



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E BIOLOGIA MOLECULAR
DOUTORADO EM GENÉTICA E BIOLOGIA MOLECULAR

RONEY SILVA DA SILVA

DNA BARCODE DOS PRIMATAS DO NOVO MUNDO

BELÉM – PA

2023

RONEY SILVA DA SILVA

DNA BARCODE DOS PRIMATAS DO NOVO MUNDO

Tese apresentada ao Programa de Pós Graduação em Genética e Biologia Molecular, do Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Pará, como requisito para a obtenção do título de Doutor em Genética e Biologia Molecular.

Área de concentração: Genética Animal

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Iracilda da Cunha Sampaio

BELÉM – PA

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

D111d da Silva, Roney Silva.
DNA Barcode do Primatas do Novo Mundo / Roney Silva da
Silva. — 2023.
86 f. : il. color.

Orientador(a): Prof^a. Dra. Maria Iracilda da Cunha Sampaio
Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Pará, Instituto de
Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Genética e
Biologia Molecular, Belém, 2023.

1. Amazônia. 2. DNA mitocondrial. 3. COI. 4.
Identificação de espécies. 5. Conservação. I. Título.

CDD 576.5

RONEY SILVA DA SILVA

DNA BARCODE DOS PRIMATAS DO NOVO MUNDO

Tese apresentada ao Programa de Pós Graduação em Genética e Biologia Molecular do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Pará, como um dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Genética e Biologia Molecular.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Iracilda da Cunha Sampaio

Data de avaliação: 28/12/2023

Conceito: excelente

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dr^a. MARIA IRACILDA DA CUNHA SAMPAIO
(IECOS/UFPA – Orientadora)

Prof. Dr. EDIVALDO HERCULANO CORRÊA DE OLIVEIRA
Examinador Interno – UFPA

Prof^a. Dr^a. RENATA COELHO RODRIGUES NORONHA
Examinador Interno – UFPA

Prof. Dr. ROMMEL THIAGO JUCÁ RAMOS
Examinador Interno – UFPA

ANDERSON JOSÉ BAIA GOMES
Examinador Externo - IFPA

Aos meus pais por todo o incentivo e ajuda para que isso se tornasse possível.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Deus, por me abençoar sempre e permitir que tudo isso fosse possível. A Ele, toda a gratidão pelo suporte que recebi em todos os momentos, tranquilos ou difíceis.

Agradeço aos meus pais, pelo amor incondicional e apoio em todos os momentos da minha vida desde os primeiros passos na educação até aqui culminando no doutorado, esse mérito também é de vocês; aos meus irmãos, Ana Paula, Roseane e Joel por todo o amor e apoio que sempre nos uniu; e aos meus dois amorzinhos donos do meu coração, Alice e Josué, por me fazerem entender com mais profundidade o sentido de amor incondicional. Amo todos vocês.

À minha orientadora, professora Dr^a Iracilda Sampaio, por todos os ensinamentos, muito obrigado pelo incentivo, pela credibilidade depositada a mim desde o dia da minha defesa do mestrado, agradeço por todo o apoio ao longo desses quatro anos e por toda ajuda durante essa trajetória

Ao Dr. Jeferson Carneiro pela inestimável ajuda em todos os passos da construção desse trabalho, meus mais sinceros agradecimentos.

Quero deixar meu agradecimento sincero ao Dr. Anderson Gomes, o professor que me apresentou os caminhos da ciência lá na minha iniciação científica, e desde então sempre esteve presente na minha vida acadêmica e pessoal, ajudando, aconselhando, dando umas broncas quando necessário e apoiando sempre.

Agradeço ao pessoal do Laboratório de Evolução (LEVO) pela ajuda durante minha estadia em Bragança, e à galera de Belém.

Aos meus amigos do LABEM-IFPA (vulgo LAMBE): LÍlian, Nalberth, Sara e Ramirex, obrigado pela parceria, pelas risadas e viagens cheias de histórias pro sítio e pra estrada, e quero deixar um carinho todo especial para a Dona Franci pelos cafezinhos excelentes de todos os dias no laboratório.

Aos meus amigos da vida: Samuel e Tiago, pela grande e inestimável amizade e companheirismo, sempre se fazendo presente e apoiando, muito obrigado por serem verdadeiros irmãos.

Agradeço ao professor Dr. Horacio Schneider (*in memorian*), por ser um dos pioneiros nos estudos com primatas da nossa rica biodiversidade, pelas tantas coletas que proporcionaram diversos trabalhos como este.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular da UFPA na pessoa da coordenadora, professora Dr^a Ândrea Kely Ribeiro dos Santos.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de doutorado.

Agradeço ao Instituto Federal do Pará e à Universidade Federal do Pará pela infraestrutura fornecida.

A todos os que, direta ou indiretamente, me ajudaram e estiveram ao meu lado durante o tempo de execução deste trabalho.

Nada em biologia faz sentido, exceto à luz da evolução (Theodosius Dobzhansky).

RESUMO

A Ordem Primates está dividida nas subordens Strepsirrhini e Haplorrhini, e esta última inclui a Parvordem Platyrrhini que engloba os primatas neotropicais, objeto de estudo desse trabalho. Atualmente são reconhecidas em torno de 533 espécies de primatas não humanos divididos em 82 gêneros. Os platirrinos se originaram a partir de ancestrais que viviam no Velho Mundo, por volta de 50-30 milhões de anos atrás, no Eoceno-Oligoceno, e umas das teorias mais aceitas para a chegada deles no continente americano sugere que foi cruzando o oceano Atlântico em balsas flutuantes. Diversificaram-se por toda a região neotropical e atualmente ocorrem desde o sul do México ao norte da Argentina. Em relação à classificação, os platirrinos passaram por extensas mudanças de acordo com muitos autores, baseados em diversos caracteres, e no sentido de buscar novas ferramentas para analisar a taxonomia desses animais, a abordagem molecular trouxe nova luz para tentar decifrar as relações entre as várias espécies dos macacos neotropicais. Neste contexto, o DNA barcoding tem sido proposto como uma ferramenta para a descoberta de novas espécies. Tal abordagem é ainda mais relevante quando caracteres morfológicos diagnósticos entre espécies estreitamente relacionadas são dúbios, em particular nos primatas. O presente estudo teve como objetivo criar uma biblioteca de DNA barcoding para facilitar a classificação das espécies de platirrinos. Foram investigadas um total de 1039 amostras, com um fragmento de 600 pares de bases do gene Citocromo oxidase subunidade I (COI). Foram realizadas cinco análises de delimitação de espécies para determinar as unidades taxonômicas operacionais (OTUs), além de reconstruções filogenéticas e estimativas de divergências genéticas entre os táxons. Nossas análises de delimitação de espécies recuperaram distintos números de OTUs, variando entre 117 e 498 unidades. Nossos resultados permitiram corroborar a identificação de espécies atualmente reconhecidas, além de apontar possíveis novas espécies até o momento não identificadas. Tais resultados aumentam o conhecimento acerca da diversidade genética e taxonômica dentro dos platirrinos, contribuindo para diversas áreas de pesquisa, incluindo estudos biomédicos e etológicos, bem como o manejo apropriado de primatas em cativeiro para evitar cruzamentos entre diferentes espécies, assim como, apoiar as estratégias de conservação dos primatas neotropicais de vida livre.

Palavras-chave: Amazônia, DNA mitocondrial; COI; identificação de espécies; conservação.

ABSTRACT

The Order Primates is divided into the suborders Strepsirrhini and Haplorrhini, and the latter includes the Parvorder Platyrrhini, which encompasses Neotropical primates, the object of study in this work. Currently, around 533 species of non-human primates are recognized, divided into 82 genera. Platyrrhines originated from ancestors who lived in the Old World, around 50-30 million years ago, in the Eocene-Oligocene, and one of the most accepted theories for their arrival on the American continent suggests that they crossed the Atlantic Ocean on floating rafts. They diversified throughout the Neotropical region and currently occur from southern Mexico to northern Argentina. Regarding classification, platyrrhines have undergone extensive changes according to many authors, based on different characters, and in order to seek new tools to analyze the taxonomy of these animals, the molecular approach has brought new light to try to decipher the relationships between the various Neotropical monkey species. In this context, DNA barcoding has been proposed as a tool for discovering new species. Such an approach is even more relevant when diagnostic morphological characters between closely related species are dubious, particularly in primates. The present study aimed to create a DNA barcoding library to facilitate the classification of platyrrhine species. A total of 1039 samples were investigated, with a 600 base pair fragment of the Cytochrome oxidase subunit I gene. Five species delimitation analyzes were carried out to determine the operational taxonomic units (OTUs), in addition to phylogenetic reconstructions and estimates of genetic divergences between taxa. Our species delimitation analyzes recovered distinct numbers of OTUs, ranging between 117 and 498 units. Our results allowed us to corroborate the identification of currently recognized species, in addition to pointing out possible new species that have not yet been identified. Such results increase knowledge about the genetic and taxonomic diversity within platyrrhines, contributing to several areas of research, including biomedical and ethological studies, as well as the appropriate management of primates in captivity to avoid crossbreeding between different species, as well as supporting strategies conservation of free-ranging neotropical primates.

Keywords: Amazonia, mitochondrial DNA; COI; species identification; conservation.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1-Distribuição atual dos primatas no mundo. -----	13
Figura 2-Algumas espécies da Ordem Primates. a) <i>Eulemur sanfordi</i> ; b) <i>Callicebus discolor</i> ; c) <i>Macaca thibetana</i> ; d) <i>Gorilla gorilla</i> ; e) <i>Saimiri oerstedii</i> ; f) <i>Alouatta guariba</i> ; g) <i>Trachypithecus delacouri</i> .-----	14
Figura 3-Distribuição geográfica dos primatas do Novo Mundo.-----	16
Figura 4-Genoma mitocondrial em vertebrados, com destaque para a região do gene citocromo oxidase subunidade I (COI).-----	35
Figura 5-Analogia entre o DNA barcode e o código de barras universal -----	37
Figura 6-Esquema representando um barcode gap -----	39
Figura 7-Localidade das amostras dos indivíduos da família Atelidae. -----	41
Figura 8-Localidade das amostras dos indivíduos da família Cebidae. -----	42
Figura 9-Localidade das amostras dos indivíduos da família Pitheciidae -----	42
Figura 10-Filogenias da família Atelidae: a) filogenia do gênero <i>Alouatta</i> ; b) filogenia do gênero <i>Lagothrix</i> ; c) filogenia do gênero <i>Ateles</i> . -----	46
Figura 11-Filogenias da família Cebidae: a) filogenias dos gêneros <i>Saguinus</i> e <i>Leontopithecus</i> ; b) filogenia do gênero <i>Callithrix</i> ; c) filogenias dos gêneros <i>Mico</i> e <i>Cebuella</i> . -----	48
Figura 12-Filogenias da família Cebidae: a) filogenia do gênero <i>Cebus</i> ; b) filogenia do gênero <i>Saimiri</i> ; c) filogenia do gênero <i>Sapajus</i> .-----	49
Figura 13-Filogenia do gênero <i>Aotus</i> .-----	51
Figura 14-Filogenias da subfamília Callicebinae: a) filogenia do gênero <i>Plecturocebus</i> ; b) filogenia do gênero <i>Cheracebus</i> ; c) filogenia do gênero <i>Callicebus</i> . -----	53
Figura 15-Filogenias da subfamília Pithecinae: a) filogenia do gênero <i>Pithecia</i> ; b) filogenia do gênero <i>Cacajao</i> ; c) filogenia do gênero <i>Chiropotes</i> . -----	54

LISTA DE TABELAS

Tabela 1-Algumas classificações propostas para os macacos neotropicais.	19
Tabela 2-Proposta atual de classificação dos Platyrrhini reconhecidos atualmente.....	20

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	13
1.1 CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE A ORDEM PRIMATES	13
1.2 ORIGEM E EVOLUÇÃO DA ORDEM PRIMATES	15
1.2.1 Família Atelidae	20
1.2.2 Família Pitheciidae	22
1.2.3 Família Cebidae	24
1.3. DNA MITOCONDRIAL	35
1.3.1. O Código de Barras do DNA	36
2. OBJETIVOS	40
2.1 Objetivo geral	40
2.2 Objetivos específicos	40
3. MATERIAIS E MÉTODOS	41
3.1. Coleta das Amostras e procedimentos laboratoriais	41
3.2. Alinhamento das sequências, modelos evolutivos e análise filogenética	43
3.3. Delimitações de espécies e distâncias genéticas	44
4. RESULTADOS	44
4.1. Atelidae	45
4.2. Cebidae	47
4.3. Pitheciidae	51
5. DISCUSSÃO	55
5.1. Atelidae	55
5.2. Cebidae	56
5.3. Pitheciidae	62
6. CONCLUSÃO	64
7. REFERÊNCIAS	65
ANEXO I	84

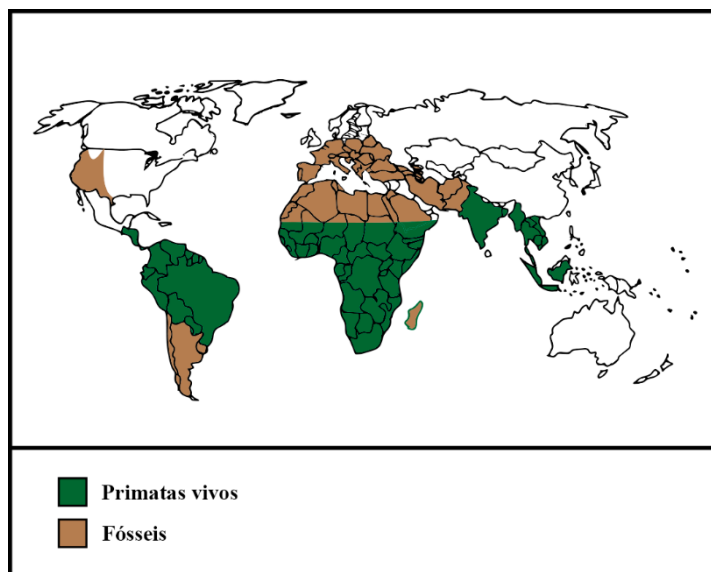
1. INTRODUÇÃO

1.1 CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE A ORDEM PRIMATES

Os macacos são os representantes da Ordem Primates, pertencentes a Classe Mammalia, possuem um corpo que mantém características primitivas da Classe, como clavícula e membros pentadáctilos, mas apresentam algumas características que os distinguem das demais ordens, como por exemplo, possuem o cérebro bem desenvolvido, dedos com maior mobilidade, e em geral um desses dedos é um polegar opositor com capacidade de movimento de pinça, aumento da importância da visão, aumento do período pós-natal, além do mais, os primatas têm o corpo coberto de pelos e os filhotes são alimentados com o leite produzido pelas mamas das fêmeas (Feldhamer *et al.*, 1999).

Os primatas são os primeiros entre os animais no que diz respeito ao desenvolvimento do cérebro, com córtex cerebral especialmente grande (Savage; Long, 1986; Thorington Jr, 1985). As espécies vivem nas regiões equatoriais de três continentes desde as florestas tropicais do sul do México até a fronteira norte da Argentina; da Indonésia às montanhas do sudoeste da China; e, por toda a imensidão do continente africano, desde as matas e savanas até as bacias dos rios (figura 1). (Vaughan; Ryan; Czaplewski, 2013). Acredita-se que seus hábitos arborícolas e agilidade em capturar alimentos ou evitar inimigos foram os grandes responsáveis por seus avanços na estrutura do cérebro. O menor primata vivo é o lêmure-rato-pigmeu, que pesa cerca de 30 g, o maior é o gorila, pesando cerca de 175 kg (Feldhamer *et al.*, 1999; Wilson; Reeder, 2005).

