⁴ e M¹⁻³ correspondem respectivamente aos dentes incisivos, canino, pré-molares e molares superiores, e I₁₋₂, C₁, P₂₋₄ e M₁₋₃ aos mesmos dentes referentes à série dentária inferior.

Terminologias gerais relativas ao número e disposição dos dentes encontram-se ilustradas (FIGURAS 5 e 6). A terminologia utilizada para a estrutura da coroa dos molares e dentário foi modificada a partir de HERSHKOVITZ (1977) (FIGURAS 7 e 8). Para a denominação das estruturas cranianas foi utilizada a terminologia proposta por SCHALLER (1999).

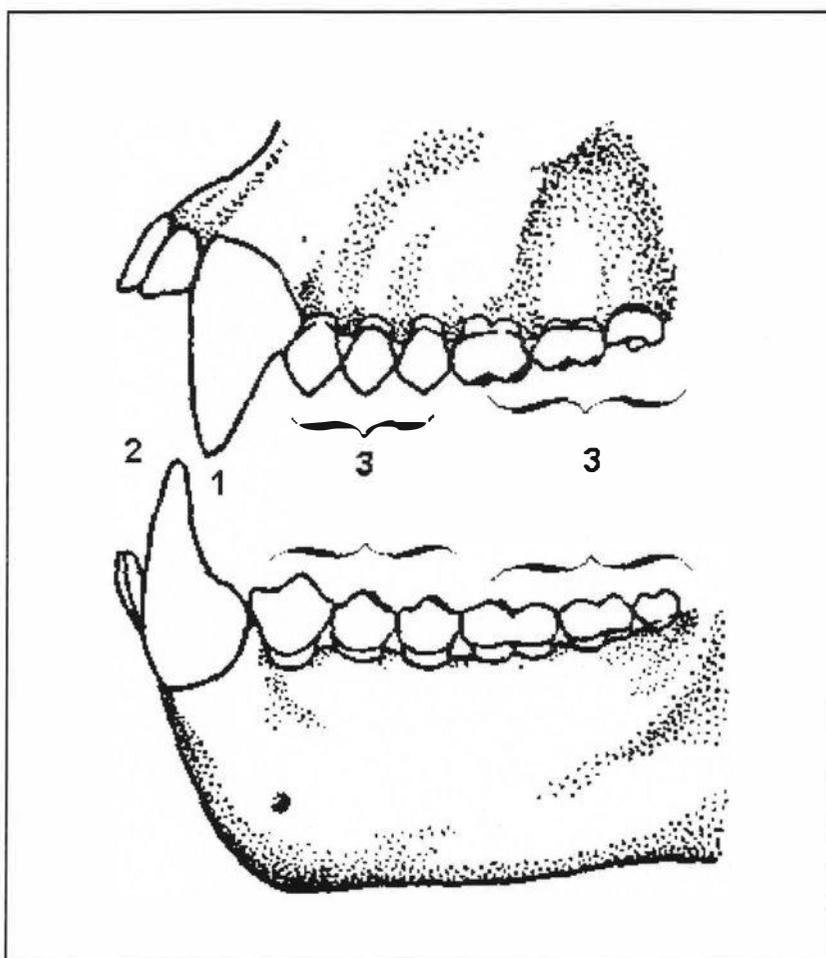


Figura 5: Dentição dos primatas do Novo Mundo: 2 incisivos, 1 canino, 3 pré-molares e 3 molares (secundariamente reduzidos em alguns calitriquíneos). Modificado a partir de ROSEN (1974: 66).

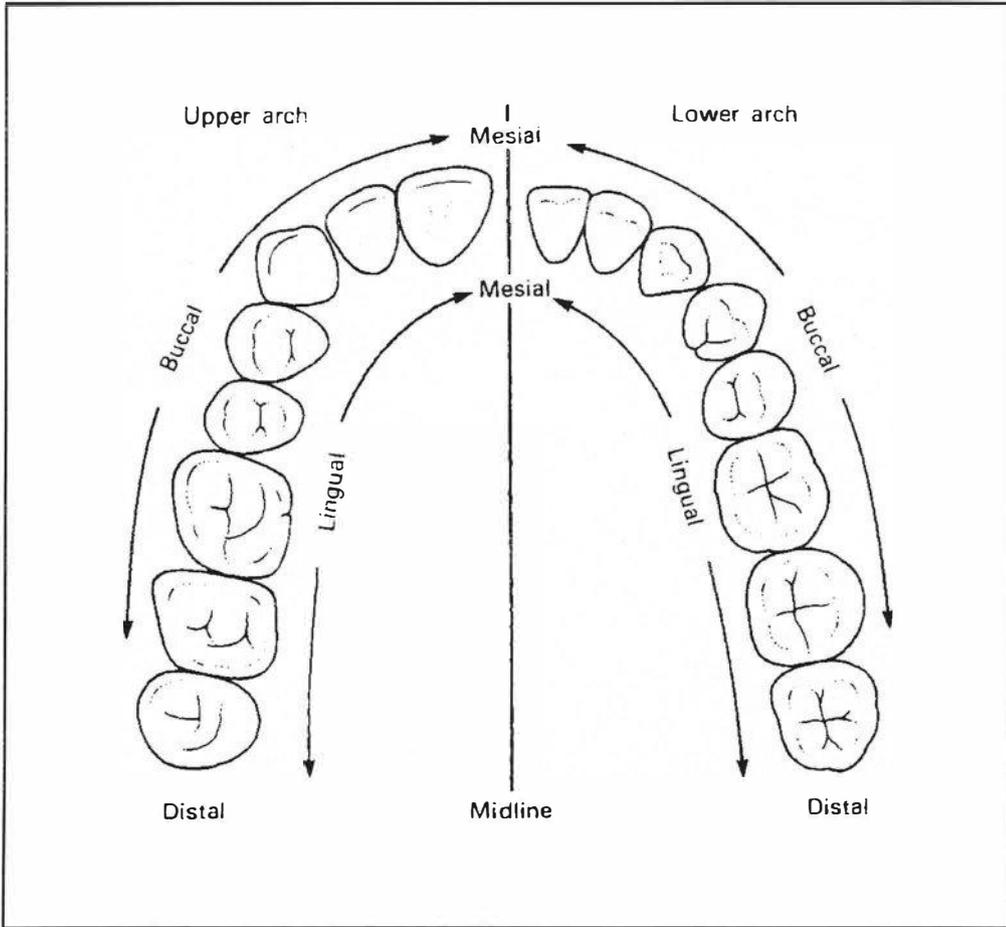


Figura 6: Referências topológicas de ambas arcadas dentárias, modificado a partir de AIELLO & DEAN (1990: 133)

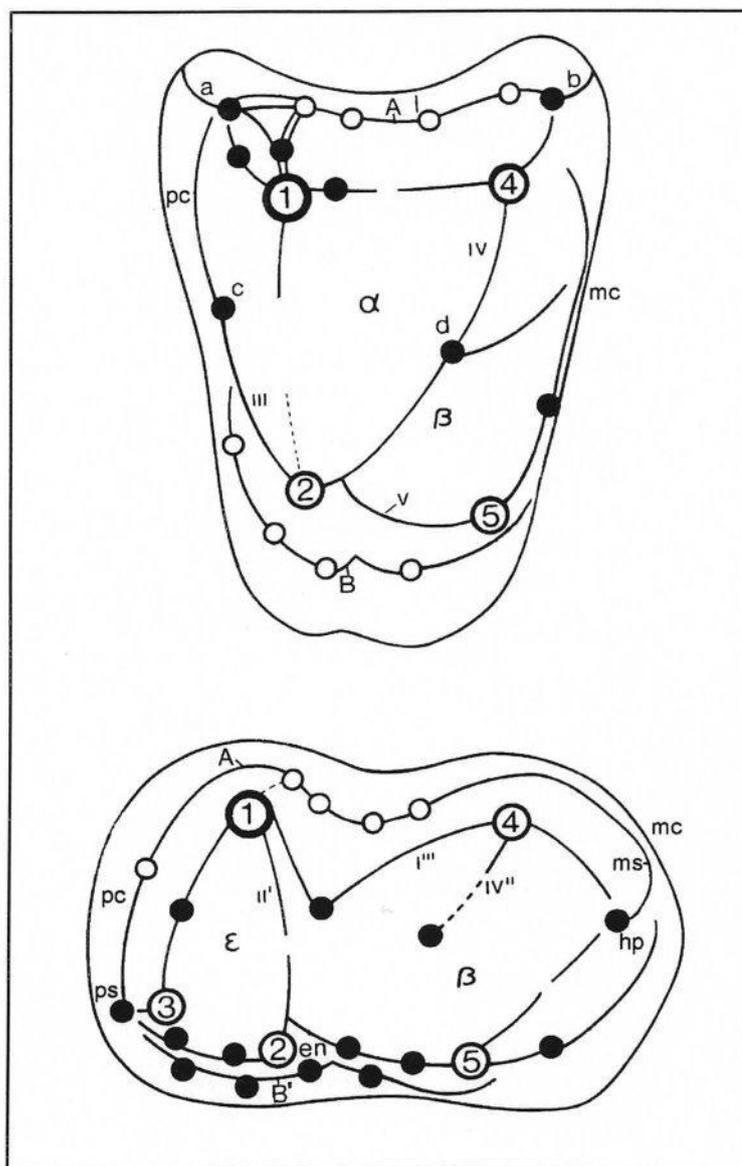


Figura 7: Terminologia das estruturas dentárias de primatas, modificada de HERSHKOVITZ (1977). Dentes superiores: 1 - paracone; 2 - protocone; 4 - metacone; 5 - hipocone; a - paraestilo; b - metaestilo; c - paraconule; d - metacolune; I - mesoestilo; IV - epimetacrista; V - pré-hipocrista; III - pré-protocrista; IV - pós-protocrista; pc - paracíngulo; mc - metacíngulo; A - ectocíngulo; B - entocíngulo/pericone; α - tálon; β - trigon. Dentes inferiores: 1 - protoconido; 2 - metaconido; 3 - paraconido; 4 - hipoconido; 5 - entoconido; ps - paraestilido; ms - metaestilido; hp - hipoconulido; en - entocrístide; I''' - pré-hipocrístide; II' - epiprotocrístide; IV''' - epi-hipocrístide; pc - paracingulido; mc - metacingulido; A - ectocíngulo; B - entocíngulo; β - talonido; ϵ - trigonido.

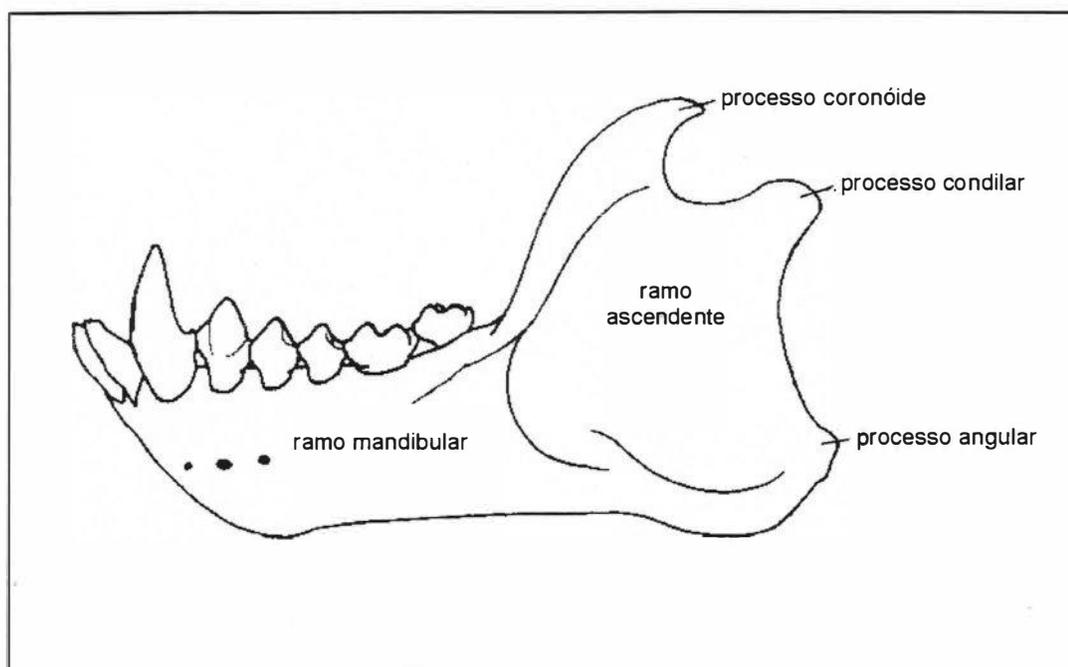


Figura 8: Terminologia das estruturas do dentário, modificado a partir de HERSHKOVITZ (1977).

4.2.2. Análise de Caracteres

A escolha do aparelho mastigatório como o complexo a ser investigado neste estudo é justificada pela existência de fósseis reconhecidos somente por dentes associados à maxilas e mandíbulas, dado que o esmalte dentário trata-se do tecido animal mais rígido e conseqüentemente o mais bem preservado nos fósseis de vertebrados. Cabe ressaltar que esta escolha é uma decisão de um programa de pesquisa, do qual esta dissertação é uma primeira etapa, onde entre outras coisas espera-se produzir cópias (moldes) dos principais fósseis de platirrininos afim de possibilitar a inclusão dos mesmos em futuras análises, minimizando o número de *missing data* na matriz de caracteres .

Apesar do complexo dentário apresentar-se freqüentemente na literatura mastozoológica como altamente homoplástico, avaliações precedentes para o âmbito das relações inter-genéricas dos platirrininos vieram a conferir a este o potencial de apresentar condições morfológicas discretas.

4.2.3. Táxons terminais

Grupo-interno

Como referido acima, somente foi factível incluir na análise os seguintes gêneros fósseis: *Caipora*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Foram escolhidos como táxons terminais (grupo-interno) todos os gêneros viventes incluídos em *Platyrrhini* e estes quatro gêneros fósseis, listados a seguir:

<i>Cebuella</i>	<i>Cebus</i>	<i>Chiropotes</i>	<i>Alouatta</i>
<i>Callithrix</i>	<i>Saimiri</i>	<i>Cacajao</i>	<i>Caipora</i> †
<i>Saguinus</i>	<i>Aotus</i>	<i>Ateles</i>	<i>Carlocebus</i> †
<i>Leontopithecus</i>	<i>Callicebus</i>	<i>Lagothrix</i>	<i>Protopithecus</i> †
<i>Callimico</i>	<i>Pithecia</i>	<i>Brachyteles</i>	<i>Stirtonia</i> †

A seleção das espécies para representar esses gêneros seguiu um critério exclusivamente de ordem prática, relativo à disponibilidade destas nas coleções estudadas.

No caso específico do gênero *Callithrix*, foram utilizados dois grupos de espécies: grupo *argentata* e grupo *jacchus*, seguindo a proposta de HERSHKOVITZ (1977), VIVO (1991), e MITTERMEIER *et al.* (1988). Esta decisão teve por objetivo avaliar a posição filogenética de *Cebuella* entre os calitriquíneos, permitindo que flutuasse entre os grupos de *Callithrix*.

Para cada espécie utilizada como táxon terminal foram observados indivíduos de ambos os sexos. Para a avaliação dos caracteres dentários foram observados também indivíduos jovens, sempre que disponíveis, a fim de evitar erros de interpretação das séries de transformação formuladas e também para avaliar o efeito do desgaste sobre a topologia da coroa dentária.

Referências de enraizamento (grupo-externo)

Dúvidas quanto ao grupo-externo ideal para uma análise filogenética dos Platyrrhini (*e.g.* DELSON & ROSENBERGER, 1980; GEBO, 1989; MARTIN, 1993; WILLIAMS & KAY, 1995; KAY *et al.*, 1997a, 1997b) conduziram à decisão de incluir três hipóteses de enraizamento. Desta maneira, foi considerado o

seguinte sistema lógico de referências de enraizamento para Platyrrhini (*sensu* SZALAY & DELSON, 1979):

Haplorrhini basal – Tarsiidae: *Tarsius* (Eoceno Médio ao Recente - Ásia);

Antropóide basal – Pliopithecidae: *Aegyptopithecus* (Oligoceno Médio - Egito) (FIGURA 9);

Antropóide vivente, Catarrhini – Cercopithecidae: *Pygathrix* (Pleistoceno ao Recente - Ásia).

Estas escolhas foram embasadas nas discussões citadas anteriormente para a origem de Anthropeidea e Platyrrhini (ver Capítulo I e II), e mais especificamente em DELSON (1977) e DISOTELL (1996).

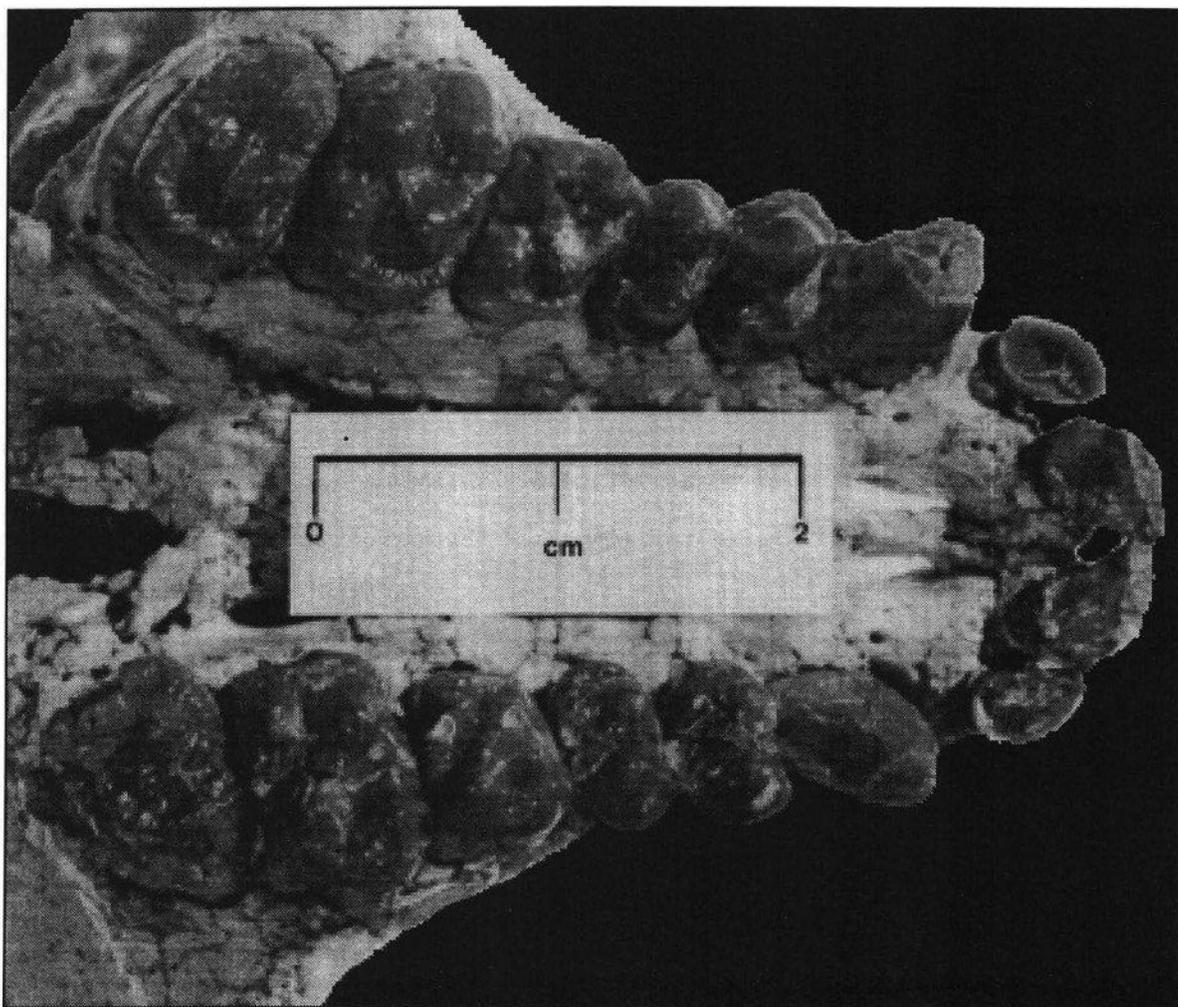


Figura 9: *Aegyptopithecus*, modificado a partir de SZALAY & DELSON (1979).

4.2.4. Análise de parcimônia

Os métodos empregados na construção de hipóteses filogenéticas a partir das informações obtidas da morfologia do aparelho mastigatório e morfologia craniana de Platyrrhini baseiam-se exclusivamente na metodologia cladística padrão (HENNIG, 1966; NELSON & PLATINICK, 1981; WILEY, 1981; RIEPPEL, 1988). Esta metodologia compreende, de uma forma geral, duas fases: 1) fase hipotético-dedutiva, e 2) fase indutiva.

A primeira fase consiste essencialmente na formulação de hipóteses de homologia primária (PINNA, 1991). Estas hipóteses são reunidas em uma matriz de caracteres relativa ao universo da diversidade estudada, incluindo táxons (grupos-externos ou *outgroups*) que serão interpretados como referência de enraizamento (NIXON & CARPENTER, 1993). A porção do rosto craniano onde insere-se o aparelho mastigatório foi o foco de buscas heurísticas (e, quando factível, buscas exaustivas) por homologias primárias, que foram formalizadas em termos de séries de transformação. O sistema morfológico examinado é interpretado como um mosaico de caracteres de diferentes idades e, portanto, compreendendo unidades de variação independentes, permitindo assim a formulação de condições de correspondência topográfica.

Na segunda fase, são conduzidos testes de congruência entre as homologias primárias reunidas na matriz de caracteres (RIEPEL, 1988). Assim, matrizes de caracteres foram construídas a fim de ilustrar o mosaico de atributos envolvidos neste complexo osteológico. Estas matrizes foram analisadas através da aplicação de algoritmos de parcimônia (FARRIS, 1983) a fim de revelar a(s) árvore(s) com o menor número de passos (mudanças) que melhor se adequa(m) ao conjunto de dados osteológicos reunidos na matriz, minimizando o número de

hipóteses de homoplasia na elaboração de um diagrama hierárquico. Desta maneira, é possível avaliar a congruência entre os atributos levantados e produzir um diagrama hierárquico que sumaria as inter-relações filogenéticas entre os táxons incluídos na matriz.

O material disponível foi avaliado com auxílio de microscópio estereoscópio e, como exposto anteriormente, para alguns fósseis (*Aegyptopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia*) fez-se necessário acessá-los através de ilustrações.

Para a condução de análises de parcimônia foi utilizado o programa Hennig86 (versão 1.5) (FARRIS, 1988), através do programa de interface Tree Gardener (versão 2.0) (RAMOS, 1997). Para o conjunto final das análises de parcimônia foi utilizada a opção m* bb*, considerando todos os caracteres como não ordenados. As matrizes de caracteres geradas foram submetidas a algoritmos que selecionam os arranjos hierárquicos mais parcimoniosos para cada conjunto de dados analisado. A fim de dar maior liberdade ao sistema, todos os caracteres foram considerados como não-ordenados. Dada a complexidade das matrizes analisadas, não foi factível submeter todas estas a algoritmos exatos, tendo sido realizadas buscas heurísticas. Embora a busca heurística não garanta que a(s) árvore(s) mais parcimoniosa(s) (ou todas as árvores mais parcimoniosas) venha(m) a ser encontrada(s), experimentos demonstram que algoritmos de rearranjo de ramos (*branch swapping*) obtêm resultados satisfatórios (DARLU & TASSY, 1993). Assim, foi utilizada a combinação dos comandos m* bb* do programa Hennig86 (versão 1.5) (FARRIS, 1988), conduzido igualmente através do programa de interface Tree Gardener (versão 2.0) (RAMOS, 1997). Na impossibilidade de uma busca exaustiva, esta combinação é considerada a melhor alternativa heurística do programa Hennig86

(PLATNICK, 1989). A fim de diminuir o número de árvores mais parcimoniosas a serem consideradas, foi implementada a opção de ponderação sucessiva dos caracteres (FARRIS, 1969) do programa Hennig86. O objetivo da ponderação é atribuir pesos menores aos caracteres homoplásticos que causam conflito entre os dados na tentativa de alcançar um menor número de árvores mais parcimoniosas que as obtidas com a análise não-ponderada. Estes pesos são atribuídos em função dos índices (CI e RI) obtidos na análise não-ponderada (AMORIM, 1997). As alternativas de otimização dos caracteres sobre as árvores encontradas foram interpretadas com auxílio do programa Clados (versão 1.2) (NIXON, 1992).

Os dados utilizados neste estudo foram avaliados durante a implementação das seguintes etapas, brevemente descritas a seguir:

- I. Caracteres da morfologia dos dentes superiores e maxila, incluindo as formas recentes de Platyrrhini, enraizadas separadamente com *Tarsius*, *Pygathrix* e *Aegyptopithecus*;
- II. Caracteres da morfologia dos dentes inferiores e mandíbula, incluindo as formas recentes de Platyrrhini, enraizadas separadamente com *Tarsius* e *Pygathrix*;
- III. Totalidade dos caracteres da morfologia do aparelho mastigatório, incluindo as formas recentes de Platyrrhini, enraizadas separadamente com *Tarsius*, *Pygathrix* e *Aegyptopithecus*;
- IV. Totalidade dos caracteres da morfologia do aparelho mastigatório, incluindo as formas recentes e fósseis (*Protopithecus*, *Caipora*, *Carlocebus* e *Stirtonia*) de Platyrrhini, enraizadas com *Aegyptopithecus* e *Pygathrix*.

V. Totalidade dos caracteres da morfologia do aparelho mastigatório e síntese de caracteres de HOROVITZ (1999), incluindo as formas recentes e fósseis (*Protopithecus*, *Caipora*, *Carlocebus* e *Stirtonia*) de Platyrrhini, enraizadas com *Aegyptopithecus* e *Pygathrix*.

A implementação de cada uma dessas etapas teve por objetivo verificar a congruência dos atributos pertinentes ao aparelho mastigatório não somente em sua totalidade como também em partes, a fim de comparar as informações fornecidas em cada uma destas etapas, avaliando posteriormente o impacto da inclusão de caracteres oriundos de outros complexos morfológicos.

CAPÍTULO V - RESULTADOS

5.1. Morfologia do Aparelho Mastigatório de Platyrrhini

Incisivos superiores

1) Disposição dos incisivos superiores:

0 - incisivos dispostos em um arco mais aberto, que tende a apresentá-los como dentes alinhados na pré-maxila; 1 - incisivos dispostos em um arco fechado.

2) Desenvolvimento de metaestilo em I¹:

0 - ausente; 1 - presente.

Pode estar também reduzido em algumas espécies do grupo *jacchus* no gênero *Callithrix*.

3) Desenvolvimento de paraestilo e metaestilo em I² (FIGURA 10):

0 - ausentes; 1 - paraestilo e metaestilo presentes, cuspiformes.

O metaestilo está desenvolvido em todos os gêneros, com uma forma arredondada pouco destacada, reduzida, porém em nenhum deles é cuspiforme como em *Callithrix* e *Cebuella*.

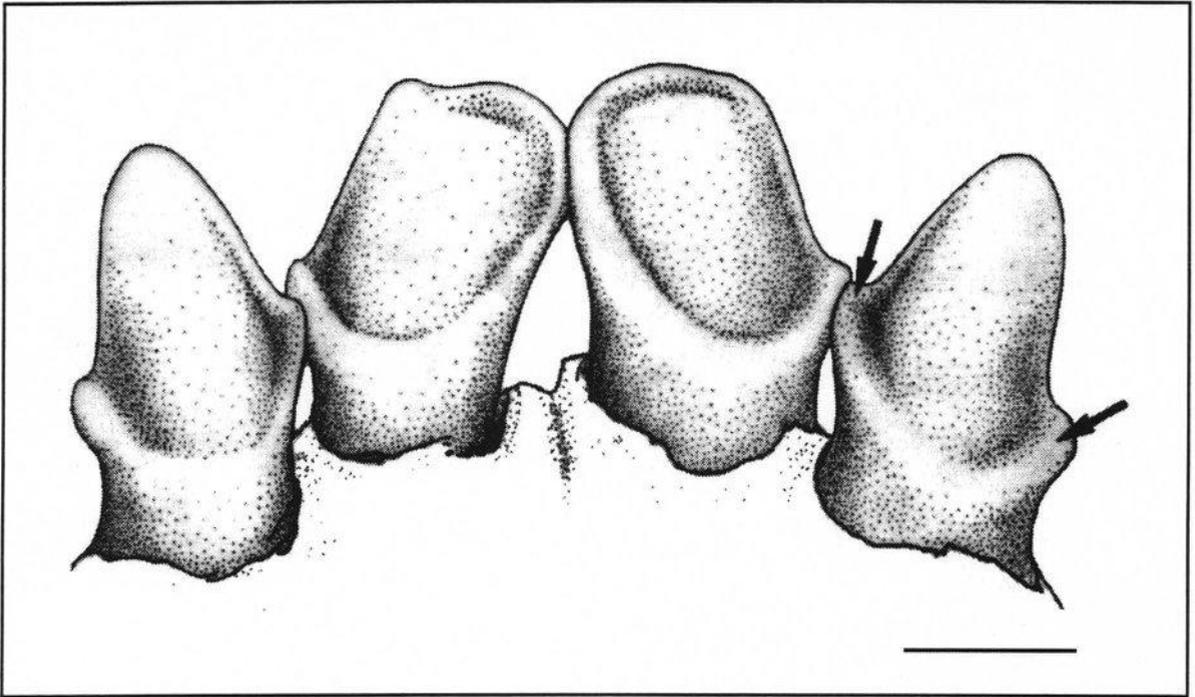


Figura 10: Incisivos superiores de *Callithrix* (MN 5946), em visão lingual, ilustrando a presença de metaestilo e paraestilo (escala: 1mm)

4) Inclinação dorso-ventral dos incisivos superiores (visão lateral da face labial):

0 - incisivos tendendo a uma posição perpendicular ao plano sagital do palato;
1 - incisivos apresentando uma inclinação dorsal em ângulo aberto a partir do plano sagital do palato; 2 - incisivos apresentando uma inclinação drástica, tendendo a uma posição paralela ao plano sagital do palato.

5) Desenvolvimento da porção basal (lingual) dos incisivos superiores (FIGURA 11):

0 - porção basal pouco desenvolvida; 1 - porção basal desenvolvida, apresentando-se abaulada.

Adicionalmente ao entocíngulo, pode existir o desenvolvimento de uma porção mais basal na coroa, análoga a um protocone (considerada por Hershkovitz (1977) como tal cúspide) e que ocorre de maneira independente do nível de desenvolvimento do entocíngulo.

6) Rotação das coroas dos incisivos superiores:

0 - as coroas dos incisivos estão todas orientadas para a porção distal do palato, de maneira quase alinhada; 1 - a coroa do I^1 está orientada para a porção distal do palato, e a do I^2 está rotacionada para o interior do palato ; 2 - as coroas dos incisivos estão rotacionadas internamente (I^1 ligeiramente e I^2 de maneira mais acentuada).

Apesar de *Callithrix* e *Cebuella* apresentarem incisivos tendendo a formar duas fileiras de dentes (uma com os incisivos centrais e outra com os incisivos laterais), as coroas dos incisivos laterais estão orientadas para o interior da

arcada, de maneira convergente. *Leontopithecus* apresenta os incisivos dispostos em duas fileiras, porém todos estão orientados para a região distal do palato.