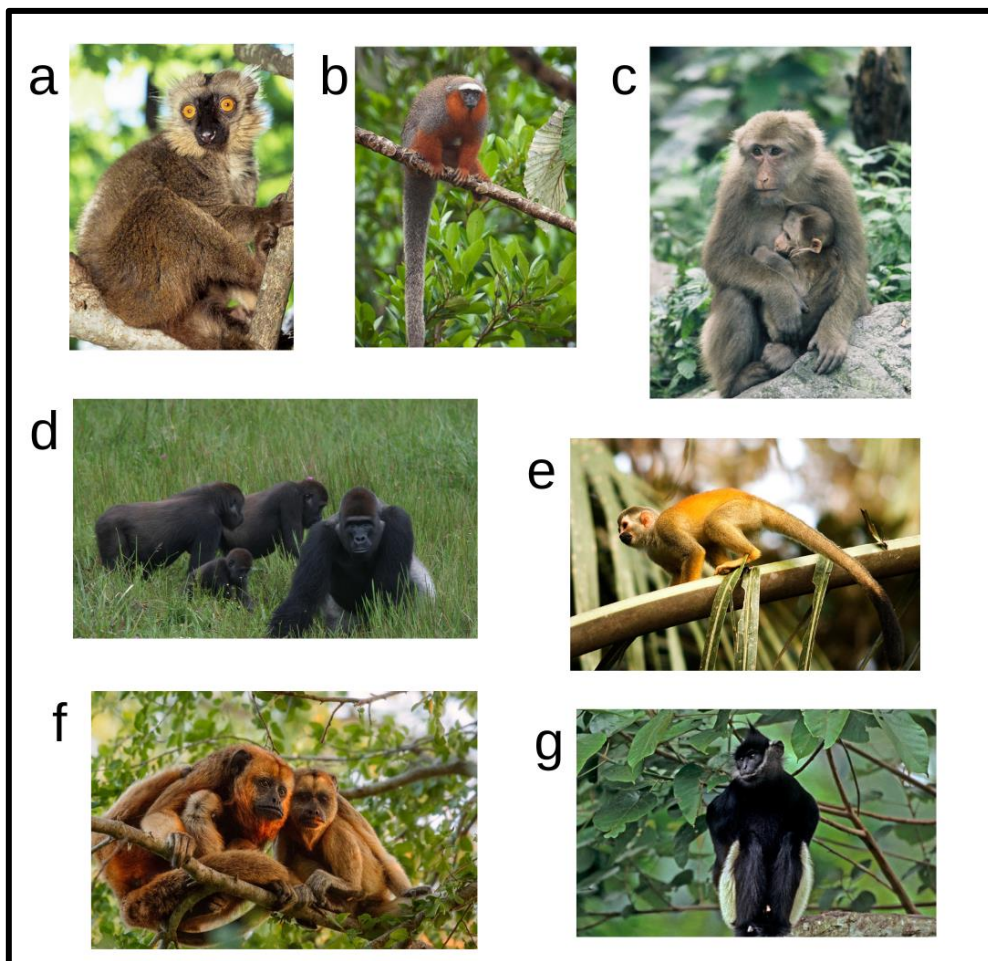
Figura 1-Distribuição atual dos primatas no mundo.



Fonte: Adaptado de Fleagle (1999).

A ordem Primates se divide em duas subordens Strepsirrhini, que inclui as infraordens Lorisiformes (gálagos, lóris), Chiromyiformes (aie-aie) e Lemuriformes (lêmures); e Haplorrhini, que por sua vez é subdividida em duas infraordens, Tarsiiformes (társios) e Simiiformes. Os Simiiformes estão divididos em duas parvordens: Platyrrhini (primatas do Novo Mundo) e Catarrhini (Cercopithecoidea – primatas do Velho Mundo, e Hominoidea – humanos, grandes macacos e gibões) (Goodman *et al.*, 1998; Perelman *et al.*, 2011a). A ordem dos primatas inclui uma ampla variedade de espécies, algumas delas bastante familiares para nós: os lêmures de Madagascar, os grandes símios da Ásia e da África, todos os diversos macacos neotropicais (Lehman *et al.*, 2006). Atualmente são reconhecidas aproximadamente 533 espécies de primatas não humanos divididos em 82 gêneros e um total de 723 espécies e subespécies. A figura 2 mostra alguns exemplos de primatas.

Figura 2-Algumas espécies da Ordem Primates. a) *Eulemur sanfordi*; b) *Callicebus discolor*; c) *Macaca thibetana*; d) *Gorilla gorilla*; e) *Saimiri oerstedii*; f) *Alouatta guariba*; g) *Trachypitecus delacouri*.



Fonte: Retirado de www.primates-sg.org e www.iucnredlist.org

1.2 ORIGEM E EVOLUÇÃO DA ORDEM PRIMATES

A origem da ordem Primates remonta ao período Cretáceo, e de acordo com Froenicke (2004) os primatas sofreram uma divergência das demais ordens de mamíferos placentários por volta de 78 milhões de anos atrás, coincidindo com a maior reorganização da fauna terrestre e com a divergência, diversificação e radiação dos mamíferos, como aponta Klonisch et al., 2001. Os eventos de cladogênese que originaram as famílias modernas ocorreram ao longo de todo o período Cenozóico (Perelman *et al.*, 2011a; Springer *et al.*, 2012). Os primatas do Novo Mundo se originaram a partir de linhagens de antropóides do Velho Mundo em torno de 50 e 30 milhões de anos atrás no Eoceno Médio (Goodman *et al.*, 1998; Ribeiro *et al.*, 2005). Essa radiação originou uma ampla variedade de espécies que atualmente são encontradas por todo o continente americano. Filogenias moleculares sustentam essa ideia, concordando que Catarrhini é o clado irmão de Platyrrhini (Perelman *et al.*, 2011a; Springer *et al.*, 2012), dois grupos geograficamente separados pelo Oceano Atlântico. As estimativas de divergência entre estes dois grupos mostram idades situadas entre o Oligoceno e Eoceno (Chatterjee *et al.*, 2009). Contudo, a idade estimada dos eventos de quebra da Gondwana, que separou completamente a América do Sul da África, indicam o período Cretáceo (Sanmartín; Ronquist, 2004). Em razão disso, uma das teses bem aceitas atualmente é de que os Platyrrhini chegaram na América do Sul em balsas flutuantes, vindos da África através do oceano Atlântico (Bond *et al.*, 2015; Houle, 1998, 1999). A população inicial passou por uma extensa radiação adaptativa que resultou em ampla diversidade e hábitos que se conhecem atualmente (Eisenberg, 1981; Goodman *et al.*, 1998) (Conroy, 1990).

A história da parvordem Platyrrhini (primatas neotropicais ou macacos do Novo Mundo) remonta a 30 milhões de anos, e ela representa o táxon com a maior quantidade de espécies entre os primatas. Recentes análises propõem 200 táxons existentes, o que significa que esta parvordem abriga quase a metade das espécies da ordem Primates (Rylands, 2000). Este grupo apresenta uma grande gama de modificações morfológicas e comportamentais o que às vezes dificulta a determinação de algumas características morfológicas homólogas (Fleagle; Janson; Reed, 1999) e é considerado irmão da parvordem Catarrhini, que une os chamados macacos do Velho Mundo, Grandes Macacos e Humanos (Nowak, 1999). De acordo com dados moleculares, as estimativas apontam que a data para a origem da divergência Platyrrhini/Catarrhini estaria entre 35 e 50 milhões de anos atrás (Chaves *et al.*, 1999; Dumas *et al.*, 2005; Seuánez; Bonvicino; Moreira, 2004; Steiper; Young, 2006) e de acordo com as

análises fósseis, elas apontam que a maioria das linhagens já se encontrava diferenciada desde o Mioceno (Fleagle; Janson; Reed, 1999).

Os platirrinos vivos ocorrem desde o sul do México até o sul do Brasil e norte da Argentina (figura 3) (Chaves *et al.*, 1999; Fleagle; Janson; Reed, 1999; Seuánez; Bonvicino; Moreira, 2004), sendo encontrados em todas as principais áreas florestadas da América do Sul (exceto Chile e Uruguai) e da América Central (Hirsch *et al.*, 2002). O nome do táxon (*platis*, platos – achatado, largo e *rhis* ou *rhino* – nariz) indica a forma do nariz desses primatas, largo e achatado com as narinas dispostas de forma mais lateral do que os primatas do Velho Mundo e hominoide (Reis *et al.*, 2011). Atualmente, Platyrrhini corresponde a mais de 30% da diversidade atual da ordem, sendo o Brasil o detentor da maior riqueza de primatas no mundo, com aproximadamente 176 táxons registrados, mais de 20% do total reconhecido (IUCN/SSCPSG 2022).

Figura 3-Distribuição geográfica dos primatas do Novo Mundo.



Fonte: Adaptado de Pereira (2013).

Os primatas do Novo Mundo possuem tamanho pequeno a médio, com locomoção predominantemente quadrúpede, e algumas espécies possuem a cauda preênsil. Com exceção do gênero *Aotus*, os primatas neotropicais têm hábitos diurnos e todos são notavelmente arborícolas (Hershkovitz, 1977; RA, 1988). Apresentam extensa variação no comprimento total e peso corporal, que varia de 33 cm e 120-190g em *Cebuella pygmaea* a 140 cm e 12.125g em *Brachyteles arachnoides* (Ankel-Simons, 2000). Apresentam uma dieta basicamente baseada em frutos (frugívora), existindo uma tendência para a insetivoria nos gêneros de menor porte e folivoria nos gêneros de maior porte (Coimbra Filho; Mittermeier, 1981; Hershkovitz, 1977). Frequentemente formam grupos sociais, raramente são encontrados em condição solitária e, dependendo do gênero, a prole modal é de um ou dois filhotes, que necessitam de um longo período de cuidado parental que pode se estender por vários anos (RA, 1988).

Tradicionalmente os platirrinos foram divididos em dois grupos, Cebidae e Callitrichidae (Simons, 1972; Simpson, 1945). Posteriormente um outro grupo, Callimicomidae foi proposto para colocar o gênero *Callimico*, pois não havia consenso sobre qual das duas famílias anteriores ele se encaixava. Dessa forma, até a década de 1970, todos os primatas estavam inclusos em uma dessas três famílias. Posteriormente esse arranjo foi modificado pelos estudos subsequentes que foram realizados, com novas ideias propostas para elucidar a sistemática desses primatas, como demonstrado na tabela 1. A principal análise foi na delimitação de três clados monofiléticos, um composto pelos macacos pequenos com garras (Callitrichinae), um segundo clado composto pelos grandes macacos com caudas preênses (Atelinae) e o terceiro grupo sendo definido pelos primatas predadores de sementes (Pitheciinae) (Ford, 1986b; Kay, 1990; Rosenberger, 1984). Ainda assim houve bastante divergências quanto à posição de alguns táxons, como por exemplo, *Cebus*, *Aotus*, *Callimico*, *Callicebus* e *Saimiri*.

Para desenhar melhor essas relações entre os primatas, os estudos moleculares foram de suma importância. Schneider (Schneider; Rosenberger, 1996; Silva *et al.*, 1993) foi o primeiro a empreender esforço para construir uma filogenia robusta com primatas neotropicais, através dessas análises os autores conseguiram três clados bem suportados, porém ainda assim, algumas relações não puderam ser determinadas de forma eficiente, com vários nós tendo baixo suporte estatístico. Vários estudos posteriores foram realizados na tentativa de responder e decifrar as relações entre as várias espécies de platirrinos e seus graus de parentesco evolutivo (Baba; Darga; Goodman, 1979; Ford, 1986a, 1986b; Kay, 1990; Rosenberger, 1981, 2011; Rosenberger; Setoguchi; Shigehara, 1990; Schneider; Rosenberger, 1996). As discussões mais

acaloradas foram a relação de *Callimico* (macaco-de-Goeldi) onde alguns autores divergiram sobre sua posição dentro da filogenia (Cronin; Sarich, 1978; Seuánez *et al.*, 1989), as relações entre *Cebus* e *Saimiri*, que foi apoiada por vários estudos (Canavez *et al.*, 1999; Harada *et al.*, 1995; Opazo *et al.*, 2006; Schneider *et al.*, 2001) e a separação dos saguis em dois clados distintos, um da Amazônia (*Mico*) e outro da Mata Atlântica (*Callithrix*) (Tagliaro *et al.*, 2000).

Um outro ponto de divergências foi em relação ao sagui-pigmeu, alguns autores (Barroso *et al.*, 1997; Chaves *et al.*, 1999; Porter *et al.*, 1997) propuseram inclui-lo no gênero *Callithrix*, enquanto outros recomendaram manter o gênero *Cebuella* como um gênero distinto (Rylands, 2000). Muitas dúvidas ainda permaneceram, principalmente a relação filogenética entre as principais ramificações dos platirrinos. Um dos trabalhos mais abrangentes que buscou resolver essas inconsistências foi de Canavez *et al.* (1999) que usou sequência do gene beta2-microglobulina para construir um arranjo filogenético para todos os gêneros de primatas neotropicais, posteriormente outros autores também produziram filogenias baseadas em genes e chegaram às mesmas conclusões, apoiando a existência de três clados dentro dos platirrinos: Pitheciidae, Cebidae e Atelidae.

Uma abordagem muito promissora para a análise das relações filogenéticas dos macacos sul-americanos foi a descoberta de marcadores que são inseridos em diferentes locais nos cromossomos, essas cópias denominadas SINE's (Short Interspersed Elements) permitem mapear os descendentes de um mesmo ancestral. Dessa maneira, se dois táxons compartilham uma mesma inserção eles a herdaram do mesmo ancestral comum mais recente (Salem *et al.*, 2003). Com base nessas análises os autores (Singer *et al.*, 2003) concluíram que os gêneros *Callithrix* e *Cebuella* eram mais proximamente relacionados entre si do que com os demais callitriquíneos, que o gênero *Callimico* faz parte do clado monofilético dos callitriquíneos e que os gêneros *Cebus*, *Saimiri* e *Aotus* estão mais relacionados entre si do que a qualquer outro platirrino. Usando a mesma abordagem de sequências SINE, Osterholz; Walter; Roos, 2009, conseguiram encontrar um resultado que corroborou a monofilia de três famílias (Cebidae, Atelidae e Pitheciidae). Mas as discussões sobre o número de família ainda permaneceram, com Rylands (Rylands; Anzenberger, 2012) que propuseram quatro famílias válidas e posteriormente alguns autores consideraram acrescentar uma quinta família.

Atualmente com base em dados moleculares, três clados monofiléticos de Platyrrhini são reconhecidos (Tabela 2): Cebidae (gêneros *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*, *Saguinus*, *Leontopithecus*, *Saimiri*, *Cebus*, *Sapajus*, *Aotus* e *Callimico*), Atelidae (gêneros *Alouatta*,

Brachyteles, *Lagothrix* e *Ateles*), e Pitheciidae (gêneros *Callicebus*, *Cheracebus*, *Plecturocebus*, *Chiropotes*, *Cacajao* e *Pithecia*) (Perelman *et al.*, 2011a; Schneider; Sampaio, 2015).

Tabela 1-Algumas classificações propostas para os macacos neotropicais.