7) Desenvolvimento de cúspide acessória (protocone) em I¹⁻² (FIGURA 12):

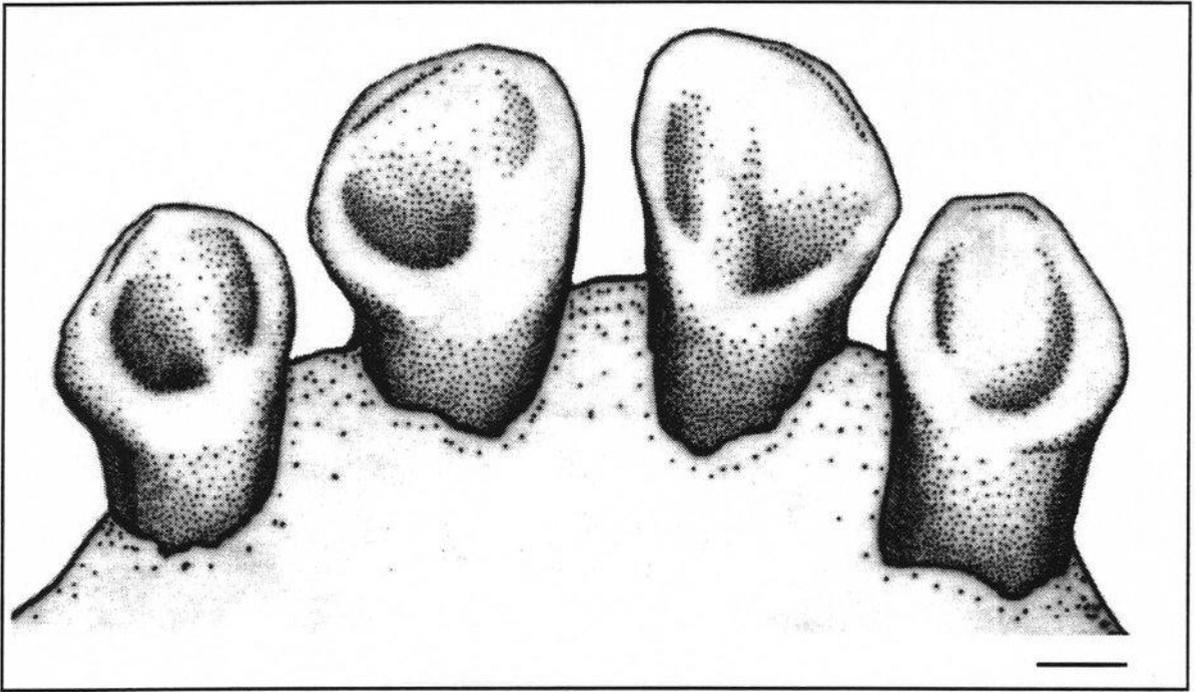
0 - entocíngulo sem qualquer cúspide ou crista acessória evidente em sua superfície lingual; 1 - entocíngulo apresentando uma cúspide desenvolvida em I¹ e vestigial ou ausente em I²; 2 - entocíngulo apresentando uma cúspide desenvolvida em I¹⁻².

8) Dimensões relativas do paracone dos incisivos superiores :

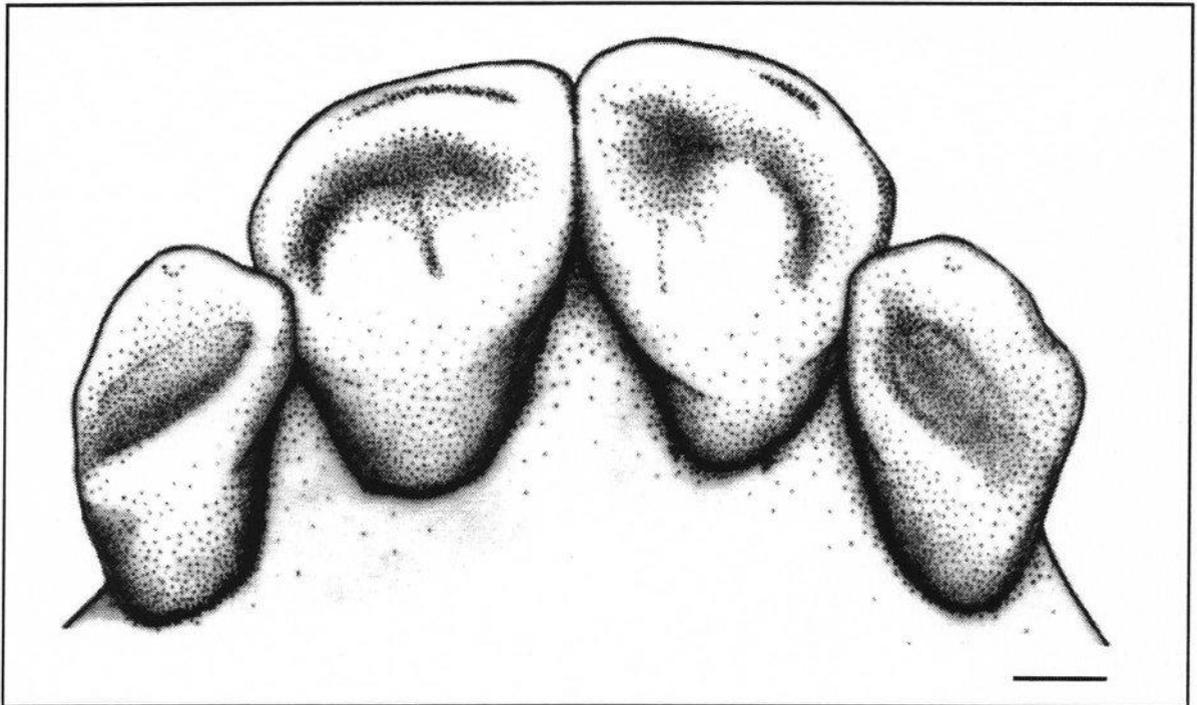
0 - paracone relativamente arredondado, tendo seu comprimento máximo (CM) semelhante à sua largura máxima (LM); 1 - paracone alongado, tendo seu CM maior que a LM.

9) Desenvolvimento da porção anterior da pré-maxila (visão lateral a partir da face labial):

0 - sem uma projeção anterior marcante na pré-maxila; 1 - desenvolvimento de uma marcante projeção anterior da pré-maxila, a partir de um eixo transversal na base do nasal.

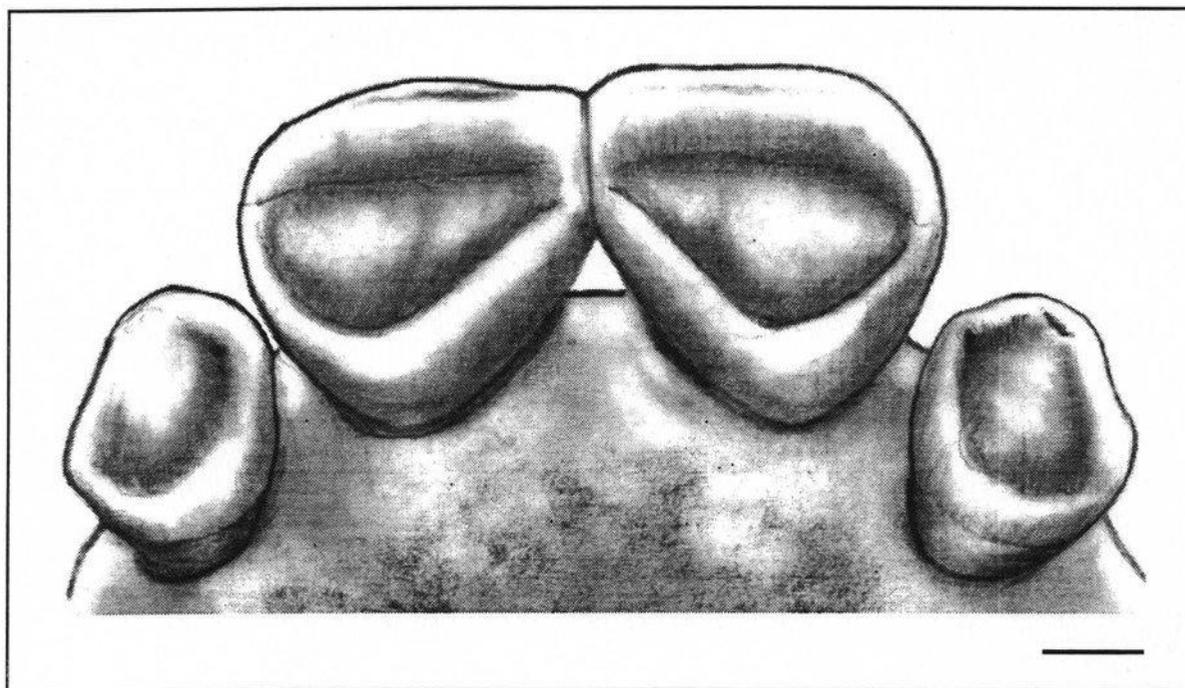


A

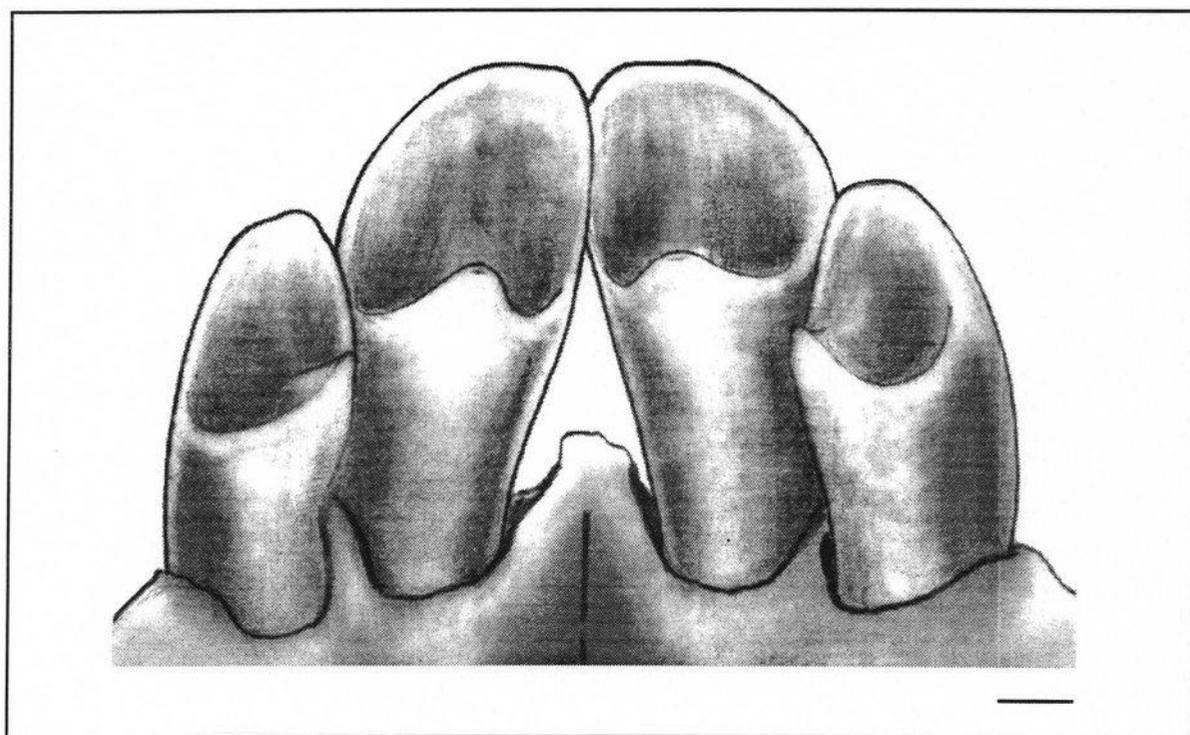


B

Figura 11: Face lingual dos incisivos superiores de **A.** *Alouatta* (MN 2774) e **B.** *Cebus* (MN 23526), ilustrando o caráter 5 (desenvolvimento da porção basal dos incisivos).



A



B

Figura 12: Face lingual dos incisivos superiores de **A.** *Aotus* (MN 28495) e **B.** *Chiropotes* (MN 25718), ilustrando o desenvolvimento de cúspide acessória nos incisivos (caráter 7).

10) Tamanho relativo dos incisivos superiores:

0 - incisivos com tamanhos semelhantes; 1 - I^1 maior que I^2 .

Esta relação de tamanho independe da forma dos incisivos, tenham eles formas distintas entre si ou não.

11) Desenvolvimento da coroa dos incisivos superiores:

0 - coroa baixa; 1 - coroa alta.

12) Desenvolvimento de cristas no palatino, na região do forame palatino

maior:

0 - ausente; 1 - cristas presentes, porém reduzidas; 2 - cristas presentes, bem desenvolvidas.

Incisivos inferiores

13) Posição relativa de I_2 -C inferior:

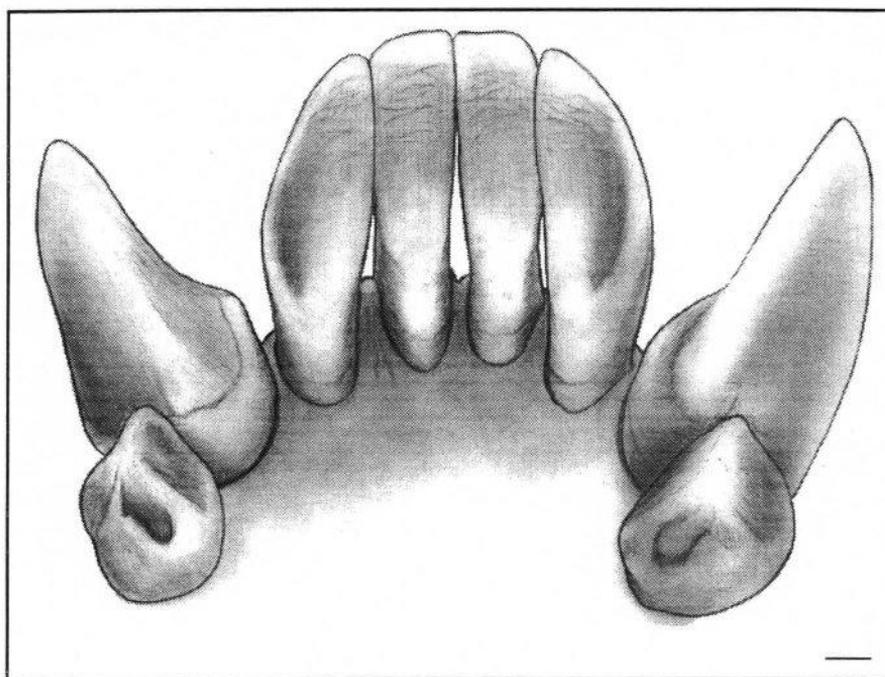
0 - dentes separados por um diástema; 1 - dentes em contato.

14) Tamanho relativo entre I_{1-2} :

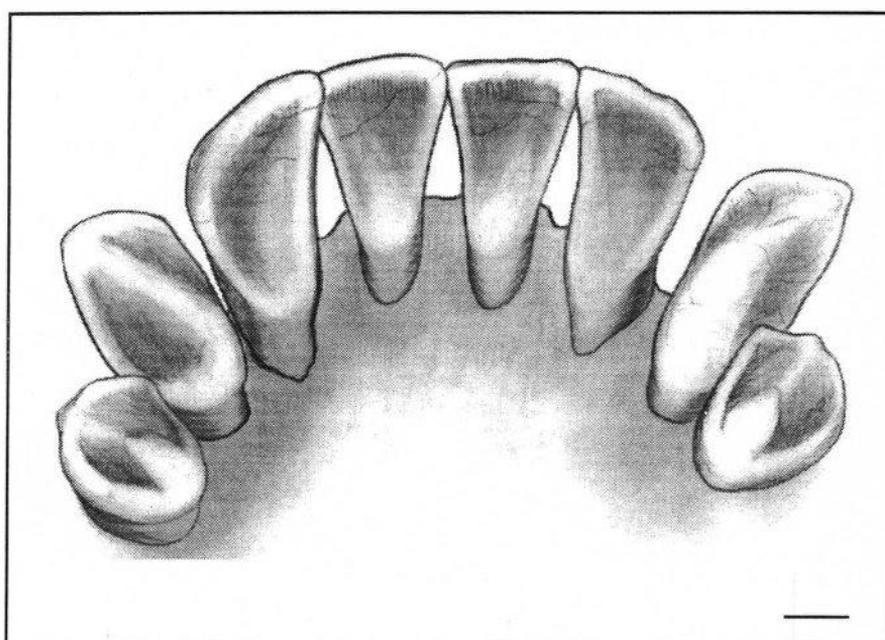
0 - I_{1-2} têm tamanhos semelhantes; 1 - I_1 menor que I_2 .

15) Dimensão dorso-ventral da superfície lingual de oclusão dos incisivos inferiores (paraconido) (FIGURA 13):

0 - paraconido curto; 1 - paraconido alongado; 2 - paraconido bastante alongado.



A



B

Figura 13: Face lingual dos incisivos inferiores de **A.** *Pithecia* (MN 7662) e **B.** *Ateles* (MN 2900), ilustrando os estados extremos do caráter 15: paraconido dos incisivos bastante alongado e paraconido dos incisivos curto, respectivamente.

16) Desenvolvimento da base lingual do paraconido dos incisivos:

0 - reduzida ou ausente em I_{1-2} ; 1 - reduzida ou ausente em I_1 desenvolvida em I_2 ; 2 - desenvolvida em I_{1-2} .

17) Desenvolvimento de uma projeção na porção supra-distal (lateral) do paraconido de I_2 :

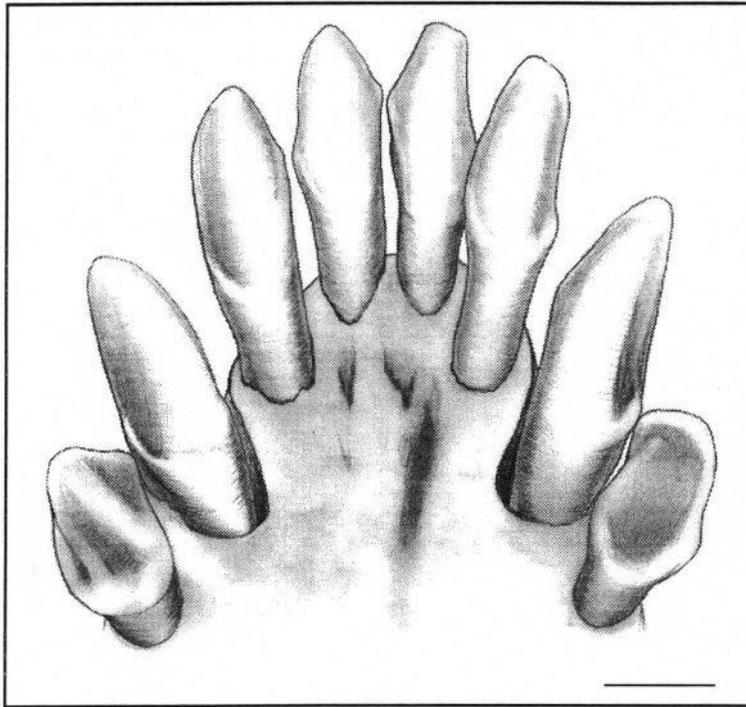
0 - ausente; 1 - presente, desenvolvida.

18) Padrão geral da morfologia da coroa dos incisivos inferiores (FIGURA 14):

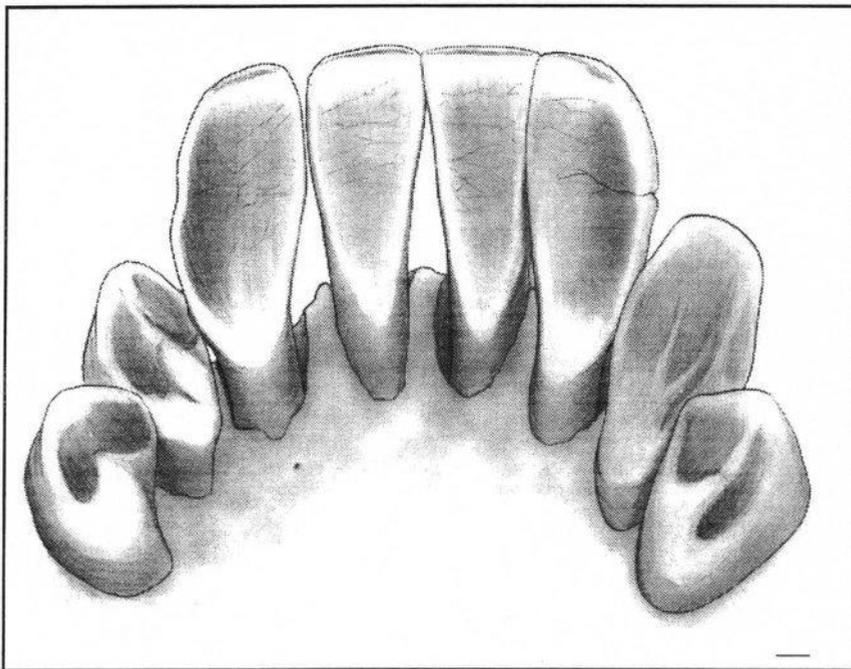
0 - incisivos espatulados; 1 - incisivos bunodontes. 2 - incisivos aproximando-se de uma forma cilíndrica, com o I_2 apresentando uma tendência caniniforme;

Os incisivos inferiores são geralmente espatulados, possuindo um grau de espatulamento variável em angulação (os pitecíneos possuem a condição mais extrema desse caráter).

A morfologia dos incisivos inferiores de *Cebuella* é muito semelhante à das formas de *Callithrix*, exceto pelo fato de I_2 ser mais caniniforme, e de ter os dois incisivos cilíndricos e pontiagudos (*Callithrix* só tem o I_2 cilíndrico). Esta tendência para dentes mais cilíndricos resulta na condição em que a face lingual de I_2 assumira posição quase perpendicular ao I_1 , com a aparente torção do I_2 para o interior da arcada.



A



B

Figura 14: Face lingual dos incisivos inferiores de **A.** *Cebuella* (MN 2782) e **B.** *Callicebus* (MN 11592), ilustrando os dois estados extremos do caráter 18 (padrão geral da morfologia dos incisivos inferiores): incisivos cilíndricos e incisivos espatulados, respectivamente.

19) Curvatura (angulação) da face interna de I₂:

0 - dente sem qualquer curvatura anterior aparente; 1 - dente recurvado anteriormente.

20) Ângulo de projeção dos incisivos em relação ao plano-base da inserção destes sobre a mandíbula:

0 - incisivos com projeção anterior não-evidente; 1 - incisivos com marcante projeção anterior.

21) Desenvolvimento da borda distal do metacingulido I₂:

0 - vestigial ou ausente; 1 - presente.

22) Desenvolvimento da região basal sob a face lingual dos incisivos inferiores:

0 - porção basal dos incisivos sem qualquer evidência do desenvolvimento de um cone; 1 - protoconido desenvolvido, formando um cone na extremidade lingual dos incisivos.

23) Disposição dos incisivos inferiores:

0 - dispostos em "V", alinhados à série dentária; 1 - dispostos em um arco fechado; 2 - incisivos dispostos em um arco mais aberto, quase alinhados entre si.

24) Desenvolvimento do paraestilido e metaestilido nos incisivos:

0 - ausentes; 1 - presentes.

25) Largura relativa do paraconido de I₂:

0 - estreito; 1 - alargado.

Canino superior

26) Desenvolvimento do entocíngulo do canino:

0 - vestigial ou ausente; 1 - desenvolvido.

27) Desenvolvimento de paraestilo e metaestilo no canino:

0 - paraestilo e metaestilo reduzidos ou ausentes; 1 - paraestilo ausente, metaestilo presente; 2 - paraestilo e metaestilo presentes.

Canino Inferior

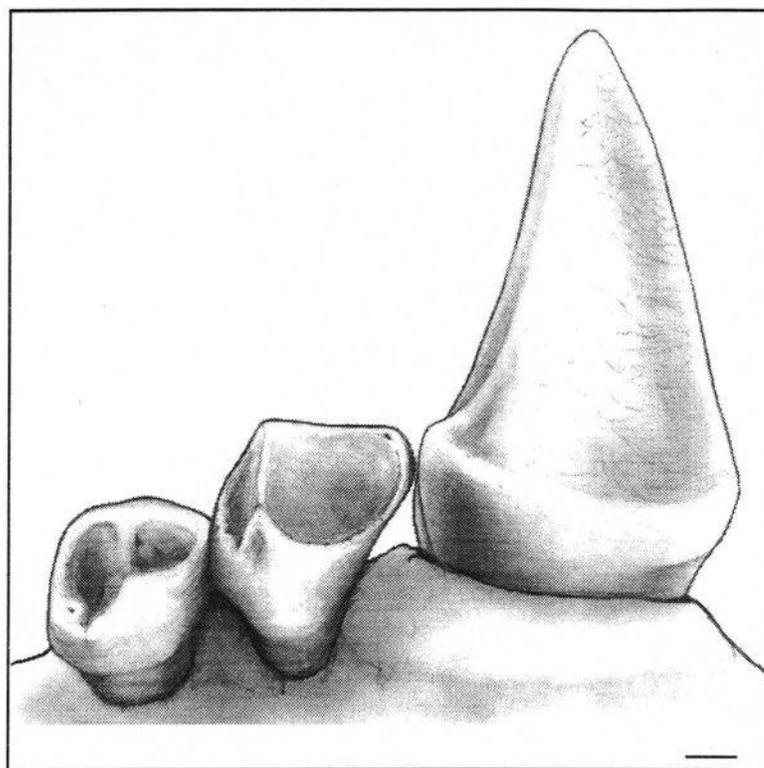
28) Desenvolvimento do entocingulido sob a face antero-lingual do canino:

0 - vestigial ou ausente; 1 - presente.

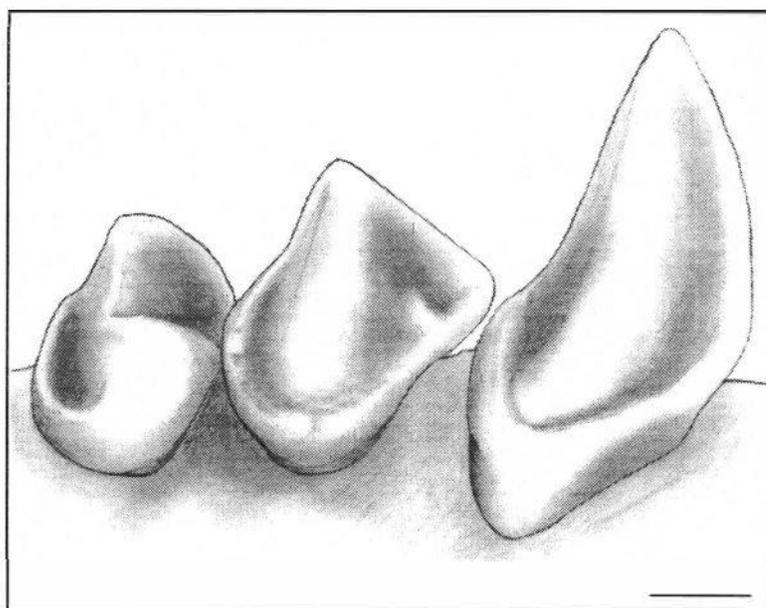
Este caráter é sexualmente dimórfico em *Cebus* e *Saimiri*.

29) Desenvolvimento do entocingulido sob a face disto-lingual do canino**(FIGURA 15):**

0 - vestigial ou ausente; 1 - presente, pouco desenvolvido; 2 - presente, bem desenvolvido.



A



B

Figura 15: Face lingual de **A.** *Pithecia* (MN 3322) e **B.** *Callimico* (MN 11355), ilustrando dois caracteres: Caráter 29 - desenvolvimento do entocíngulo sob a face disto-lingual do canino (reduzido e presente, respectivamente); Caráter 30 - forma geral do canino (piramidal e triangular, respectivamente).

30) Forma geral do canino sob a face labial (FIGURA 15):

0 - triangular, em forma de cone; 1 - piramidal, comprimido lateralmente (padrão pitecíneo); 2 - cilíndrico.

31) Projeção lateral do canino sobre a mandíbula:

0 - canino sem projeção lateral aparente; 1 - canino com projeção lateral pouco evidente; 2 - canino com projeção lateral drástica.

32) Posição relativa de C-P2 inferior:

0 - dentes em contato; 1 - dentes separados por um diástema.

Variável entre as espécies de *Callitrix*, *Saguinus*, *Aotus*. Em *Pithecia*, *Chiropotes* e *Cacajao* varia desde os dentes em contato, até diferentes tamanhos de diástema.

Pré-molares e molares superiores

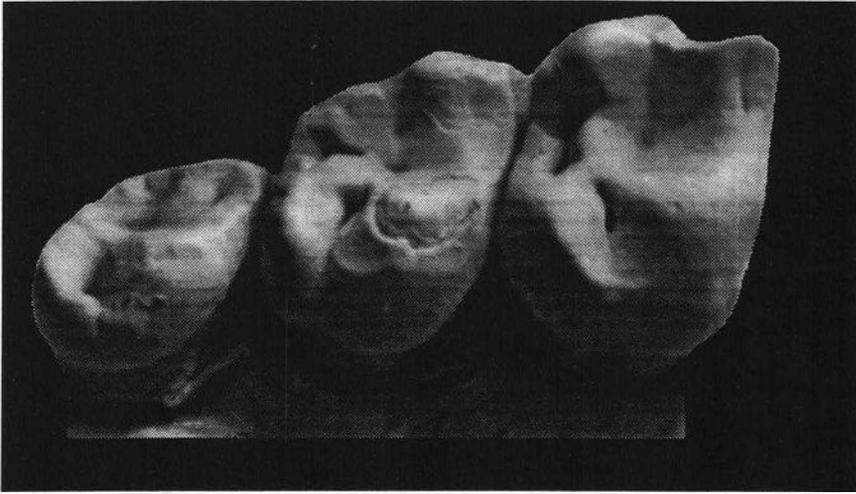
33) Textura do esmalte dos pré-molares e molares (FIGURA 16):

0 - superfície lisa; 1 - superfície rugosa.

Em *Callicebus* a rugosidade do esmalte tem graus diferentes entre as espécies.

34) Desenvolvimento do protocone em P²:

0 - vestigial ou ausente; 1 - desenvolvido.



A



B

Figura 16: Série molar superior de A. *Cebus* (MN 23525) e B. *Pithecia* (MN 7662), ilustrando o caráter da textura do esmalte dos dentes molariformes (caráter 33: superfície lisa e superfície rugosa, respectivamente).

35) Desenvolvimento relativo do protocone em P³⁻⁴:

0 - presente, desenvolvido; 1 - reduzido ou ausente.

36) Tamanho relativo dos pré-molares superiores (visão labial):

0 - os três pré-molares têm mais ou menos a mesma altura; 1 - P² é o maior da série; 2 - P⁴ é o maior da série.

37) Posição relativa do protocone nos pré-molares:

0 - em todos os pré-molares tem posição anterior ao paracone; 1 - em P² tem posição mesial, em P³⁻⁴ tem posição anterior; 2 - em todos os pré-molares tem posição mesial, paralelo ao paracone;

38) Desenvolvimento do entocíngulo dos pré-molares:

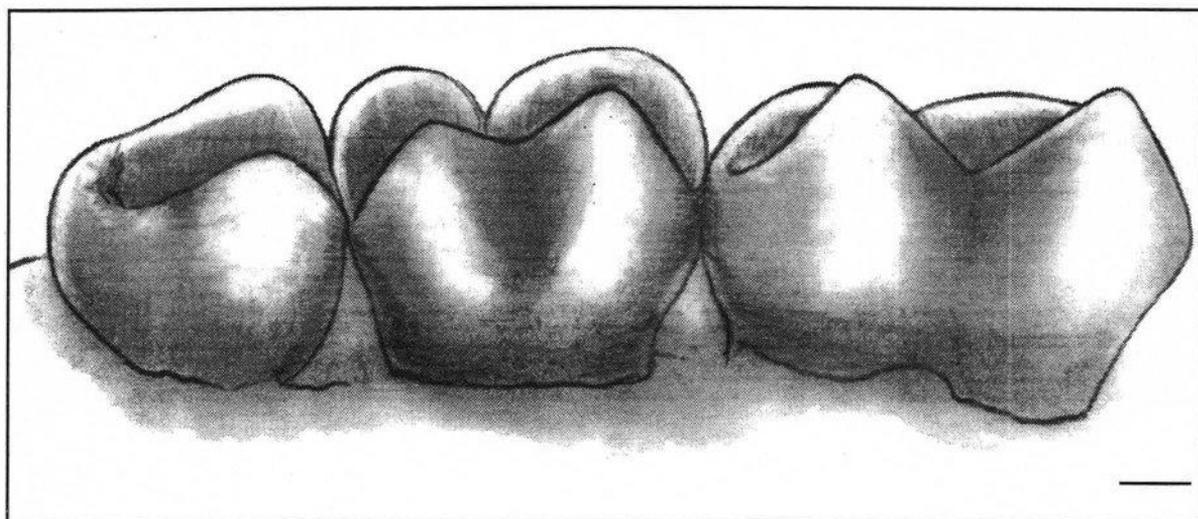
0 - entocíngulo reduzido ou ausente em toda a série; 1 - presente, desenvolvido.