Schneider, 2000	Groves, 2001	Rylands e Mittermeier, 2009
1. Família Cebidae	1. Família Cebidae	1. Família Callitrichidae <i>Callithrix</i> , <i>Saguinus</i> , <i>Callimico</i> , <i>Leontopithecus</i> , <i>Cebuella</i> , <i>Callibella</i> , <i>Mico</i>
1.1. Subfamília Callitrichinae <i>Callithrix</i> , <i>Cebuella</i> , <i>Mico</i> , <i>Saguinus</i> , <i>Leontopithecus</i> , <i>Callimico</i> .	1.1. Subfamília Callitrichinae <i>Callithrix</i> , <i>Callimico</i> , <i>Leontopithecus</i> , <i>Saguinus</i>	2. Família Cebidae
1.2. Subfamília Cebinae <i>Cebus</i> , <i>Saimiri</i>	1.2. Subfamília Cebinae <i>Cebus</i>	2.1. Subfamília Cebinae <i>Cebus</i>
1.3. Subfamília Aotinae <i>Aotus</i>	1.3. Subfamília Saimirinae <i>Saimiri</i>	2.2. Subfamília Saimiriinae <i>Saimiri</i>
2. Família Pitheciidae	2. Família Aotidae <i>Aotus</i>	3. Família Aotidae <i>Aotus</i>
2.1. Subfamília Pitheciinae <i>Pithecia</i> , <i>Chiropotes</i> , <i>Cacajao</i>	3. Família Pitheciidae	4. Família Pitheciidae
2.2. Subfamília Callicebinae <i>Callicebus</i>	3.1. Subfamília Pitheciinae <i>Pithecia</i> , <i>Chiropotes</i> , <i>Cacajao</i>	4.1. Subfamília Pitheciinae <i>Pithecia</i> , <i>Chiropotes</i> , <i>Cacajao</i>
3. Família Atelidae	3.2. Subfamília Callicebinae <i>Callicebus</i>	4.2. Subfamília Callicebinae <i>Callicebus</i>
3.1. Subfamília Alouattinae <i>Alouatta</i>	4. Família Atelidae	5. Família Atelidae
3.2. Subfamília Atelinae <i>Ateles</i> , <i>Brachyteles</i> , <i>Lagothrix</i>	4.1. Subfamília Alouattinae <i>Alouatta</i>	5.1. Subfamília Alouattinae <i>Alouatta</i>
	4.2. Subfamília Atelinae <i>Ateles</i> <i>Brachyteles</i> , <i>Lagothrix</i> , <i>Oreonax</i>	5.2. Subfamília Atelinae <i>Ateles</i> , <i>Brachyteles</i> , <i>Lagothrix</i> , <i>Oreonax</i>

Tabela 2-Proposta atual de classificação dos Platyrrhini reconhecidos atualmente

Família	Gênero	Nomes populares
Cebidae	<i>Saguinus</i>	Soim, sauim, sagui
	<i>Callithrix</i>	Sagui, mico
	<i>Cebuella</i>	Sagui-leãozinho, sagui-pigmeu, mico-leãozinho
	<i>Mico</i>	Mico, sauim
	<i>Callimico</i>	Macaco-de-Goeldi
	<i>Leontopithecus</i>	Mico-leão
	<i>Saimiri</i>	Macaco-de-cheiro, boca-preta
	<i>Cebus</i>	Macaco-prego, caiarara, mico-preto
	<i>Sapajus</i>	Macaco-prego
	<i>Aotus</i>	Macaco-da-noite
Atelidae	<i>Alouatta</i>	Bugio, guariba, barbado
	<i>Lagothrix</i>	Macaco-barrigudo
	<i>Brachyteles</i>	Muriqui, mono-carvoeiro
	<i>Ateles</i>	Macaco-aranha, coatá
Pitheciidae	<i>Callicebus</i>	Zogue-zogue, sauá, guigó
	<i>Plecturocebus</i>	Titi
	<i>Cheracebus</i>	Titi
	<i>Chiropotes</i>	Cuxiú
	<i>Cacajao</i>	Uacari, macaco-inglês, carauri
	<i>Pithecia</i>	Parauacu, macaco-velho, macaco-cabeludo

Dados baseados em Schneider & Sampaio (2015) e Byrne et al (2016).

1.2.1 Família Atelidae

A família Atelidae atualmente engloba quatro gêneros de macacos que são de certa forma endêmicos do Brasil (Schneider, 2000) de acordo com Schneider (Schneider; Sampaio, 2015) dentro desta família estão incluídos os gêneros *Alouatta*, *Ateles*, *Brachyteles* e *Lagothrix*, reconhecidos como monofiléticos (Dunlap; Thorington; Aziz, 1985; Ford, 1986b; Ford; Davis, 1992; Strier, 1992). São reconhecidos como os maiores primatas neotropicais, apresentam uma cauda longa e preênsil, servindo como um quinto membro ajudando na locomoção. As espécies dos gêneros *Ateles* e *Lagothrix* possuem uma dieta primariamente frugívora, enquanto *Brachyteles* e *Alouatta* se alimentam basicamente de folhas (Sussman, 2000).

Dentro dessa família, o gênero *Alouatta* foi o primeiro a separar, por volta de 16 milhões de anos atrás, seguido por *Ateles* (11,5M) e por último *Brachyteles* e *Lagothrix* (9,5M) (Schneider; Sampaio, 2015). E mesmo sendo um táxon antigo, com as primeiras especiações por volta de 6,8 milhões de anos, este gênero continuou a sofrer especiação até recentemente (Cortés-Ortiz *et al.*, 2003). Alguns autores atribuem aos bugios (*Alouatta*) a posição mais basal dentro da família, sendo os muriquis (*Brachyteles*) e macaco-aranha (*Ateles*) considerados como grupos-irmão, por compartilharem muitas características morfológicas e comportamentais.

Os bugios do gênero *Alouatta* possuem ampla distribuição no continente sul-americano, com ocorrência desde o sul do México até a região norte da Argentina, dentre os primatas neotropicais, *Alouatta* possui a maior distribuição no continente (Crockett; Eisenberg, 1987; Zunino, 2001), com um número de espécies que varia de nove a 14, dependendo do autor, o que permanece ainda uma questão de debate (de Oliveira *et al.*, 2002; Hershkovitz, 1949; Meireles *et al.*, 1999). Mesmo sendo um dos gêneros de primatas neotropicais bastante estudados, ainda assim há bastante dúvidas e controvérsias em relação à sistemática desses animais.

De acordo com revisões mais recentes, existem faltas de consenso em relação à sua taxonomia, com divergências entre autores sobre o número de espécies. Em seu trabalho de 1962, Hill estimou que neste gênero haviam seis espécies, outros trabalhos reconheceram até 19 subespécies (Groves, 2001; Rylands, 1995, 2000). Posteriormente em 2006, Gregorin utilizando de dados morfológicos, separou *Alouatta* em dez espécies. Mais recentemente em 2015, Cortés-Ortiz e colaboradores reconheceram onze espécies de bugios, sendo duas mesoamericanas e nove sul-americanas. Esses estudos se basearam em caracteres anatômicos e coloração da pelagem. Ainda hoje há uma falta de consenso em relação ao status taxonômico e filogenético deste gênero, diversos trabalhos utilizando genes e metodologias moleculares foram realizados na busca do entendimento das relações nesta espécie. Em um trabalho abrangente, Doyle e colaboradores *et al* (2021) utilizando dados gênicos de 14 regiões nucleares realizaram uma análise filogenética em espécies de bugios, sendo cinco da América do Sul e duas espécies mesoamericanas. Nesta abordagem, o clado mesoamericano e sul-americano que foi proposto em estudos anteriores, foi apoiado com bom suporte.

Os macacos-aranha do gênero *Ateles* são um dos primatas neotropicais mais ameaçados, principalmente devido à destruição de seu hábitat e à caça (de Lima *et al.*, 2007; Mittermeier; Kinzey; Mast, 1989; Peres; Palacios, 2007), eles ocorrem do México até o norte

da Bolívia, esses primatas possuem distinção de cores e padrões de pelagens. Muitos autores questionaram a utilização somente do padrão de pelagem para a taxonomia de *Ateles*, por conta disso se basearam em métodos filogenéticos para inferir as relações evolutivas entre táxons, porém, houve pouco consenso entre os autores, com diferentes estudos tentando reconstruir essas relações taxonômicas através de sugestões e hipóteses diferentes para tentar elucidar o status taxonômico dos macacos-aranha (Collins; Dubach, 2000; Froehlich; Supriatna; Froehlich, 1991; Nieves *et al.*, 2005). O terceiro gênero dentro dos atelídeos é o *Lagothrix*, conhecido como macaco-barrigudo, primatas frugívoros distribuídos pelas bacias amazônica central e ocidental no Brasil, Bolívia, Peru, Equador, Venezuela e Colômbia (Fooden, 1963). Esses macacos são importantes dispersores de sementes, porém sofrem com perda de seu hábitat e estão vulneráveis aos efeitos do homem, principalmente a caça (Stevenson; Guzmán-Caro, 2010).

1.2.2 Família Pitheciidae

A família Pitheciidae de acordo com Schneider e Sampaio (2015) é composta atualmente por seis gêneros de macacos neotropicais, os gêneros reconhecidos atualmente são: *Callicebus*, *Plecturocebus*, *Cheracebus*, *Pithecia*, *Cacajao* e *Chiropotes*. Apresentam uma ampla distribuição, ocorrendo por toda a Amazônia até o Paraguai, e partes do leste do Brasil (Boubli *et al.*, 2019; Serrano-Villavicencio; Vendramel; Siniciato Terra Garbino, 2017; Van Roosmalen; van Roosmalen; Mittermeier, 2002). Esses pequenos primatas vivem em uma grande variedade de habitats, desde florestas montanhosas, florestas úmidas de terras baixas, florestas secas e florestas semiáridas (Kinzey *et al.*, 1977).

Os chamados macacos zogue-zogue do gênero *Callicebus* pertencem a subfamília Callicebinae, eles foram inicialmente considerados monogenéticos e divididos em 22 espécies (Miller, 1914) e posteriormente esse número diminuiu para seis espécies e 34 subespécies através de revisões completas do gênero (Osman-Hill, 1960). Em um trabalho abrangente, Hershkovitz (1988, 1990) considerou dividir o gênero nos chamados grupos de espécies, baseando-se em morfologia craniana e coloração da pelagem ele os dividiu em quatro grupos: grupo *Callicebus modestus*, grupo *C. donacophilus*, grupo *C. moloch* e grupo *C. torquatus*. Desde então os macacos-zogue-zogue passaram por extensos trabalhos de revisão e análises, a mais importante delas ocorreu recentemente quando Boubli *et al.* (2019) realizaram uma extensiva avaliação das relações filogenéticas e tempos de divergência e encontraram evidências moleculares, morfológicas, cariotípicas e biogeográficas que apoiam a divisão dos

zogue-zogues em três gêneros: *Callicebus*, para o zogue-zogue brasileiro oriental; *Cheracebus* para o zogue-zogue de coleira e *Plecturocebus* para o zogue-zogue da Amazônia e do Chaco. A história evolutiva destes pequenos primatas foi só recentemente elucidada através de evidências moleculares com trabalhos que investigam e lançam novos dados para esclarecer as relações filogenéticas entre as linhagens calicebinas e suas estruturas biogeográficas.

Os macacos do gênero *Chiropotes* são primatas de tamanho médio, pesando cerca de 3 kg, habitam as florestas altas de terra firme, com predominância em altitudes baixas, porém já houveram ocorrências em regiões do Cerrado, ambientes alagáveis, incluindo florestas de igapós (Ayres, 1981; Frazao, 1992; Van Roosmalen, 1981). Existem discrepâncias em relação à taxonomia de *Chiropotes*. Hill (1960) sugeriu três espécies de cuxiús: *Chiropotes chiropotes*, *C. satanas* e *C. albinasa* (sic). Hershkovitz (1985) descreveu uma nova espécie, *C. utahickae*, e classificou *satanas* e *utahickae* como subespécie de *C. chiropotes*. Em seu trabalho, Groves, (2001) seguiu a proposta de Hershkovitz (1985). *C. satanas*, *C. chiropotes* e *C. utahicki* foram consideradas como espécies válidas em trabalhos posteriores (de Sousa e Silva Junior; Figueiredo-Ready; Ferrari, 2013; Figueiredo *et al.*, 2006; Silva Júnior; Figueiredo, 2002).

Os primatas do gênero *Cacajao*, conhecidos popularmente como uacaris, são macacos da família Pitheciidae de ocorrência na região amazônica. Sua taxonomia segue Hernandez-Camacho *et al.* (1976), Hershkovitz, (1987), Eisenberg, (1989) e Boubli, (1994). Hershkovitz, (1987) em seu trabalho, tratou os uacaris-de-cabeça-preta sendo uma espécie com duas subespécies (*Cacajao melanocephalus melanocephalus* na bacia do alto Rio Orinoco e *Cacajao melanocephalus ouakary* no interflúvio Rio Negro-Japurá, e os uacaris carecas como uma segunda espécie com quatro subespécies (*Cacajao calvus calvus*, *C. c. ucayalii*, *C. c. rubicundus* e *C. c. novaesi*). Boubli *et al.* (2012) reavaliaram a posição taxonômica do uacari-de-cabeça-preta onde após análises morfológicas e moleculares com DNA mitocondrial, eles propuseram um arranjo em três espécies, *Cacajao melanocephalus*, *Cacajao hosomi* e *Cacajao ayresi*. Ferrari *et al.* (2014) contestou essa proposta, muito embora Boubli *et al.* (2008) tenham levantado essa discussão sobre a classificação taxonômica dos uacaris-de-cabeça-preta, os uacaris-careca permanecem ainda com sua taxonomia negligenciadas. Apesar de as quatro subespécies serem morfológicamente distintas, Figueiredo *et al.* (2006) analisou 16 indivíduos e indicou que elas são geneticamente homogêneas.

O quarto gênero do táxon Pitheciidae, são os macacos que dão nome à família, gênero *Pithecia* conhecidos como parauacus. São encontrados em todas as florestas tropicais sul-americanas, desde as Guianas até o sopé dos Andes no Equador e no Peru, do sul ao norte da

Bolívia e por toda a bacia Amazônica no Brasil. Tem havido bastante conflitos em relação à taxonomia de *Pithecia*, parte disso provém do uso indevido de nomes, material insuficiente disponível em coleções, localização tipográfica incerta e incompreensão do dimorfismo sexual desses animais (Hershkovitz, 1979; Marsh, 2014). Os primeiros taxonomistas tiveram dificuldade em descrever os macacos parauacus, porque era incomum observá-los. Um dos erros que eles cometiam ao realizar a descrição foi utilizar o termo barba, pois os membros do gênero *Pithecia* não possuem barba, já que inicialmente eles foram incluídos junto aos *Chiropotes* que são os verdadeiros cuxiús barbudos. Até a década de 1960, duas a quatro espécies, e até seis subespécies, foram reconhecidas para o grupo (Miller, 1914; Osman-Hill, 1960). Um dos primeiros a propor uma revisão detalhada foi Hershkovitz, 1979) reconhecendo quatro espécies: *Pithecia albicans*, *P. hirsuta*, *P. monachus* e *P. pithecia*. em um trabalho posterior, Hershkovitz (1987) reavaliou algumas de suas propostas e sugeriu um novo arranjo com cinco espécies, sendo três delas politípicas. Mais recentemente, Marsh (2014) reconheceu 16 espécies monotípicas, nesta classificação o autor se baseou em padrões de coloração da pelagem obtidos a partir da análise de 876 peles e 690 crânios.

1.2.3 Família Cebidae

A outra família reconhecida atualmente é a Cebidae, sendo subdividida em três subfamílias: Callitrichinae, que inclui *Saguinus*, *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*, *Callimico* e *Leontopithecus*; Cebinae que compreende três gêneros: *Saimiri*, *Cebus* e *Sapajus* e a monotípica Aotinae contendo o gênero *Aotus*. Essa família inclui os menores macacos neotropicais, com uma ampla ocorrência no país inteiro.

Subfamília Aotinae

Os macacos do gênero *Aotus*, conhecidos como macacos-coruja, são os únicos antropóides platirrinos com hábitos noturnos, com uma ampla distribuição nos neotrópicos desde o sul do Panamá até o norte da Argentina. Apresentam uma alta similaridade morfológica, com contraste com sua alta indefinição filogenética o que reflete sua posição dentro dos platirrinos com bastante controvérsias em relação à quantidade de espécies existentes em constantes reclassificações, com um aceno à distribuição geográfica para compreender algumas inconsistências (Kay, 1990; Rosenberger *et al.*, 2009; Schneider *et al.*, 2001; Steiper; Ruvolo, 2003). A taxonomia dos macacos-coruja tem sido objeto de calorosa disputa acadêmica devido

ao grande número de diferentes cariótipos, sem distinções fenotípicas claras entre populações, não havendo consenso sobre quantas espécies fazem parte do gênero (Ruiz-García *et al.*, 2016).