39) Posição relativa do hipocone nos molares:

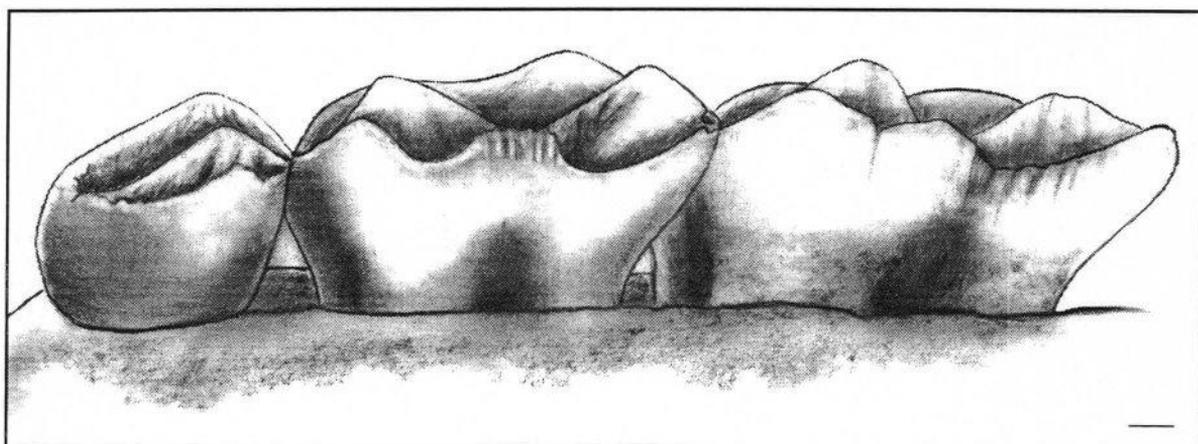
0 - hipocone desenvolvido, alinhado ao protocone; 1 - hipocone situado mais lingualmente ao protocone (não-alinhado).

40) Desenvolvimento do mesoestilo nos molares (FIGURA 40):

0 - ausente; 1 - presente.



A



B

Figura 17: Face labial da série molar superior **A.** *Lagothrix* (MN 2722) e **B.** *Alouatta* (MN 21129), ilustrando o caráter 40 (desenvolvimento do mesoestilo nos molares).

41) Desenvolvimento do entocíngulo de M^{1-2} :

0 - reduzido ou ausente; 1 - desenvolvido.

42) Tamanho relativo do hipocone e protocone em M^{1-2} :

0 - hipocone com tamanho semelhante ao do protocone em M^{1-2} ; 1 - hipocone com tamanho semelhante no M^1 e menor que o protocone no M^2 ; 2 - hipocone menor que o protocone em M^{1-2} ; 3 - hipocone ausente.

43) Tamanho relativo do paracone e metacone em M^{1-2} :

0 - o metacone tem tamanho semelhante ao do paracone em M^{1-2} ; 1 - o metacone tem tamanho semelhante ao do paracone em M^1 , e menor que este em M^2 ; 2 - o metacone é menor que o paracone em M^{1-2} .

44) Desenvolvimento do M^3 :

0 - M^3 maior que M^1 ; 1 - M^3 menor que M^1 , com até a metade do tamanho deste; 2 - M^3 reduzido, menor que a metade do tamanho de M^1 ; 3 - M^3 ausente.

45) Desenvolvimento da epimetacrista em M^{1-2} :

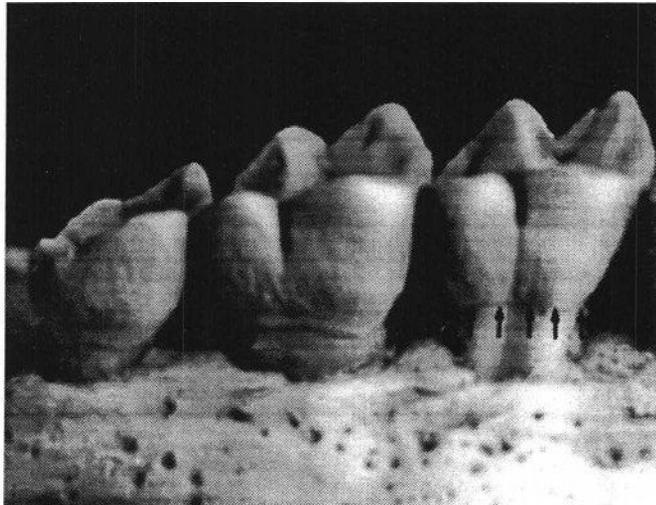
0 - desenvolvida; 1 - reduzida ou ausente.

46) Desenvolvimento do metaconule nos molares:

0 - vestigial ou ausente; 1 - presente.



A



B

Figura 18: Série molar superior, face lingual, de **A.** *Callimico* (MN 11355) e **B.** *Lagothrix* (MN 2722), ilustrando o desenvolvimento do entocíngulo de M1-2 (caráter 41): desenvolvido e ausente, respectivamente.

47) Paracone e metacone, posição relativa em M¹⁻²:

0 - cones de certa forma separados por um espaço; 1 - cones com contato observável entre as paredes internas na base de cada uma delas; 2 - as duas paredes internas estão em contato, com suas porções basais imersas uma na outra.

48) Desenvolvimento da pré-hipocrista dos molares:

0 - vestigial ou ausente; 1 - presente, reduzida.

49) Forma geral das cúspides dos molares superiores (FIGURA 19):

0 - pontiagudas, altas; 1 - arredondadas, bunodontes; 2 - curtas, muito baixas.

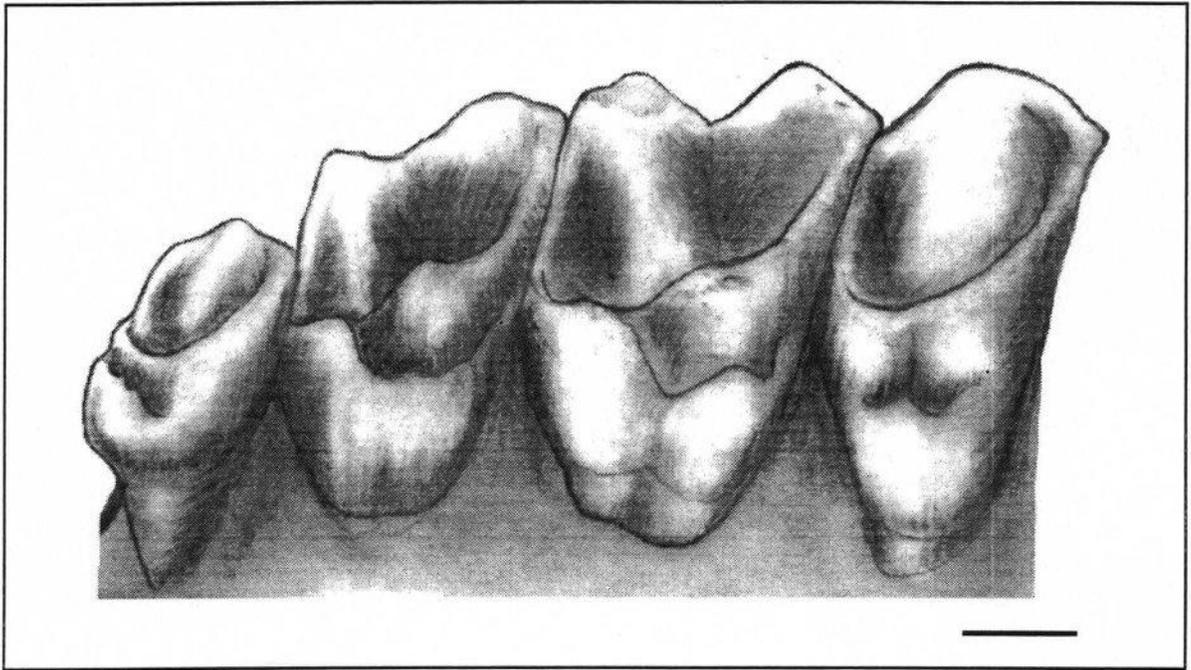
50) Desenvolvimento da pré-protocrista nos molares:

0 - presente; 1 - vestigial ou ausente.

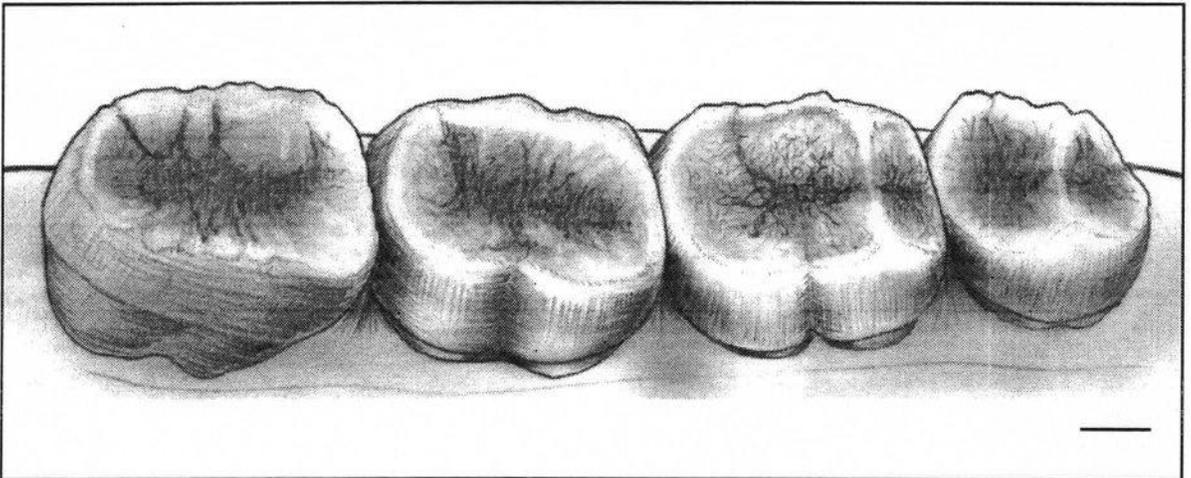
Entre os platirrinos esta crista parece apresentar uma tendência à redução.

51) Tipo de contato da pós-protocrista nos molares:

0 - conecta-se ao hipocone; 1 - estende-se até a porção distal da base do metacone, orientada em direção ao metacíngulo; 2 - conecta-se diretamente ao metacone (hipometacrista).



A



B

Figura 19: Série molar superior, em visão lingual, de **A.** *Saimiri* (MN 20563) e **B.** *Cacajao* (MN 2437), ilustrando o caráter 49 - forma geral das cúspides dos molares: pontiagudas (altas) e curtas (baixas), respectivamente.

52) Desenvolvimento do ectocíngulo nos pré-molares:

0 - reduzido ou ausente; 1 - desenvolvido, formando uma borda bem destacada.

Este caráter é variável entre as espécies de *Callicebus* estudadas.

Pré-molares e molares inferiores

53) Desenvolvimento do metaconido em P₂:

0 - vestigial ou ausente; 1 - presente.

54) Forma geral das cúspides dos molares inferiores (a profundidade do talonido e trigonido):

0 - cúspides cilíndricas (coroa alta); 1 - cúspides alongadas, cuspiformes (coroa alta); 2 - cúspides bunodontes, arredondadas (coroa baixa); 3 - cúspides reduzidas praticamente não-destacadas da coroa.

55) Desenvolvimento da epi-protocrístide nos molares:

0 - presente, desenvolvida; 1 - presente, pouco desenvolvida (reduzida).

56) Desenvolvimento do entoconido e hipoconido em P₃:

0 - vestigiais ou ausentes; 1 - presentes.

57) Desenvolvimento do entoconido e hipoconido em P₄:

0 - hipoconido e entoconido desenvolvidos; 1 - hipoconido reduzido, entoconido desenvolvido; 2 - hipoconido e entoconido vestigiais ou ausentes.

58) Desenvolvimento do metaconido em P₃:

0 - presente; 1 - ausente.

59) Tamanho relativo dos pré-molares inferiores:

0 - P₂ é o maior da série decrescente de tamanho dos pré-molares; 1 - P₂ é o maior da série pré-molar, e P₃₋₄ têm aproximadamente a mesma altura; 2 - os três pré-molares têm aproximadamente a mesma altura.

60) Desenvolvimento do hipoconulido em M₁₋₂:

0 - desenvolvido em ambos os molares; 1 - desenvolvido em M₁, vestigial ou ausente em M₂; 2 - vestigial ou ausente em ambos os molares.

61) Projeção lingual do talonido dos pré-molares:

0 - não -evidente; 1 - evidente.

62) Desenvolvimento da porção basal dos pré-molares sob a face labial:

0 - os pré-molares não têm qualquer abaulamento destacado da parede labial dos dentes; 1 - os pré-molares possuem um abaulamento marcante na porção basal de sua parede labial.

63) Tamanho relativo do entoconido e hipoconido em M₁₋₂:

0 - entoconido maior que o hipoconido; 1 - entoconido com tamanho muito próximo ao do hipoconido; 2 - entoconido desenvolvido, porém menor que o hipoconido.

64) Desenvolvimento da entocrístide (que conecta o entoconido ao metaconido):

0 - a crista é profunda, formando um "V"; 1 - crista rasa.

65) Posição relativa da pré-hipocrístide nos molares:

0 - a crista não invade a coroa do molar, conectando-se à parede externa do trigonido; 1 - a crista invade a coroa do molar, conectando-se à parede interna do talonido.

66) Padrões de desenvolvimento do M_3 :

0 - M_3 é o maior dente em uma série crescente de tamanho; 1 - M_3 tem tamanho semelhante ao dos outros molares; 2 - M_3 é o menor dente em uma série decrescente de tamanho; 3 - M_3 ausente.

67) Altura relativa do protoconido e hipoconido nos molares:

0 - protoconido e hipoconido com alturas semelhantes; 1 - hipoconido um pouco menor que o protoconido.

68) Largura relativa do trigonido e do talonido dos molares (eixo labio-lingual):

0 - trigonido e talonido com largura semelhante; 1 - talonido mais largo que o trigonido.

69) Desenvolvimento do entocingulido em P_2 :

0 - desenvolvido; 1 - ausente.

70) Posição relativa do protoconido e metaconido nos molares:

0 - metaconido e protoconido alinhados; 1 - metaconido posicionado mais distalmente em relação ao protoconido.

71) Desenvolvimento do paraconido nos molares:

0 - presente; 1 - vestigial ou ausente.

72) Desenvolvimento da epi-hipocrístide em M₃:

0 - presente; 1 - vestigial ou ausente;

73) Inclinação da parede labial do P₂ para a região interior da arcada:

0 - não-evidente; 1 - evidente.

74) Desenvolvimento de uma fossa entre as cúspides labiais dos molares inferiores:

0 - presente; 1 - vestigial ou ausente.

Mandíbula**75) Posição relativa do processo coronóide e processo condilar:**

0 - processos bem afastados um do outro; 1 - processos posicionados próximos um do outro.

76) Altura relativa entre o processo coronóide e o processo condilar:**(não-ordenado)**

0 - processo coronóide pouco mais alto que o processo condilar, com alturas próximas; 1 - processo coronóide claramente mais alto que o processo condilar; 2 - processo coronóide mais baixo que o processo condilar.

77) Forma da borda ventro-distal do ramo mandibular: (ordenado)

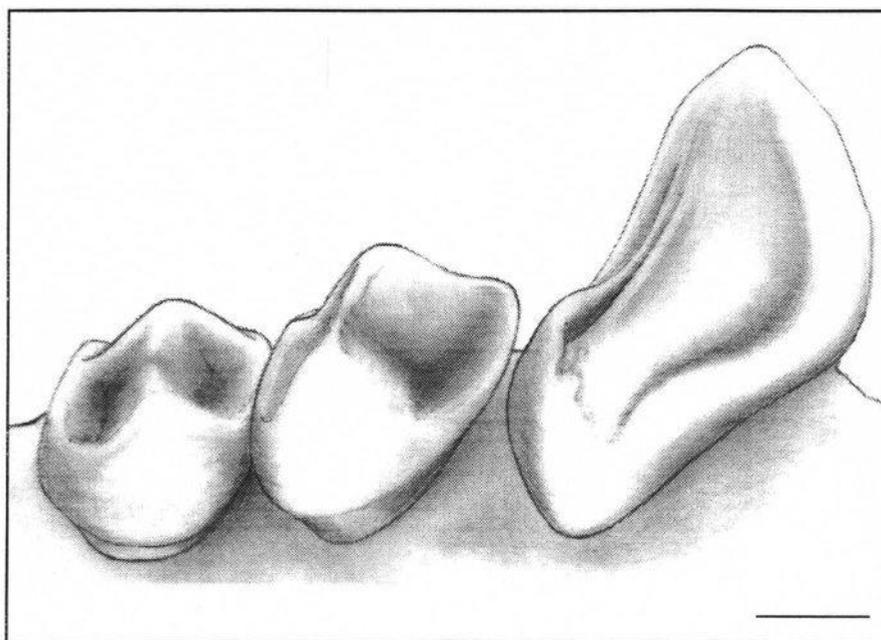
0 - retangular; 1 - arredondada; 2 - arredondada, com projeção distal.

78) Desenvolvimento do processo angular:

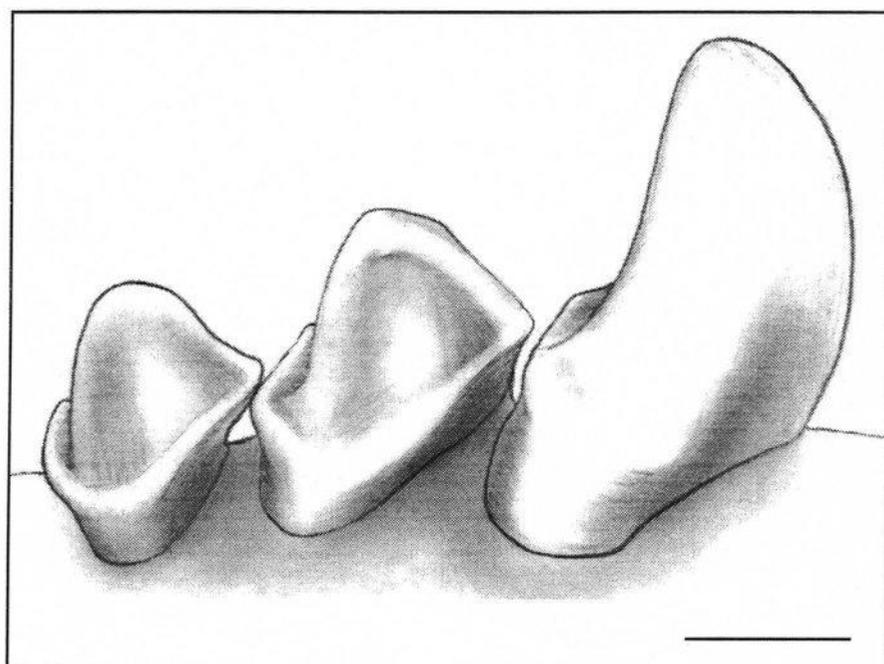
0 - processo vestigial ou ausente; 1 - processo destacado sob a forma de uma extremidade.

Caráter variável em *Aotus*.

Os platirrinos que apresentam uma borda distal da mandíbula arredondada não apresentam processo angular desenvolvido em forma de ponta, porém existem alguns platirrinos que apresentam uma borda distal da mandíbula retangular e que também não possuem este processo.



A



B

Figura 20: Face lingual dos dentes inferiores C-P₃, ilustrando o caráter de desenvolvimento do metaconido em P₂: presente em **A**. *Cebus* (MN 23525) e ausente em **B**. *Cebuella* (MN 2782).

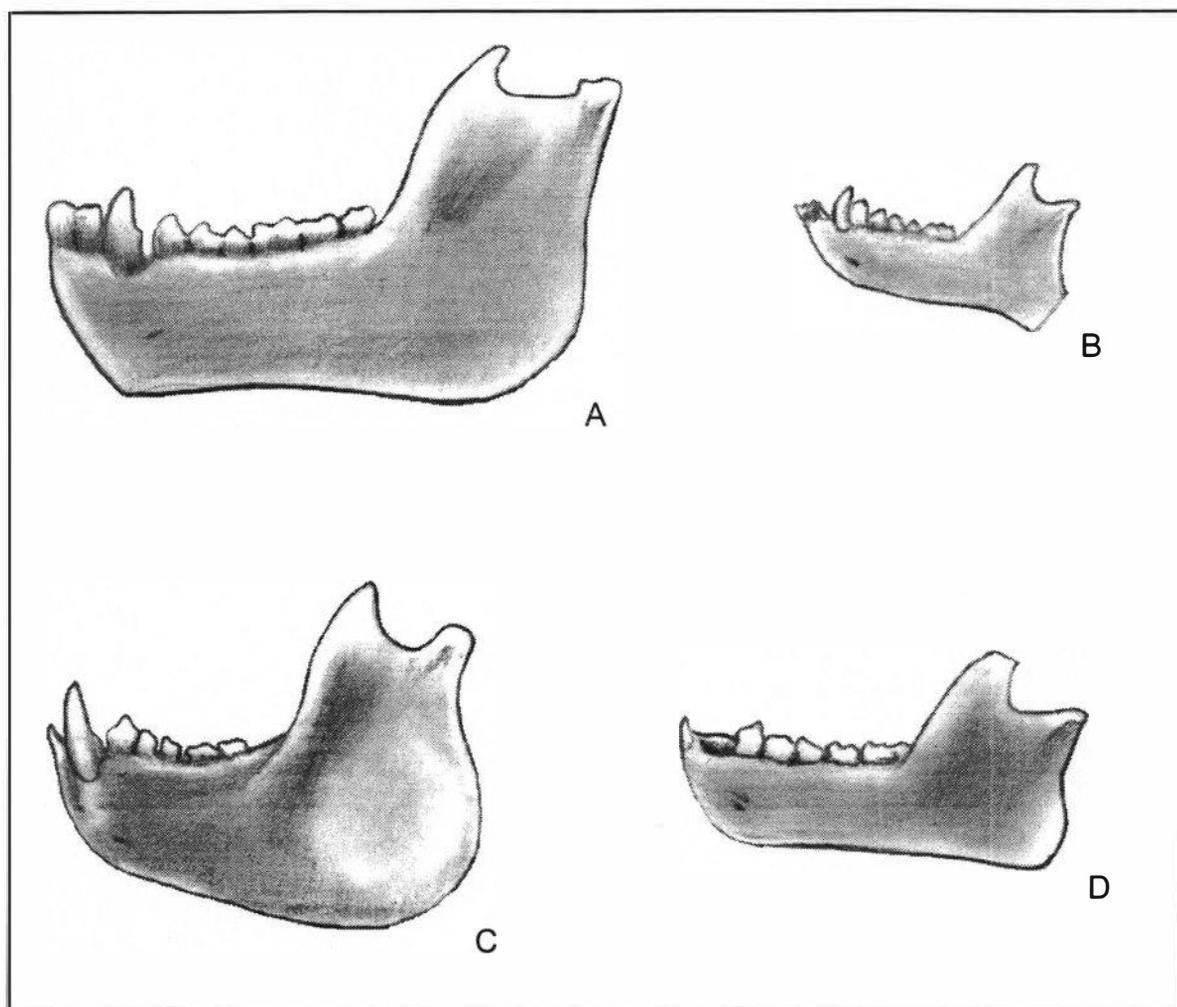


Figura 21: Dentários de: **A.** *Ateles* (MN 6037) e **B.** *Leontopithecus*, ilustrando o desenvolvimento do processo angular (caráter 78) - vestigial ou ausente e desenvolvido, respectivamente; **C.** *Pithecia* (MN 3305) e **D.** *Cebus* (MN 23526)), ilustrando o desenvolvimento da borda ventro-distal da mandíbula (caráter 77) - borda arredondada (com projeção distal) e borda retangular, respectivamente.

79) Desenvolvimento do plano superior da região anterior (interna) da mandíbula:

0 - apresentando uma inclinação drástica, quase perpendicular ao plano da base da mandíbula; 1 - apresentando uma suave inclinação, tendendo a paralelo ao plano da base da mandíbula.

80) Desenvolvimento da área de inserção do *pterygoideus internus* na mandíbula:

0 - a área de inserção pouco demarcada, sem qualquer condição abaulada na superfície externa da mandíbula; 1 - a área de inserção forma uma concavidade marcante, visível na superfície externa da mandíbula.

Além dos 80 caracteres acima formulados, 25 outros, sintetizados por HOROVITZ (1999) a partir da literatura pertinente, são incluídos de maneira a dar maior abrangência a esta análise filogenética.

81) Número de filhotes por gestação:

0 - um; 1 - dois.

82) Número de vértebras lombares:

0 - maior do que cinco; 1 - menor ou igual a cinco.

83) Desenvolvimento do polegar:

0 - reduzido ou ausente; 1 - presente.

84) Desenvolvimento da superfície ventral da cauda:

0 - lisa; 1 - digitada.

85) Desenvolvimento de garras nos dígitos das mão e dos pés com exceção do *hallux*:

0 - ausente; 1 - presente.

86) Desenvolvimento do forame pós-glenóide:

0 - ausente; 1 - reduzido; 2 - largo.

87) Ossificação do *tentorium cerebelli*:

0 - ausente; 1 - presente.

88) Ouvido médio, desenvolvimento da pneumatização da região ântero-ventral:

0 - ausente; 1 - presente.

89) Desenvolvimento dos canais longitudinais do modíolo no ouvido médio:

0 - ausente; 1 - presente sob a forma de um par proeminente.

90) Profundidade da fossa pterigóide:

0 - profunda; 1 - rasa.

91) Desenvolvimento de um canal que conecta o seio sigmóide e a fossa subarcuata:

0 - ausente; 1 - presente.

92) Exposição do vômer na órbita:

0 - ausente; 1 - presente.

93) Forma da ectotimpânica:

0 - em forma de um tubo ossificado; 1 - em forma de anel.

94) Desenvolvimento do forame temporal:

0 - presente e largo; 1 - reduzido ou ausente.

95) Posição do globo ocular em relação à estrutura óssea de sustentação:

0 - parcialmente envolvida por esta; 1 - completamente envolvida.

96) Capacidade craniana:

0 - menor que 15 cm^3 ; 1 - maior que 15 cm^3 .

97) Extensão ventral do arco zigomático:

0 - abaixo do plano do nível alveolar; 1 - acima do plano da borda.

98) Contato da região do *pterion*:

0 - contato zigomático-parietal; 1 - contato frontal-alisfenóide.

99) Profundidade da fossa nasal:

0 - mais estreita que o palato ao nível do M¹; 1 - mais alargada.

100) Posição vertical do forame infraorbital em relação ao plano dos dentes maxilares (*Frankfurt plane*):

0 - acima do intervalo entre M¹ e P⁴; 1 - acima do intervalo entre P⁴ e P³; 2 - acima do pré-molar mais anterior.

101) Tamanho do forame zigomatico-facial em relação à largura do M¹:

0 - pequeno; 1 - largo.

102) Número de pré-molares:

0 - dois; 1 - três.

103) Forma geral das narinas:

0 - orientadas anteriormente, paralelas (*narrow nose*); 1 - orientadas lateralmente (*broad nose*).

104) Forma da articulação carpo-metacarpo:

0 - superfície de articulação que permite liberdade maior de movimentos, exceto rotações axiais; 1 - mobilidade articular ausente.

105) Desenvolvimento de bochechas:

0 - presente; 1 - ausente.

5.2. Análises de parcimônia – congruência interna da morfologia dentária

As topologias resultantes das análises das etapas I, II e III, que se referem à utilização das três opções de enraizamento e diferentes parcelas do conjunto de caracteres formalizados para o aparelho mastigatório (e seus respectivos resultados), encontram-se descritas no Apêndice 3. A seguir são feitos breves comentários sobre estas topologias, com ênfase especial à etapa IV.

Etapa I. Análise da mandíbula e dentes inferiores dos gêneros recentes

A utilização de *Pygathrix* ou *Tarsius* como referências de enraizamento para os caracteres da dentição inferior e mandíbula apresentou resultados distintos. Ao enraizar com *Pygathrix*, um clado formado por *Aotus* e *Callicebus* aparece como grupo-irmão dos pitecíneos, que emergem após o clado mais basal, formado por *Cebus* e *Saimiri*. Os atelíneos apresentam-se monofiléticos e na condição de grupo-irmão do clado formado pelos calitriquíneos. Ao utilizar *Tarsius*, a topologia se inverte de certa maneira: os calitriquíneos apresentam-se como um grupo basal, parafilético, formado por três grupos: a) grupos de espécies de *Callithrix* e *Cebuella*, b) *Saguinus* e *Leontopithecus*, c) *Callimico*. Esta "inversão" ocorre não somente nesta etapa de análise mas também nas outras análises onde esta opção de enraizamento é utilizada. Os cebíneos também emergem de maneira parafilética, porém o grupo Atelidae se mantém monofilético, formado pelos pitecíneos e atelíneos.

Etapa II. Análise do palato e dentes superiores dos gêneros recentes

Esta análise apresentou maiores incongruências entre as três opções de enraizamento. Os resultados de destaque, a partir da análise que utiliza *Tarsius* e *Aegyptopithecus* como grupo-externo, são o monofiletismo dos calitriquíneos e pitecíneos. A opção de enraizamento com *Pygathrix* resulta no posicionamento de *Alouatta* e *Brachyteles* na condição de clado basal (diferindo dos resultados anteriores), seguido por um clado formado por dois grupos: a) pitecíneos e b) cebíneos, *Atelles* e *Lagothrix*. Os calitriquíneos permanecem em um mesmo grupo monofilético, assim como na análise utilizando *Tarsius*. Nesta etapa de análise *Cebuella* representa a forma irmã de *Callithrix* gr. *argentata* em todas as opções de enraizamento.

Etapa III. Análise da morfologia do aparelho mastigatório, dos gêneros recentes

Entre as três opções de enraizamento, os calitriquíneos formam um grupamento coeso com exceção da análise com *Tarsius*. Os pitecíneos formam um grupo monofilético nas três análises, e os cebíneos só se apresentam parafiléticos na análise com *Aegyptopithecus*. O clado formado por *Alouatta* e *Brachyteles* flutua entre as topologias resultantes das três análises. *Ateles* e *Lagothrix* ocupam diferentes posições entre as análises.

Etapa IV. Análise da morfologia do aparelho mastigatório, recentes e fósseis

Grupo-interno: todos gêneros recentes + formas fósseis (21 táxons)

Grupo-externo: *Aegyptopithecus*, *Pygathrix*

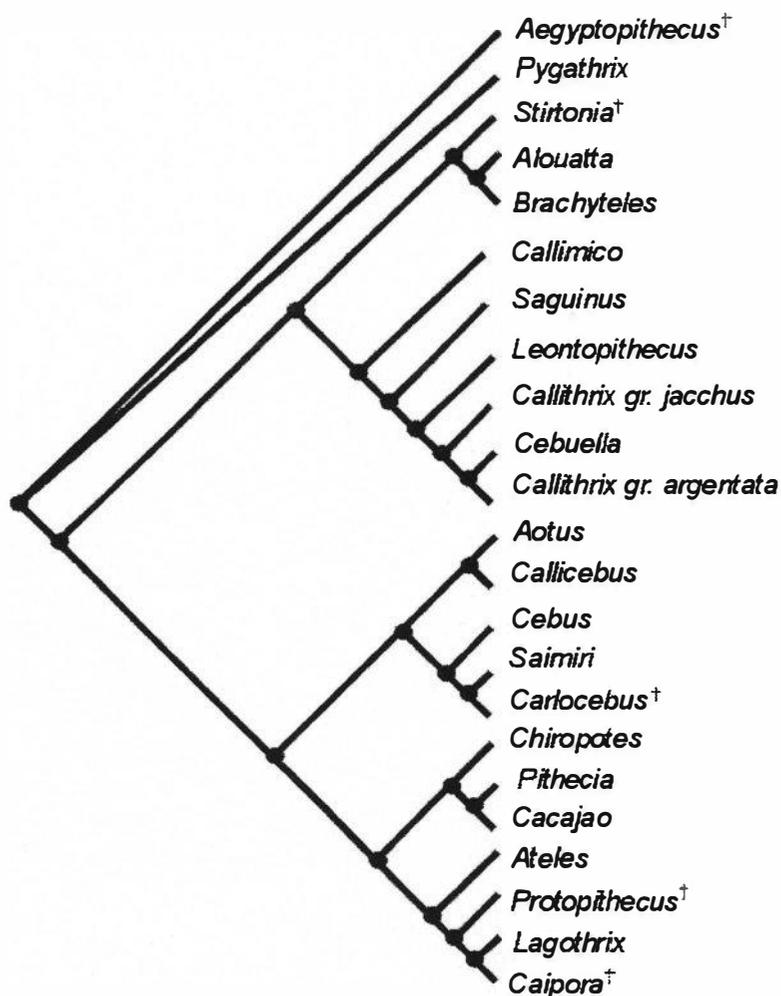
Número de caracteres analisados: 84

Resultados (caracteres não-ordenados):

- Opção m*bb* – 4 árvores (251 passos, ci 46, ri 66).
- Opção m*bb* com ponderação sucessiva – 1 árvore (717 passos, ci 69,

ri 83).

Figura 22: Árvore com ponderação sucessiva:



Nesta análise pode-se observar que os calitriquíneos apresentam-se como elementos de um grupo monofilético, assim como os cebíneos (incluindo *Carlocebus*). As maiores divergências em relação às etapas anteriores parecem ocorrer no parafiletismo de *Atelidae*, onde há a formação de um clado composto por *Stirtonia*, *Alouatta* e *Brachyteles*, que ocupa posição mais basal entre os platirrinos, e outro formado pelos pitecíneos e os atelinos (incluindo os fósseis brasileiros *Caipora* e *Protopithecus*), ressalta-se ainda que esses resultados não-corroboram o monofiletismo de *Cebidae*.

5.3 Etapa V. Análise da totalidade dos caracteres, incluindo recentes e fósseis

Nesta análise, ao conjunto total de séries de transformação hipotetizados para morfologia do aparelho mastigatório são adicionados os atributos biológicos sintetizados por HOROVITZ (1999). Assim, a matriz total compreendendo 105 caracteres é submetida à seguinte análise de parcimônia:

Grupo-interno: todos gêneros recentes + formas fósseis (21 táxons)

Grupo-externo: *Aegyptopithecus*, *Pygathrix*

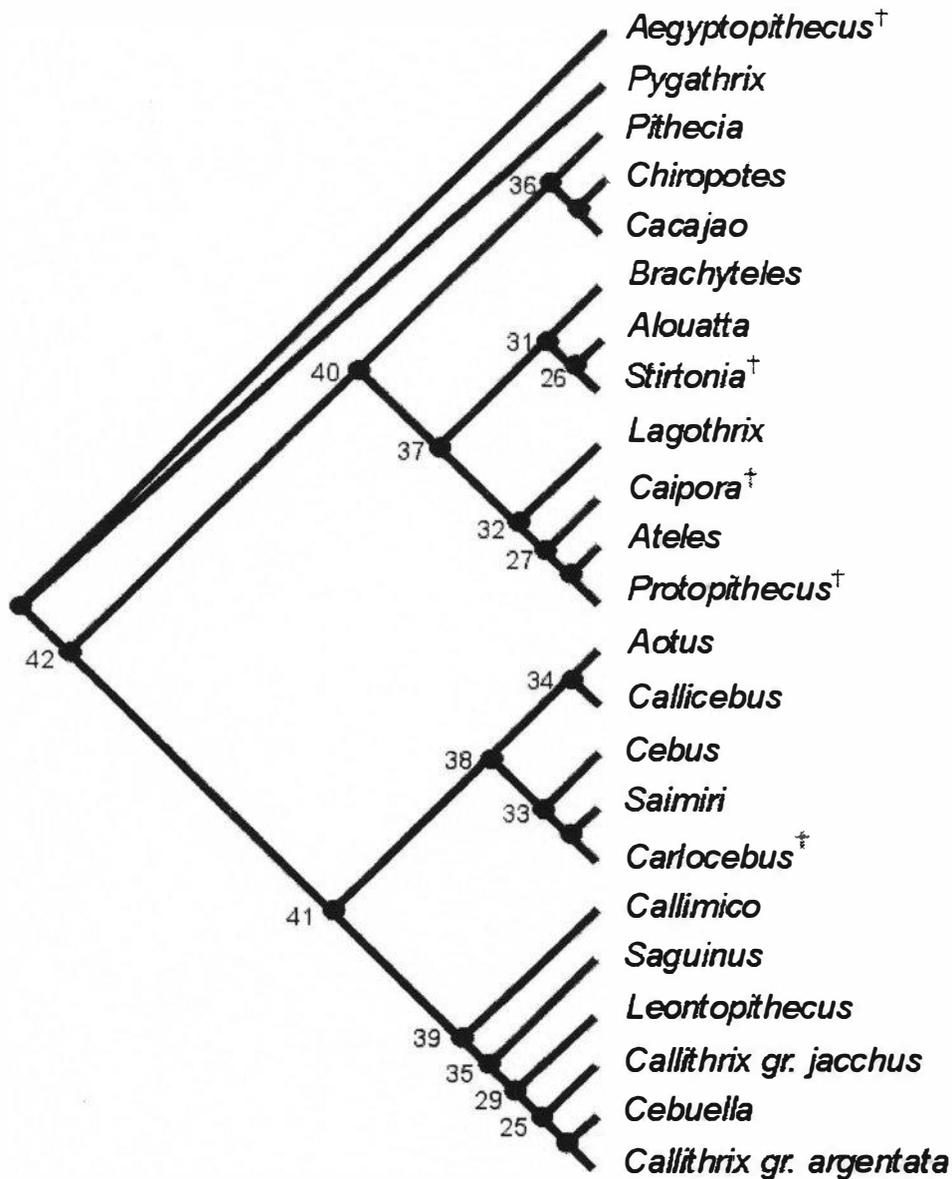
Número de caracteres analisados: 105

Resultados (caracteres não-ordenados):

- Opção m*bb* – 40 árvores (289 passos, ci 48, ri 67).
- Opção m*bb* com ponderação sucessiva – 1 árvore (889 passos, ci 72,

ri 85).

Figura 23: Árvore com ponderação sucessiva - os clados encontram-se numerados conforme default do Hennig86.



A tabela referente à distribuição dos caracteres e valores "estatísticos" produzidas pelo programa Hennig86 para esta análise encontram-se em anexo (Apêndice 4). Esta última e mais abrangente etapa de análise é interpretada como a principal proposta filogenética a ser discutida nesta dissertação. Desta maneira, os comentários a seguir referem-se exclusivamente à esta árvore final.

A análise dos 21 táxons terminais mais os 2 grupos-externos utilizando a totalidade de caracteres listados nesta dissertação, através da opção m* bb* do Hennig86, resultou em 40 árvores igualmente parcimoniosas. Após a ponderação sucessiva foi obtida como resultado 1 árvore completamente resolvida com 889 passos, índice de consistência 72 e índice de retenção 85.

Esse esquema hierárquico pode ser resumido da seguinte maneira: Platyrrhini emerge numa dicotomia clara entre Cebidae e Atelidae. Cebidae compreende os grupos Cebinae e Callitrichinae. Cebinae é formado por um clado mais basal composto por *Aotus* e *Callicebus* e outro clado-irmão composto por *Cebus*, *Saimiri* e *Carlocebus*. Callitrichinae é formado por uma seqüência composta por *Callimico*, *Saguinus*, *Leontopithecus*, *Callithrix* gr. *jacchus*, *Cebuella* e *Callithrix* gr. *argentata* – destacando-se aqui a inclusão de *Cebuella* entre as espécies de *Callithrix*.

Atelidae é composto pelo grupo dos pitecíneos e dos atelíneos. Por sua vez, os atelíneos dividem-se em alouatinos (representados por *Stirtonia*, *Alouatta* e *Brachyteles*) e atelinos (representados por *Caipora*, *Ateles*, *Lagothrix* e *Protopithecus*). Os pitecíneos incluem *Pithecia* (como o membro menos derivado do grupo), *Chiropotes* e *Cacajao*.

Comparando-se as topologias da etapa IV com a filogenia proposta, percebe-se que as maiores incongruências estão no não-monofiletismo de

Cebidae e Atelidae e nas relações entre os atelinos, alouatinos (incluindo os fósseis) e pitecíneos.

5.3.1. Séries de transformação de caracteres

A evolução dos caracteres no diagrama hierárquico ilustrado na figura 23 é discutida abaixo. Cabe ressaltar que a distribuição dos caracteres extremamente homoplásticos (não informativos) não foram aqui apreciadas.

Caráter 1 (ci 20, ri 0)

O estado no qual os incisivos encontram-se dispostos em um arco fechado é sinapomorfia de Platyrrhini, com a condição em que os incisivos apresentam-se com tendência a um alinhamento surgindo independentemente em *Brachyteles*, *Lagothrix*, *Protopithecus* e *Saimiri*. Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 2 (ci 100, ri 100)

A presença de um metaestilo no I¹ é sinapomorfia do Clado 25, que inclui as espécies de *Callithrix* e *Cebuella pygmaea*. Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 3 (ci 100, ri 100)

A presença de metaestilo e paraestilo no I² é sinapomorfia do Clado 25, que inclui as espécies de *Callithrix* e *Cebuella pygmaea*. Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 4 (ci 66, ri 66)

A condição plesiomórfica, onde os incisivos apresentam uma certa inclinação dorsal, trata-se de uma sinapomorfia de Platyrrhini (Clado 42). O estado onde os dentes tendem a apresentar uma posição perpendicular ao plano do palato é encontrado em *Pygathrix*, ocorrendo uma reversão para este estado em *Aotus*. A inclinação drástica dos incisivos é sinapomorfia do Clado 36, que inclui *Pithecia*, *Chiropotes* e *Cacajao*. Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 5 (ci 50, ri 85)

A condição na qual a porção basal dos incisivos apresenta-se abaulada ocorre de maneira independente no Clado 32 (*Lagothrix* (*Caipora* (*Ateles*, *Protopithecus*))) - atelíneos e no Clado 38 ((*Aotus*, *Callicebus*) *Cebus* (*Saimiri*, *Carlocebus*)) - cebíneos. Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 6 (ci 40, ri 62)

O estado derivado onde as coroas dos incisivos estão orientadas para a porção distal do palato pode ser considerado sinapomorfia de Platyrrhini, com reversão à condição plesiomórfica em *Ateles* e nos Clados 34 e 25. A condição onde as coroas dos incisivos estão rotacionadas internamente é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos). Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 7 (ci 66, ri 50)

A presença de cúspide acessória nos incisivos é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos). Uma mudança para o estado no qual esta cúspide está desenvolvida somente no I¹ ocorre dentro deste clado em *Chiropotes* e *Callicebus*, podendo ser interpretadas como surgimentos independentes. Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 8 (ci 100, ri 100)

O estado derivado, no qual os incisivos superiores apresentam um paracone extremamente alongado, é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos). Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 9 (ci 25, ri 57)

Este caráter pode ser otimizado com uma reversão ao estado plesiomórfico (pré-maxila com projeção anterior marcante) no Clado 40 (atelídeos). Ou ainda, este estado pode ser considerado sinapomórfico para Platyrrhini, com surgimento independente do estado derivado em *Pygathrix* e no Clado 41 (cebíneos). Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 10 (ci 50, ri 50)

A condição na qual os incisivos possuem tamanhos semelhantes é sinapomorfia do Clado 31. Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 11 (ci 33, ri 77)

O estado derivado deste caráter é a presença de coroas altas nos incisivos. Pode ser interpretado como sinapomorfia de Platyrrhini, com reversão ao estado plesiomórfico nos Clados 26, 32 (atolíneos) e 38 (cebíneos). Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 12 (ci 100, ri 100)

Na otimização deste caráter, a condição na qual as cristas estão bem desenvolvidas pode ser considerada como sinapomorfia do clado formado por *Chiropotes* e *Cacajao*, e o estado no qual as cristas estão presentes de maneira reduzida uma sinapomorfia dos pitecíneos. Em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 13 (ci 25, ri 25)

A posição relativa do segundo incisivo e do canino inferior é um caráter bastante homoplástico, variável entre as espécies de *Callithrix*, *Cebus* e *Aotus*. Desta maneira, para esses foi considerado como condição indeterminada). Pode ser interpretado como uma ocorrência independente do estado derivado no nó 37 (com posterior reversão em *Alouatta* e *Ateles*) e em *Leontopithecus*. Também em *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado, porém não haver material para a diagnose.

Caráter 14 (ci 100, ri 100)

A condição na qual os incisivos inferiores têm tamanhos semelhantes é sinapomorfia do Clado 32 (*Lagothrix* (*Caipora* (*Ateles*, *Protopithecus*))). Em *Aegyptopithecus*, *Pygathrix*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não ser possível a formalização da diagnose.

Caráter 15 (ci 100, ri 100)

O estado onde os incisivos têm paraconido alongado é autapomorfia de *Callicebus*. O alogamento drástico do paraconido é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos). Em *Aegyptopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado de vido à impossibilidade de se formalizar uma diagnose para estes.

Caráter 16 (ci 33, ri 63)

O caráter do desenvolvimento da base lingual do paraconido dos incisivos é muito homoplástico. O estado onde a base lingual dos incisivos é reduzida ou ausente em I_1 e desenvolvida em I_2 pode ser considerado sinapomorfia de Platyrrhini. Em *Aegyptopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 17 (ci 100, ri 100)

O desenvolvimento de uma projeção na porção supra-distal do paraconido de I_2 é sinapomorfia do Clado 33 (*Cebus* (*Samiri*, *Carlocebus*)), embora o estado seja indeterminado para *Carlocebus*. Em *Aegyptopithecus*, *Pygathrix* e *Stirtonia*

este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a formalização da diagnose.

Caráter 18 (ci 50, ri 71)

A característica bunodonte dos incisivos pode ser considerada como ocorrendo independentemente no Clado 37 (atelíneos) (com posterior reversão ao estado plesiomórfico em *Alouatta* e *Lagothrix*), e no Clado 33 (*Cebus* (*Saimiri*, *Carlocebus*)), embora o estado seja indeterminado para *Carlocebus*. Em *Aegyptopithecus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 19 (ci 50, ri 50)

A angulação da face interna do segundo incisivo inferior é sinapomorfia do Clado 33 (*Cebus* (*Saimiri*, *Carlocebus*)), embora o estado seja indeterminado para *Carlocebus*. Em *Aegyptopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 20 (ci 100, ri 100)

Incisivos inferiores com marcante projeção anterior em relação ao plano-base da mandíbula é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos). Em *Aegyptopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 21 (ci 100, ri 100)

A presença de uma borda distal no metacingulido de I_2 é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos). Em *Aegyptopithecus*, *Pygathrix*, *Caipora*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose ou pelo desgaste da estrutura dentária.

Caráter 22 (ci 50, ri 0)

O desenvolvimento de um cone na extremidade lingual dos incisivos pode ser interpretado como sinapomorfia do Clado 35 (calitriquíneos menos *Callimico*), com reversão para o estado plesiomórfico no Clado 25 (espécies de *Callithrix* e *Cebuella pygamea*). Em *Aegyptopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 23 (ci 100, ri 100)

Incisivos inferiores alinhados e dispostos em “V” é sinapomorfia do Clado 25. O estado onde os incisivos estão dispostos em um arco aberto, apresentando-os de maneira quase alinhada, é sinapomorfia do Clado 33 (*Cebus* (*Saimiri*, *Carlocebus*)), embora o estado de *Carlocebus* seja indeterminado. Em *Aegyptopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 24 (ci 100, ri 100)

A presença de paraestilido e metaestilido nos incisivos é sinapomorfia do Clado 25 (espécies de *Callithrix* e *Cebuella pygamea*). Em *Aegyptopithecus*,

Carlocebus e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 25 (ci 50, ri 75)

O estado derivado deste caráter, segundo incisivo inferior alargado, é sinapomorfia do Clado 37 (atelíneos), com posterior reversão ao estado plesiomórfico – segundo incisivo estreito – em *Ateles*. Em *Aegyptopithecus*, *Pygathrix*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose ou devido ao desgaste da estrutura dentária.

Caráter 26 (ci 40, ri 0)

Este caráter foi considerado indeterminado para os vários platirrinos que apresentam dimorfismo sexual com relação à morfologia geral do canino, (*Brachyteles*, *Alouatta*, *Lagothrix*, *Ateles*, *Aotus*). Devido à distribuição complexa dos estados, pode-se considerar que este caráter reúne somente as formas do Clado 36 (pitecíneos) e as formas do Clado 25 de maneira independente, ocorrendo em ambas o estado plesiomórfico (entocíngulo do canino vestigial ou ausente). Em *Protopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 27 (ci 100, ri 100)

O desenvolvimento de paraestilo e metaestilo no canino é sinapomorfia do Clado formado por *Callithrix* gr. *argentata* e *Cebuella*. Em *Carlocebus* e *Stirtonia*

este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 28 (ci 50, ri 66)

É um caráter que apresentou dimorfismo sexual entre os espécimes de *Cebus* e *Saimiri* estudados. O desenvolvimento do entocingulido sob a face antero-lingual do canino é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos) e ocorre de maneira independente em *Callicebus*. Em *Aegyptopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 29 (ci 33, ri 0)

A presença de um entocingulido desenvolvido sob a face disto-lingual do canino é sinapomorfia de Platyrrhini. Um entocingulido reduzido ocorre independentemente em *Cebuella*, *Saguinus*, *Saimiri* e *Callicebus*. Em *Cebus* ocorre a reversão para o estado plesiomórfico (entocingulido vestigial ou ausente). Em *Protopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 30 (ci 66, ri 75)

O canino inferior com forma piramidal, comprimido lateralmente, é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos). O canino inferior tendendo à uma forma cilíndrica é sinapomorfia do Clado 25 (espécies de *Callithrix* e *Cebuella*). Em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 31 (ci 66, ri 75)

O canino inferior com certo grau de projeção lateral pode ser considerado sinapomorfia do Clado 33 (*Cebus* (*Saimiri*, *Carlocebus*)), embora *Carlocebus* tenha estado indeterminado. O estado no qual o canino inferior apresenta uma drástica projeção lateral é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos). Em *Aegyptopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose.

Caráter 32 (ci 33, ri 50)

Este caráter tem distribuição complicada, sendo variável em muitos táxons (nos pitecíneos, *Aotus*, *Saguinus* e nas espécies de *Callithrix*). No entanto, a condição na qual o canino e o segundo pré-molar inferior estão em contato é sinapomorfia do Clado 38 (cebíneos) e surge de maneira independente em *Leontopithecus*. Em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Carlocebus* e *Stirtonia* este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose. *Pygathrix* não possui o segundo pré-molar.

Caráter 33 (ci 50, ri 66)

O estado derivado - esmalte com textura rugosa - é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos) e ocorre de maneira independente em *Callicebus*.

Caráter 34 (ci 50, ri 66)

Um protocone vestigial ou ausente é o estado derivado deste caráter e é sinapomorfia do Clado 25 (espécies de *Callithrix* e *Cebuella*), ocorrendo de maneira independente em *Stirtonia*. Em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus* e

Carlocebus este caráter foi considerado indeterminado (?) por não haver material para a diagnose. *Pygathrix* não possui o segundo pré-molar.

Caráter 35 (ci 50, ri 75)

Um protocone reduzido ou ausente é sinapomorfia do Clado 29 (*Leontopithecus* (*Callithrix* gr. *jacchus* (*Callithrix* gr. *argentata*, *Cebuella*))) e ocorre de maneira independente em *Ateles*.

Caráter 36 (ci 33, ri 66)

Este caráter apresenta uma distribuição complicada. O estado no qual P² é o maior dente da série pré-molar pode ser interpretado como sinapomórfico para Platyrrhini. Desta maneira, ocorre uma reversão para o estado plesiomórfico no Clado 41 em *Cebus*, *Carlocebus*, *Callimico* e *Saguinus*, com mudança para o estado onde o P⁴ é o maior dente da série no Clado 34 (*Saimiri*, *Callicebus*). Este último estado é também sinapomorfia do Clado 37 (atelíneos), com reversão para o estado plesiomórfico em *Ateles*.

Caráter 37 (ci 25, ri 40)

Este caráter também tem distribuição complexa, porém a condição em que o protocone dos pré-molares tem posição mesial é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos) e ocorre de maneira independente em *Stirtonia*, *Caipora* e *Cebus*. A condição onde o protocone tem posição anterior no P² e posição mesial em P³⁻⁴ é sinapomorfia do Clado 35 (com reversão em *Leontopithecus* para o estado plesiomórfico) mas também ocorre de maneira independente em *Callicebus* e *Protopithecus*. Não foi possível identificar o estado de caráter de *Carlocebus*.

Caráter 38 (ci 25, ri 57)

A reversão para o estado plesiomórfico (entocíngulo desenvolvido nos pré-molares) ocorre somente dentro do Clado 41 (cebídeos) e pode ser considerada como uma sinapormofia do Clado 35, ocorrendo de maneira independente em *Saimiri* e *Callicebus*.

Caráter 39 (ci 50, ri 74)

O estado derivado, no qual o hipocone está situado mais lingualmente ao protocone, é sinapomorfia do Clado 31 (alouatíneos) e, de maneira independente, do Clado formado por *Saimiri* e *Carlocebus*. Para os componentes do Clado 39 (calitriquíneos) o hipocone é inconspícuo ou ausente (estado intederminado).

Caráter 40 (ci 50, ri 80)

É um caráter variável em *Aotus*, *Lagothrix*, *Callimico* e *Saguinus* (no M¹). O estado derivado – mesoestilo presente – ocorre como sinapomorfia de maneira independente nos Clados 31 (alouatíneos) e 25 (espécies de *Callithrix* e *Cebuella*). Em *Carlocebus* o estado deste caráter não pôde ser determinado.

Caráter 41 (ci 25, ri 66)

O desenvolvimento de um entocíngulo nos molares pode ser interpretado como sinapomórfico para Platyrrhini. Desta maneira, o estado no qual o entocíngulo é ausente é sinapomorfia do Clado 40 (atelídeos) e ocorre de maneira independente em *Cebus*. Ainda no Clado 40 ocorre uma reversão ao estado plesiomórfico em *Stirtonia*. Entre as formas de *Aotus* estudadas este caráter é polimórfico. Para *Carlocebus* o estado não pôde ser determinado.

Caráter 42 (ci 75, ri 87)

Molares com hipocones menores que o protocone é um estado sinapomórfico para Platyrrhini. Hipocone com tamanho semelhante ao protocone no M^1 e menor no M^2 é sinapomorfia do Clado 32 (atolíneos) e ocorre de maneira independente em *Cebus*. Um hipocone vestigial ou ausente é sinapomorfia do Clado 35. Entre as formas de *Aotus* estudadas este caráter é polimórfico. Em *Callimico* o hipocone é insipiente, porém considerado por Hershkovitz (1977) como presente. Como não possui uma conformação típica de cúspide, esse caráter foi considerado também como indeterminado. Para *Carlocebus* e *Aegyptopithecus* o estado não pôde ser determinado.

Caráter 43 (ci 28, ri 16)

Molares apresentando metacone com altura semelhante ao paracone em M^1 e menor do que este em M^2 é sinapomorfia de Platyrrhini. Ocorre reversão para o estado plesiomórfico – metacone com tamanho semelhante ao do paracone em M^{1-2} – em *Callicebus*, *Callimico* e no Clado 36 (pitecíneos). Neste Clado ocorre ainda uma reversão para o estado apomórfico em *Chiropotes*. A condição na qual o metacone é menor que o protocone em M^{1-2} ocorre no Clado 32 (atolíneos), com posterior reversão para o estado apomórfico no Clado formado por *Ateles* e *Protopithecus*. O estado não pôde ser observado em *Carlocebus* e *Stirtonia*.

Caráter 44 (ci 75, ri 88)

O terceiro molar desenvolvido e maior do que a metade do tamanho de M^1 é sinapomorfia de Platyrrhini. O terceiro molar reduzido, menor que a metade do tamanho do M^1 é sinapomorfia do Clado 41 (cebídeos), com reversão ao estado

sinapomórfico em *Cebus*. Com exceção de *Callimico*, todos os pequenos primatas não possuem um terceiro molar desenvolvido. Este estado é, assim, sinapomorfia do Clado 35. O estado não pôde ser observado em *Stirtonia*.

Caráter 45 (ci 25, ri 40)

A epimetacrista desenvolvida é o estado derivado e sinapomorfia dos Clados 36 (pitecíneos) e 31 (alouatíneos). Neste último Clado ocorre ainda uma reversão para o estado plesiomórfico em *Stirtonia*. Em *Callicebus* ocorre o aparecimento de uma metacrista desenvolvida de maneira independente.

Caráter 46 (ci 33, ri 33)

O desenvolvimento do metaconule é sinapomorfia do Clado formado por *Stirtonia* e *Alouatta*. Este estado ocorre de maneira independente em *Callicebus* e *Alouatta*.

Caráter 47 (ci 33, ri 60)

É um caráter com distribuição complexa. Pode-se destacar que os molares com as porções basais do paracone e metacone muito próximas é o estado plesiomórfico e sinapomorfia do Clado 37 (atelídeos), com algumas reversões no Clado 31 (alouatíneos), e que o estado no qual as cúspides estão bastante afastadas, separadas por uma espaço, é sinapomorfia do Clado 39 (calitriquíneos). O estado em *Carlocebus* não pôde ser determinado.

Caráter 48 (ci 50, ri 80)

O estado derivado – pré-hipocrista dos molares presente – é sinapomorfia do Clado 38 (cebíneos) e ocorre de maneira independente em *Alouatta*.

Caráter 49 (ci 50, ri 80)

Cúspides arredondadas, bunodontes, representam o estado plesiomórfico deste caráter e pode ser interpretado como sinapomorfia de Platyrrhini. O desenvolvimento de cúspides pontiagudas, altas, ocorre no Clado 37 (atolíneos), com posterior reversão para a condição plesiomórfica no Clado 27 (*Caipora* (*Ateles*, *Protopithecus*)), e de maneira independente no nó 39 (calitriquíneos). Molares com cúspides baixas, pouco destacadas da coroa, é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos).

Caráter 50 (ci 20, ri 42)

A pré-protocrista vestigial ou ausente ocorre no Clado 40 (atelídeos), com posterior reversão ao estado plesiomórfico – pré-protocrista bem desenvolvida - em *Brachyteles* e *Stirtonia*. Ocorre também no Clado 33, com reversão ao estado plesiomórfico em *Saimiri*. O estado não pôde ser observado em *Caipora* e *Protopithecus*.

Caráter 51(ci 66, ri 66)

A orientação da pós-protocrista dos molares para a região do metacíngulo é sinapomorfia do Clado 31 (alouatinos). A pós-protocrista que se conecta ao hipocone ocorre em *Pygathrix* e em *Cebus*. O estado não pôde ser observado em *Caipora* e *Protopithecus*.

Caráter 52 (ci 50, ri 85)

O estado derivado – ectocíngulo desenvolvido nos molares – ocorre no Clado 31 (alouatinos) e no Clado 35 (calitriquíneos exceto *Callimico*). Entre as formas de *Callicebus* estudadas este caráter é variável. Não foi possível observar este caráter em *Carlocebus*.

Caráter 53 (ci 33, ri 50)

O estado derivado – metaconido desenvolvido em P₂ – é sinapomorfia do Clado 27 (*Caipora* (*Ateles*, *Protopithecus*)) e surge de maneira independente em *Cebus* e *Alouatta*. É um caráter polimórfico entre as formas de *Callicebus* estudadas e não pôde ser determinado para *Aegyptopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 54 (ci 60, ri 81)

Molares inferiores com coroas altas e cúspides alongadas são sinapomorfias de Platyrrhini, apresentam reversão ao estado plesiomórfico (cúspides tendendo a um formato cilíndrico) no Clado 31 (alouatíneos) e em *Lagothrix*. O estado no qual os molares inferiores apresentam cúspides arredondadas ocorre nos Clados 27 (*Caipora* (*Ateles*, *Protopithecus*)) e 38 (cebíneos). Neste último Clado ocorre uma reversão para o estado sinapomórfico de Platyrrhini em *Saimiri*. O Clado 36 (pitecíneos) é reunido pelo desenvolvimento de molares com coroas baixas e cúspides reduzidas. Este caráter não pôde ser avaliado em *Aegyptopithecus* e *Stirtonia*.

Caráter 55 (ci 20, ri 33)

O estado derivado – epi-protocrístide reduzida – é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos) e surge de maneira independente em *Ateles*, *Aotus*, *Cebus* e *Leontopithecus*. Em *Aegyptopithecus* e *Protopithecus* este caráter não pôde ser apreciado.

Caráter 56 (ci 50, ri 66)

Entoconido e hipoconido desenvolvidos nos P_3 é sinapomorfia de Platyrrhini. Ocorre reversão ao estado plesiomórfico no Clado 25 (espécies de *Callithrix* e *Cebuella*). Em *Aegyptopithecus* e *Carlocebus* este caráter não pôde ser apreciado.

Caráter 57 (ci 40, ri 70)

P_4 com hipoconido reduzido e entoconido bem desenvolvido é sinapomorfia de Platyrrhini. Ocorre reversão para o estado plesiomórfico (hipoconido e entoconido bem desenvolvidos) nos Clados 36 (pitecíneos), 33 (cebinos), no Clado formado por *Ateles* e *Protopithecus* e em *Stirtonia*. O estado onde o entoconido e o hipoconido são vestigiais ou ausentes ocorre no Clado 39 (calitriquíneos). Polimórfico entre as formas de *Callicebus* estudadas. Em *Aegyptopithecus* e *Carlocebus* este caráter não pôde ser observado.

Caráter 58 (ci 100, ri 100)

A ausência do metaconido no P_3 é o estado derivado e sinapomorfia do Clado 25 (*Callithrix* gr. *jacchus* (*Callithrix* gr. *argentata*, *Cebuella*)). Em *Aegyptopithecus* e *Carlocebus* este caráter não pôde ser observado.

Caráter 59 (ci 33, ri 33)

Os estados constituem homoplasias que se distribuem entre os gêneros. Pode-se destacar o estado em que os pré-molares inferiores têm a mesma altura como uma sinapomorfia do Clado 32 (atelíneos), com uma reversão em *Ateles*. Em *Lagothrix* este caráter é sexualmente dimórfico, e em *Aegyptopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus* este caráter não pôde ser observado.

Caráter 60 (ci 50, ri 0)

A ausência de hipoconulido em M_{1-2} é sinapomorfia de Platyrrhini. Ocorre reversão para o estado plesiomórfico – hipoconulido presente em ambos os molares – em *Ateles* e *Callicebus*. *Cebus* apresenta como autapomorfia o estado no qual o hipoconulido está desenvolvido no M_1 e vestigial ou ausente no M_2 . Este caráter é variável entre os indivíduos de *Brachyteles* estudados e não pôde ser observado em *Aegyptopithecus*.

Caráter 61 (ci 50, ri 66)

O estado derivado, a projeção lingual do talonido nos pré-molares, é sinapomorfia do Clado 31 (alouatíneos) e ocorre de maneira independente em *Saimiri*. Entre as espécies de *Callicebus* estudadas este caráter é variável, e em *Aegyptopithecus* não pôde ser observado.

Caráter 62 (ci 33, ri 60)

A condição em que os pré-molares inferiores apresentam uma abaulamento marcante em sua parede labial pode ser interpretado como sinapomorfia do Clado

32 (atolíneos), com ocorrência independente em *Alouatta* e *Saimiri*. Este caráter não pôde ser observado em *Aegyptopithecus* e *Carlocebus*.

Caráter 63 (ci 100, ri 100)

Os M_{1-2} apresentando entoconido com tamanho semelhante ao hipoconido é sinapomorfia do Clado 35 (*Saguinus* (*Leontopithecus* (*Callithrix* gr. *jacchus* (*Callithrix* gr. *argentata*, *Cebuella*))). A condição na qual o entoconido é menor que o hipoconido é uma autapomorfia de *Ateles*. Este caráter não pôde ser observado em *Aegyptopithecus* e nas formas fósseis de Platyrrhini incluídas nesta análise.

Caráter 64 (ci 33, ri 75)

O estado derivado (entocrístide rasa) é sinapomorfia de Platyrrhini, com reversão para a condição plesiomórfica nos Clados 31 (alouatíneos) e 39 (calitriquíneos). Este caráter não pôde ser observado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 65 (ci 16, ri 37)

Caráter muito homoplástico: o estado derivado ocorre em três Clados de maneira independente: nos Clados 36 (pitecíneos), 38 (cebíneos) e 29, com reversão para a condição plesiomórfica nestes dois últimos Clados. Este caráter é variável entre as formas de *Callicebus* estudadas e não pôde ser observado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus* e *Carlocebus*.

Caráter 66 (ci 60, ri 66)

A condição em que o terceiro molar inferior é o menor dente da série molar é sinapomorfia de Platyrrhini, com reversão ao estado plesiomórfico em *Caipora* e *Alouatta*. É autapomorfia de *Brachyteles* a condição em que os três molares inferiores têm tamanhos semelhantes, e no Clado 29 a ausência do terceiro molar é sinapomórfica. Este caráter não pôde ser observado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 67 (ci 100, ri 100)

O estado derivado deste caráter – hipoconido menor que o protoconido nos molares – é sinapomorfia do Clado 25 (espécies de *Callithrix* e *Cebuella*). Este caráter não pôde ser observado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 68 (ci 33, ri 75)

O talonido mais largo que o trigonido nos molares pode ser interpretado como sinapomorfia do Clado 41 (cebídeos), com reversão para o estado plesiomórfico (trigonido e talonido com larguras semelhantes) no Clado 33 (*Cebus* (*Saimiri*, *Carlocebus*)) e em *Callimico*. Assim, ocorre ainda de maneira independente no Clado que reúne *Alouatta* e *Stirtonia*. Este caráter não pôde ser observado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus* e *Carlocebus*.

Caráter 69 (ci 50, ri 66)

A ausência de entocingulido no P₂ é sinapomorfia do Clado 36 (pitecíneos) e ocorre de maneira independente em *Cebus*. Este caráter não pôde ser observado

em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*. *Pygathrix* não possui o segundo pré-molar.