Hershkovitz (1949) realizou a primeira avaliação taxonômica moderna do gênero, reconhecendo apenas uma espécie, com duas subespécies. Posteriormente outros estudos vieram trazer mais informações e modificar essa taxonomia tradicional. Brumback *et al.* (1971), Brumback; Willenborg, (1973) sugeriram que *Aotus* possuía duas espécies. Logo após, Ma *et al* (1976), propuseram que dentro do gênero havia uma grande diversidade de espécies. Em uma nova revisão mais detalhada, Hershkovitz. (1983) propôs nove espécies e quatro subespécies de *Aotus* classificadas em dois grupos de espécies, o de pescoço cinza e o de pescoço vermelho. Ford (1994) e Groves (2001) reafirmaram os dois grupos de espécies propostos por Hershkovitz. Posteriormente, o esquema proposto por esse autor foi questionado por estudos baseados em citogenética e dados moleculares. Ashley e Vaughn(1995) realizaram o primeiro estudo molecular no gênero, utilizando sequências de nucleotídeos da subunidade II da enzima citocromo C oxidase (COII) em três táxons, colocando em xeque a dicotomia pescoço cinza/vermelho. Levando em consideração os estudos moleculares, as sequências do gene COII provaram ser bastante úteis para desemaranhar relações intra e intergenéricas (Ascunce; Hasson; Mudry, 2002; Collins; Dubach, 2000; Figueiredo, 1998; Nieves *et al.*, 2005; Sena *et al.*, 2002).

Subfamília Callitrichinae

Atualmente 21 espécies de Callitrichini são reconhecidas (Rylands; Anzenberger, 2012); são classificados em quatro gêneros: *Callibela*, *Callithrix*, *Cebuella* e *Mico*. Embora esteja comprovado que esta tribo é monofilética, não há consenso sobre quantos gêneros ela inclui (Rosenberger, 2011; Schneider; Sampaio, 2015).

Chaves (1999) usando de sequência do gene nuclear do fator de von Willebrand (vWF) de diferentes táxons de platirrinos, forneceu suporte para o status de Callitrichinae como uma subfamília monofilética dentro dos Cebidae. Inclusive esse arranjo sugeriu que os calitriquineos eram mais próximos entre si, o que forneceu apoio para colocá-los em uma tribo, Callitrichini. Inicialmente os Callitrichini eram agrupados em dois gêneros, *Callithrix* e *Cebuella*. O primeiro foi dividido em dois grupos de espécies: “*argentata*” e “*jacchus*”, os primeiros com ocorrência na Amazônia e os últimos ocorrendo na Mata Atlântica (Hershkovitz, 1977). Estudos filogenéticos indicaram que o grupo “*argentata*” era mais próximo de *Cebuella* do que do grupo

“*jacchus*”. Mostrando dessa forma que o gênero *Callithrix* é parafilético (Barroso *et al.*, 1997; Porter *et al.*, 1997). Com base nesses estudos moleculares que corroboraram a parafilia do gênero, Rylands (2000) propuseram a elevação do grupo “*argentata*” de *Callithrix* ao nível genérico, assumindo o nome *Mico*. Groves (2001, 2005) não concordou com essa proposta, adotando uma postura conservadora e classificou *Mico*, *Cebuella* e *Callibela* junto com *Callithrix* como subgêneros deste último. O gênero *Mico* não é apoiado por alguns autores, pelo fato de não ser sustentado por nenhum caráter morfológico (Aguilar; Lacher Jr, 2003; Aguilar; Lacher, 2009; Kay *et al.*, 2008; Marroig *et al.*, 2009; Rosenberger, 2011).

O gênero *Callithrix* atualmente compreende seis táxons, todos endêmicos do Brasil: *Callithrix aurita*, *C. flaviceps*, *C. geoffroyi*, *C. jacchus*, *C. kuhlii* e *C. penicillata*. Os quatro primeiros ocorrem na Mata Atlântica, o quinto ocorre na Mata Atlântica e Caatinga e o último ocorre na Caatinga e Cerrado. *Callithrix* divergiu de seu grupo irmão, os saguis amazônicos, há cerca de 5,9 milhões de anos (Perelman *et al.*, 2011a). De acordo com dados, as espécies *C. aurita* e *C. flaviceps* são os mais antigos de divergência e os táxons *C. jacchus* e *C. penicillata* são os que divergiram há menos tempo um do outro, há cerca de 1 milhão de anos aproximadamente (Buckner *et al.*, 2015; Malukiewicz *et al.*, 2017; Rylands; Mittermeier, 2009).

Morfologicamente pode-se diferenciar as espécies de *Callithrix*, mais especificamente pela coloração e pela forma do tufo da orelha, assim como pela coloração dos pelos faciais. Alguns autores colocam *C. aurita* e *C. flaviceps* em seu próprio grupo, denominado “*aurita*”, enquanto que os demais *Callithrix* são alocados no “*grupo jacchus*”, eles se baseiam em características de grupo, preferência de habitats entre outros caracteres (Marroig; Cropp; Cheverud, 2004; Mendes; Vielliard; De Marco, 2009; Natori, 1994; Tagliaro *et al.*, 1997). Segundo alguns autores (Buckner *et al.*, 2015; Rylands, 1996; Rylands; Mittermeier, 2009) o ancestral de *Callithrix* se originou no sudeste da Mata Atlântica, onde hoje atualmente *C. aurita* e *C. flaviceps* são encontrados. Portanto, supõem-se que o gênero deva ter se espalhado para o norte ao longo da costa brasileira, onde hoje *C. geoffroyi* é encontrado no estado de Minas Gerais e Espírito Santo e *C. kuhlii* ocorrendo em Minas Gerais e Bahia. A radiação desses saguis terminou em *C. jacchus* que hoje ocupa regiões da Mata Atlântica e Caatinga, no nordeste brasileiro e *C. penicillata* ocupando a região do Cerrado no Brasil (Buckner *et al.*, 2015). Garbino; Semedo; Pansonato, (2015) utilizaram uma análise filogenética juntando caracteres osteológicos, de pelagem, tegumento, vocais, e dados de sequência de nucleotídeos mitocondriais e nucleares, com base nesses critérios, três linhagens de Callitrichini foram

propostas, sendo uma delas corroborando *Callithrix* como um gênero separado dos saguis da Amazônia, outra proposição, apoia Buckner *et al.* (2015) que propuseram, que a radiação de *Callithrix* ocorreu de uma trajetória sul-norte.

Os saguis-da-amazônia do gênero *Mico*, pertenciam ao gênero *Callithrix* até os anos 2000, quando Rylands (2000) através de estudos filogenéticos separou os saguis em dois gêneros. Estes primatas são animais pequenos, aproximadamente do mesmo tamanho que os do gênero *Callithrix* (Stevenson, 1988); com uma pelagem branca em sua maior parte, com variações de gradiente do branco-amarelado ao cinza, os tufos auriculares característicos de alguns saguis, estão presentes somente em algumas espécies de *Mico* (Vivo, 1992). As espécies do gênero têm ocorrência no sudeste da Amazônia (Rylands; Mittermeier, 2013). Apesar dos grandes avanços nas pesquisas de sistemática, taxonomia, biogeografia e evolução nos primatas neotropicais, a diversidade e distribuição das espécies de saguis amazônicos permanece escassa, devido a diversos motivos, como por exemplo, ausência de dados de campo e falta de amostras adequadas para análise molecular entre outros (Garbino *et al.*, 2019).

Os saguis da Amazônia dos gêneros *Mico* e *Cebuella* permanecem como os primatas neotropicais menos estudados, com controvérsias em relação à classificação deste clado. Os primeiros estudos moleculares revelaram que os saguis-pigmeu (*Cebuella*) eram mais próximos filogeneticamente dos saguis da Amazônia do que dos saguis da Mata Atlântica (Canavez *et al.*, 1999; Chaves *et al.*, 1999; Tagliaro *et al.*, 1997). Atualmente o gênero *Mico* abrange em torno de 14 espécies, considerado grupo irmão de *Cebuella*, representam duas linhagens independentes e monofiléticas (da Cunha *et al.*, 2011).

van Roosmalen *et al.* (1998) descreveram um espécime de sagui-anão com base na morfologia de um indivíduo macho adulto, identificando este espécime como *Callithrix humilis*; sua classificação permanece em discussão. Rylands (2000) foi quem primeiro propôs uma mudança, reclassificando a espécie como *Mico humilis*, posteriormente van Roosmalen; van Roosmalen, (2003) propuseram então colocá-los em seu próprio gênero denominado *Callibella*, os autores se basearam na análise de mais dois indivíduos e argumentaram que estes indivíduos eram distintos o suficiente de *Mico* e *Cebuella* para colocá-los em seu próprio gênero. Neste mesmo ano, Aguiar e Lacher (2003) através de uma análise morfométrica apoiaram essa nova classificação de *Mico humilis* no gênero *Callibella*. Estudos subsequentes forneceram suporte para a manutenção de *Callibella* como um gênero, e *Mico* e *Cebuella* como gêneros distintos (Rylands; Mittermeier, 2009). Posteriormente Schneider *et al.* (2012) através de análises com genes mitocondriais e nucleares, propôs que o sagui-anão era um congênere de

Mico, proposta apoiada por Garbino; Semedo; Pansonato, (2015) com base em uma análise filogenética de um conjunto de dados morfológicos, sendo revalidado com *Mico humilis*.

Os saguis-pigmeus, estão inclusos no gênero *Cebuella*, são os menores de todos os primatas antropóides recentes, possuem uma ampla distribuição na região amazônica ocidental do Brasil, Bolívia, Peru, Equador e sul da Colômbia. Estudos moleculares sugerem que o sagui-pigmeu se separou de seu clado irmão (*Mico*), há 4,5 milhões de anos atrás (Buckner *et al.*, 2015), outros autores sugerem, baseados em evidência fósseis, que essa separação seja mais antiga, em torno de 11 milhões de anos atrás (Marivaux *et al.*, 2016). Inicialmente somente uma espécie de sagui-pigmeu foi reconhecida (*Cebuella pygmaea*), levando em consideração que os indivíduos são semelhantes em toda a sua ocorrência de distribuição geográfica (Hershkovitz, 1977).

Alguns taxonomistas, baseados na variação da pelagem ao longo da distribuição geográfica do gênero, apoiaram a separação de *Cebuella* em duas subespécies, *C. p. pygmaea* e *C. p. niveiventris* (Cruz Lima, 1945; Groves, 2001, 2005; Napier, 1976; Van Roosmalen; Van Roosmalen, 1997). Porém esta proposição foi contestada por alguns estudos, onde argumentaram que a separação de *Cebuella* em duas subespécies não pode ser validada somente em característica fenotípicas, pois podem ocorrer variações em sua pelagem dentro e entre diferentes localidades (Garbino *et al.*, 2019; Rylands; Mittermeier, 2009). Silva *et al.* (2018) sugeriram que existem dois grupos moleculares distintos e três tipos morfológicos de *Cebuella* no Brasil. Os autores se basearam em análises moleculares e através de uma reavaliação da diferença de pelagens entre populações. Garbino *et al* (2019) realizaram um teste de delimitação de espécies e examinaram padrões de pelagens de *Cebuella* e concluíram que havia duas espécies distintas, propondo *C. pygmaea* com distribuição ao norte do médio/baixo rio Solimões e rio Napo e *C. niveiventris* com ocorrência ao sul destes rios.

Porter *et al.* (2021) analisaram espécimes de museus, amostras fecais e fotografias de animais de vida livre, para avaliar a diversidade molecular e os padrões na pelagem desses táxons e propuseram que as evidências moleculares suportam que as duas subespécies reconhecidas de *Cebuella* devem ser elevadas ao nível de espécies (*C. pygmaea* e *C. niveiventris*), essa proposição foi baseada em dados moleculares e não pelos padrões de pelagem, já que esses autores encontraram quatro padrões distintos de pelagem em suas amostras que variavam dentro dos clados e entre indivíduos dentro de uma mesma população. Mais recentemente Boubli *et al* (2021) apresentaram dados moleculares de um espécime de *C.*

pygmaea mantida no Bavarian State Collection of Zoology e amostras de genoma mitocondrial de saguis-pigmeu da suposta localidade tipo da espécie, juntaram esses dados com sequências de citocromo b disponíveis de saguis-pigmeus de toda a sua distribuição, por meio dessas análises eles forneceram o arranjo filogenético mais amplo desse táxon e confirmaram a sugestão correta de duas espécies de *Cebuella*.

Os saguis do gênero *Saguinus* representam uma das mais diversas radiações de primatas, são arborícolas diurnos e possuem hábitos insetívoros-frugívoros, sendo encontrados na floresta Amazônica em regiões da Colômbia, Equador, Peru, Bolívia, Guianas e no Brasil, com registros também de ocorrência no Panamá (Hershkovitz, 1977). Hershkovitz (1977) reconheceu 33 táxons, que foram agrupados em dez espécies e três grupos de espécies de acordo com suas semelhanças fenotípicas e distribuição geográfica. Os arranjos sistemáticos propostos por Hershkovitz foram corroborados por estudos subsequentes baseados em caracteres morfológicos cranianos e dentários (Hanihara; Natori, 1987; Natori, 1988; Natori; Hanihara, 1988). Porém, estudos genéticos realizados, não apoiaram essa divisão, mostrando um cenário filogenético diferente. Análises usando dados de sequências mitocondriais (Cyt-b e D-loop) apoiaram a divisão do gênero em dois clados distintos de acordo com o tamanho corporal, um composto por espécies menores e outro, pelas espécies maiores (Cropp; Larson; Cheverud, 1999). Posteriormente outros estudos foram realizados incluindo também dados nucleares, e independentemente de qual conjunto de dados foi utilizado, todos esses trabalhos apoiavam a divisão de *Saguinus* em dois clados principais (Buckner *et al.*, 2015; da Cunha *et al.*, 2011; Kiesling *et al.*, 2015; Perelman *et al.*, 2011a; Tagliaro *et al.*, 2005).

Em uma revisão recente realizada, Rylands *et al.* (2016) mostraram que havia diferenças na morfologia, ecologia, no comportamento e tempos de divergência entre os dois clados propostos. Dessa maneira, foi proposto que *Saguinus* deveria ser dividido em dois gêneros: *Saguinus* e *Leontocebus*, sendo espécies que as espécies maiores permanecendo no gênero *Saguinus* e as espécies menores foram definidas como *Leontocebus*. Em um trabalho posterior, Garbino e Martin-Junior (2018) não apoiaram a divisão de *Saguinus* em dois gêneros, ao invés disso eles propuseram que *Saguinus* deveria ser classificado em três subgêneros: *Leontocebus*, *Saguinus* e *Tamarinus*. Na mais recente revisão geral do gênero, Brcko *et al.* (2022) realizaram inferências filogenéticas com base em 44 marcadores moleculares, 37 de DNA nuclear e sete de DNA mitocondrial. Nesse estudo, eles recuperaram quatro linhagens de saguis, independentes e monofiléticas e sugerem que eles sejam classificados em quatro gêneros, com base em evidências ecológicas, comportamentais e morfológicas (por exemplo,

pelagem, dentição e características cranianas). Corroboraram *Leontocebus* e *Saguinus* como um gênero, de acordo com Rylands *et al.* (2016), e propuseram os gêneros *Tamarinus* e *Oedipomidas*.

Os primatas do gênero *Leontopithecus* são popularmente conhecidos como micos-leões, pelo fato de suas pelagens faciais se assemelharem a uma juba de leão (Rylands, 2000; Rylands; Anzenberger, 2012). Compreendem quatro táxons, e são facilmente distinguidos pelo padrão de cores: micos-leões-preto (*Leontopithecus chrysopygus*), micos-leões-dourados (*L. rosalia*), micos-leões-da-cara-dourada (*L. chrysomelas*) e micos-leões-da-cara-preta (*L. caissara*). Atualmente ocorrem em fragmentos remanescentes da Mata Atlântica, com distribuição alopátrica e endêmica (Coimbra Filho, 1976; Coimbra-Filho; Mittermeier, 1973; Cruz Lima, 1945; Hershkovitz, 1977; Joly *et al.*, 1991; Kierulff, 2002; Valladares-Padua, 1987; Veloso, 1966). Todas as quatro espécies de micos-leões reconhecidas atualmente, estão enquadradas em alguma categoria de ameaça da IUCN (IUCN/2023). O principal fator desfavorável que coloca essas espécies em ameaça é a perda e fragmentação de habitats nos ecossistemas naturais da Mata Atlântica (Kierulff, 2002).