Caráter 70 (ci 100, ri 100)

A condição derivada – metaconido posicionado mais distalmente em relação ao protoconido – é sinapomorfia do Clado 35 (*Saguinus* (*Leontopithecus* (*Callithrix* gr. *jacchus* (*Callithrix* gr. *argentata*, *Cebuella*))). Este caráter não pôde ser observado em *Aegyptopithecus*.

Caráter 71 (ci 20, ri 0)

Este é um caráter homoplástico, com o estado derivado (paraconido vestigial ou ausente nos molares) podendo ser interpretado como uma sinapomorfia do Clado 37 (atelineos), com reversão em *Alouatta*, *Lagothrix* e *Protopithecus*, e com surgimento independente em *Carlocebus*. Este caráter não pôde ser observado em *Aegyptopithecus*.

Caráter 72 (ci 33, ri 0)

Uma epihipocrístide vestigial ou ausente no M₃ (estado derivado) pode ser considerada como sinapomorfia de Platyrrhini, com reversão em *Brachyteles* e *Ateles*. Nos pequenos platirrininos o M₃ está ausente (Clado 29). Este caráter é indeterminado em *Aegyptopithecus* e nas formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 73 (ci 50, ri 75)

A inclinação da parede labial do P₂ para a região interna da mandíbula (estado derivado) ocorre independentemente no Clado 32 (atelíneos) e no Clado formado por *Chiropotes* e *Cacajao*. Este caráter é indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*. *Pygathrix* não possui o segundo pré-molar.

Caráter 74 (ci 50, ri 66)

O estado derivado – fossa vestigial ou ausente entre as cúspides labiais dos molares inferiores – ocorre de maneira independente no Clado 36 (pitecíneos) e em *Protopithecus*. Este caráter é indeterminado em *Aegyptopithecus* e *Carlocebus*.

Caráter 75 (ci 50, ri 83)

O estado em que os processos coronóide e condilar estão posicionados próximos um do outro é a condição derivada e ocorre como sinapomorfia do Clado 41 (cebídeos), com reversão para a condição plesiomórfica no Clado 25 (espécies de *Callithrix* e *Cebuella*). Este caráter não pôde ser observado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 76 (ci 33, ri 33)

Pode-se considerar que o estado plesiomórfico é o processo coronóide com altura semelhante a do processo condilar. A condição derivada – processo coronóide claramente mais alto que o processo condilar – é sinapomorfia do Clado 41 (cebídeos), com reversão para a condição plesiomórfica nos Clados 33

(*Cebus* (*Saimiri*, *Carlocebus*)) e em *Callithrix* gr. *argentata* e *C.* gr. *jacchus* (no Clado 25, *Cebuella* retorna à condição apomórfica). A condição em que o processo coronóide é mais baixo que o processo condilar surge independentemente em *Alouatta* e *Lagothrix*. Este caráter foi considerado indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 77 (ci 66, ri 87)

A mandíbula com a borda ventro-distal arredondada é sinapomorfia do Clado 40 (atelídeos). A condição em que a borda da mandíbula, além de arredondada, apresenta uma projeção distal, ocorre no Clado 34 (*Aotus*, *Callicebus*) e em *Pithecia*. Este caráter foi considerado indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 78 (ci 50, ri 83)

O processo angular desenvolvido é o estado derivado e ocorre no Clado 39 (calitriquíneos) e em *Cebus*. Este caráter é variável entre as formas de *Aotus* estudadas. Foi também considerado como indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 79 (ci 25, ri 57)

O plano superior da região interna da mandíbula com uma inclinação drástica, quase perpendicular ao plano sagital da mandíbula, é o estado derivado e ocorre no Clado 38 (cebíneos), com reversão para o estado plesiomórfico em *Cebus*, e no Clado 37 (atelídeos), com reversão no Clado formado por *Alouatta* e

Stirtonia. Este caráter foi considerado indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 80 (ci 50, ri 75)

O estado derivado - pterigoideus internus desenvolvido de maneira a formar uma área de inserção bem demarcada – ocorre de maneira independente nos Clados 36 (pitecíneos) e no Clado 34 (*Aotus* e *Callicebus*). Este caráter foi considerado indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 81 (ci 100, ri 100)

A geração de proles gemelares (estado derivado) é sinapomorfia do Clado 35 (*Saguinus* (*Leontopithecus* (*Callithrix* gr. *jacchus* (*Callithrix* gr. *argentata*, *Cebuella*))). Este caráter foi considerado indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Caipora*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 82 (ci 100, ri 100)

O estado derivado – vértebras lombares em número igual ou inferior a cinco – é sinapomorfia do Clado 37 (atelíneos). Este caráter foi considerado indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Caipora*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 83 (ci 50, ri 0)

A condição em que o polegar é reduzido ou ausente ocorre em dois táxons do Clado 37 (atelíneos): *Brachyteles* e *Ateles*. Este caráter foi considerado

indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Caipora*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 84 (ci 100, ri 100)

O desenvolvimento de cauda preênsil com superfície interna digitada é a condição derivada e sinapomorfia do Clado 37 (atelíneos). Este caráter foi considerado indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Caipora*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 85 (ci 100, ri 100)

O estado derivado – presença de garras em lugar de unhas – é sinapomorfia do Clado 39 (calitriquíneos). Este caráter foi considerado indeterminado em *Aegyptopithecus*, *Protopithecus*, *Caipora*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 86 (ci 50, ri 50)

A condição em que o forame pós-glenóide é reduzido ocorre nos Clados 31 (alouatíneos) e 36 (pitecíneos). No Clado 32 (atelíneos) e em *Cebus* o forame pós-glenóide está ausente. A condição plesiomórfica – forame bem desenvolvido, largo – ocorre também no Clado 41, podendo ser considerada como uma reversão. Este caráter foi considerado indeterminado em *Lagothrix*, *Chiropotes*, *Cacajao*, *Callimico*, *Protopithecus*, *Caipora*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 87 (ci 100, ri 100)

A ossificação do *tentorium cerebelli* é condição sinapomórfica de Platyrrhini. Este caráter foi considerado indeterminado em todas as formas fósseis da análise.

Caráter 88 (ci 100, ri 100)

A condição derivada – pneumatização da região antero-ventral do ouvido médio – é sinapomorfia do Clado 29 (*Leontopithecus* (*Callithrix* gr. *jacchus* (*Callithrix* gr. *argentata*, *Cebuella*))). Este caráter foi considerado indeterminado em todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas nesta análise.

Caráter 89 (ci 50, ri 85)

A presença de proeminências na região do ouvido médio é sinapomorfia do Clado 41 (cebídeos) e ocorre de maneira independente em *Pithecia*. Este caráter foi considerado indeterminado em todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 90 (ci 33, ri 60)

A presença de uma fossa pterigóide rasa pode ser considerada sinapomorfia de Platyrrhini, com reversão ao estado plesiomórfico – fossa pterigóide profunda – no Clado 38 (cebíneos) e em *Callimico*. Este caráter foi considerado indeterminado em *Chiropotes*, *Protopithecus*, *Caipora*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 91 (ci 100, ri 100)

A presença do canal conectando o seio sigmóide e a fossa subarcuata é sinapomorfia de Platyrrhini. Este caráter foi considerado indeterminado em *Ateles*, *Protopithecus*, *Caipora*, *Stirtonia* e *Carlocebus*.

Caráter 92 (ci 100, ri 100)

A exposição do vômer na órbita (caráter derivado) é sinapomorfia do Clado 33 (*Cebus* (*Saimiri*, *Carlocebus*)). Este caráter foi considerado indeterminado em todas as formas fósseis incluídas na análise.

Caráter 93 (ci 100, ri 100)

Um ectotimpânico em forma de anel está presente em todas as formas de Platyrrhini, porém aparentemente representa uma reversão à condição encontrada em *Aegyptopithecus*. Este caráter foi considerado indeterminado para todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 94 (ci 66, ri 75)

Um forame temporal reduzido ou ausente é sinapomorfia do Clado 37 (atelines), e ocorre, de maneira independente, em *Saimiri*. Este caráter foi considerado indeterminado para todas as formas fósseis incluídas na análise.

Caráter 95 (ci 50, ri 85)

O estado derivado, onde a órbita está completamente envolvida, pode ser interpretado como sinapomorfia do Clado 41 (cebídeos), com uma reversão para o estado plesiomórfico (órbita parcialmente envolvida) no Clado 33 (*Cebus*

(*Saimiri*, *Carlocebus*). Este caráter foi considerado indeterminado para todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 96 (ci 100, ri 100)

O estado derivado – capacidade craniana menor que 15 cm^3 – suporta o monofiletismo do Clado 39 (calitriquídeos). Este caráter foi considerado indeterminado para todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 97 (ci 100, ri 100)

A condição derivada de desenvolvimento do arco zigomático é sinapomorfia do Clado que reúne *Aotus* e *Callicebus*. Este caráter foi considerado indeterminado para todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 98 (ci 100, ri 100)

Um contato do frontal com o alisfenóide – estado derivado – é sinapomorfia de Platyrrhini. Este caráter foi considerado indeterminado para todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 99 (ci 100, ri 100)

A fossa nasal mais estreita ocorre em todos os platirrininos e também em *Pygathrix*. Este caráter foi considerado indeterminado para todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 100 (ci 50, ri 60)

O forame infraorbital localizado acima do segundo pré-molar é sinapomorfia de Platyrrhini. O forame localizado no intervalo entre P³ e P⁴ é sinapomorfia do Clado 37 (atelineos), com uma reversão ao estado plesiomórfico – forame localizado acima do intervalo entre P⁴ e M¹ – ocorrendo em *Alouatta*. Esta reversão também ocorre de maneira independente em *Cebus*. Este caráter foi considerado indeterminado para todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 101 (ci 33, ri 60)

A condição em que o forame zigomático-facial é largo é a condição derivada. É sinapomorfia do Clado 37 (atélideos) e ocorre de maneira independente em *Callicebus* e *Callimico*. Este caráter foi considerado indeterminado para todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 102 (ci 100, ri 100)

A presença de três pré-molares é uma condição sinapomórfica de Platyrrhini.

Caráter 103 (ci 100, ri 100)

O desenvolvimento de narinas orientadas lateralmente é sinapomorfia de Platyrrhini. Este caráter foi considerado indeterminado em *Carlocebus* e *Stirtonia*.

Caráter 104 (ci 100, ri 100)

O estado derivado deste caráter é sinapomórfico para Platyrrhini. Este caráter foi considerado indeterminado para todas as formas fósseis de Platyrrhini incluídas na análise.

Caráter 105 (ci 100, ri 100)

O estado derivado – a ausência de bochechas – é sinapomorfia de Platyrrhini.

Capítulo VI - Discussão

A matriz de caracteres morfológicos construída a partir da interpretação cladística das informações contidas no aparelho mastigatório dos gêneros de *Platyrrhini* mostrou-se de fato ter conteúdo histórico através das análises conduzidas. Quando adicionadas aos caracteres morfológicos reunidos por HOROVITZ (1999) padrões hierárquicos de estabilidade não desprezível foram sumariados em apenas uma hipótese (árvore) filogenética.

Os resultados obtidos a partir das análises conduzidas com a matriz total permitiram corroborar o monofiletismo de *Platyrrhini* (ver item 5.3.2.) e são utilizados como base para a principal parcela da discussão desenvolvida a seguir.

Comentários gerais

O dimorfismo sexual pôde ser observado na morfologia do canino entre as formas de platirrininos de maior porte (*Atelinos*) e em *Saimiri*. Vários autores comentaram este fato, discutindo adicionalmente as possíveis causas e as demandas seletivas envolvidas nesta diferenciação (KAY *et al.*, 1998; BEAUCHAMP, 1989; GREENFIELD, 1992a, 1992b; ANAPOL & LEE, 1994 e MASTERSON & HARTWIG, 1998, entre outros). A grande variação morfológica observada entre as espécies de *Callicebus* – ao contrário da maioria das espécies de *Platyrrhini* – foi discutida por autores como KINZEY (1978), HERSHKOVITZ (1990) e KOBAYASHI (1990).

Segundo ROSENBERGER (1980) a ênfase cebídea sobre uma mastigação furadora-mastigadora pré-molar, com a expansão da habilidade

mastigadora-trituradora dos molares, é provavelmente indicativa da dependência de insetos. Em comparação, os atelídeos favorecem a mastigação molar e parecem ter um sistema alimentar equipado para um processamento intenso de alimento pelos dentes posteriores. Por outro lado, a morfologia dos dentes anteriores, especialmente dos incisivos, parece demonstrar que os processos de diferenciação da morfologia dentária ocorreram de forma mais drástica nesta porção do aparelho mastigatório. Isto estaria possivelmente relacionado aos modos de obtenção dos alimentos e não somente seu processamento (executado pelos molares), como por exemplo as especializações para raspar troncos de *Callitrix* e para penetrar frutos carnosos em *Ateles*.

Congruência interna dos atributos dentários

As análises utilizando somente caracteres dentários resultaram em esquemas com um grau de resolução razoável. A morfologia dentária é interpretada como um complexo informativo para a apreciação de relações inter-genérica dentro de Platyrrhini, apesar de apresentar considerável nível de homoplasia. Pode-se considerar ainda que os resultados oriundos das análises utilizando somente os caracteres referentes aos dentes inferiores e mandíbula apresentaram resultados mais consistentes com resultados obtidos em análises precedentes. Outro aspecto importante é que somente nas análises utilizando a totalidade de caracteres da morfologia dentária as árvores resultantes apresentaram politomias (com exceção da análise enraizada com *Aegyptopithecus*). Ao longo das etapas de análise, mantiveram-se constantes em todas as topologias resultantes (embora ocupando diferentes posições) os

seguintes grupos: *Alouatta* + *Brachyteles*; os pitecíneos; *Cebuella* + os grupos de espécies de *Callithrix* (embora ocupando diferentes posições); e *Aotus*, de alguma maneira sempre próximo ao gênero *Callicebus*.

Na topologia resultante da última etapa dessa série de análises (etapa IV), observa-se que os atelíneos apresentaram-se mais proximamente relacionados com os calitriquíneos. Isto já havia sido proposto por KAY (1990), também com base em caracteres dentários, o que pode explicar a similaridade entre as propostas e que deve ser resultado da convergência de algumas estruturas dentárias entre estes dois grupos.

A utilização dos diferentes grupos-externos

Observou-se que a utilização dos diferentes grupos-externos teve influência nas topologias das diferentes etapas de análise, destacando-se a inversão que ocorre quando é escolhida a opção de enraizamento com *Tarsius*. Nas análises onde esta opção foi utilizada, os callitriquíneos emergem como grupo mais basal de platirrininos, ao contrário do que acontece nas análises utilizando *Pygathrix* e *Aegyptopithecus*, onde os atelídeos representam o grupo basal. Esta inversão pode ser resultado da convergência existente entre a dentição deste tarsiforme insetívoro e os calitriquíneos. Os molares destes compartilham caracteres como a ausência de hipocone, e cúspides alongadas, cuspiformes. Assim, a opção de se utilizar *Aegyptopithecus* e *Pygathrix* na análise filogenética (etapa final) foi considerada a mais adequada, além de representarem formas mais próximas de Platyrrhini (como já comentado anteriormente, *Tarsius* é o único representante de uma linhagem eocênica, bastante afastado das formas de platirrininos).

Impacto da inclusão das formas fósseis e o *status* filogenético de *Caipora* e *Protopithecus*.

A importância da inclusão dos fósseis em análises filogenéticas tem sido cada vez mais destacada (ver discussão em DONOGHUE *et al.*, 1989). A utilização da diversidade fóssil de Platyrrhini em estudos filogenéticos, esbarra no problema amostral dos espécimes (bastante fragmentados na maioria dos casos), dificultando sobremaneira a realização de inferências seguras sobre as relações dessas formas. Desta maneira, pode-se assumir que o esclarecimento a cerca das relações entre os gêneros vivos de Platyrrhini está intimamente relacionado à descrição de registros fósseis mais conservados e completos.

Até o momento, somente estudos baseados na morfologia garantem o acesso às espécies fósseis, principalmente aqueles referentes à morfologia dentária. A importância do estudo dos fósseis de platirrinos destaca-se, além da própria diversidade de formas, também por representarem uma fonte de informações de cunho paleoecológico e morfo-funcional de suma importância para a interpretação histórica de padrões existentes entre as espécies atuais.

FLEAGLE (1990) e MELDRUM (1990) sugeriram que *Carlocebus* compartilharia o maior número de similaridades com *Aotus* e *Callicebus*, no entanto sem conduzir qualquer análise filogenética para propôr tal hipótese. Na filogenia proposta por HOROVITZ (1999) este gênero fóssil apresenta-se como o mais basal dos cebíneos, mais proximamente relacionado a *Aotus* (*Callicebus* neste esquema está situado entre os atelídeos). Este posicionamento não foi encontrado no presente estudo. O gênero *Carlocebus*, embora pertencendo ao grupo dos cebíneos como nas propostas anteriores,

apresenta-se mais proximamente relacionado a *Cebus* e *Saimiri* na análise filogenética aqui apresentada.

Um clado formado por *Stirtonia* e *Alouatta* como grupo-irmão dos atelinos corrobora as propostas de KAY *et al.* (1987, 1989), HOROVITZ (1999), HOROVITZ & MACPHEE (1999), entre outras, e já havia sido sugerido por SETOGUCHI *et al.* (1983) a partir de comparações da morfologia dentária. De modo diferente, HESRHKOVITZ (1970) argumenta que essas semelhanças devem-se à paralelismos, o que no entanto não foi corroborado.

Para *Caipora* e *Protopithecus*, os resultados obtidos corroboram as inferências sobre suas relações propostas por CARTELLE & HARTWIG (1996) e HARTWIG & CARTELLE (1996). Os dois gêneros são de fato representantes do clado Atelinae.

As formas fósseis de Platyrrhini incluídas no presente estudo

Protopithecus brasiliensis LUND (1838), HARTWIG & CARTELLE (1996) (FIGURA 24).

O holótipo, descrito por LUND (1838), consta basicamente de um fêmur e um úmero. O espécime selecionado para o estudo foi revelado por HARTWIG & CARTELLE (1996). Este (IG-UFMG 06) consta de um esqueleto quase completo, incluindo crânio com maxila (I1-C; P3 isolado; P4 esq.; parte do M1 esq.; M2 esq.; M3) e parte da mandíbula (I1-C; P2 dir.; P3-P4), além de outros ossos do esqueleto pós-craniano. Segundo CARTELLE & HARTWIG (1996) e HARTWIG & CARTELLE (1996), *Protopithecus* exhibe um mosaico de caracteres atelíneos, apresentando um crânio que se assemelha ao padrão morfológico típico dos alouatinos, e um esqueleto pós-craniano – adaptado a

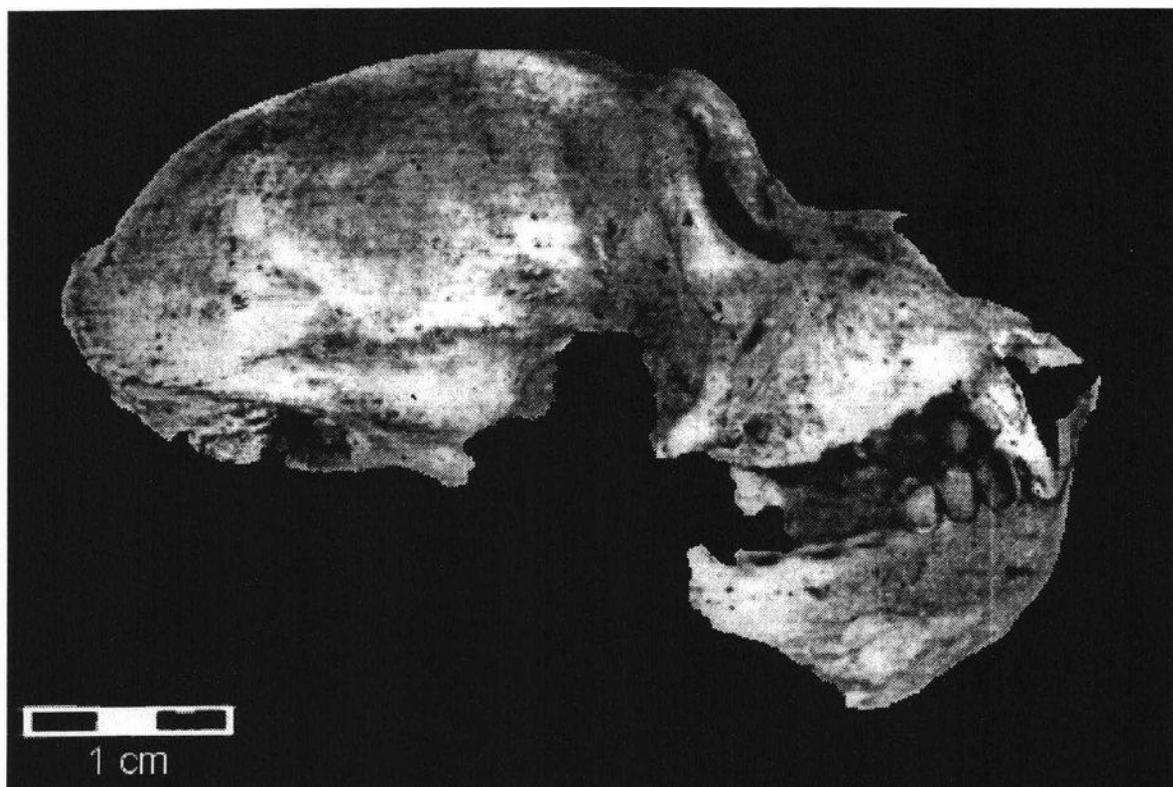
morfológico típico dos alouatinos, e um esqueleto pós-craniano – adaptado a um certo grau de braquiação – semelhante ao de *Ateles* e *Lagothrix*. Possui um esqueleto extremamente robusto se comparado com os outros platirrinos, distintamente maior do que o de qualquer representante vivente, com peso calculado pelos autores em cerca de 25 Kg (quase o dobro do peso médio dos atelíneos viventes). Sobre a morfologia dentária deste espécime, CARTELLE (1995) relaciona algumas características, comentando detalhes da conformação dos molares e sugerindo que a dentição se assemelharia mais àquela das espécies de atelinos viventes. Embora não tenham realizado qualquer análise filogenética, os autores afirmam se tratar de um representante de Atelinae, porém questionam ainda se seria um atelino com uma convergência de caracteres cranianos alouatinos ou ainda um alouatino com uma convergência de caracteres pós-cranianos atelinos.

Caipora bambuorum CARTELLE & HARTWIG, 1996 (FIGURA 25)

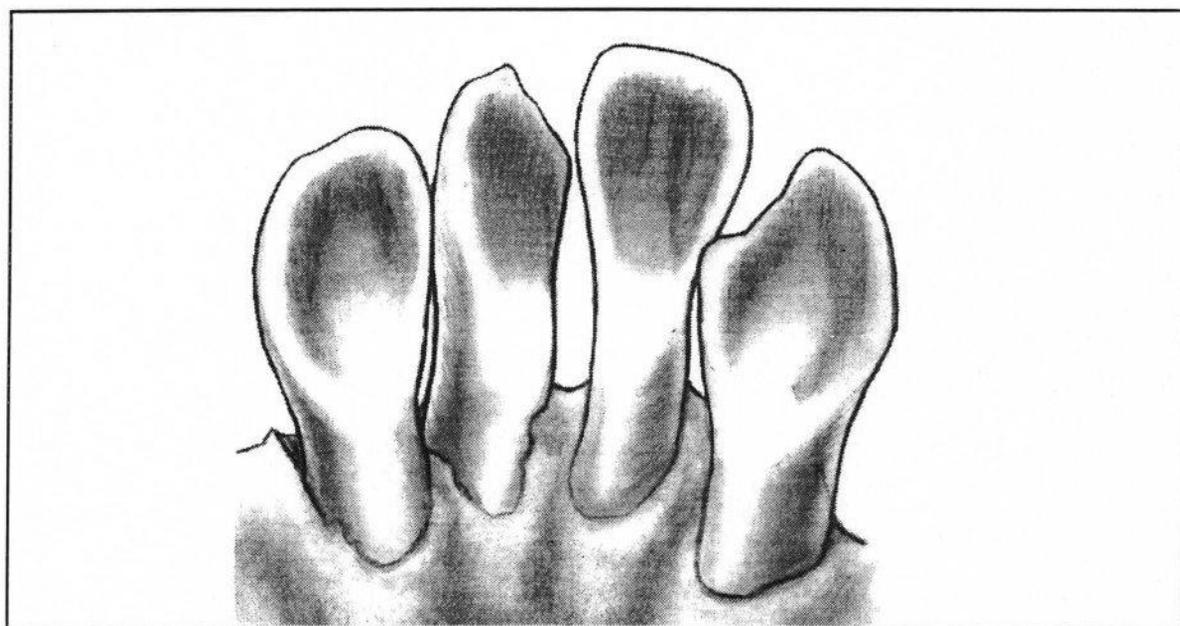
O espécime-tipo (IGC-UFMG 05) trata-se de um esqueleto quase completo, incluindo crânio inteiro com maxila (I1-P3; P4 dir.; M1 esq.; M2 dir.; M3) e mandíbula (I1-2 dir.; C-P2; P3 dir.; P4-M1; M2 esq.; M3). CARTELLE & HARTWIG (1996) assinalam a semelhança do esqueleto de *Caipora* com o de *Ateles* em um grau maior do que com qualquer outro gênero vivente, sendo uma destas semelhanças a presença de caracteres osteológicos de um animal braquiador, embora trate-se de um esqueleto mais robusto que este. Destacam também a presença de uma caixa craniana (denominada pelos autores de “neurocrânio”), mais arredondada do que a de qualquer outra espécie de atelíneo vivente. *Caipora* também pode ser considerado um atelino gigante se

comparado com *Ateles* e *Brachyteles*, já que o tem peso estimado de cerca de 20 Kg. Os autores ressaltam que seu crânio é suficientemente distinto do crânio de *Protopithecus*, para permitir que este seja colocado em um gênero à parte. Além disso, esse espécime tem porte menor que o de *Protopithecus* e algumas diferenças com relação às áreas de inserção muscular no glúteo e nos membros posteriores. CARTELLE (1995) faz a descrição geral da maxila e da mandíbula deste espécime, além de mencionar algumas características relacionadas à morfologia dentária, comentando a espatulação dos incisivos e a bunodontia da dentição em geral, e destacando a ausência de estruturas derivadas do cíngulo (típicas de alouatinos) e a semelhança da dentição com a das espécies de *Ateles* viventes. Sobre suas relações filogenéticas, CARTELLE & HARTWIG (1996) referem-se à *Caipora* como um potencial ramo do clado Atelini, porém os autores não chegaram a proceder qualquer análise filogenética.

Este espécime foi encontrado juntamente com *Protopithecus brasiliensis*, numa mesma galeria da Toca da Boa Vista, Bahia (CARTELLE, 1995; HARTWIG, 1995; CARTELLE, 1996; CARTELLE & HARTWIG, 1996). *Protopithecus* e *Caipora* são considerados os maiores platirrinos dentre a diversidade recente e fóssil. Juntos, representam as únicas evidências fósseis disponíveis para a subfamília Atelinae.



A



B

Figura 24: *Protopithecus brasiliensis*. Modificado a partir de HARTWIG & CARTELLE (1996).

Carlocebus

O gênero reúne as espécies *C. carmenensis* e *C. intermedius*, ambas descritas por FLEAGLE (1990). O autor comenta que trata-se da forma-irmã de *Carlocebus carmenensis*. Segundo FLEAGLE (1990), *Carlocebus* apresenta as maiores similaridades com *Callicebus* nas séries molares superior e inferior e parece estar mais proximamente relacionado com *Homunculus*.

Stirtonia

Stirtonia tatacoensis HERSHKOVITZ, 1970b.

Reconhecida inicialmente como parte do gênero *Homunculus* (*H. tatacoensis*) por Stirton (1951), e removida para o novo gênero por HERSHKOVITZ (1970b). STIRTON (1951), SETOGUCHI (1983) e KAY *et al.* (1987, 1989) sugerem que *Stirtonia* é uma forma proximamente relacionada com *Alouatta*; HERSHKOVITZ (1984), no entanto, considera que as duas linhagem não estão diretamente relacionadas, representando possivelmente um caso de paralelismo.

Stirtonia victoriae KAY *et al.*, 1987.

Segundo KAY *et al.* (1987, 1989), é uma forma-irmã de *S. tatacoensis*. Trata-se de uma espécie maior que *S. tatacoensis*, com porte semelhante ao de *Alouatta*.

Como mencionado anteriormente, os outros gêneros fósseis de platirrinos, apesar de disponíveis na literatura, não puderam ser incluídos na análise devido à ausência de informações e/ou má conservação do material referente ao aparelho mastigatório, ou ainda à ausência de ilustrações apropriadas para a diagnose dos caracteres

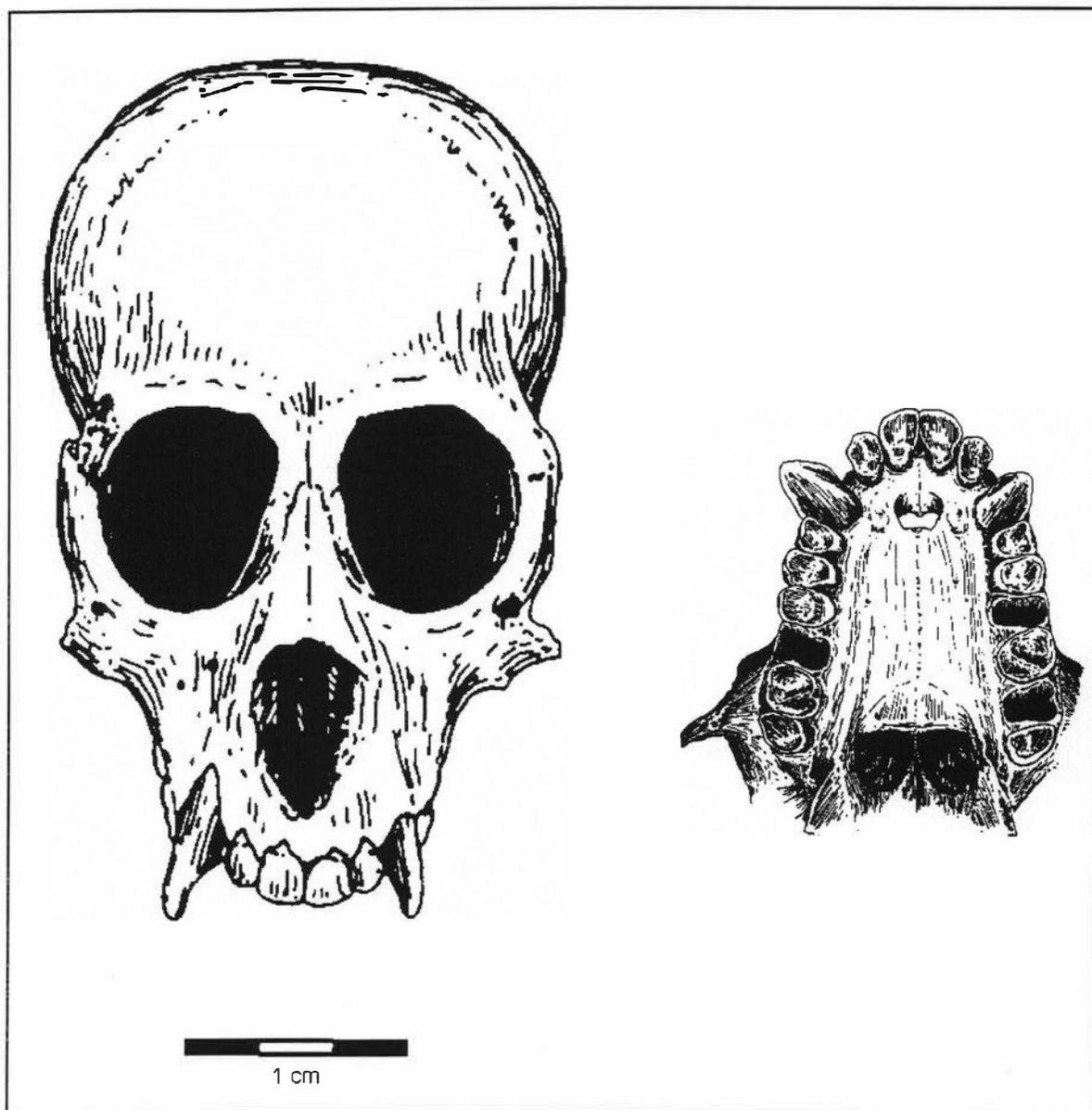


Figura 25: *Caipora bambuorum*. Modificado a partir de CARTELLE & HARTWIG (1996).