Atualmente são reconhecidas essas quatro espécies, como táxons distintos dentro do gênero (Seuánez *et al.*, 2002). Três dessas espécies foram reconhecidas formalmente como clados distintos através de estudos morfológicos, que utilizaram dados cranianos, mandibulares e dentários (Burity; Mandarim-De-Lacerda; Pissinatti, 1999; Della Serra, 1951; NATORI, 1989; Rosenberger; Coimbra-Filho, 1984). Posteriormente, Mundy e Kelly (2001) em um estudo filogenético com genes da proteína IRBP, reconheceram essas três espécies como um grupo monofilético. Dessa forma, apenas *Leontopithecus caissara* permanece com sua taxonomia incerta, devido principalmente a falta de estudos genéticos e morfológicos, sendo este táxon considerado uma subespécie dentro do gênero (COIMBRA-FILHO, 1990).

Estudos realizados conflitam entre si sobre as relações interespecíficas nos micos-leões, por exemplo, alguns sugerem que *L. chrysopygus* e *L. rosalia* são relacionados entre si, enquanto outros propõem que *L. chrysopygus* está mais próximo com *L. chrysomelas* (NATORI, 1989). *L. chrysopygus* foi sugerido como ancestral de todos os micos-leões do gênero, baseado em sua coloração que afirma que o padrão da cor da pelagem evoluiu de formas escuras para formas claras (Hershkovitz, 1987). Essa sugestão da posição evolutiva de *L. chrysopygus* foi sugerida e apoiada também por Rosenberger; Coimbra-Filho (1984), eles utilizaram caracteres morfológicos em seu estudo. Em contrapartida, outros estudos morfológicos e genéticos atribuem a *L. chrysomelas* a posição basal mais parecida com o mico-

leão ancestral (Mundy; Kelly, 2001; NATORI, 1989). Perez-Sweeney *et al* (2008) realizaram uma análise usando dados mitocondriais e dados geográficos para investigar as relações dentro do gênero *Leontopithecus*, e sugerem três clados distintos dentro de mico-leão, as análises filogenéticas também apoiam a posição de *L. chrysomelas* como o mico leão basal, de acordo com Mundy e Kelly (2001).

O macaco-de-Goeldi (*Callimico*) é um pequeno primata diurno com uma distribuição geográfica que se estende da região sudeste do Peru e norte da Bolívia até o sul da Colômbia e Brasil, ocorrendo no Acre e oeste do Amazonas (Hershkovitz, 1977; Hirsch *et al.*, 2002; Pook; Pook, 1981). Atualmente apenas uma espécie de *Callimico* é reconhecida, *Callimico goeldii*, embora tenha sido proposto que exista mais de uma espécie neste gênero (Vàsàrhelyi, 2002). Dentro da taxonomia, o macaco-de Goeldi ocupa um lugar particular, sendo classificado de diversas maneiras, por exemplo, nos Cebidae, na sugerida família Callitrichidae e até mesmo em sua própria família Callimiconidae. Parte dessa confusão se deve pelo fato de *Callimico* possuir características que são exclusivas da subfamília Callitrichinae e de características comuns aos demais platirrinos (Porter; Christen, 2002; Porter; Garber, 2004). As primeiras hipóteses das relações filogenéticas dos calitriquíneos concordam que *Callimico* era o grupo irmão de todos os demais (Ford, 1986a; Kay, 1990; Rosenberger, 1977). Estudos posteriores colocaram *Callimico* como intimamente relacionado com *Callithrix* e *Cebuella*. As características de *Callimico* compartilhada com os demais membros calitriquíneos inclui as unhas em forma de garra, exceto no polegar, no entanto, assim como os demais platirrinos, e ao contrário dos calitriquíneos, *Callimico* conserva o terceiro molar, mesmo que em tamanho reduzido, e dá à luz, um único filhote (Porter; Garber, 2004).

Subfamília Cebinae

Os macacos-de-cheiro (*Saimiri*) são pequenos primatas arborícolas, com dieta frugívora-insetívora, pesam pouco mais de 1 kg (Baldwin, 1981; Boinski, 1999; Defler, 2003; Robinson; Janson, 2008). Esses pequenos macacos são um grupo difundido, com uma ampla distribuição, abrangendo a maior parte da Bacia Amazônica e das Guianas, com uma espécie encontrada na Costa Rica e Panamá. Ocorrem em diferentes habitats, como florestas tropicais sazonalmente inundáveis, florestas de galeria, florestas primárias e secundárias e remanescentes florestais isolados e degradados (Baldwin, 1981; Defler, 2003). A taxonomia dos macacos-de-cheiro, da mesma maneira que muitos táxons platirrinos, tem passado por bastante controvérsias com base em estudos morfológicos e moleculares que apresentaram resultados divergentes em

relação à quantidade de táxons válidos, seu status taxonômico e distribuição geográfica, além disso as relações entre as espécies dentro do gênero são contestadas, principalmente devido às diferenças morfológicas entre táxons (Boinski, 1999; Costello *et al.*, 1993; HersHKovitz, 1984, 1987; Lavergne *et al.*, 2010).

Diferentes estudos reconheceram de uma a sete espécies com até 16 subespécies de *Saimiri*. HersHKovitz (1984) realizou uma classificação que foi a mais apoiada e recebeu um bom suporte por evidências moleculares e genéticas (Boinski, 1999; Lavergne *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 1993; Vandenberg *et al.*, 1990). HersHKovitz (1984) reconheceu nove táxons de macaco-de-cheiro, incluindo quatro espécies (*Saimiri sciureus*, *Saimiri boliviensis*, *Saimiri ustus* e *Saimiri oerstedii*) e oito subespécies, que foram divididos em dois grupos de espécies, romano e gótico. O primeiro grupo, contendo *S. b. boliviensis* e *S. b. peruviansis* e o segundo, contendo *S. sciureus* (com quatro subespécies: *S. s. sciureus*, *S. s. macrodon*, *S. s. albigena* e *S. s. cassiquiarensis*), *S. oerstedii* (com duas subespécies: *S. o. oerstedii* e *S. o. citrinellus*) e *S. ustus*. Essa divisão foi baseada em padrões comportamentais, distribuição geográfica, aspectos morfológicos, como por exemplo a coloração da pelagem, morfologia das sobrelanceiras e cor da cauda.

Thorington Jr (1985) sugeriu que *S. ustus* era o único táxon diferenciado e que todos os demais macacos-de-cheiro deveriam ser agrupados como *S. sciureus*. Ayres (1985) descreveu uma nova espécie, *S. vanzolini*. HersHKovitz (1984) propôs que mais duas subespécies *boliviensis* poderiam existir, *S. boliviensis pluvialis* e *S. boliviensis jaburuensis* e que o novo táxon proposto por Ayres (1985) poderia ser uma outra subespécie de *S. boliviensis*, *S. boliviensis vanzolinii* e colocou *S. boliviensis* e *S. vanzolinii* como táxons irmãos de todos os outros macacos-de-cheiro. Posteriormente, Costello *et al.* (1993) propuseram que todos os macacos-de-cheiro da Amazônia eram somente uma espécie, *S. sciureus*, diferentes do macaco-de-cheiro da América Central, *S. oerstedii*.

Estudos mais recentes (Chiou *et al.*, 2011; Lavergne *et al.*, 2010) levantaram outra hipótese, baseado em evidências moleculares, que *S. boliviensis* é o grupo irmão das demais espécies e subespécies de *Saimiri*. Em um estudo baseado em DNA mitocondrial, D-loop e cytb (Mercês *et al.*, 2015a) os autores sugeriram uma taxonomia onde reconhecem sete espécies de *Saimiri*, sendo duas delas politípicas com subespécies, *S. cassiquiarensis* com cinco subespécies e *S. oerstedii* com duas subespécies. E no estudo mais recente, Ruiz-Garcia *et al.* (2015) analisaram DNA mitocondrial (CoxI e CoxII) e sugeriram uma nova classificação: *S. oerstedii*, com duas subespécies, *S. o. oerstedii* e *S. o. citrinello*; *S. vanzolinii* e *S. sciureus*, com

duas subespécies, *S. s. boliviensis* [com duas linhagens: 1 (*boliviensis*) e 2 (*peruviensis*)] e *S. s. sciureus* [com 12 linhagens: 1 (*sciureus*), 2 (*cassiquiarensis*), 3 (*ustus* I=A), 4 (*ustus* II=B), 5 (*ustus* III=C), 6 (*macrodon* I=D), 7 (*macrodon* II=E), 8 (*macrodon* III = F), 9 (*macrodon* IV = G), 10 (*macrodon* V = H), 11 (*collinsi*) e 12 (*albigena*).

Os macacos-prego (*Cebus e Sapajus*) são primatas médios que ocorrem em todos os tipos de florestas tropicais e subtropicais da América do Sul e Central (Fragaszy; Visalberghi; Fedigan, 2004; Freese *et al.*, 1981). Eles formam um clado monofilético, tendo como tempo de divergência dos macacos-de-cheiro (*Saimiri*) de 13,8 a 15,5 milhões de anos (Chiou *et al.*, 2011; Lynch Alfaro, 2015). A taxonomia desses primatas tem passado por constantes disputas e confusão. Miller (1914), em sua proposta taxonômica dividiu os macacos-prego em dois grupos, os que possuíam tufo e o que não possuíam. As revisões realizadas posteriormente, mantiveram esse critério de divisão. Hershkovitz (1949) considerou essa divisão e propôs quatro espécies, *Cebus apella* (com subespécies) no grupo tufo e *C. albifrons*, *C. nigrivittatus*, *C. capucinus* no grupo dos que não tinham tufo.

Osman-Hill (1960) também considerou *C. apella* como uma espécie cosmopolita englobando todos os macacos-prego tufo. Groves (2001, 2005) considerou elevar várias subespécies à categoria de espécies válidas e as dividiu em dois grupos de espécies: o grupo *C. capucinus*, com *C. capucinus*, *C. albifrons*, *C. olivaceus* e *C. kaapori*; e o grupo *C. apella*, com *C. libidinosus*, *C. nigrinus* e *C. xanthosternus*. Em uma revisão posterior, SILVA (2001) analisou a morfologia craniana, pós-craniana e a pelagem e com base nesses caracteres separou os macacos-prego com tufo, em um subgênero diferente (*Sapajus*) dos macacos-prego sem tufo (*Cebus*). Ele argumentou que os macacos-prego do subgênero *Sapajus* possuem o crânio e a mandíbula mais robustos do que os do subgênero *Cebus*, essa diferença se deve ao hábito alimentar desses primatas. Por essa diferença, os *Sapajus* também são conhecidos como macacos-prego robustos e os *Cebus*, como macacos-prego graciosos.

Posteriormente, essa classificação que divide os macacos-prego em robustos e graciosos foi confirmada por estudos genéticos usando marcadores mitocondriais e nucleares (Boubli *et al.*, 2012; Lima *et al.*, 2017; Perelman *et al.*, 2011a). Uma revisão recente realizada por Boubli *et al.* (2012) propôs que os macacos-prego deveriam ser divididos em dois gêneros distintos: *Cebus*, agrupando os macacos-prego graciosos e *Sapajus*, juntando os macacos-prego robustos, os autores basearam essa proposta na morfologia distinta, comportamento, ecologia e história biogeográfica desses primatas. Alguns autores discordam dessa divisão *Cebus-Sapajus* (Feijó; Langguth, 2013; Rosenberger, 2012) enquanto outros fornecem fortes evidências de que

esse arranjo taxonômico é válido (Martins Jr *et al.*, 2015; Schneider; Sampaio, 2015). Viana *et al.* (2015) utilizaram dois elementos *Alu*, e forneceram forte embasamento para a divisão dos macacos-prego nos clados robusto e gracioso. Porém, ainda há bastante discussões em andamento a respeito da diversidade de espécies dos dois gêneros, sua origem e padrão de diversificação (Rylands; Mittermeier, 2013).

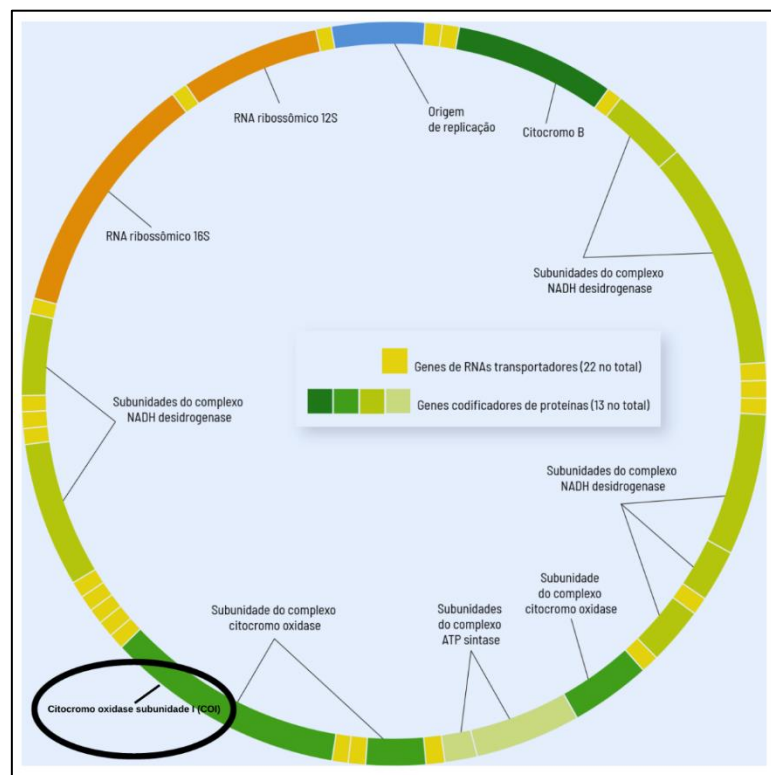
Os macacos-prego não tufados ou graciosos (*Cebus*) ocorrem desde o norte da América do Sul até o sul da América Central, em florestas de terras baixas, montanhosas pré-montanhosas, desde o nível do mar até acima de 2.000 metros (Aquino; Encarnación, 1986; Fragaszy; Visalberghi; Fedigan, 2004; Tirira, 2007). Atualmente são reconhecidas quatro espécies de *Cebus* (Lynch Alfaro, 2015). A história taxonômica deste táxon sempre foi permeada por discordâncias e pautada por diagnósticos confusos. Hershkovitz (1949) reconheceu três espécies de macacos-prego do grupo sem tufos – *Cebus albifrons*, *C. capucinus* e *C. olivaceus* (anteriormente *nigrivittatus*). Queiroz (1992) descreveu uma quarta espécie dentro do grupo sem tufo, *C. kaapori*. Hershkovitz (1949) reconheceu uma grande diversidade dentro deste grupo e classificou 13 subespécies de *C. albifrons*, cinco de *C. olivaceus* e cinco de *C. capucinus*. Lynch Alfaro (2015) identificaram dois clados principais em *Cebus*: um inclui os macacos-prego amazônico *C. albifrons* e *C. olivaceus* e o outro, os andinos *C. albifrons* e *C. capucinus*. Isso sugere que o táxon *C. albifrons* é parafilético e necessita de revisões. Boubli *et al.* (2012) em uma análise molecular indicou que os macacos-prego graciosos apresentam uma diversidade muito maior do que havia sido proposto anteriormente (Groves, 2001, 2005) e os autores confirmaram também que *C. albifrons* e *C. olivaceus* são parafiléticos. Os macacos-prego tufados ou robustos (*Sapajus*) compreendem um grande grupo de primatas encontrados na maior parte da América do Sul, até o norte da Argentina, ocorrem em simpatria com os macacos-prego graciosos em grande parte da bacia amazônica, atualmente são reconhecidas sete espécies de *Sapajus* (Boubli *et al.*, 2012; SILVA, 2001).

Como revisado, determinados táxons dentro da filogenia dos platirrinos permanecem sob discussão no contexto da taxonomia, mas atualmente o crescente aumento de dados de sequências de DNA disponíveis em bancos de dados, associados a um aumento das capacidades computacionais de análises de dados, tem possibilitado um eminente avanço na elaboração e leitura da árvore da vida (Hedges; Kumar, 2009). Utilizando dados de DNA nuclear e mitocondrial, pesquisadores têm conseguido avançar nesse sentido.

1.3. DNA MITOCONDRIAL

A mitocôndria apresenta um genoma próprio, denominado DNA mitocondrial (mtDNA), que consiste em uma molécula circular de dupla fita, covalentemente fechada e compacta, cujo tamanho varia de 15 ou 20 Kb, (figura 4). Cerca de 90% do genoma consiste em regiões codificantes, contendo 36 genes que codificam: dois genes para subunidades ribossômicas (12S e 16S), 22 para RNA transportadores (tRNA), três para subunidades citocromo oxidase I (COI), citocromo oxidase II (COII) e citocromo oxidase III (COIII), um para o citocromo b, dois para subunidades ATPase (6 e 8) e sete para as subunidades da NADH desidrogenase. A porção não codificante é conhecida como Região Controle, e no geral, o DNA mitocondrial é uma importante fonte de informação genética extracelular (Billington; Hebert, 1991).

Figura 4-Genoma mitocondrial em vertebrados, com destaque para a região do gene citocromo oxidase subunidade I (COI).



Fonte: Adaptado de nature.com.

Segundo Galtier *et al.* (2009), o DNA mitocondrial tem sido o marcador molecular de diversidade animal mais utilizado ao longo das últimas três décadas. Tem sido a escolha para fazer o diagnóstico molecular, uma vez que ele oferece muitas vantagens em relação ao DNA nuclear, como: possuir um elevado número de cópias por célula, apresentar diferenças de sequências entre espécies próximas de 5 a 10 vezes maiores do que em genes nucleares; possuir

variação intraespecífica pequena na maioria das espécies animais; não apresentar íntrons, o que facilita a obtenção da amplificação de DNA mitocondrial; possuir herança predominantemente materna e baixo polimorfismo ancestral (Hebert; Ratnasingham; De Waard, 2003; Stoeckle *et al.*, 2003).

A identificação de indivíduos de uma determinada espécie, assim como a sua delimitação, é muito necessária para que haja uma melhor compreensão da extensa biodiversidade, pois isso é um pré-requisito em estudos da manutenção da diversidade e gerenciamento de planos de manejo e de conservação, além de auxiliar em projetos de levantamento da biodiversidade (Diniz; Ferreira, 2000; Frézal; Leblois, 2008). Nesse contexto, além da identificação das espécies por métodos tradicionais, como o morfológico, abordagens moleculares estão sendo atualmente utilizadas com sucesso nos mais variados grupos taxonômicos, como mamíferos (Borisenko *et al.*, 2008; Clare *et al.*, 2007), aves (Kerr *et al.*, 2007), peixes (Ward *et al.*, 2005a) e insetos (Hebert *et al.*, 2004b).

Os sistemas de identificação molecular tiveram um grande avanço, com o aprimoramento dos métodos da biologia molecular. Os marcadores moleculares têm se mostrado eficientes no diagnóstico de espécies de diversos agrupamentos (Avisé, 2004; Hebert *et al.*, 2004b; Hebert; Ratnasingham; De Waard, 2003; Markmann; Tautz, 2005). Muitos desses marcadores são genes de DNA mitocondrial (mtDNA), já que essa molécula possui muitas características que ajudam a identificar espécies que são próximas do ponto de vista evolutivo, entre essas características inclui herança materna, alta taxa de mutação de alguns genes e ausência de recombinação. O mtDNA apresenta também um número relativamente constante de genes entre os animais garantindo a ortologia dos genes (Ribeiro *et al.*, 2005).

O COI (Citocromo Oxidase subunidade I) foi escolhido por apresentar sequências nucleotídicas conservadas interespecificamente e variáveis quando se compara as mesmas espécies, proporcionando um estudo compartilhado dessas sequências. Pelo fato de ser um gene conservado em termos de sequência nucleotídicas, o COI permite desenvolver iniciadores (primers) universais com bastante sucesso (Palumbi; Cipriano, 1998).

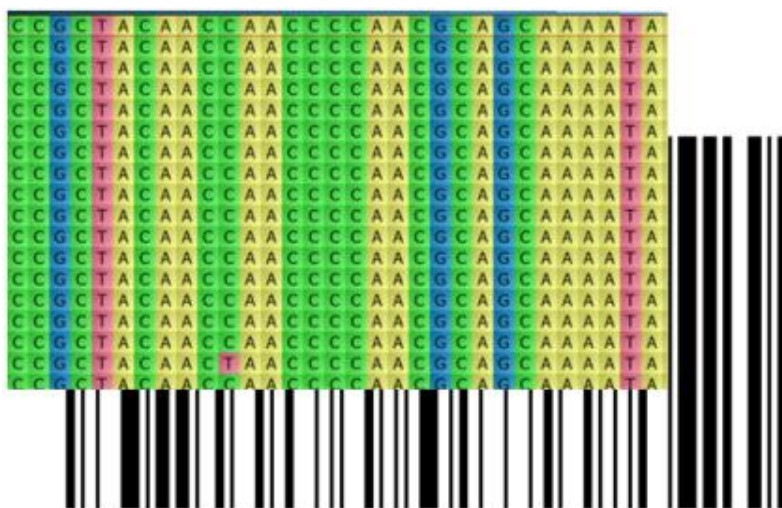
1.3.1. O Código de Barras do DNA

Em uma tentativa de tornar a identificação molecular padronizada, no ano de 2003 foi estabelecido a criação de um sistema que identificasse uma espécie baseando-se em um fragmento de DNA de 650 pares de bases (pb), a partir da base 58 da extremidade 5' do gene mitocondrial citocromo oxidase subunidade I (COI). O nome desse marcador é DNA barcode,

pelo fato de que ele funciona como um código de barras, que são utilizados na identificação dos produtos de varejo que utilizam 10 numerais alternativos em 11 posições para gerar bilhões de identificadores únicos, portanto ele funciona como um “bioidentificador” (figura 5) (Hebert; Ratnasingham; De Waard, 2003).

O método de DNA *Barcode* se baseia no uso dessa pequena sequência padronizada do gene mitocondrial COI, que é suficiente para distinguir indivíduos de uma mesma espécie, devido a variação genética entre espécies ser maior do que a variação dentro de espécies, esse método foi proposto por Hebert *et al.* (2003).

Figura 5-Analogia entre o DNA *barcode* e o código de barras universal



Fonte: O autor

O conceito de DNA barcode tornou-se um dos mais importantes e significativos métodos da última década, ganhando popularidade em todo o mundo (Trivedi *et al.*, 2015). As abordagens genômicas para diagnosticar táxons exploram a diversidade que há entre as sequências de DNA para identificar organismos (Kurtzman, 1994; Wilson, 1995). No caso o DNA barcode, pode ocorrer até quatro possibilidades de nucleotídeos (adenina, citosina, guanina e timina) em cada posição, porém com uma cadeia de sítios mais longa que 11 posições, a combinação de 15 dessas posições de nucleotídeos, por exemplo, criaria um bilhão de códigos exclusivos, o que é um número muito maior do que o de espécies conhecidas, aproximadamente 15 milhões. Isso permite que cada táxon seja identificado por apresentar uma sequência única de DNA barcode (Hebert; Ratnasingham; De Waard, 2003).

De acordo com Stoeckle *et al* (2005) a utilização deste método apresenta algumas vantagens, como por exemplo, identificar espécies a partir de pequenos pedaços ou fragmentos, incluindo material não utilizado no processamento, e produtos biológicos não reconhecíveis; a possibilidade de trabalhar em qualquer estágio de vida (ovos, larvas, adultos); e a capacidade de fazer distinção entre espécies que são morfologicamente muito semelhantes, incluindo por exemplo, organismos perigosos similares a outros não-perigosos, e espécies crípticas. Este método de identificação vem contribuindo com a Taxonomia, Sistemática e Genética de Populações.

O DNA *barcode* ganhou relevância através do “*Consortium for the Barcode of Life (CBOL)*”, com o objetivo de criar um banco de dados de códigos de barras, sequências parciais de DNA do gene COI, da biodiversidade global, para facilitar o processo de identificação de espécies. Foi estabelecido um banco de dados genômico específico para armazenar sequências do tipo de DNA barcode, o BOLD (*Barcode of Life Data System*). Nesse banco de dados são depositadas as informações sobre coleta, fotos de espécimes (voucher) e a instituição onde estão depositados os dados taxonômicos, informações moleculares e demais dados importantes. Para preencher esse banco de dados, têm sido utilizadas as amostras previamente identificadas por taxonomistas (Ratnasingham; Hebert, 2007).

A aplicação do método DNA barcode vem apresentando resultados satisfatórios em diversos grupos de animais como lepidópteros, peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos (Clare *et al.*, 2007; Hajibabaei *et al.*, 2006; Hebert *et al.*, 2004a, 2004b; Meganathan *et al.*, 2013; Vences *et al.*, 2005; Ward *et al.*, 2005a; Zhang; Hanner, 2011). Da mesma forma vem apresentando resultados animadores na identificação de espécies crípticas ou de híbridos (Carvalho *et al.*, 2008; Hebert *et al.*, 2004b; Lara *et al.*, 2010).

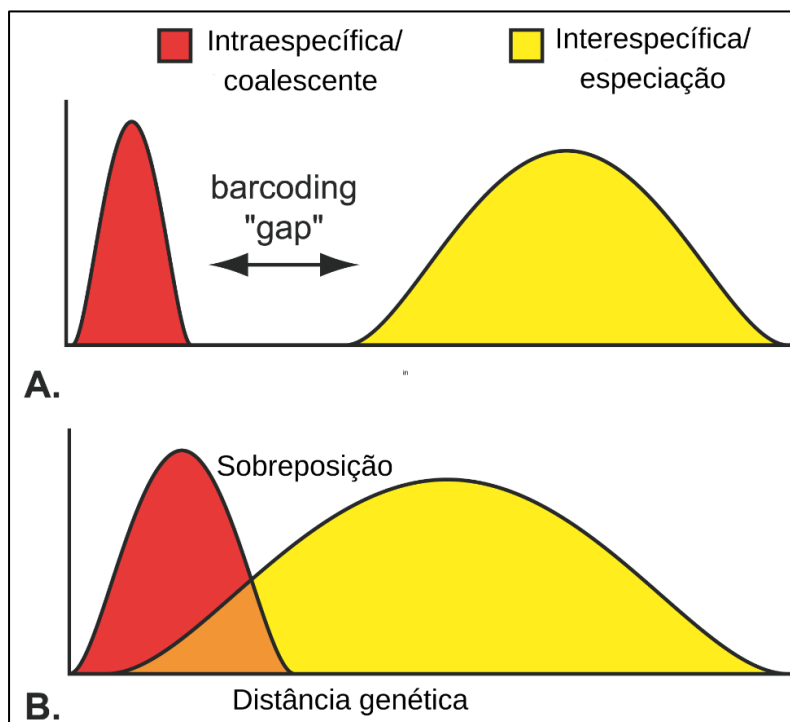
Apesar do sucesso do método em diversos grupos, há algumas controvérsias em relação à utilização de mtDNA para a identificação de espécies, pelo fato de adotar uma única sequência como critério taxonômico, sendo que um único fragmento gênico possui uma história única, portanto, sujeito a retenção de polimorfismos ancestrais (Meyer; Paulay, 2005; Moritz; Cicero, 2004). Dessa forma, espécies que divergiram recentemente em alguns casos ainda compartilhem os mesmos haplótipos, o que torna sua identificação mais complicada (Blaxter, 2004; Lukhtanov *et al.*, 2009; Moritz; Cicero, 2004). A variação da taxa evolutiva, dentro e entre grupos de espécies relacionadas pode ocasionar que haja sobreposição dos níveis de variação intra e interespecífica de alguns táxons, e isso acaba por tornar difícil a identificação de um indivíduo do grupo (Moritz; Cicero, 2004). Quanto maior for a sobreposição entre a

variação genética dentro de uma espécie e a divergência que separa espécies irmãs, menor será a precisão do Barcode (Meyer; Paulay, 2005).

O ponto a favor do Barcode foi definido por Hebert *et al* (2003), eles sugerem que o principal pressuposto para a efetividade do DNA Barcode é de que a diferença genética interespecífica é 10 vezes maior do que a intraespecífica. Esclarecendo melhor, há um intervalo (“gap”) entre as variações intra e interespecífica que garantem que os valores das distâncias intraespecífica sejam menores que os valores da distância interespecífica. Isto é, o intervalo que se espera haver entre os padrões genéticos intraespecíficos e interespecíficos do mtDNA é chamado de “barcode gap” (figura 6), portanto quanto maior for o intervalo entre esses padrões, maior será o sucesso da técnica (Meyer; Paulay, 2005).

Há outros segmentos gênicos sendo sugeridos como DNA barcode, como os genes mitocondriais 16S e Citocromo B (Vences *et al.*, 2005). Porém, por questões de padronização e pelo seu melhor desempenho, o CBOL (*Consortium for the Barcode of Life*) adotou o fragmento do gene COI como sequência padrão.

Figura 6-Esquema representando um *barcode gap*



Fonte: Adaptado de Meyer e Paulay (2005).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Criação de um banco de dados Barcode para as espécies de primatas neotropicais e avaliar a sua aplicabilidade na identificação das espécies

2.2 Objetivos específicos

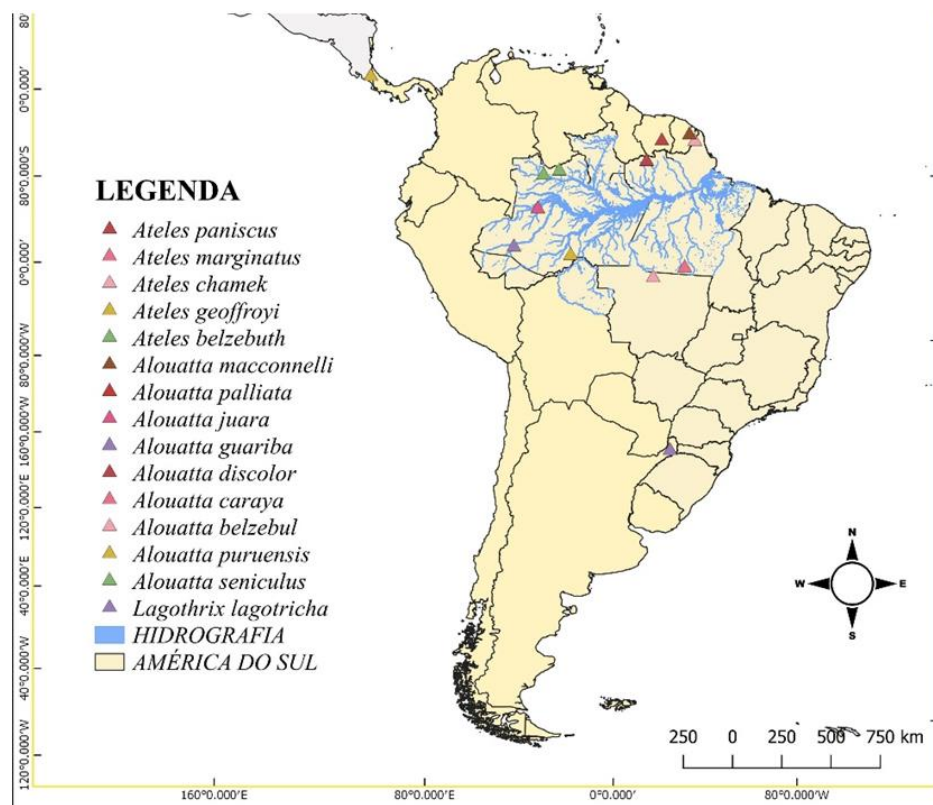
- Obter sequências do gene COI do DNA mitocondrial para primatas neotropicais de diferentes grupos.
- Identificar molecularmente os indivíduos sequenciados, comparando os dados obtidos com bancos moleculares de domínio público
- Comparar a identificação molecular por DNA barcode com a taxonomia clássica e filogenias moleculares conhecidas

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Coleta das Amostras e procedimentos laboratoriais