Relações filogenéticas entre os gêneros de Platyrrhini

1) O monofiletismo de Cebidae e Atelidae

Tomando como base para discussão a topologia resultante da análise utilizando a totalidade dos caracteres após a ponderação sucessiva, pode-se observar que dois grandes clados são formados, Atelidae e Cebidae.

Nas análises de FORD (1986) os cebíneos compõem um grupamento parafilético basal. No entanto, o monofiletismo de Callitrichinae e Atelidae é corroborado por vários trabalhos citados ao longo do presente estudo, e desta maneira estes estão proximamente relacionados.

Algumas análises moleculares sugerem três famílias de platirrinos: Cebidae, Atelidae e Pitheciidae (e. g. SCHNEIDER, 1996; SAMPAIO *et al.*, 1999), porém outras sugerem a mesma divisão dos platirrinos em duas famílias, Atelidae e Cebidae (e.g. CANAVEZ *et al.*, 1999), o que evidencia a falta de consenso mesmo entre os resultados deste tipo de abordagem. Esta divergência parece estar baseada no posicionamento de *Callicebus* como grupo-irmão dos pitecíneos, o que sugere a formalização de Pitheciidae (PORTER *et al.*, 1999).

2) Cebidae: cebíneos e calitriquíneos

Entre os cebídeos também é corroborada a posição mais basal de *Aotus*, embora na proposta de HOROVITZ (1999) estes não estejam dispostos numa dicotomia Cebinae-Callitrichinae, como na árvore resultante nesta dissertação. As evidências apresentadas de uma relação de grupo-irmão entre cebíneos e calitriquíneos corrobora as hipóteses de ROSENBERGER (1981a).

2.1. Os cebíneos

A proximidade filogenética entre os gêneros *Saimiri*, *Cebus*, *Callicebus* e *Aotus*, é fato recorrente na literatura, assim como o posicionamento mais basal do gênero *Aotus*. O esquema proposto na presente dissertação diverge do de HOROVITZ (1999) somente no que diz respeito ao posicionamento de *Callicebus*, que é reunido aos atelídeos como grupo-irmão dos pitecíneos, o que também foi reportado por PORTER *et al.* (1999). Neste mesmo esquema, *Cebus* é grupo-irmão de *Saimiri*, o que concorda com os resultados do presente estudo, e também das análises de ROSENBERGER (1981a), SCHNEIDER *et al.* (1993) e HARADA *et al.* (1995), entre outros. Os resultados aqui apresentados suportam ainda a formação de um clado formado por *Aotus* e *Callicebus*, como proposto por FORD (1986) e, de certa maneira, o posicionamento de *Aotus* como um gênero basal. ROSENBERGER (1981a) propõe adicionalmente que *Cebus* e *Saimiri* estão mais proximamente relacionados aos calitriquíneos, e *Aotus* e *Callicebus* mais proximamente relacionados com os atelídeos (mais especificamente com os pitecíneos). Os dados revelados na presente dissertação dão subsídios à tais hipóteses.

2.2. Os calitriquíneos

Embora o clado Callitrichinae seja corroborado na grande maioria das análises filogenéticas, existe uma certa divergência sobre as relações entre os seus gêneros. As maiores incongruências entre outros estudos e a topologia aqui proposta para os calitriquíneos consistem no relacionamento entre *Callithrix* e *Cebuella* e no posicionamento de *Callimico*.

Na árvore resultante da análise filogenética implementada no presente estudo, o gênero *Cebuella* apresentou-se como componente do Clado 25, formado pelas espécies de *Callithrix* e apresentando-se mais proximamente relacionado ao grupo de espécies *argentata*. Esta hipótese corrobora os resultados de NAGAMACHI (1995), BARROSO *et al.* (1997), CANAVEZ *et al.* (1999), MOREIRA & SEUANEZ (1999), NAGAMACHI *et al.* (1999). ROSENBERGER (1983) sugere que o gênero *Callithrix* seja dividido em três subgêneros, que correspondem a cada um dos ramos deste clado resultante nesta dissertação, o que reforça a necessidade de investigações futuras sobre as relações entre as todas as entidades taxonômicas envolvidas neste clado.

A posição filogenética de *Callithrix* (incluindo *Cebuella pygmaea*), mais proximamente relacionado com *Leontopithecus*, seguido por *Saguinus* e *Callimico*, corrobora as propostas de ROSENBERGER & COIMBRA-FILHO (1984), FORD (1986), ROSENBERGER *et al.* (1990), NAGAMACHI (1995), HOROVITZ & MACPHEE (1999), NAGAMACHI *et al.* (1999) e WIESEMÜLLER & ROTHE (1999). KAY (1990) propôs que a forma mais próxima de *Callithrix-Cebuella* seria *Saguinus*, seguido por *Leontopithecus* e *Callimico*. Comparando-se o resultado da presente análise com o de HOROVITZ (1999) percebe-se que neste último ocorre uma troca de posições entre *Callimico* e *Leontopithecus*, ou seja, *Leontopithecus* representa o gênero mais basal do grupo, contrariando inclusive a topologia obtida em outra análise realizada no mesmo ano pela autora (HOROVITZ & MACPHEE, 1999). Esta topologia, contudo, também é sustentada por análises moleculares como as de SCHNEIDER *et al.* (1996), SAMPAIO *et al.* (1999), CANAVEZ *et al.* (1999),

entre outros, apesar de não ter sido encontrada em nenhuma das etapas de análise realizadas.

Como já discutido anteriormente, existem ainda dúvidas sobre as relações de *Callimico* entre os cebídeos. Os resultados obtidos mostram que este gênero trata-se de uma forma basal de Callitrichinae e, portanto, está incluído no mesmo, e não entre os cebíneos, como propuseram outros trabalhos.

A história evolutiva dos caracteres únicos presentes nos calitriquíneos levou HERSHKOVITZ (1977) a defender a hipótese de que o pequeno tamanho, as garras e os molares simples presentes nestes platirrinos seriam traços primitivos. A grande maioria dos trabalhos recentes, por sua vez, têm defendido a idéia de que as características anatômicas únicas dos calitriquíneos são especializações derivadas, relacionadas com seu diminuto tamanho ou com suas inusitadas adaptações ecológicas para a insetivoria e gomivoria. Este caráter derivado do grupo é corroborado nesta dissertação, com os atelídeos ocupando a porção basal do cladograma.

3) Atelidae: Atelinae e Pitheciinae

O monofiletismo dos pitecíneos é inquestionavelmente o que recebe maior suporte de evidências não ambíguas. Este grupo teve como grupo-irmão em algumas análises o gênero *Callicebus* (e.g. ROSENBERGER, 1980; SCHNEIDER & ROSENBERGER, 1996; HOROVITZ, 1999). Este posicionamento de *Callicebus* não ocorreu ao longo das análises aqui conduzidas, contudo os resultados apresentaram-se bastante consistentes para o clado formado pelos pitecíneos. O esquema de relações dos três gêneros de pitecíneos analisados (*Pithecia* (*Chiropotes*, *Cacajao*)) é

corroborado pelos trabalhos de FORD (1986), SCHNEIDER *et al.* (1995), SCHNEIDER & ROSENBERGER (1996) e HOROVITZ (1999).

4) **Atelinae: Alouatini e Atelini**

O grupo formado pelos grandes platirrinos tem seu monofiletismo corroborado na grande maioria dos trabalhos. As divergências referem-se à divisão destes em dois subgrupos: um contendo as formas alouatinas e outro com formas atelinas. Na presente proposta filogenética ocorre essa dicotomia, com o grupo Alouatini contendo *Brachyteles*, *Alouatta* e *Stirtonia*, e o grupo Atelini os gêneros *Lagothrix*, *Caipora*, *Ateles* e *Protopithecus*.

Aparentemente, as maiores incongruências entre as topologias propostas para os atelíneos refere-se à posição filogenética de *Brachyteles*. Na análise de HOROVITZ (1999) *Brachyteles* forma um clado juntamente com *Lagothrix*, tendo *Ateles* como a forma mais diretamente relacionada a este clado e *Alouatta* como a forma mais basal deste grupo. Esta topologia também foi proposta por FORD & DAVIS (1992), ocorrendo somente a inversão de posições entre *Lagothrix* e *Ateles*. Nas propostas de SCHNEIDER & ROSENBERGER (1996) e WIESSEMÜLLER & ROTHE (1999) também existe a tendência de se agrupar *Brachyteles* com *Ateles*. Contudo, a proposta de KAY (1990) assemelha-se à da presente dissertação, onde *Alouatta* e *Brachyteles* são grupo-irmãos.

O estudo de seqüências gênicas de atelídeos realizado por VIEIRA *et al.* (1997), indicam *Alouatta* como o gênero mais basal entre os atelíneos, o que de certa maneira também foi encontrado no presente estudo.

Filogenia e Classificação

Classificações devem ser baseadas em hipóteses filogenéticas, ou seja, em em relações genealógicas. De maneira preliminar, se este esquema filogenético fosse utilizado como base para uma classificação dos Platyrrhini incluídos na análise, seriam propostos os seguintes grupos:

Platyrrhini

Família Atelidae

Subfamília Atelinae

Tribo Alouattini

Alouatta, Brachyteles e Stirtonia

Tribo Atelini

Lagothrix, Ateles, Caipora, Protopithecus

Subfamília Pitheciinae

Pithecia, Chiropotes, Cacajao

Família Cebidae

Subfamília Cebinae

Tribo Aotini

Aotus, Callicebus

Tribo Cebini

Cebus, Saimiri, Carlocebus

Subfamília Callitrichinae

Callimico, Saguinus, Leontopithecus, Callithrix (incluindo Cebuella

pygmaea)

CAPÍTULO VII – CONCLUSÕES

A seguir são sumariadas as principais conclusões do presente trabalho:

- O monofiletismo de Platyrrhini é corroborado.
- Apesar de potencialmente homoplásticos, os caracteres extraídos da morfologia dentária mostraram-se informativos nas análises implementadas.
- A proximidade entre atelíneos e cebídeos, resultante da análise utilizando somente caracteres dentários, pode ser explicada pela presença de convergências de algumas estruturas como cíngulo, estilos, entre outros.
- Entre as opções de enraizamento utilizadas, *Aegyptopithecus* representou a melhor das opções. A análise utilizando *Tarsius* parece forçar uma condição basal para o grupo dos calitriquíneos, o que não é corroborado por nenhuma análise implementada nesta dissertação.
- A partir da filogenia proposta, os clados Atelidae e Cebidae foram corroboradas.
- Entre os cebídeos, destacam-se dois clados: Cebinae, formado pelos clados Aotini (*Aotus*, *Callicebus*) e Cebini (*Cebus* (*Saimiri*, *Carlocebus*)), e Calitrichinae, formada pelo clado (*Callimico* (*Saguinus* (*Leontopithecus* (*Callithrix* gr. *jacchus* (*Callithrix* gr. *argentata*, *Cebuella*))))).
- Entre os calitriquíneos, a proposta na qual *Cebuella* trata-se de uma forma mais proximamente relacionada a *Callithrix* gr. *argentata* é corroborada.
- Atelidae é composta pelos grupos Atelinae e Pitheciinae.
- Os atelíneos são divididos em duas tribos, Alouattini (*Brachyteles* (*Alouatta*, *Stirtonia*)) e Atelini (*Lagothrix* (*Caipora* (*Ateles*, *Protopithecus*))).

- Os pitecíneos (*Pithecia* (*Chiropotes*, *Cacajao*)) recebem inquestionavelmente o maior suporte, permanecendo estável entre todas as etapas de análise realizadas.

- A inclusão das formas fósseis não alterou drasticamente a topologia proposta para as formas viventes. *Carlocebus* apresentou-se como forma-irmã de *Saimiri*; *Stirtonia* como forma-irmã de *Alouatta*, enquanto *Caipora* e *Protopithecus* emergiram como representantes do clado Atelini.

Cabe ressaltar que o conjunto de resultados avaliados nesta dissertação fazem parte de um programa de pesquisa mais abrangente sobre a história evolutiva dos primatas do Novo Mundo. Um dos desdobramentos previstos deste programa refere-se ao estudo da morfologia do esqueleto de *Caipora* e *Protopithecus*, e desta maneira, contribuir para compreensão da evolução dos padrões morfo-funcionais dos atelíneos. Outros desdobramentos referem-se à tentativa de reunir conjuntos maiores de informação, provenientes de diferentes complexos, tais como a morfologia craniana e pós-craniana, aparelho reprodutor, acriótipo, DNA etc. Uma análise deste tipo, chamada de evidência total (*total evidence*) poderá gerar hipóteses congruentes para essa gama diversa de evidências potencialmente independentes

Concluindo, os Platyrrhini, apesar de relativamente bem estudados, ainda parecem reter um amplo universo informações a ser elucidadas a cerca de sua história evolutiva durante o Cenozoico sul-americano.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIELLO, L. C. & C. DEAN. 1990. **An Introduction to Human Evolutionary Anatomy**. Academic Press, London. 596 pp.

AIELLO, L. C. 1993. The Origin of the New World Monkeys. **Oxford Monographs on Biogeography**, 7: 100-118.

AMORIN, D. S. 1997. Manual de Projetos com Metodologia Filogenética. Pp. 213-220 in: **Elementos Básicos de Sistemática Filogenética**, 2^a ed. (AMORIM, D. S., ed.). Holos Editora, Sociedade Brasileira de Entomologia. 276 pp.

ANAPOL, F. & S. LEE. 1994. Morphological adaptation to diet in platyrrhine primates. **American Journal of Physical Anthropology**, 94: 239-261.

ARCHIBALD, J. D. 1977. Ectotympanic bone and internal carotid circulation of eutherians in reference to Anthropoid origins. **Journal of Human Evolution** 6, 609-622.

BARROSO, C. M. L., H. SCHNEIDER, M. P. C. SCHNEIDER, I. SAMPAIO, M. L. HARADA, J. CZELUSNIAK & M. GOODMAN. 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): 651-674.

BEARD, K. C. 1993. Phylogenetic systematics of the Primatomorpha, with special reference to Dermoptera. Pp. 129-150 in **Mammal Phylogeny: Placentals** (SZALAY, F. S. ; M. J. NOVACECK & M. C. MCKENNA, eds.). Springer-Verlag, New York.

BEAUCHAMP, G. 1989. Canine tooth size variability in Primates. **Folia Primatologica**, 52: 148-155.

CABRERA, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de America del Sur. **Revista do Museu Argentino de Ciencias Naturales, "Bernadino Rivadavia" 4(1): 1-307.**

CANAVEZ, F., ALVES, G.; FANNING, T. G. & SEUANEZ, H. N. 1996. Comparative karyology and evolution of the Amazonian *Callithrix* (Platyrrhini, Primates). **Chromosoma, 104(5): 348-357.**

CANAVEZ, F. C., M. A. M. MOREIRA, J. J. LADASKY, A. PISSINATTI, P. PARHAM & H. N. SEUANEZ. 1999. Molecular phylogeny of New World primates (Platyrrhini) based on beta(2)-microglobulin DNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution, 12(1): 74-82.**

CARTELLE, C. 1995. **A Fauna Local de Mamíferos Pleistocênicos da Toca da Boa Vista (Campo Formoso, Bahia).** Tese para a Cátedra de Professor Titular, Instituto de Geociências, Universidade Federal de Minas Gerais.

CARTELLE, C. 1996. Updating two Pleistocene primates from Bahia, Brazil. **Neotropical Primates, 4(2): 46-48.**

CARTELLE, C. & W. C. HARTWIG. 1996. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. **Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), 93: 6405-6409.**

CARTMILL, M. 1974. Rethinking primate origins. **Science, 184: 436-443.**

CHAVES, R, I. SAMPAIO, M. P. SCHNEIDER, H. SCHNEIDER, S. L. PAGE, M. GOODMAN. 1999. The place of *Callimico goeldii* in the callitrichine phylogenetic tree: evidence from von Wildebrand factor gene intron II sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution, 13(2): 392-404.**

CIOCHON, R. L. & CHIARELLI, A. B. 1980a. Paleobiogeographic perspectives on the origin of the Platyrrhini. Pp.: 459-493 in: **Evolutionary**

Biology of the New World Monkeys and Continental Drift (CIOCHON, R. L. & , A. B. CHIARELLI, eds.). Plenum Press, New York. 528 pp.

CIOCHON, R. L. & CHIARELLI, A. B. (eds.). 1980b. **Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift**. Plenum Press, New York. 528 pp.

COIMBRA-FILHO, A. F. 1971. Os sagüis do gênero *Callithrix* da região oriental brasileira e um caso de duplo-hibridismo entre três de suas formas (Callitrichidae, Primates). **Revista Brasileira de Biologia**, 31(3): 377-388.

COIMBRA-FILHO, A. F. 1972. Aspectos inéditos do comportamento de sagüis do gênero *Callithrix* (Callitrichidae, Primates). **Revista Brasileira de Biologia**, 32(4): 502-512.

DARLU, P. & P. TASSY. 1993. **Reconstruction phylogénétique. Concepts et méthodes**. Masson, Paris. 245 pp.

DELSON, E. 1977. Catarrhine phylogeny and classification: principles, methods and comments. **Journal of Human Evolution**, 6: 433-459.

DELSON, E. & A. L. ROSENBERGER. 1980. Phyletic perspectives on platyrrhine origins and anthropoid relationships. Pp. 445-458 in: **Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift** (CIOCHON, R. L. & , A. B. CHIARELLI, eds.). Plenum Press, New York. 528 pp.

DISOTELL, T. R. 1996. The phylogeny of the Old World monkeys. **Evolutionary Anthropology**, 5: 18-24.

DONOGHUE, M. J., J. A. DOYLE, J. GAUTHIER, A. G. KLUGE & T. ROWE. 1989. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 20: 431-460.

FARRIS, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. **Systematic Zoology**, **18**: 374-385.

FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic systematics. Pp. 7-36 in **Advances in Cladistics 2. Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society** (PLATNICK, N. I. & V. A. FUNK, eds.). Columbia University Press, New York.

FARRIS, J. S. 1988. **HENNIG86 (Version 1.5)**. Port Jefferson Station, New York.

FLEAGLE, J. G. 1988. **Primate Adaptation and Evolution**. Academic Press, New York. 486 pp.

FLEAGLE, J. G. 1990. New fossil platyrrhines from the Pinturas Formation, southern Argentina. **Journal of Human Evolution**, **19** (1/2): 61-85.

FLEAGLE, J. G.; R. F. KAY & M. R. L. ANTHONY. 1997. Fossil New World monkeys. Pp. 473-495 in: **Vertebrate Paleontology in the Neotropics. Miocene Fauna of La Venta, Colombia** (KAY, R. F., R. H. MADDEN, R. L. CIFELLI & J. J. FLYNN, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington.

FORD, S. M. 1986. Systematics of the New World Monkeys. Pp. 73-135 in: **Comparative Primate Biology: Systematics, Evolution and Anatomy, 1st ed., Vol. 1** (Swindler D. R. & J. Erwin, eds.). Alan R. Liss, New York.

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

GEBO, D. L. 1986. Anthropoid origins – the foot evidence. **Journal of Human Evolution**, **15**: 421-430.

GEBO, D. L. 1989. Locomotor and phylogenetic considerations in anthropoid evolution. **Journal of Human Evolution**, **18**: 201-233.

GINGERICH, P. 1980. Eocene Adapidae, paleobiogeography, and the origin of South American Platyrrhini. Pp. 123-138. In: **Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift**. (Ciochon, R.L. & A.B. Chiarelli, eds.). Plenum Press, New York.

GINGERICH, P. D. 1981. Early Cenozoic Omomyidae and the evolutionary history of tarsiform primates. **Journal of Human Evolution**, **10**: 345-374.

GOODMAN, M., W. J. BAILEY; K. HAYASAKA; M. J. STANHOPE, J. SLIGHTOM & J. CZELUSNIAK. 1994. Molecular evidence on primate phylogeny from DNA sequences. **American Journal of Physical Anthropology**, **94**: 3-24.

GREENFIELD, L. O. 1992a. Incisification of anthropoid deciduous mandibular canines. **Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie**, **79**(1): 103-120.

GREENFIELD, L. O. 1992b. Relative canine size, behavior and diet in male ceboids. **Journal of Human Evolution**, **23**: 469-480.

GREGORY, W. K. 1910. The orders of mammals. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **27**: 1-524.

HARADA, M. L., H. SCHNEIDER, M. P. C. SCHNEIDER, I. SAMPAIO, J. CZELUSNIAK & M. GOODMAN. 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 Phylogenetic and Evolution**, **4**(3): 331-349.

HARTWIG, W. C. & C. CARTELLE. 1996. A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. **Nature**, **381**: 307-311.

HARTWIG, W. C. 1995. A giant New World monkey from the Pleistocene of Brazil. **Journal of Human Evolution**, **28**: 189-195.

HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Urbana, Ill. University of Illinois Press.

HERSHKOVITZ, P. 1970a. Cerebral fissural patterns in platyrrhine monkeys. **Folia Primatologica**, **13**: 213-240.

HERSHKOVITZ, P. 1970b. Notes of Tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus from the late Miocene of Colombia. **Folia Primatologica**, **12**: 1-37.

HERSHKOVITZ, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecological review. Pp. 311-431 in **Evolution, Mammals and Southern Continents** (KEAST, A., F. C. ERCK & B. GLASS, eds.). State University of New York Press, Albany.

HERSHKOVITZ, P. 1977. **Living New World Monkeys (Platyrrhini), with an Introduction to Primates**. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 1117.

HERSHKOVITZ, P. 1984. More on *Homunculus* Dpm4, and M1 and comparisons with *Alouatta* and *Stirtonia*. **American Journal of Primatology**, **7**: 261-283.

HERSHKOVITZ, P. 1990. Titis, New World monkeys of the Genus *Callicebus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary taxonomic review. **Fieldiana (Zoology)**, **55**: 1-109.

HILL, W. C. O. 1957. **Primates. Comparative Anatomy and Taxonomy. III. Pithecoidea: Platyrrhini (families Hapalidae and Callimiconidae)**. Wiley-Interscience, New York. 354 pp.

HILL, W. C. O. 1962. **Primates. Comparative Anatomy and Taxonomy. V.**

Cebidae, Part B. Wiley-Interscience. New York. 537 pp.

HOFFSTETTER, R. 1969. Une primate de l'Oligocène inférieur Sud-américain: *Branisella boliviana*, gen. et sp. nov. **Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences (Paris), sér. D, 269:** 434-437.

HOFFSTETTER, R. 1977. Primates: Filogenia e Historia Biogeografica. **Studia Geologica, XIII:** 211-253.

HONEYCUTT, R. L. & R. M. ADKINS. 1993. Higher level systematics of eutherian mammals: an assessment of molecular characters and phylogenetic hypothesis. **Annual Review of Ecology and Systematics, 24:** 279-305.

HOROVITZ, I. & A. MEYER. 1997. Evolutionary trends in the ecology of New World monkeys inferred from a combined phylogenetic analysis of nuclear, mitochondrial, and morphological data. Pp. 189-224 in **Molecular Evolution and Adaptive Radiation** (GIVNISH, T. J. & K. J. SYSTMA, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.

HOROVITZ, I., R. ZARDOYA & A. MEYER. 1998. Platyrrhine systematics: a simultaneous analysis of molecular and morphological. **American Journal of Physical Anthropology, 106:** 261-281.

HOROVITZ, I. 1999. A phylogenetic study of living and fossil platyrrhines. **American Museum Novitates, 3269:** 1-40.

HOROVITZ, I. & R. D. E. MACPHEE. 1999. The Quaternary Cuban platyrrhine *Paralouatta varonai* and the origin of Antillean monkeys. **Journal of Humavolution, 36** : 33-68.

JURMAIN, R. & H. NELSON. 1994. **Introduction to Physical Anthropology**, 6^a ed. West Publishing Company, St. Paul.

KAAS, J. H. & T. M. PREUS. 1993. Archontan affinities as reflected in the visual system. Pp. 115-128 in **Mammal Phylogeny: Placentals** (SZALAY, F. S. ; M. J. NOVACECK & M. C. MCKENNA, eds.). Springer-Verlag, New York.

KAY, R. F., R. H. MADDEN, J. M. PLAVCAN, R. L. CIFELLI & J. GUERRERO-DÍAZ. 1987. *Stirtonia victoriae*, a new species of Miocene Colombian primate. **Journal of Human Evolution**, **16**: 173-196.

KAY, R. F., J. M. PLAVCAN, K. E. GLANDER & P. C. WRIGHT. 1988. Sexual selection and canine dimorphism in New World monkeys. **American Journal of Physical Anthropology**, **77**: 385-397.

KAY, R. F., R. H. MADDEN & J. GUERRERO-DÍAZ. 1989. Nuevos hallazgos de monos em el Mioceno de Colombia. **Ameghiniana**, **25**(3): 203-212.

KAY, R. F. 1990. The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae (Platyrrhini, Anthrooidea). **Journal of Human Evolution**, **19**(1-2): 175-208.

KAY, R. F. & D. J. MELDRUM. 1996. A new small platyrrhine and the phyletic position of Callitrichinae. Pp. 435-472 in: **Vertebrate Paleontology in the Neotropics. Miocene Fauna of La Venta, Colombia** (KAY, R. F., R. H. MADDEN, R. L. CIFELLI & J. J. FLYNN, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington.

KAY, R. F., C. ROSS & A. B. WILLIAMS. 1997. Anthropoid origins. **Science**, **275**: 797-804.

KAY, R. F., C. ROSS, A. B. WILLIAMS & D. JOHNSON. 1997. Cladistic analysis and anthropoid origins. **Science** **278**, 2135-2136.

KINZEY, W. G. 1978. Feeding behavior and molar features in two species of titi monkey. Pp. 373-385 in: **Recent Advances in Primatology. Vol. I: Behavior** (CHIVERS, D. J. & J. HERBERT, eds.). Academic Press, London.

KOBAYASHI, S. 1990. A morphological study of upper first and second molars in the Genus *Callicebus*. **Journal of the Anthropological Society of Nippon**, **98**(2): 121-135.

LUCKET, W. P. 1975. Ontogeny of the fetal membranes and placenta. Pp. 157-182 in **Phylogeny of the Primates** (W. P. LUCKET & F. S. SZALAY, eds.). Plenum Press, New York.

LUND, P. W. 1838. Blik paa Brasiliensis dyreverden for sidste jordomvaeltning. **Det Kong. Danske Viden. Selsk. Natur. Matem. Afhand.**, **8**: 61-144.

MACFADDEN, B. J. 1990. Chronology of cenozoic primate localities in South America. **Journal of Human Evolution**, **19**: 7-21.

MACPHEE, R. D. E., I. HOROVITZ, O. ARREDONDO & O. J. VASQUEZ. 1995. A New Genus for the Extinct Hispaniolan Monkey *Saimiri bernensis* Rímoli, 1977, with notes on Its Systematic Position. **American Museum Novitates**, **3134**: 21 pp.

MACPHEE, R. D. E. & M. A. ITURRALDE-VINENT. 1994. First Tertiary land mammal from Greater Antilles: an Early Miocene sloth (*Xenarthra*, *Megalonychidae*) from Cuba. **American Museum Novitates**, **3094**: 1-13.

MACPHEE, R. D. E. & M. A. ITURRALDE-VINENT. 1995a. Earliest monkey from Greater Antilles. **Journal of Human Evolution**, **28**: 197-200.

MARTIN, R. D. 1993. Primate origins: plugging the gaps. **Nature**, **363**: 223-234.

MASTERSON, T. J. & W. C. HARTWIG. 1998. Degrees of sexual dimorphism in *Cebus* and other New World monkeys. **American Journal of Physical Anthropology**, **107**: 243-256.

MCKENNA, M. C. 1975. Towards a phylogenetic classification of Mammalia. Pp. 21-46 in **Phylogeny of the Primates** (W. P. LUCKET & F. S. SZALAY, eds.). Plenum Press, New York.

MCKENNA, M. C. & S. K. BELL. 1997. **Classification of Mammals above the species level**. Columbia University Press, New York. 631 pp.

MCNIFF, B. E. & M. W. ALLARD. 1998. A test of Archonta monophyly and the phylogenetic utility of the mitochondrial gene 12S rRNA. **American Journal of Physical Anthropology**, **107**: 225-241.

MELDRUM, D. J. 1990. New fossil platyrrhine tali from the Early Miocene of Argentina. **American Journal of Physical Anthropology**, **83**: 403-418.

MITTERMEIER, R. A. & A. F. COIMBRA-FILHO. 1981. Systematics: species and subspecies. Pp. 29-109. In: **Ecology and Behaviour of Neotropical Primates**, 1st ed., Vol. 1. (COIMBRA-FILHO, A. F. & R. A. MITTERMEIER, eds.). Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

MITTERMEIER, R. A., A. B. RYLANDS, A. COMIBRA-FILHO & G. A. B. FONSECA (eds.). 1988. **Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Volume 2**. World Wildlife Foundation, Washigton. 610 pp.

MOREIRA, M. A. M. & H. N. SEUANEZ. 1999. Mitochondrial pseudogenes and phyletic relationships of *Cebuella* and *Callithrix*. **Primates**, **40**(2): 353-364.

NAGAMACHI, C. Y. ; J. C. PIECKZARKA; J. A. P. C. MUNIZ, R. M. S. BARROS & M. S. MATTEVI. 1999. Proposed chromosomal phylogeny for the South American primates of the Callitrichidae family (Platyrrhini). **American Journal of Primatology**, **49**(2): 133-152.

NAPIER, J. R. & P. H. NAPIER. 1967. **A Handbook of Living Primates**. Academic Press, New York. 456 pp.

NELSON, G. & N. PLATNICK. 1981. **Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance.** Columbia University Press, New York.

NISHIMURA, A., G. A. B. FONSECA, R. A. MITTERMEIER, A. L. YOUNG, K. B. STRIER & C. M. C. VALLE. 1988. The muriqui, Genus *Brachyteles*. Pp. 577-610 in **Ecology and Behavior of Neotropical Primates**, volume 2 (MITTERMEIER, R. A., A. B. RYLANDS, A. COMIBRA-FILHO & G. A. B. FONSECA, eds.). Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 610 pp.

NIXON, K. C. & J. M. CARPENTER. 1993. On outgroups. **Cladistics**, **9**: 413-426.

NIXON, K. C. 1992. **CLADOS Version 1.2.** L. H. Bailey Hortorium, Cornell University, Ithaca, NY.

NOVACECK, M. J., M. C. MCKENNA, N. A. NEFF & R. L. CIFELLI. 1983. Evidence from earliest known erinaceomorph basicranium that insectivores and primates are not closely related. **Nature**, **306**(5944): 683-684.

NOVACECK, M. J. & A. WYSS. 1986. Higher-level relationship of the recent eutherian orders: morphological evidence. **Cladistics**, **2**: 257-287.

NOVACECK, M. J.; A. R. WYSS & M. C. MCKENNA. 1988. The Major Groups of Eutherian Mammals. Pp. 31-71 in **The Phylogeny and Classification of Tetrapods – Volume 2: Mammals** (Benton, M. J., ed.). Clarendon Press, Oxford.

PINNA, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, **7**: 367-394.

PLATNICK, N. I. 1989. Na empirical comparison of microcomputer parsimony programs, II. **Cladistics**, **5**: 121-144.

POCOCK, R. I. 1925. Additional notes on the external characters of some

platyrrhine monkeys. **Proceedings of the Zoological Society of London, 1925:** 27-47.

PORTER, C. A., I. SAMPAIO, H. SCHNEIDER, M. P. C. SCHNEIDER, J. Czelusniak & M. GOODMAN. 1995. Evidence on Primate Phylogeny from ϵ -Globin Gene Sequences and Flanking Regions. **Journal of Molecular Evolution, 40:** 30-55.

PORTER, C. A., S. L. PAGE, J. CZELUSNIAK, H. SCHNEIDER, M. P. C. SCHNEIDER, I. SAMPAIO & M. GOODMAN. 1997. Phylogeny and evolution of selected primates as determined by sequences of the ϵ -globin locus and 5' flanking regions. **International Journal of Primatology, 18(2):** 261-295.

PORTER, C. A., J. CZELUSNIAK, H. SCHNEIDER, M. P. C. SCHNEIDER, I. SAMPAIO & M. GOODMAN. 1999. Sequences from the 5' flanking region of the epsilon-globin gene support the relationship of *Callicebus* with the pitheciins. **American Journal of Primatology, 48(1):** 69-75.

RAMOS, T. C. 1997. **Tree Gardener Versão 2.0.** Museu de Zoologia, USP, São Paulo.

RIEPPPEL, O. C. 1988. **Fundamentals of comparative biology.** Basel: Birkhauser Verlag. 202 pp.

ROSEN, S. I. 1974. **Introduction to the Primates – Living and Fossil.** Prentice-Hall, Inc., New Jersey. 140 pp.

ROSENBERGER, A. L. 1977. *Xenothrix* and ceboid phylogeny. **Journal of Human Evolution, 6:** 461-481

ROSENBERGER, A. L. 1980. Phylogeny, evolution and classification of New World monkeys. **Dissertation Abstracts International, 40(10):** 5494-A.

ROSENBERGER, A. L. 1981a. Systematics: the higher taxa. Pp. 9-27 in

Ecology and Behavior of Neotropical Primates, volume 1 (COMBRA-FILHO, A. F. & R. MITTERMEIER, eds.). Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

ROSENBERGER, A. L. 1981b. A mandible of *Branisella boliviana* (Platyrrhini, Primates) from the Oligocene of South America. **International Journal of Primatology**, 2(1): 1-7.

ROSENBERGER, A. L. 1983. Aspects of the systematics and evolution of the marmosets. Pp.159-180 in: **A Primatologia no Brasil – I** (MELLO, M. T., Ed.) Universidade Federal de Brasília. Brasília.

ROSENBERGER, A. L. & COIMBRA-FILHO, A. F. 1984. Morphology, taxonomic status and affinities of the Lion Tamarins, *Leontopithecus* (Callitrichinae, Cebidae). **Folia Primatologica**, 42: 149-179.

ROSENBERGER, A. L.; E. STRASSER & E. DELSON. 1985. Anterior dentition of *Notharctus* and the Adapid-Anthropoid hypothesis. **Folia Primatologica**, 44: 15-39.

ROSENBERGER, A. L. , SETOGUCHI, T. & N. SHIGEHARA. 1990. The fossil record of callitrichine primates. **Journal of Human Evolution**, 19: 209-236.

RYLANDS, A. B., A. F. COIMBRA-FILHO & R. A. MITTERMEIER. 1993. Systematics, geographic distribution, and some notes on the conservation status of the Callitrichidae. Pp. 11-77. In: **Marmosets and Tamarins. Vol. 1** (RYLANDS, A. B., ed.). Oxford University Press, Oxford.

SAMPAIO, M. I. C. 1993. Filogenia Molecular das Subfamílias Alouattinae, Atelinae e Pitheciinae (Platyrrhini, Primates). Dissertação de Doutorado não-publicada, Departamento de Genética, Universidade Federal do Pará, Belém (PA). 141 pp.

SAMPAIO, M. I. C., M. P. SCHNEIDER, H. SCHNEIDER, S. L. PAGE & M. GOODMAN. 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.

SCHALLER, S. (ed.). 1999. **Nomenclatura Anatômica Veterinária Ilustrada**. Editora Manole Ltda., São Paulo. 614 pp.

SCHNEIDER, H., M. P. C. SCHNEIDER, I. SAMPAIO, M. L. HARADA, M. STANHOPE, J. CZELUSNIAK & M. GOODMAN. 1993. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **2**(3): 225-242.

SCHNEIDER, H & A. L. ROSENBERGER. 1996. Molecules, morphology, and platyrrhine systematics. Pp. 3-19 in **Adaptive Radiation of Neotropical Primates** (NORCONCK *et al.*, eds.). Plenum Press, New York.

SCHNEIDER, H., I. SAMPAIO, M. L. HARADA, C. M. L. BARROSO, M. P. C. SCHNEIDER, J. CAZELUSNIAK & M. GOODMAN. 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, M. P. C., H. SCHNEIDER, M. I. C. SAMPAIO, N. M. CARVALHO-FILHO, F. ENCARNACIÓN, E. MONTOYA & F. M. SALZANO. 1995. Biochemical diversity and genetic distances in the Pitheciinae Subfamily (Primates, Platyrrhini). **Primates**, **36**(1): 129-134.

SETOGUCHI, T.; T. WATANABE & T. MOURI. 1983. La Dentadura Superior de *Stirtonia* (Ceboidea, Primates) del Mioceno de Colombia y del Origen de la Cúspide Postero-interna de los Molares Superiores em los monos ahulladores

(*Alouatta*). **Kyoto University Overseas Research, Reports of New World Monkeys, 1983: 1-11.**

SCHWARTZ, J. H. & I. TATTERSAL. 1987. Tarsiers, adapids and the integrity of Strepsirrhini. **Journal of Human Evolution, 16: 23-40.**

SHOSHANI, J., C. P. GROVES, E. L. SIMONS & G. F. GUNNEL. 1996. Primate phylogeny: morphological vs molecular results. **Molecular Phylogenetics and Evolution, 5(1): 102-154.**

SIMMONS, E. L. 1972. **Primate Evolution: an Introduction to Man's place in Nature.** Macmillan Co., New York. 322 pp.

SIMPSON, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of the mammals. **Bulletin of the American Museum of Natural History, 85: 1-350.**

SOINI, P. 1988. The pygmy masmoset, Genus *Cebuella*. Pp. 79-129 in **Ecology and Behavior of Neotropical Primates**, volume 2 (MITTERMEIER, R. A., A. B. RYLANDS, A. COMIBRA-FILHO & G. A. B. FONSECA, eds.). Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 610 pp.

STIRTON, R. A. 1951. Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. **University of California Publications in Geological Sciences, 28: 315-356.**

SWINDLER, D. R. 1976. **Dentition of Living Primates.** Academic Press, New York.

SZALAY, F. S. 1975. Phylogeny of Primate Higher Taxa – The basicranial evidence. Pp. 91-125 in: **Phylogeny of the Primates** (W. P. LUCKET & F. S. SZALAY, eds.). Plenum Press, New York.

SZALAY, F. S. & E. DELSON. 1979. **Evolutionary History of the Primates.** Academic Press, New York. 595 pp.

SZALAY, F. S.; A. L. ROSENBERGER & M. DAGOSTO. 1987. Diagnosis and differentiation of the Order Primates. **Yearbook of Physical Anthropology**, **30**: 75-105.

TAKAI, M. & F. ANAYA. 1996. New specimens of the oldest fossil platyrrhine, *Branisella boliviana*, from Salla, Bolivia. **American Journal of Physical Anthropology**, **99**: 301-317.

TEJEDOR, M. F. 1998. The evolutionary history of platyrrhines: old controversies and new interpretations. **Neotropical Primates**, **6**(3): 77-82.

THORINGTON Jr., R. W. & S. ANDERSON. 1984. Primates. Pp. 187-217 in: **Orders and Families of Recent Mammals of the World** (S. ANDERSON & J. Knox Jones Jr., eds.). John Wiley & Sons, Inc. New York.

VAN VALEN, L. & R. E. SLOAN. 1965. The earliest primates. **Science**, **150** (3697): 743-745.

VIEIRA, R., I. SAMPAIO, H. SCHNEIDER & M. GOODMAN. 1997. Relações intergenéricas na subfamília Atelinae (Platyrrhini, Primates) através do estudo do Intron 11 do gene do fator de Von Willebrand. **VIII Congresso Brasileiro de Primatologia**. P. 101.

VIVO, M. 1991. **Taxonomia de *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates)**. Fundação Biodivestitas para Conservação da Diversidade Biológica, Belo Horizonte. 105 pp.

WIBLE, J. R. & H. H. COVERT. 1987. Primates: cladistic diagnosis and relationships. **Journal of Human Evolution**, **16**: 1-22.

WIESEMÜLLER, B. & H. ROTHE. 1999. New World monkeys – a phylogenetic study. **Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie**, **82**(2/3): 115-157.

WILEY, E. O. 1981. **Phylogenetics. The theory and Practice of Phylogenetic Systematics.** John Wiley & Sons, New York. 439 pp.

WILLIAMS B. A. & KAY, R. F. 1995. The taxon Anthropeida and the crown clade concept. **Evolutionary Anthropology, 3:** 188-190.

WYSS, A. R. & J. J. FLYNN. 1995. "Anthropeida": a name, not an entity. **Evolutionary Anthropology, 3:** 187-188.

APÊNDICE 1: MATERIAL EXAMINADO

Espécies viventes

Alouatta belzebul

MN 21089 (fêmea): Imperatriz, Maranhão, Brasil.

Alouatta caraya

MN 11704 (fêmea): Alto Xingu, Mato Grosso, Brasil.

Alouatta seniculus

MN 2774 (macho): Aripuanã, Amazonas, Brasil; MN 21129 (fêmea): Almeirim, Pará, Brasil; MN 23155 (macho): Boa Vista, Roraima, Brasil.

Aotus infulatus

MN 2701 (sexo indeterminado): Mato Grosso, Brasil.

Aotus nigriceps

MN 28495 (macho): Rio Jamari, Rondônia, Brasil.

Aotus vociferans

MN 2695 (fêmea): Rio Purus, Amazonas, Brasil.

Ateles paniscus

MN 506 (fêmea): Rio Jaurú, Mato Grosso, Brasil.; MN 1093 (sexo indeterminado): sem procedência; MN 2476 (macho): sem procedência; MN 2500 (fêmea): Paraná do Manhã, Amazonas, Brasil; MN 6035 (macho), MN 6037 (fêmea): Norte do Rio Amazonas, Amazonas, Brasil; MN 21058 (fêmea): Fonte Boa, Amazonas, Brasil; MN 32701 (macho): Alto Tapajós, Mato Grosso, Brasil; MN 33615 (sexo indeterminado): Cáceres, Mato Grosso, Brasil.

Brachyteles aracnoides

MN 8513 (fêmea), MN 6699 (macho), MN 7724 (macho): Parati, Rio de Janeiro, Brasil; MN 8514 (macho), MN 30188 (macho): sem procedência.

Cacajao calvus

MN 2444 (fêmea), MN 2452 (fêmea): Paraná do Manhã, Amazonas, Brasil.

Cacajao melanocephalus

MN 2437 (macho), MN 2439 (fêmea) - Serra do Imery, Venezuela.

Callicebus moloch

MN 414 (sexo indeterminado): sem procedência; MN 2472 (macho): Vila Braga, Pará, Brasil; MN 2480 (sexo indeterminado): Aripuanã, Amazonas, Brasil; MN 2486 (sexo indeterminado): Colômbia; MN

11592 (fêmea), MN 11593 (macho): Santarém, Pará, Brasil; MN 21062 (macho): Pará, Brasil.

Callicebus personatus

MN 21053 (macho): São Domingos, Espírito Santo, Brasil; MN 30181 (macho): Espírito Santo, Brasil.

Callicebus torquatus

MN 2482 (sexo indeterminado): Foz do Castanho, Amazonas, Brasil; MN 21047 (macho): Fonte Boa, Amazonas, Brasil.

Callimico goeldii

MN 23736 (macho): Pará, Brasil; MUZUSP 11355 (macho): sem procedência; MPEG 214 (macho): Seringal Oriente, próximo à Vila Taumaturgo, Rio Juruá, Brasil; MPEG 443 (macho): Rio Yaco, cabeceira do Rio Purus; MPEG 22969 (macho): Porongaba, margem direita do Alto Rio Juruá, Acre.

Callithrix argentata

MN 2855 (sexo indeterminado): Córrego do Cabral, Mato Grosso, Brasil; MN 5845 (macho): São Luiz de Cáceres, Mato Grosso, Brasil; MN 5946 (fêmea): Piquiatuba, Pará, Brasil; MN 5954 (macho): Cametá, Pará, Brasil.

Callithrix aurita

MN 1354 (fêmea), MN 1355 (macho): Além Paraíba, Minas Gerais, Brasil.

Callithrix flaviceps

MN 178 (sexo indeterminado): sem procedência; MN 5875 (fêmea): Santa Teresa, Espírito Santo, Brasil.

Callithrix geoffroyi

MN 3958 (macho), MN 3962 (fêmea), MN 3970 (macho): Morro da Argola, Espírito Santo, Brasil; MN 13481 (macho), MN 13482 (fêmea): Conceição do Mato Dentro, Minas Gerais, Brasil.

Callithrix humeralifer

MN 2838 (fêmea), MN 2839 (macho): Vila Braga, Rio Tapajós, Pará, Brasil; MN 5944 (fêmea), MN 5948 (macho): Lago do Baptista, Rio Amazonas, Amazonas, Brasil.

Callithrix jacchus

MN 5566 (sexo indeterminado): sem procedência; MN 5570 (fêmea): Parque Nacional da Tijuca, Rio de Janeiro, Brasil; MN 30541 (macho), MN 30544 (fêmea): Cristinópolis, Sergipe, Brasil.

Callithrix penicillata

MN 4260 (fêmea), MN 4261 (macho): Barreiras, Bahia, Brasil; MN 7565 (fêmea): Uberaba, Minas Gerais, Brasil; MN 7566 (macho): Araguari, Minas Gerais, Brasil; MN 8527 (macho), MN 8535 (macho), MN 8538 (fêmea): Ilhéus, Bahia, Brasil.

Cebuella pygmaea

MN 2781 (macho), MN 2782 (macho): Territorio Yahuas, Loreto, Peru; MN 2783 (sexo indeterminado): sem procedência; MN 11910 (macho) - Alto Solimões, Amazonas, Brasil; MPEG 201 (fêmea), MPEG 848 (macho): Iquitos, Peru; MPEG 283 (macho): Rio Solimões, Chimbote, Peru; MPEG 22951 (fêmea): Alto Rio Juruá, margem direita, Ocidente, Acre.

Cebus apella

MN 21171 (macho): Parque Nacional de Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil; MN 23336 (sexo indeterminado), MN 23337 (sexo indeterminado): Paragominas, Pará, Brasil; MN 23344 (fêmea), MN 23346 (fêmea): Nova Timboteua, Pará, Brasil.

Cebus nigrivittatus

MN 23525 (fêmea), MN 23526 (macho) - Boa Vista, Rondônia, Brasil.

Chiropotes albinasus

MN 21067 (fêmea): Serra do Cachimbo, Pará, Brasil; MN 25718 (fêmea): Alto Cururu, Serra do Cachimbo, Pará, Brasil.

Chiropotes satanas

MN 454 (macho): Parecis, Roraima, Brasil; MN 2909 (macho): Rio Catrimani, Amazonas, Brasil; MN 21056 (fêmea): Nova Timboteua, Pará, Brasil.

Lagothrix lagothricha

MN 518 (fêmea), MN 30196 (macho), MN 30198 (sexo indeterminado): sem procedência; MN 2722 (macho): Baixo Solimões, Amazonas, Brasil; MN 2729 (fêmea): São Manoel, Amazonas, Brasil.

Leontopithecus crhysomelas

MN 8518 (macho): Ilhéus, Bahia, Brasil; MN 8521 (fêmea): Pontal, Bahia, Brasil.

Leontopithecus rosalia

MN 186 (sexo indeterminado), MN 5491 (fêmea): sem procedência; MN 3964 (macho), MN 3965 (fêmea), MN 3966 (macho): Maricá, Rio de Janeiro, Brasil.

Pithecia irrorata

MN 3317 (fêmea): Rio Purus, Amazonas, Brasil; MN 3339 (macho): São Manuel, Amazonas, Brasil.

Pithecia monachus

MN 3312 (fêmea): Fonte Boa, Rio Solimões, Amazonas, Brasil; MN 7662 (sexo indeterminado): sem procedência.

Saguinus bicolor

MN 2864 (sexo indeterminado): sem procedência; MN 23859 (sexo indeterminado), MN 23862 (sexo indeterminado): Flores, Manaus, Amazonas, Brasil.

Saguinus fuscicollis

MN 5934 (fêmea), MN 5937 (macho): Rio Juruá, Amazonas, Brasil; MN 5956 (macho): Rio Juruá, Lago Grande, Amazonas, Brasil; MN 5957 (fêmea): Rio Juruá, Santo Antônio, Amazonas, Brasil; MN 23848 (macho): Mata Patrimônio, Tefé, Amazonas, Brasil; MN 23850 (macho): Coari, Amazonas, Brasil; MN 24797 (fêmea): Rio Mecaya, Caqueta; MN 28483 (macho), MN 28484 (fêmea): UHE Samuel, Roraima, Brasil

Saguinus geoffroyi

MN 24771 (macho): Choco, Unguia, Colômbia.

Saguinus imperator

MN 5929 (macho), MN 5930 (fêmea): Rio Juruá, Santo Antônio, Amazonas, Brasil.

Saguinus labiatus

MN 2481 (fêmea), MN 2482 (macho): Rio Purus, Amazonas, Brasil.

Saguinus leucopus

MN 28845 (macho): Antioquia, Puri, Colômbia

Saguinus midas

MN 20546 (fêmea), MN 20547 (macho): Serra do Navio, Amapá, Brasil; MN 23830 (fêmea), MN 23831 (macho): Paragominas, Pará, Brasil; MN 23853 (fêmea), MN 23854 (macho): Fonte Boa, Amazonas, Brasil.

Saguinus pileatus

MN 23846 (fêmea), MN 23847 (fêmea): Tefé, Amazonas, Brasil.

Saimiri sciureus

MN 6056 (sexo indeterminado), MN 6079 (macho): Lago do Batista, Amazonas, Brasil; MN 20563 (macho): Rio Tracajatuba, Amapá, Brasil; MN 20592 (macho): Oiapoque, Amapá, Brasil; MN 23532 (sexo indeterminado): Nova Timboteua, Pará, Brasil.

Pygathrix sp.

MN 61604 (sexo indeterminado): sem procedência (Jardim Zoológico, Rio de Janeiro).

Tarsius sp.

MN 2711 (macho): sem procedência (Jardim Zoológico, Rio de Janeiro).

Espécies fósseis*Caipora*

Caipora bamboirum CARTELLE & HARTWIG, 1996.

Procedência: Pleistoceno, Toca da Boa Vista (40°51'39" W e 10°09'36"S), Campo Formoso, Bahia, Brasil.

Espécime-tipo: IGC-UFMG 05 (Instituto de Geociências – Universidade Federal de Minas Gerais). Esqueleto quase completo, incluindo crânio (maxila com I¹-P³; P⁴ dir.; M¹ esq.; M² dir.; M³), mandíbula (com I₁₋₂ dir.; C-P₂; P₃ dir.; P₄-M₁; M₂ esq.; M₃), esqueleto axial incluindo vértebras caudais, pélvis e escápula incompletos, ossos longos dos membros anteriores e posteriores, ossos carpais, tarsais, metacarpais e numerosas falanges.

Protopithecus

Protopithecus brasiliensis LUND (1838) e HARTWIG (1995a, 1995b).

Procedência: Pleistoceno, Toca da Boa Vista (40°51'39" W e 10°09'36"S), Campo Formoso, Bahia, Brasil.

Espécime-tipo (**hipodigma ou parátipo?**): IGC-UFMG 06 (Instituto de Geociências – Universidade Federal de Minas Gerais). Esqueleto quase completo, incluindo crânio (maxila com I¹-C; P³ isolado; P⁴ esq.; parte do M¹ esq.; M² esq.; M³), mandíbula (com I₁-C; P₂ dir.; P₃-P₄), várias vértebras, escápulas, ossos longos dos membros anteriores e posteriores, ossos carpais, tarsais, metacarpais, metatarsais e numerosas falanges.

Carlocebus

Carlocebus carmenensis FLEAGLE, 1990.

Procedência: Mioceno Inferior, Formação Pinturas, Província de Santa Cruz, Argentina.

Referências bibliográficas: FLEAGLE (1990).

Carlocebus intermedius FLEAGLE, 1990.

Procedência: Mioceno Inferior, Formação Pinturas, Província de Santa Cruz, Argentina.

Referências bibliográficas: FLEAGLE (1990).

Stirtonia

Stirtonia tatacoensis HERSHKOVITZ, 1970b.

Procedência: Mioceno Médio, Formação La Dorada, Área La Venta, Colômbia.

Referências bibliográficas: HERSHKOVITZ (1970), ROSENBERGER (1979), SETOGUCHI *et al.* (1983); KAY *et al.* (1987, 1989).

Stirtonia victoriae KAY et al., 1987.

Procedência: Mioceno Médio, Formação La Dorada, Área La Venta, Colômbia.

Referências bibliográficas: KAY et al. (1987).

Aegyptopithecus

Aegyptopithecus zeuxis

Procedência: Oligoceno Médio, Fayum, Egito.

Referência bibliográfica: SZALAY & DELSON (1979: 439-440).

APÊNDICE 3: ETAPAS DA ANÁLISE CLADÍSTICA

I. Dentes inferiores e mandíbula

1) Grupo-interno: todos gêneros recentes (17 táxons)

Grupo-externo: *Pygathrix*

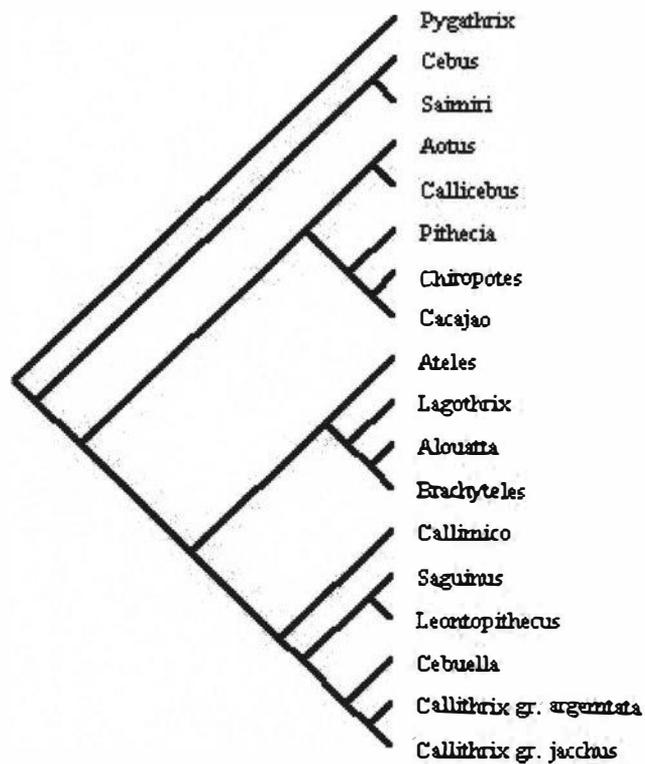
Número de caracteres analisados: 46

Resultados (caracteres não-ordenados):

- Opção m*bb* – 6 árvores (122 passos, ci 51, ri 68).

- Opção m*bb* com ponderação sucessiva – 1 árvore (402 passos, ci 76, ri 87).

Árvore com ponderação sucessiva :



2) Grupo-interno: todos gêneros recentes (17 táxons)

Grupo-externo: *Tarsius*

Número de caracteres analisados: 46

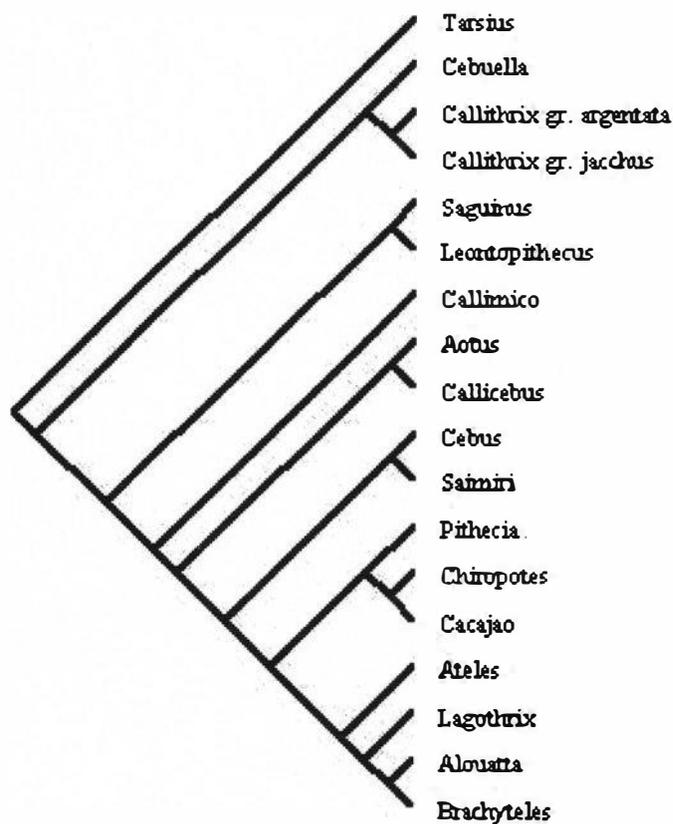
Resultados (caracteres não-ordenados):

- Opção ie* – 3 árvores (123 passos, ci 53, ri 70).

- Opção ie* com ponderação sucessiva – 1 árvore (410 passos, ci 75, ri

88).

Árvore com ponderação sucessiva :



Observação : A análise dos dentes inferiores dos gêneros recentes enraizando com *Aegyptopithecus* não foi realizada devido ao fato deste fóssil não ter amostras da dentição inferior (Szalay & Delson, 1979).

II. Dentes superiores

1) Grupo-interno: todos os gêneros recentes (17 táxons)

Grupo-externo: *Pygathrix*

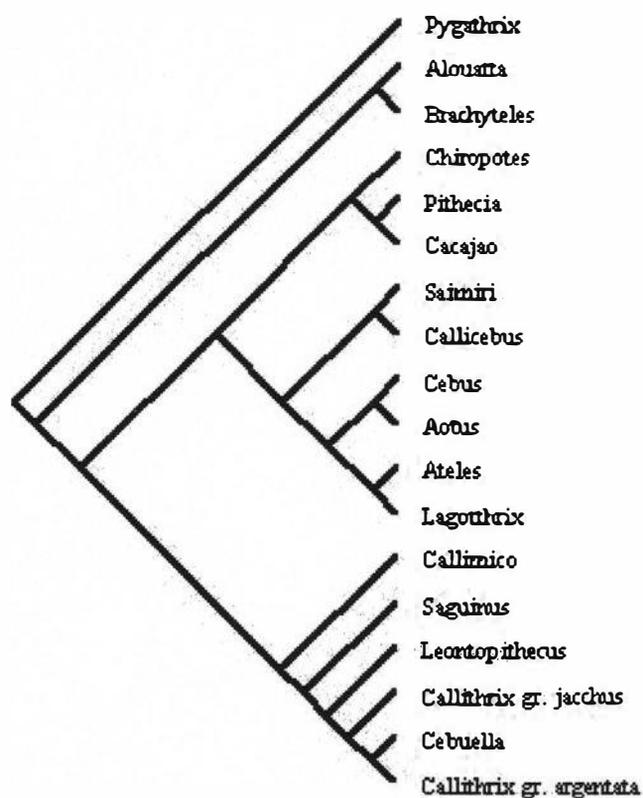
Número de caracteres analisados: 34

Resultados (caracteres não-ordenados):

- Opção ie* – 7 árvores (97 passos, ci 52, ri 70).
- Opção ie* com ponderação sucessiva – 1 árvore (329 passos, ci 72, ri

84).

Árvore com ponderação sucessiva :



2) Grupo-interno: todos os gêneros recentes (17 táxons)

Grupo-externo: *Tarsius*

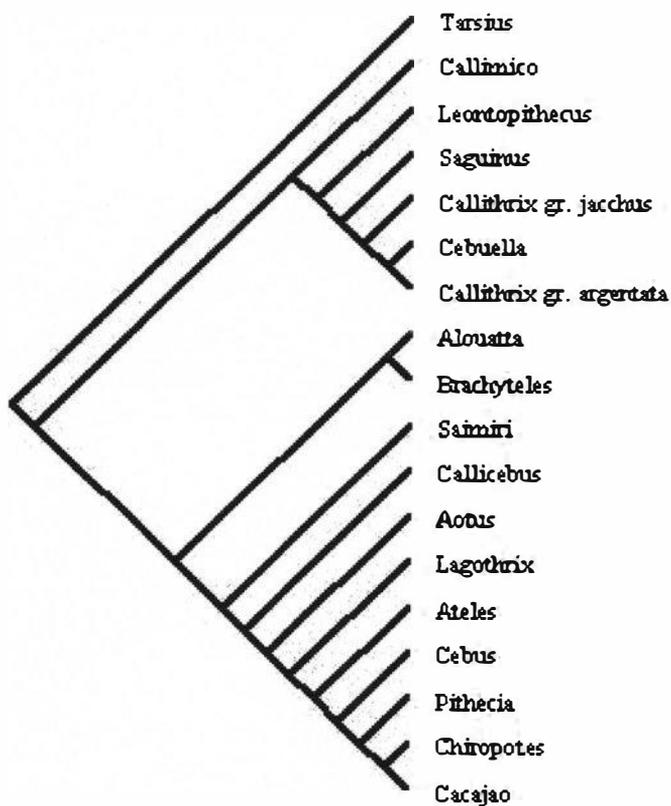
Número de caracteres analisados: 34

Resultados (caracteres não-ordenados):

- Opção ie* – 2 árvores (100 passos, ci 47, ri 71).
- Opção ie* com ponderação sucessiva – 1 árvore (288 passos, ci 62, ri

83).

Árvore com ponderação sucessiva :



3) Grupo-interno: todos os gêneros recentes (17 táxons)

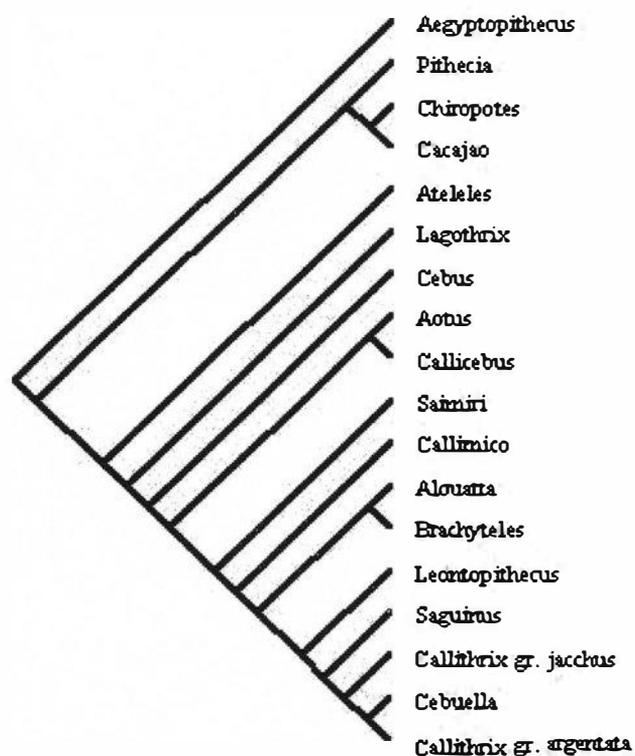
Grupo-externo: *Aegyptopithecus*

Número de caracteres analisados: 34

Resultados (caracteres não-ordenados):

- Opção ie* – 1 árvore (97 passos, ci 49, ri 72).

Árvore:



III. Totalidade dos caracteres da morfologia do aparelho mastigatório

1) Grupo-interno: todos os gêneros recentes (17 táxons)

Grupo-externo: *Pygathrix*

Número de caracteres analisados: 80

Resultados (caracteres não-ordenados):

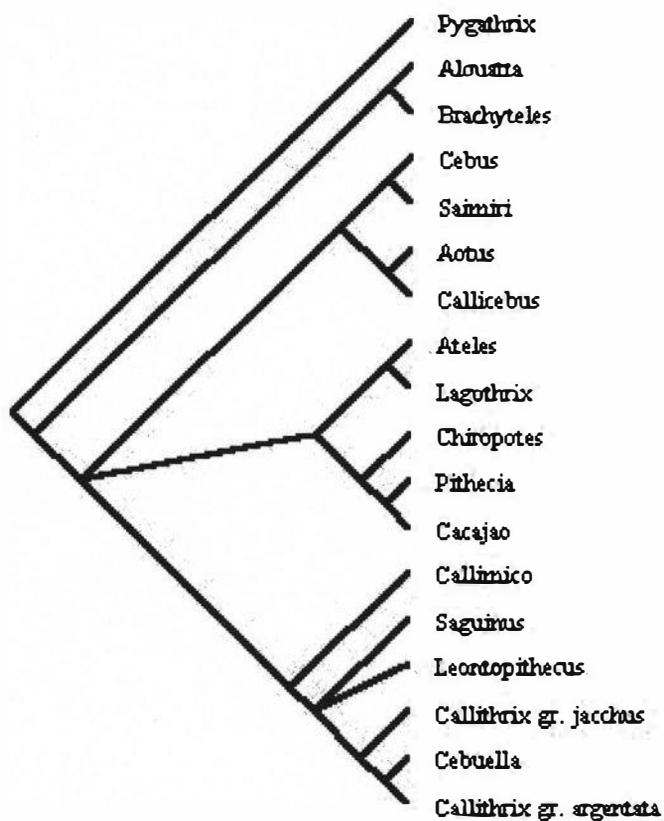
- Opção ie* – 6 árvores (223 passos, ci 50, ri 67).

- Opção ie* com ponderação sucessiva – 3 árvores (718 passos, ci 71, ri

83).

- Árvore de consenso (após ponderação sucessiva) – 1 árvore (736 passos, ci 69, ri 82).