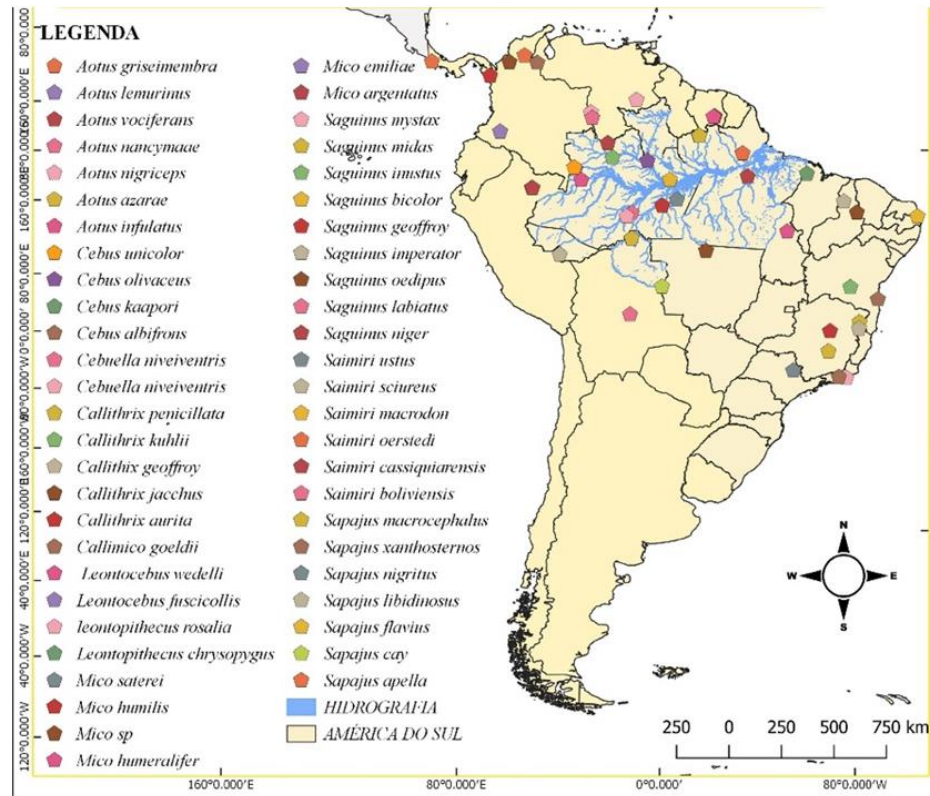
Para a realização deste estudo nós reunimos 1039 amostras. Uma parte das amostras são oriundas de expedições de campo relativamente recentes, a outra parte foi obtida e reunida nas últimas três décadas, durante trabalhos de resgate de fauna, onde alíquotas de sangue eram retiradas de animais capturados, que estavam sendo remanejados de áreas das florestas que seriam alagadas em represas durante a construção de hidrelétricas na Amazônia. Para aumentar a cobertura de táxons e regiões geográficas examinadas, nós também obtivemos sequências do Genbank e Bold System, nas quais havia informações de coordenadas geográficas ou localidade específica onde as amostras foram coletadas (Figuras 1, 2 e 3).

Figura 7-Localidade das amostras dos indivíduos da família Atelidae.



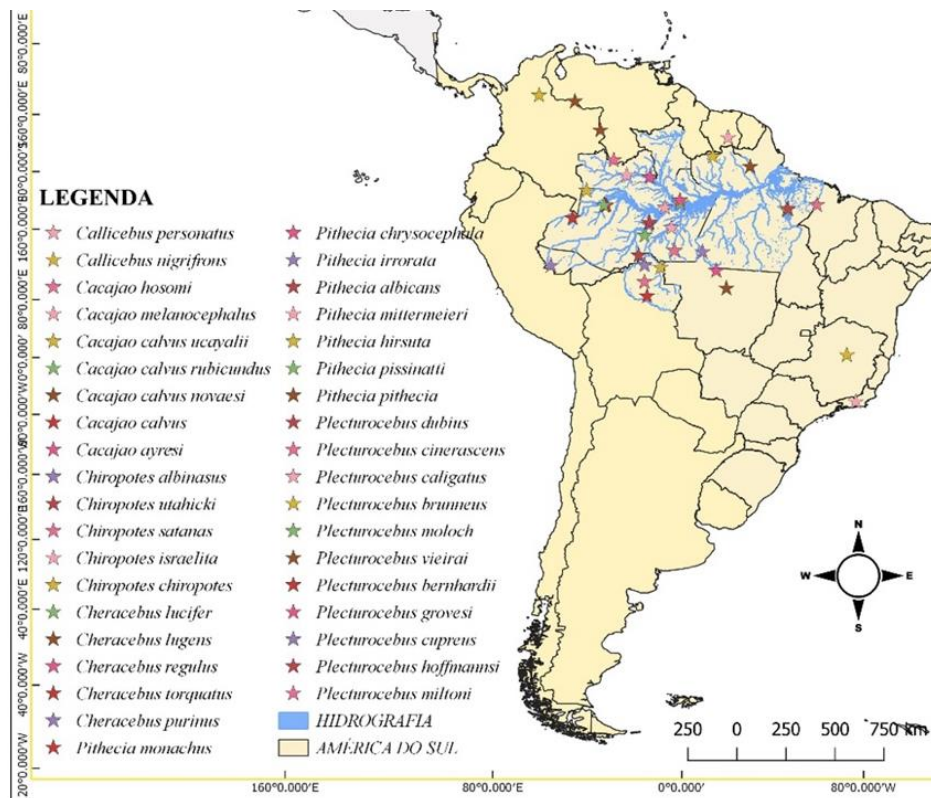
Fonte: o autor

Figura 8-Localidade das amostras dos indivíduos da família Cebidae.



Fonte: o autor

Figura 9-Localidade das amostras dos indivíduos da família Pitheciidae



Fonte: o autor

O DNA total foi isolado usando o kit Wizard® Genomic DNA Purification (Promega, Madison, EUA) de acordo com as instruções do fabricante. Dois conjuntos de primers (Ward *et al.*, 2005b) foram utilizados para amplificação do fragmento Barcode referente ao gene *cytochrome oxidase subunit I – COI*. As reações de PCR foram realizadas com um volume final de 25 µl, com aproximadamente 100 ng de DNA, 1.5 µl de cada primer (10 mM), 1.5 µl MgCl₂, 2.0 µl dNTP's (2 mM cada), 10x tampão e 0.2 µl Taq DNA polimerase (1U/µl) (Promega Corporation Madison, Wisconsin). No termociclador configuramos o seguinte protocolo: um ciclo de desnaturação a 95°C por 3 min; 40 ciclos de desnaturação a 94°C por 30s, o tempo para o anelamento dos primers foi 60s, contudo a temperatura variou entre 48 °C e 61 °C dependendo da espécie, a extensão de 72° por 45s, e um ciclo de extensão final de 72 °C por 10 min. Os produtos de PCR foram avaliados a partir de gel de agarose 2% em eletroforese, as reações positivas foram purificadas com polietilenoglicol (PEG) e etanol (Schmitz; Riesner, 2006). As reações de sequências foram realizadas com o kit Big Dye (Applied Biosystems), e posteriormente injetadas no sequenciador automático ABI 3500 XL (Applied Biosystems).

3.2. Alinhamento das sequências, modelos evolutivos e análise filogenética

As sequências foram alinhadas na versão online do MAFFT v.7.470 (Katoh; Rozewicki; Yamada, 2019) com o método Iterative refinement methods G-INS-i e as demais opções no modo default. No BioEdit v.7.2.5 (Hall, 1999) realizamos edições manuais no banco de dados. As reconstruções filogenéticas foram executadas no IQtree2 (Minh *et al.*, 2020). Devido ser uma reconstrução apoiada em um único marcador (COI), não esperávamos que ele sozinho fosse capaz de reconstruir a história evolutiva dos platirrinos, e foi o caso nas nossas análises preliminares, principalmente para nós que representam cladogêneses mais antigas. Desta forma, construímos bancos de dados agrupando os indivíduos em seus respectivos gêneros e realizamos uma filogenia para cada gênero. Os seguintes modelos evolutivos foram recuperados pelo IQTree: *Alouatta* - HKY+G4; *Aotus* - HKY+G4; *Saguinus* e *Leontopithecus* - HKY+G4; *Ateles* - TPM2u+G4; *Cacajao* - HKY+G4; *Callicebus* - HKY; *Callithrix* - TPM2u+G4; *Cebus* - HKY; *Cheracebus* - TIM2+G4; *Chiropotes* - TPM2u+G4; *Lagothrix* - HKY; *Mico* e *Cebuella* - TPM3u+I; *Pithecia* - HKY+G4; *Plecturocebus* - HKY+G; *Saimiri* - TN+I; *Sapajus* - HKY. Os valores de suporte foram gerados a partir de mil pseudorréplicas bootstrap (Thi Hoang *et al.*, 2017).

3.3. Delimitações de espécies e distâncias genéticas

Realizamos cinco análises de delimitação de espécies para determinar as unidades taxonômicas operacionais (OTU's) e posteriormente avaliamos a congruência entre elas. Dois métodos são baseados em distâncias genéticas: Automatic Barcode Gap Discovery (ABGD) (PUILLANDRE *et al.*, 2012) e Assemble Species by Automatic Partitioning (ASAP) (Puillandre; Brouillet; Achaz, 2021). Enquanto, a bayesian implementation of Poisson tree processes (bPTP) (Zhang *et al.*, 2013) and the bayesian general mixed yule coalescent (bGMYC) são duas abordagens baseados em árvores. Por fim, realizamos um método que calcula a razão entre a distância genética interespecífica média de dois clados (K) e a diversidade genética intraespecífica (θ) (KoT) (Spöri *et al.*, 2022).

Para o ASAP (implementado em <https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/asap/>) e ABGD (<https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/abgd/abgdweb>) usamos configurações padrão e distâncias Kimura 2 parâmetros (K2p). Para o método PTP (implementado em <https://species.h-its.org/>), usamos a árvore gênica de ML geradas com IQTree. A corrida foi executada com 500.000 gerações, Thinning de 100 e um burn-in de 0,2. A análise bGMYC necessita de árvores ultrametric and bifurcating and with no zero branch lengths, tais árvores foram geradas no software BEAST v.1.10.4 (Drummond *et al.*, 2012) usando modelo GTR + I + Γ com um prior de especiação Birth-Death e a taxa do relógio estrito, a análise foi corrida com 50 milhões de gerações e burn-in de 20%. No Tracer v1.7.2 verificamos os effective sample sizes e valores acima de 200 foram considerados satisfatórios. For the KoT method (implemented on <https://eeg-ebe.github.io/KoT/>), também usamos a configuração padrão da análise. No MEGA X v10.2.6. nós investigamos as distâncias genéticas.

4. RESULTADOS

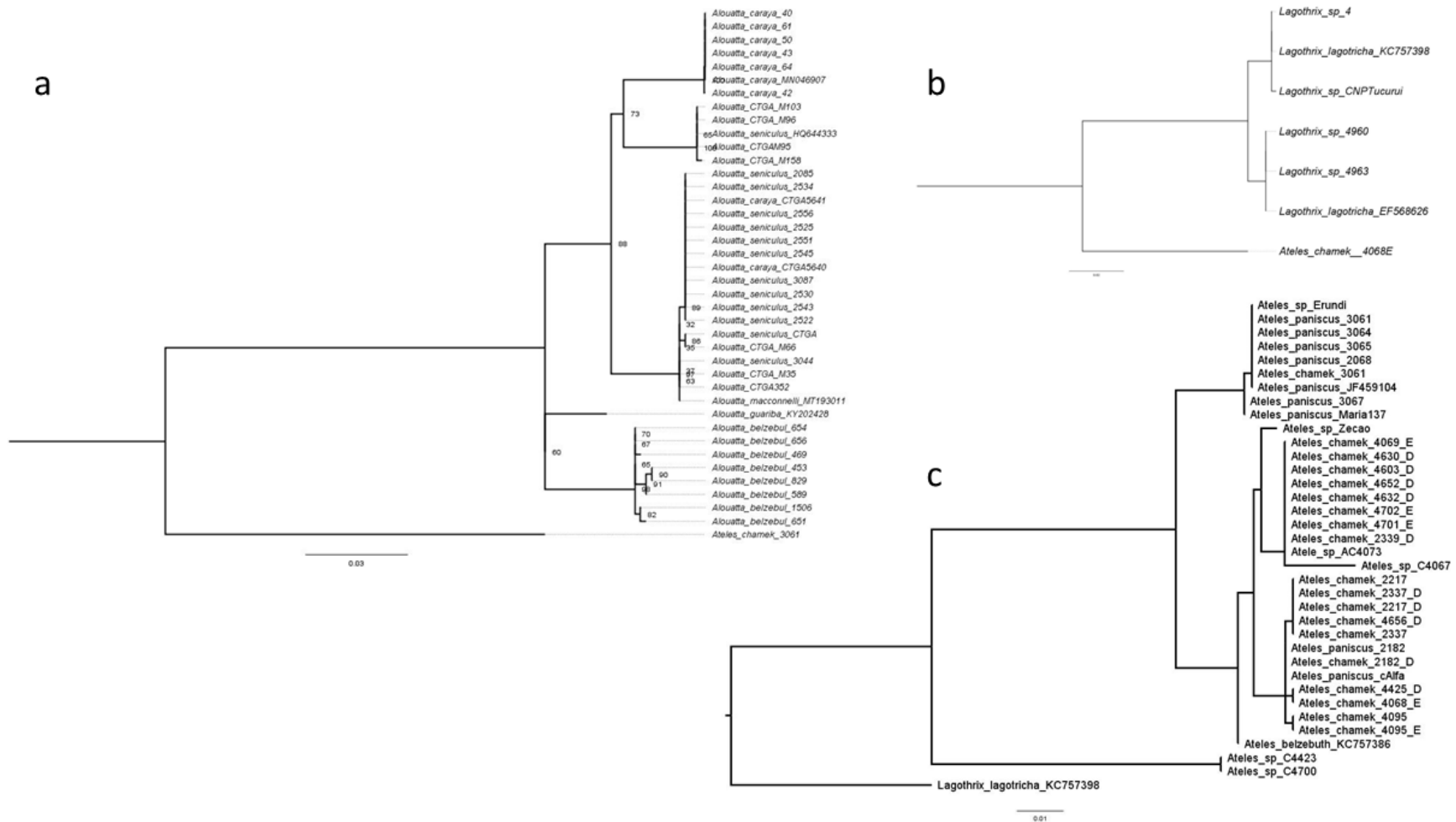
Os conjuntos de dados finais resultaram em um total de 1039 amostras, que representam todas as famílias de macacos do Novo Mundo, compostas por fragmentos de 600 pb do gene COI. As sequências foram submetidas a cinco métodos de delimitação de espécies (ABGD, ASAP, bPTP, GMYC, KoT) para posterior comparação. Em sua maioria, os resultados obtidos estiveram em conformidade com a taxonomia atual dos Platyrrhines, com apenas pequenas divergências que indicam uma diversidade potencialmente maior dentro desta Parvordem (Tabela S1).

A delimitação de espécies recuperou distintos números de unidades taxonômicas operacionais (OTU's), o método ABGD resultou na delimitação de 117 unidades, enquanto o método ASAP produziu 104 OTUs, ambos os métodos se baseiam em distâncias genéticas. Os métodos fundamentados em análises de árvores filogenética identificou 146 OTUs para bPTP e 172 OTUs para o método GMYC. Por fim, baseado na razão entre a distância média entre dois clados a nível de espécie e a diversidade genética o método KoT identificou o maior número de unidades, 498 OTUs. Os valores de unidade recuperados em ASAP e ABGD apresentaram maior concordância à classificação morfológica descrita para os NWM. Algumas OTU's apresentaram divergência quanto aos táxons reconhecidos, agrupando espécies distintas ou dividindo uma espécie em mais de uma unidade.

4.1. *Atelidae*

Dentro da família *Atelidae* foram analisadas 15 espécies, distribuídas em quatro gêneros, *Alouatta* Lacépède, 1799, *Ateles* E. Geoffroy, 1806, *Brachyteles* Spix, 1823 e *Lagothrix* É. Geoffroy in Humboldt, 1812 (Figura 4).

Figura 10-Filogenias da família Atelidae: a) filogenia do gênero *Alouatta*; b) filogenia do gênero *Lagothrix*; c) filogenia do gênero *Ateles*.