Árvore de consenso:



2) Grupo-interno: todos os gêneros recentes (17 táxons)

Grupo-externo: *Tarsius*

Número de caracteres analisados: 80

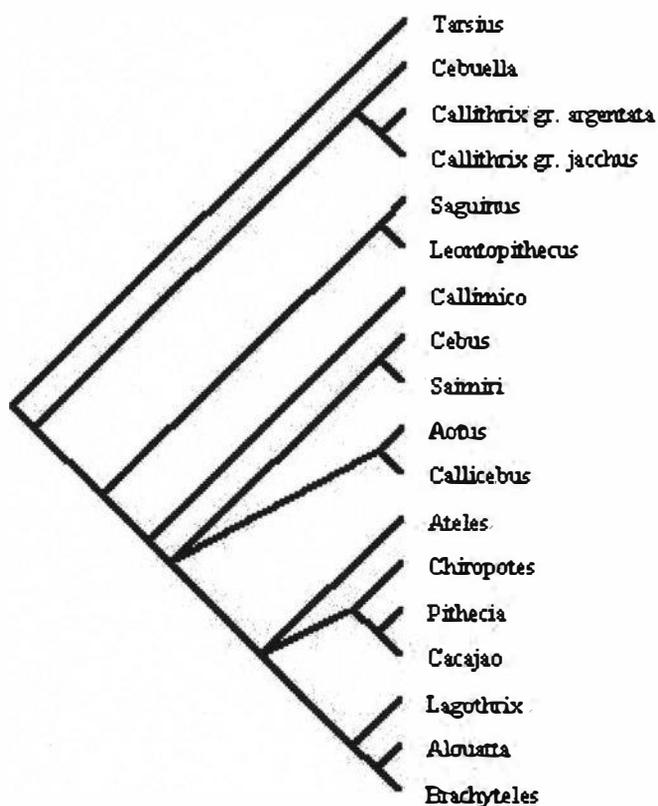
Resultados (caracteres não-ordenados):

- Opção ie* – 12 árvores (226 passos, ci 50, ri 68).
- Opção ie* com ponderação sucessiva – 4 árvores (693 passos, ci 69, ri

83).

- Árvore de consenso (após ponderação sucessiva) – 1 árvore (700 passos, ci 69, ri 83).

Árvore de consenso:



3) Grupo-interno: todos os gêneros recentes (17 táxons)

Grupo-externo: *Aegytopithecus*

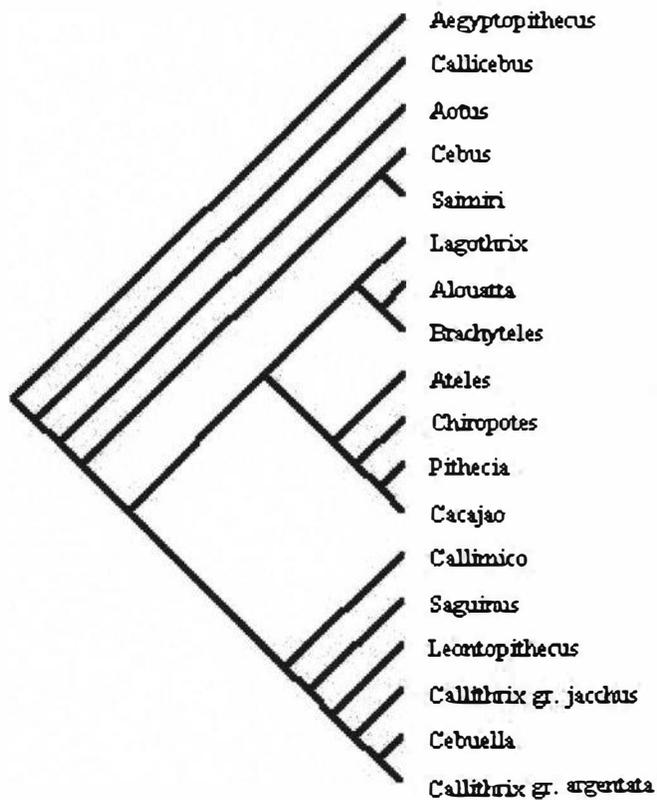
Número de caracteres analisados: 80

Resultados (caracteres não-ordenados):

- Opção ie* – 8 árvores (211 passos, ci 52, ri 68).
- Opção ie* com ponderação sucessiva – 1 árvore (704 passos, ci 76, ri

86).

Árvore com ponderação sucessiva :




```

character 2
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1  0  1  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0
character 3
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1  1  1  1  1  1  1  2  1  1  1  1  1  2  1  1  1  1  1  1  1
character 4
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  1  0  0  1  1  0  0  0  1  1  1  0  0  0  1  0  0  0  0  0
character 5
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1  0  1  0  0  0  0  2  0  0  0  1  0  2  0  0  0  0  0  0  0
character 6
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  0  0  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  0  0
character 7
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  0  0  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  0  0
character 8
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  1  0 01  1  0  0  1 01 01  0  0  0  1 01  0  0 01  0 01 01
character 9
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1  1  1  0  1  1  1  1  0  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1
character 10
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1  0  1  0  0  0  1  1  0  0  0  0  1  1  0  0  1  0  0  0  0
character 11
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41
 0  0  0  0  0  0  0  2  0  0  0  0  0 012  0  0  0  0  0
 42 43
 0  0
character 12
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  1  0 01  1  0  0  0 01  1  0  0  0  0 01  0  0  0  0  0  0
character 13
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1  0  1  1  0  1  1  1  1  0  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1
character 14
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  0  0  0  0  0  0  2  0  0  0  0  0  2  0  0  0  0  0  0  0
character 15
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  2  0 12  2  2  1  0  2  2  2  1  1  0  2  1  1  0  1  0  0
character 16
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  0  0  0  0  1  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0
character 17
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 2  1  2  0  1  1  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0
character 18
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  0  0  0  0  1  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  0  0  0  0  0
character 19
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  0  0  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  0  0
character 20
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  0  0  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  1  0  0  0  0  0  0  0
character 21
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0  0  0  0  0  0 01  0  0  0  0  0 01  0  0  0  0  0  0  0  0

```

```

character 22
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 1 0 1 1 2 1 1 1 1 2 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
character 23
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 24
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 1 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0
character 25
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 02 0 02 02 01 01 0 02 02 01 01 01 0 02 01 01 0 01 0 0
character 26
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 2 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 27
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
character 28
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41
 2 2 2 2 2 012 2 2 2 2 012 12 2 2 2 12 2 2 2
 42 43
 2 02
character 29
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 2 0 2 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
character 30
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 0 0 0 0 1 0 2 0 0 1 0 0 2 0 0 0 0 0 0 01
character 31
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 01 1 01 1 1 0 01 01 1 1 0 0 01 01 1 0 01 01 01 01 01
character 32
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
character 33
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
character 34
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 35
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41
 1 2 1 2 2 0 1 1 2 2 0 2 0 1 2 0 0 012 0
 42 43
 0 0
character 36
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 01 2 0 0 0 0 01 2 0 0 0 0 0 0 0
character 37
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
character 38
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 39
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 40
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 1 1 0 0 1 1 0 1 01 01
character 41
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43

```

```

3 1 3 2 1 2 3 2 2 1 2 2 3 2 2 2 2 2 2 02
character 42
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41
1 1 1 1 12 1 1 01 1 12 1 01 1 01 012 01 01 01 01
42 43
01 0
character 43
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41
3 1 3 1 1 2 3 1 1 1 2 2 3 1 1 2 2 1 2
42 43
012 0
character 44
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
0 0 0 01 0 0 0 1 01 0 0 0 0 1 01 0 0 01 0 0 0
character 45
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 46
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41
0 2 0 0 2 12 0 2 012 2 2 2 0 2 2 2 0 2 2
42 43
2 2
character 47
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0
character 48
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
0 1 0 0 1 1 0 2 0 0 1 1 0 2 0 1 0 0 0 0 0
character 49
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
0 1 0 01 1 01 0 1 01 1 01 0 0 1 01 0 0 01 0 0 0
character 50
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
2 2 2 1 2 2 2 2 1 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2
character 51
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
1 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
character 52
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
0 1 0 01 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 53
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41
1 2 1 0 2 2 1 3 0 0 2 2 1 3 0 2 1 0 012
42 43
0 0
character 54
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
0 01 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
character 55
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 01
character 56
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
2 0 2 1 1 0 2 0 1 1 0 1 2 0 1 0 2 0 0 0 0
character 57
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 58
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
0 2 0 12 2 0 0 0 2 2 0 0 0 0 2 0 0 0 0 0 0
character 59
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 02

```

```

character 60
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 61
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 1 0 0 1 01 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 62
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 02 1 0 02 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
character 63
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 1 0 0 1 1 0 1 0 1 1 1 0 1 01 1 0 01 01 01 01
character 64
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 01 1 0 0 01 1 1 0 0 01 01 0 1 0 01 0 0 0 0 0
character 65
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41
 3 2 3 012 2 2 3 2 012 2 2 2 3 2 2 2 2 2 2
 42 43
 2 02
character 66
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 67
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0
character 68
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
character 69
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
character 70
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 01 0 01 01 0 0 0 01 01 0 0 0 0 01 0 0 0 0 0 0
character 71
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 01 1 1 01 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 01
character 72
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 1 0 0 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 73
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
character 74
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 1 1 0 0 1 1 0 1 0 0
character 75
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 01 0 01 02 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 01 1 0 01 0 0
character 76
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 1 0 1 1 0 0 1 1 1 0 2 0 1 1 0 0 1 0 0 0
character 77
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0
character 78
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 01 0 01 1 1 01 0 01 0 1 1 01 01 1 1 1 1 1
character 79
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0

```

```

character 80
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0
character 81
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0
character 82
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0
character 83
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0
character 84
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
character 85
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 1 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0
character 86
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
character 87
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 1 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0
character 88
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0
character 89
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 2 0 1 2 1 0 1 2 2 1 1 0 1 2 2 1 1 2 2 1 2 2
character 90
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1
character 91
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 92
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 1 1 0 0 1 1 0 1 0 0
character 93
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 0 1 1 1 0 0 1 0 0 0
character 94
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0
character 95
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
character 96
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
character 97
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1
character 98
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 0
character 99
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 0 1 0 1 1 1 0 1 1 1 1 1 0 1 1 1 0 1 1 1 1
character 100
 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43
 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1

```

character 101

23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

character 102

23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	
2	1	2	0	1	1	2	2	2	1	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	0

character 103

23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	
0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

tree 0 length 889 ci 72 ri 85

character/steps/ci/ri

0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
5	1	1	3	2	5	3	1	4	2	3	2	4	1	2	6	1	4	2
20	100	100	66	50	40	66	100	25	50	33	100	25	100	100	33	100	50	50
0	100	100	66	85	62	50	100	57	50	77	100	25	100	100	63	100	71	50

19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
1	1	2	2	1	2	5	2	2	6	2	3	3	2	2	2	6	8	4
100	100	50	100	100	50	40	100	50	33	100	66	33	50	50	50	33	25	25
100	100	0	100	100	75	0	100	66	0	100	75	50	66	66	75	66	40	57

38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
2	2	4	4	7	4	4	3	6	2	4	5	3	2	3	5	5	2	5
50	50	25	75	28	75	25	33	33	50	50	20	66	50	33	60	20	50	40
75	80	66	87	16	88	40	33	60	80	80	42	66	85	50	81	33	66	70

57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
1	6	4	2	3	2	3	6	5	1	3	2	1	5	3	2	2	2	6
100	33	50	50	33	100	33	16	60	100	33	50	100	20	33	50	50	50	33
100	33	0	66	60	100	75	37	66	100	75	66	100	0	0	75	66	83	33

76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94
3	2	4	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	4	1	1	2	3	1
66	50	25	50	100	100	100	100	100	100	50	100	100	50	100	100	50	33	100
87	83	57	75	100	100	100	100	100	100	0	100	100	50	100	100	85	60	100

95	96	97	98	99	100	101	102	103
1	1	3	2	1	1	1	4	3
100	100	66	50	100	100	100	50	33
100	100	75	85	100	100	100	60	60

tree/length

0

889

APÊNDICE 5 – PROJETOS ASSOCIADOS AO PROGRAMA DE PESQUISA EM SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO DE PLATYRRHINI

5.1. Sub-Projeto “Morfo-filogeografia do Gênero *Aotus* (Platyrrhini, Primates)”

AN EXPERIMENTAL MORPHO-PHYLOGEOGRAPHIC STUDY WITH THE OWL MONKEY *AOTUS* (PRIMATES, PLATYRRHINI)

Leandro O. Salles & Patrícia G. Guedes - Museu Nacional / UFRJ, Dept. Vertebrados (Mastozoologia). Quinta da Boa Vista s/n. Rio de Janeiro 20940-040 Brazil. E-mail: losalles@acd.ufrj.br

Trabalho publicado no livro de resumos do XVII W. Hennig Meeting, São Paulo, 1998.

The owl monkey, *Aotus*, is the only nocturnal primate from the Neotropics, being largely distributed through out the Amazonian Region (see map). The taxonomic history of this genus is somewhat complex, and the most astonished aspect of it is the shifts in species number. For example, Thorington & Vorek (1976) recognized three morphotypes of *Aotus* but viewed it as a monospecific genus, *A. trivirgatus*. Later, in 1983, not followed by the discovery of new varieties of owl monkeys, Hershkovitz has proposed nine species. Most recently, Ford (1994) has presented a phylogenetic scheme for the genus with seven terminal species, which is based on karyotypic data, color patterns and two morphological characters concerning size changes.

Given this scenario, we thought that the best way of accessing the internal phylogenetic structure of the taxon *Aotus* was simple to disregard all previously proposed taxonomic formulations and take individual organisms as terminal entities. Hence, we followed Vrana & Wheeler (1992) that the use of "individual organisms as terminal entities is the only logical choice" - if species monophyly is to be demonstrated - and not to be taken for granted. Furthermore, we intend to show that the assessment to lower phylogenetic ("tokogenetic") scales is not limited to molecular (DNA sequence) data as largely accepted in the current literature (e. g. Avise et al., 1987), and that it may well be expanded to macrophenotypic patterns of variation or to the realm of the morphological phase space.

Here, it is put forward a morpho-phylogeographic protocol in order to approach the diversity observed within *Aotus*: (1) no assumptions are made in terms of species or populations arrangements; (2) individual organisms or sets of individuals with the same character state combinations for all attributes restricted to the same minimal geographical unit (locality) are interpreted as single terminal entities; and (3) the skull morphology of these monkeys was subject of an exhaustive search for character variation free from considerations of polymorphism or nearly limited to variations due to age, robustness and sex.

A data matrix with 99 terminal taxa (including the rooting terminal *Saimiri*) and 62 craniodental characters, comprising 86 derived states, is then analyzed using the branch swapping combination m* bb* of the Hennig86 software. 84 equally most parsimonious trees came out as result with 876 steps, ci = 9 and ri = 48. The strict consensus of these 84 trees presents a fair degree of resolution of about 88% with 86 components. The ratio of homoplasy due to parallelisms and reversals is high with the great majority of the characters with low ci values.

The morpho-phylogeographic pattern revealed in this consensus tree could be summarized as follows: the observed branchings from node 188 to 173 are interpreted as a basal paraphyletic sequence distributed throughout the northwestern portion of South America; and at the node 167 two clades are branching off - one with two elements from Paraguay and one from Rondonia (Brazil) - and the other comprehending 61 terminal taxa with a Brazilian lowland distribution (see simplified branching diagram superposed over a map of South America).

Interesting enough, Silva (1996) based on mtDNA data has proposed a gene tree for the genus *Aotus* displaying a branching pattern somewhat similar to the one just summarized. And to a certain extent they both fit also with the morphotypes recognized by Thorington & Vorek (1976).

CONCLUSIONS

1 – Morphological data may be indeed suitable to access lower phylogenetic scales.

2 – Individual organisms should be generally taken as terminal taxa and most especially if the goal is to reconstruct interrelationships at species level.

3 – Notions such as synapomorphy and monophyly should be applicable at any phylogenetic scale, including tokogenetic ones, this is a view shared by Vrana & Wheeler (1992).

4 – Reticulation should be taken more seriously as a potential further step in character optimizations (Nelson, 1983 and Funk, 1985). High ratios of homoplasy at lower phylogenetic scales might be expected, and reticulation can be viewed as a reasonable alternative to parallelism and reversal. Patterns of reticulation can

have a profound effect on the way we arrange biodiversity.

5 – We are inclined to agree with O'Hara (1993) that the species problem is not simply a matter of phylogenetic reconstruction but also of representation, “chronicles” are difficult to be interpreted even from an ontological point of view.

GÊNERO *AOTUS*: LOCALIDADES ESTUDADASAcre

MN 24843 (F) - Mato Grosso, AC (?); **MPEG 21439** - Estrada Bonsucesso, Sena Madureira, AC; **MPEG 22983** - Margem esquerda do rio Juruá, AC; **MPEG 22985** - Margem direita do rio Juruá, AC; **MZUSP 8218 (M)** - Feijó, AC; **MZUSP 11236 (F)** - Manoel Urbano, AC.

Amazonas

MN 2695 (F) - Lago do Aiapuá, baixo Purus, AM; **MN 2697 (M)** - Lago do Aiapuá, baixo Purus, AM; **MN 2698 (M)** - Lago do Aiapuá, baixo Purus, AM; **MN 2699 (F)** - Manacapuru, baixo Solimões, AM; **MN 21044 (F)** - Mata Patrimônio, Tefé, AM; **MN 24835** - Rio Juruá, AM (jardim zoológico); **MN 30467** - Paraná do Ariaú, 40 Km da boca do rio Ariaú, margem direita do rio Negro, AM; **MN 30486** - Paraná do Ariaú, 40 Km da boca do rio Ariaú, margem direita do rio Negro, AM; **MPEG 22980** - Margem esquerda do rio Juruá, Ipixuna, AM; **MPEG 22986** - Lago dos Reis, Humaitá, margem direita do rio Madeira, AM; **MZUSP 804 (F)** - Rio Juruá, AM; **MZUSP 918 (F)** - Rio Juruá, AM; **MZUSP 5047 (M)** - Eirunepé, AM; **MZUSP 5048 (M)** - Igarapé Grande, rio Juruá, AM; **MZUSP 5050 (F)** - Igarapé Grande, rio Juruá, AM; **MZUSP 5051 (F)** - Igarapé Grande, rio Juruá, AM.

Mato Grosso

MN 2701 - Rio Jaurú, MT; **MN 7651** - Mato Grosso; **MN 21045 (M)** - Fazendinha, MT; **MN 21046 (M)** - Fazendinha, MT; **MN 24839** - Cáceres, MT; **MN 24842** - Cáceres, MT.

Mato Grosso do Sul

MZUSP 9608 (M) - Serra do Urucum, MS.

Panamá

MZUSP 4314 (M) - Rio Jesusito, Panamá;

Pará

MN 24840 - Nova Timboteua, PA; **MN 24841** - Nova Timboteua, PA; **MPEG 8870** - Margem esquerda do rio Tocantins, Tucuruí, PA; **MPEG 8876** - Ponta de Pedra, Marajó, PA; **MPEG 11851** - Margem direita do rio Tocantins, Tucuruí, PA; **MPEG 11852** - Timbotal, margem direita do rio Tocantins, PA; **MPEG 22039** - Ilha Caviana, PA; **MZUSP 5045 (F)** - Piquiatuba, rio Tapajós, PA; **MZUSP 5046 (M)** - Caxiricatuba, rio Tapajós, PA; **MZUSP 10156 (M)** - Fordlandia, PA; **MZUSP 10157 (F)** - Fordlandia, PA; **MZUSP 10468 (F)** - BR-010, Km 92, PA; **MZUSP 11504 (F)** - Monte Cristo, rio Tapajós, PA; **MZUSP 11505 (F)** - Monte Cristo, rio Tapajós, PA; **MZUSP 11508 (F)** - Monte Cristo, rio Tapajós, PA; **MZUSP 11509 (M)** - Monte Cristo, rio Tapajós, PA; **MZUSP 11511 (F)** - Monte Cristo, rio Tapajós, PA; **MZUSP 11512 (F)** - Monte Cristo, rio Tapajós, PA; **MZUSP 11513 (F)** - Monte Cristo, rio Tapajós, PA; **MZUSP 11517 (F)** - Fordlandia, PA; **MZUSP 11526 (F)** - Fordlandia, PA; **MZUSP 11528 (M)** - Fordlandia, PA; **MZUSP 13477** - Santo Antonio, rio Tocantins, PA; **MZUSP 21326 (M)** - Cachoeira do Espelho, Rio Xingu, PA; **MZUSP 25439 (F)** - Largo do Souza, rio Iriri, PA; **MZUSP 25440 (M)** - Largo do Souza, rio Iriri, PA

Rondônia

MN 28495 - Rio Jamari, UHE de Samuel, RO.

Roraima

MZUSP 9780 (F) - Baixo rio Mucajaí, RR.

Sem Procedência

MN 2700 (F) (Jardim Zoológico, PA); **MN 2706**; **MN 7650**; **MN 11918 (F)**

(S.E.P.F.A.).

Relação do material observado no *American Museum of Natural History*

(Nova Iorque, Estados Unidos)

AMNH no.	Sexo	Localidade	Identificação
209916	F	Rondonia, near Costa Marques, Brazil	<i>A. azarae</i>
248393	M	Paraguay, Dept. Chaco, 50 Km WNW, Fortin Madrejon	<i>A. trivirgatus</i>
36509	F	Paraguay, Rio Negro	<i>A. azarae</i>
246657	M	Bolivia, Tarija, Laguna Palmar, 20 Km E Tiquiba	<i>A. azarae</i>
246658	F	Bolivia, Tarija, Laguna Palmar, 20 Km E Tiquiba	<i>A. azarae</i>
211484	F	Bolivia, Dept. Beni, 10 Km W San Pedro, Bolivian exp.	<i>A. trivirgatus</i>
211457	M	Bolivia, Dept. Beni, 4 Km above Apire (Apure ?) river mouth, Bolivian exp.	<i>A. azarae</i>
246659	M	Bolivia, Rep. Santa Cruz, 7 Km N 17Km W Buena Vista, 353 m	<i>A. trivirgatus</i>
143756	M	Colombia, Meta, Restrebo (Restrabo ?) "Água Doce"	<i>A. brumbacki</i>
136213	F	Colombia, Santander (?) Bolivar Quebrada Torabe	<i>A. brumbacki</i>
15483		Colombia, Valparaiso	<i>A. lemuringus</i>
92803	F	Brazil, Rio Madeira, Rosarinho, Lago Miguel	<i>A. nigriceps</i>
92806	M	Brazil, Rio Madeira, Rosarinho, Lago Sampaio	<i>A. nigriceps</i>
73417	F	Peru, Rio Amazonas, Pto (porto?) Indiana	<i>A. vociferans</i>
73431	M	Peru, Dept. Loreto, Rio Amazonas, Pto. (porto?) Indiana	<i>A. vociferans</i>
230796	M	Peru, Dept. Pasco, Oxapampa San Palolo 900'	<i>A. trivirgatus (vociferans)</i>
76474		Peru, rio Ucayali, Surayacu (Sarayacu?)	<i>A. nancymai</i>
239851	M	Peru, Depto. Pasco, Nevat. Oxapampa	<i>A. nancymai (?)</i>
68222	F	Ecuador, R Suno	<i>A. vociferans</i>
72065	F	Ecuador, Boca Rio Curaray	<i>A. vociferans</i>
68223	M	Ecuador, Rio Suno	<i>A. vociferans</i>
72067	M	Ecuador, Boca Lagarto Cocha	<i>A. vociferans</i>
136212	F	Colombia, fantander, Bolivar Quebrada Toraba	<i>A. brumbacki</i>
76740		Colombia, Tolina El Prado N Maria	<i>A. lemuringus</i>
33054		Colombia, Cauca, Salento	<i>A. lemuringus</i>
33053		Colombia, Cauca, Salento	<i>A. lemuringus</i>
76860		Venezuela, MT Duida, Campo del Medio	<i>A. trivirgatus</i>
76916	F	Venezuela, MT Duida, R Pescado	<i>A. trivirgatus</i>
76917		Venezuela, MT Duida, Rio Orinoco, Caño Sudu (?)	<i>A. trivirgatus</i>
38114		Panamá, Tapalisa	<i>A. lemuringus</i>
38115		Panamá, Tapalisa	<i>A. lemuringus</i>
38113		Panamá, Tapalisa	<i>A. lemuringus</i>

5.2. Sub-Projeto “Sistemática, distribuição e status de conservação do gênero *Alouatta* (Platyrrhini, Primates)”

Artigo submetido à Revista **Neotropical Primates** (maio/2000).

NOVOS REGISTROS DE *Alouatta* Lacépède, 1799 NO ESTADO DO CEARÁ (PRIMATES, ATELIDAE)

Patrícia G. Guedes¹; Diva M. Borges-Nojosa²; Juliana A. G. da Silva² & Leandro O. Salles¹ (1 - Laboratório de Sistemática e Evolução de Mamíferos. Museu Nacional/UFRJ, CEP 20.940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil, E-mail: pgguedes@acd.ufrj.br; 2 - Cx. Postal 52.856, Universidade Federal do Ceará, CEP 60.151-970, Fortaleza, Ceará, Brasil. E-mail: dmborges@ufc.br).

INTRODUÇÃO

O Gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 encontra-se distribuído amplamente pela América do Sul, ocorrendo nas mais variadas formações vegetais desde o sul da América Central até a Argentina. É o gênero mais bem documentado na América do Sul no que diz respeito a aspectos ecológicos. A dieta é primariamente folívora e podem formar grupos com 4 a 15 indivíduos. Porém, a taxonomia e distribuição do complexo de espécies desse gênero continua a ser uma das menos conhecidas, principalmente para as formas do Nordeste brasileiro. Este fato agrava-se com a alarmante situação de conservação dos biomas dessa região.

Segundo Gregorin (1996), são reconhecidas nove espécies brasileiras para o gênero entre as quais destaca-se *A. ululata* Elliot, 1912, que tem distribuição geográfica aparentemente disjunta abrangendo desde o norte do Estado do Maranhão ao Ceará.

Coimbra-Filho & Câmara (1996) remarcam a significativa presença de guaribas no Nordeste brasileiro, apesar de serem poucos os dados sobre a sua distribuição nesta região. Segundo os autores, estes primatas deveriam ter uma distribuição muito mais ampla do que se admite, provavelmente ocorrendo em todos os estados da região.

Este trabalho tem como objetivo: 1) Registrar duas novas localidades, no Estado do Ceará, complementando a distribuição do gênero *Alouatta* conhecida para este Estado; 2) divulgar o aumento do número de exemplares provenientes do Ceará disponíveis em coleções científicas; e 3) contribuir de forma indireta para a elaboração de propostas biogeográficas associadas ao *status* taxonômico dos guaribas dessa região.

REGISTROS

O material referente aos guaribas do Estado do Ceará é escasso nas coleções mastozoológicas brasileiras. Existem registros somente para os municípios de Granja (localidade Goiabeira - MNRJ 23140) e São Benedito (localidades Bom Jardim - MNRJ 23141, MNRJ 23142; e Cinta Sulidon - MNRJ 21096). Os exemplares estão depositados na Coleção de Mamíferos do Museu Nacional e são datados dos anos de 1953 (MNRJ 21096) e 1973 (demais).

Neste trabalho são apresentados registros recentes provenientes de duas novas localidades desta região: Ladeira do Mucambo (UFC M018) e Cinta da Boa Vista (UFC M019), no Município de Ibiapina, vizinho ao município de São Benedito. Estão localizados na Chapada da Ibiapaba, uma região caracterizada como um brejo-nordestino com floresta de mata-úmida relictual devido à altitude e posição geográfica próxima ao litoral. A região é considerada como um interessante remanescente de Mata Atlântica - no entanto, várias áreas vêm sendo, ao longo destas duas últimas décadas, intensamente desmatadas. Em um levantamento de mamíferos do Estado do Ceará, Paiva (1973) refere-se aos guaribas como praticamente extintos e já naquela época sugeria medidas urgentes para proteção destes primatas, que podem ser considerados os mais ameaçados dentre os primatas neotropicais. Porém, esses novos registros confirmam que ainda existem populações isoladas no Estado, aparentemente apenas na região da Chapada da Ibiapaba, que foram comentadas em trabalhos anteriores (Bonvicino *et al.*, 1984; Coimbra-Filho *et al.*, 1995; Coimbra-Filho & Câmara, 1996; Hirsch *et al.*, 1991; Langguth *et al.*, 1987) e principalmente pela população local durante uma visita à região.

IDENTIFICAÇÃO DO MATERIAL

O material, que encontra-se depositado na Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Ceará (UFC), foi doado por moradores da região e consta de dois crânios, suas respectivas mandíbulas e um hióide, sendo um indivíduo adulto (UFC M018) e um jovem (UFC M019). Os exemplares apresentam os caracteres diagnósticos e medidas cranianas semelhantes aos listados por Gregorin (1996) para a espécie *A. ululata*, principalmente no que diz respeito à morfologia do aparato hióide. Este autor apresenta uma proposta que eleva a subespécie *A. belzebul ululata* ao *status* de espécie (*A. ululata*), embora até o momento seja correntemente aceita a primeira hipótese. A proposta teve como base uma

revisão das espécies brasileiras do gênero, incluindo vários caracteres morfológicos, principalmente relativos à pelagem, que os distinguem da forma *A. belzebul* amazônica, além de outras observações mais gerais, expressas da seguinte maneira:

“*Além do dicromatismo, da coloração e do tamanho menor em algumas estruturas cranianas, como evidenciado por Dollman (1910) e Elliot (1912), A. ululata habita um tipo de vegetação particular. Enquanto que A. belzebul e A. discolor habitam a floresta equatorial amazônica, A. ululata habita uma vegetação aberta de transição com uma alta frequência de babaçu*” (Gregorin, 1996; pp 79-80).

Ainda existem muitas divergências sobre a validade dos táxons subespecíficos, não somente para *Alouatta* como também para outros primatas. Embora não seja objetivo deste trabalho, cabe ressaltar que o reduzido número de exemplares referente à *A. ululata* pode dificultar qualquer elaboração de propostas taxonômicas para esta forma.

Estes registros do Nordeste do Brasil são particularmente interessantes porque constituem mais um exemplo de distribuição faunística que corrobora a hipótese da existência pretérita, pela região nordestina, de uma extensa e contínua ligação entre a Floresta Amazônica e a Floresta Atlântica, o que deve ter permitido que essas populações originalmente amazônicas prolongassem sua distribuição para estas outras áreas e sofressem posteriores especiações (Borges, 1991; Coimbra-Filho & Câmara, 1996). Ficaram assim as populações isoladas nos remanescentes, testemunhos desta provável conexão paleoambiental.

CONCLUSÕES

Esta nova amostragem não somente dobra o número de localidades conhecidas para a espécie como também dobra o número de exemplares para o Estado. Este incremento de material disponível em coleções científicas poderá contribuir em futuros estudos taxonômicos e/ou biogeográficos para as formas de *Alouatta*. Além disso, confirmam a sobrevivência destes grupos isolados na região quase quinze anos após o último registro, atraindo a atenção para a alarmante escassez de informações sobre estes primatas e seu *status* de conservação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bonvicino, C. R., Langguth, A. & Mittermeier, R. A., 1984. A study of pelage color and geographic distribution in *Alouatta belzebul* (Primates:Cebidae). *Rev. Nordestina Biol.*, 6(2): 139-148.

Borges, D.M., 1991. *Herpetofauna do Maciço de Baturité, estado do Ceará: composição, ecologia e considerações zoogeográficas*. João Pessoa, UFPB. 91 pp. (Dissertação de Mestrado apresentada ao Departamento de Sistemática e Ecologia – UFPB.)

Coimbra-Filho, A. F. & I. G. Câmara. 1996. *Os Limites Originais do Bioma Mata Atlântica na Região Nordeste do Brasil*. FBCN, Rio de Janeiro. 86 pp.

Gregorin, R. 1996. *Variação geográfica e taxonomia das espécies brasileiras do gênero Alouatta Lacépède, 1799 (Primates, Atelidae)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP. 181 pp. + figuras.

Hirsch, A., Landau, E. C., Tedeschi, A. C. de M., Menegheti, J. O., 1991. Estudo comparativo das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Platyrrhini, Atelidae) e sua distribuição geográfica na América do Sul. In: *A Primatologia no Brasil – 3*. A.B.Rylands and A.T.Bernardes (eds.), pp 239-262. Fundação Biodiversitas & Sociedade Brasileira de Primatologia, Belo Horizonte.

Langguth, A., D. M. Teixeira, R. A. Mittermeier & C. R. Bonvicino. 1987. The red-handed howler monkey in northeastern Brazil. *Primate Conservation* (8): 36-39.

Paiva, M. P., 1973. Distribuição e abundância de alguns mamíferos selvagens no Estado do Ceará. *Ciência e Cultura*, 25 (5): 442-450.

Apoio: CAPES e PIBIC-UFC.