Fonte: o autor

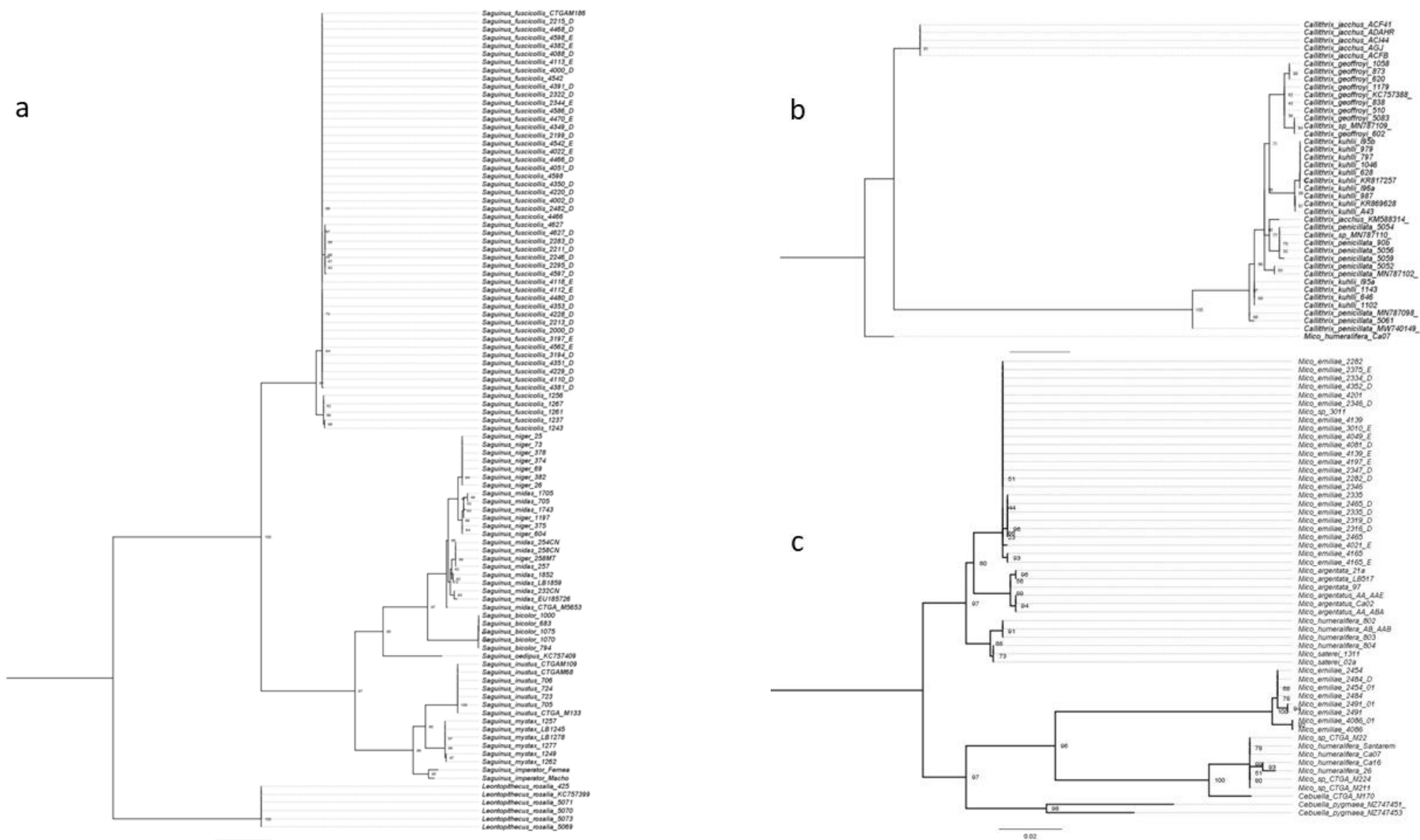
No gênero *Alouatta* identificamos nove OTUs, enquanto no gênero *Ateles* foram delimitadas apenas três OTUs, e *Lagothrix* somente duas OTUs, de acordo com os métodos de delimitação utilizados. No caso de *Brachyteles*, encontramos duas amostras denominadas ACCOI, que não foram associadas a uma espécie específica, mas com base nas distâncias genéticas observadas em relação às demais espécies, elas demonstraram uma afinidade com Atelídeos, especialmente os macacos-aranha (*Ateles*). Portanto, sugerimos que essas duas amostras provavelmente pertencem ao gênero *Brachyteles*, embora não seja possível identificá-las com precisão em relação ao nível de espécie.

A espécie *Alouatta palliata* exibiu a maior porcentagem de distância para os demais membros do gênero. *Alouatta belzebul*, *A. caraya* e *A. macconelli* agruparam juntos em três unidades de delimitação. A média de distância dentro do gênero *Alouatta* foi de 4,5. *Ateles geoffroy* exibiu a maior porcentagem entre as espécies do gênero, com 4,5 de distância, enquanto *Ateles chamek*, *A. paniscus*, *A. marginatus* e *A. belzebuth* foram agrupados em uma única OTU. A média de distância dentro do gênero *Ateles* foi de 1,9. O gênero *Lagothrix* representada pela espécie *Lagothrix lagothricha*, apresentou múltiplas OTUs em todos os programas de delimitação, e a média de distância entre os grupos foi de 1,6.

4.2. Cebidae

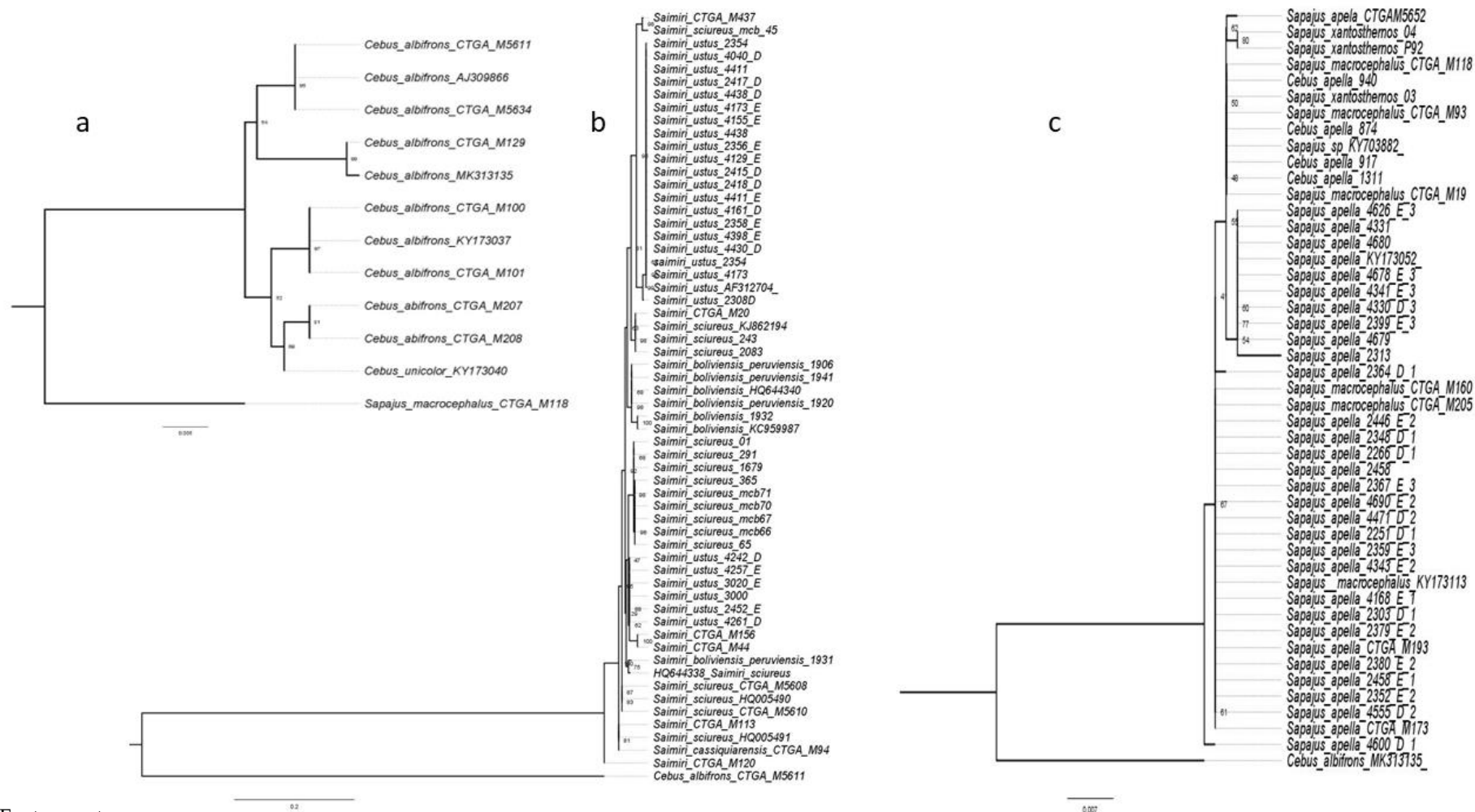
Dentro da família Cebidae, 46 espécies foram analisadas, distribuídas em dez gêneros *Saguinus* Hoffmannsegg 1807, *Callithrix* Erxleben, 1777, *Cebuella* Gray, 1866, *Mico* Lesson, 1840, *Callimico* Miranda-Ribeiro, 1912, *Leontopithecus* Lesson, 1840, *Saimiri* Voigt, 1831, *Cebus* Erxleben, 1777, *Sapajus* Linnaeus, 1758 e *Aotus* Illiger, 1811 (Figura 5 e 6).

Figura 11-Filogenias da família Cebidae: a) filogenias dos gêneros *Saguinus* e *Leontopithecus*; b) filogenia do gênero *Callithrix*; c) filogenias dos gêneros *Mico* e *Cebuella*.



Fonte: o autor

Figura 12-Filogenias da família Cebidae: a) filogenia do gênero *Cebus*; b) filogenia do gênero *Saimiri*; c) filogenia do gênero *Sapajus*.



Fonte: o autor

Nas delimitações das OTU's os gêneros da subfamília Callitrichinae obtiveram cinco OTUs para *Callithrix*, três para *Cebuella*, cinco para *Mico*, nove para *Saguinus*, dois para *Leontopithecus* e um para *Callimico*. O gênero *Saimiri* apresentou sete OTUs delimitadas, *Aotus* obteve sete unidades, *Cebus* apresentou quatro e três OTUs foram delimitadas para o gênero *Sapajus*. Neste último gênero acreditamos que haja uma subestimativa da diversidade de espécies.

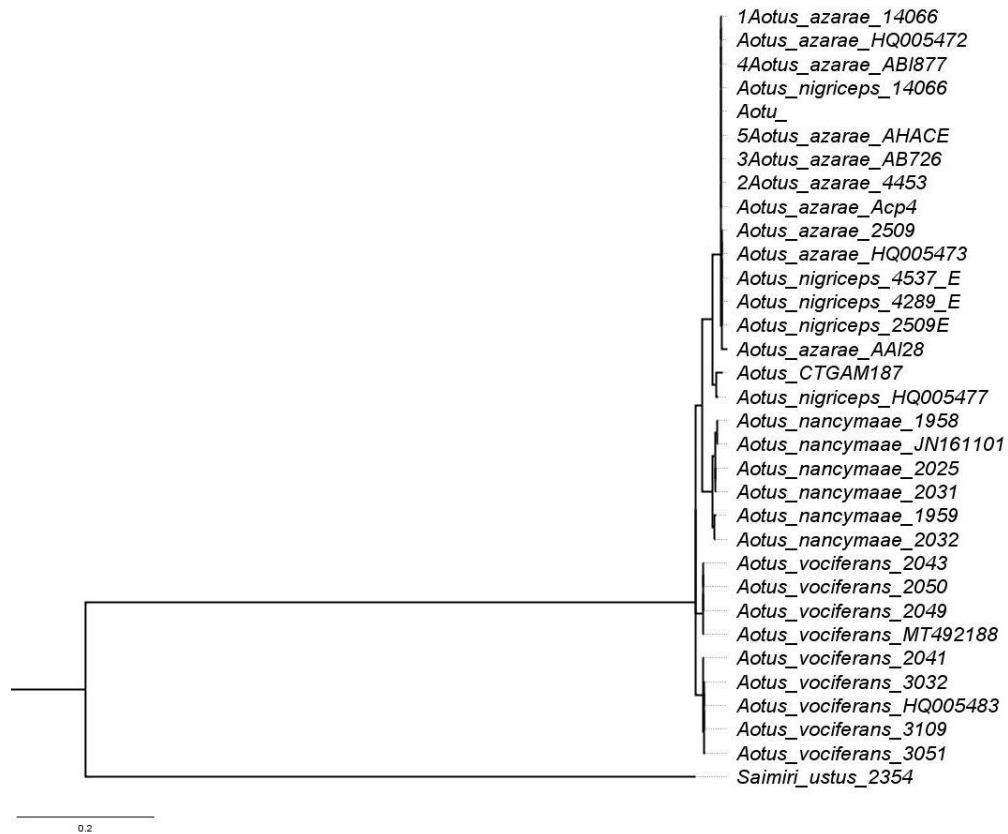
No gênero *Callithrix*, a espécie *C. jacchus* foi a que apresentou a maior porcentagem de distância, em torno de 9%, enquanto que *Callithrix geoffroyi*, *C. kuhlii*, *C. penicilata*, *C. jacchus* e *Mico emiliae* foram agrupados juntos em todos os programas, e a média de distância deste gênero foi de 2,6. A espécie *Cebuella pygmaea* apresentou a maior diferença interespecífica para os demais membros do gênero, com 6,5% de distância e a média de distância dentro do gênero foi de 3,9. A espécie *Mico humeralífera* apresentou a maior distância para as demais espécies do gênero *Mico*, com 10% de média de distância e a média de distância dentro do gênero foi de 4,1.

O gênero *Saguinus* exibiu uma super divisão e a média de distância dentro do gênero foi de 0,9. *Cebus* exibiu uma ampla divisão, com a média de distância dentro do gênero de 3,3. A média de distância dentro do gênero *Saimiri* foi de 2,3. O gênero *Sapajus* foi delimitado em três grupos, um deles incluindo a maior parte das espécies, e os outros dois, mantendo *S. nigritus* e *S. xanthosternus* em grupos distintos. A média de distância dentro do gênero *Sapajus* foi de 0,4. *Leontopithecus* ficou dividido em duas OTU's representadas pelas espécies *L. rosalia* e outra por *L. chrysopygus*. Para o gênero *Callimico* possuímos somente um espécime, este se mostrou delimitada.

Aotus nancymae (Figura 7) foi dividido nos programas ABGD e KoT, mas com uma distância intraespecífica de 1,2%. *Aotus azarae* e *Aotus nigriceps* formaram um único grupo, porém outros exemplares de *A. nigriceps* formaram outro grupo separado sozinhos, estes dois agrupamentos tiveram a menor distância entre si, o que também aconteceu com *Aotus nancymae*. *Aotus nigriceps* foi dividido em todos os programas de delimitação, exceto, no GMYC, porém com uma diferença interespecífica muito baixa para ser considerado dois táxons válidos e sempre agrupando junto com *Aotus azarae*, que por sua vez, todas as suas subespécies se mostraram com uma média geral de diferença interespecífica de 0,4%. Uma amostra de *Aotus trivirgatus* e outra de *Aotus vociferans*, se mantiveram na mesma OTUs em todos os programas de delimitação. *Aotus trivirgatus* foi o que apresentou a maior porcentagem de distância dos

demaís do gênero, apresentando 8,5% de distância, e a média de distância dentro do gênero foi de 2,2.

Figura 13-Filogenia do gênero *Aotus*.



Fonte: o autor

A análise revelou uma média de divergência genética de 18,4% entre todos os exemplares do conjunto de dados, enquanto a divergência média genética intraespecífica K2P situou-se em 0,75% (variando de 0 a 15,8%). Observou-se que algumas espécies intimamente relacionadas foram agrupadas em uma única categoria, enquanto outras espécies com alta diversidade foram subdivididas em múltiplos grupos adicionais.

4.3. Pitheciidae

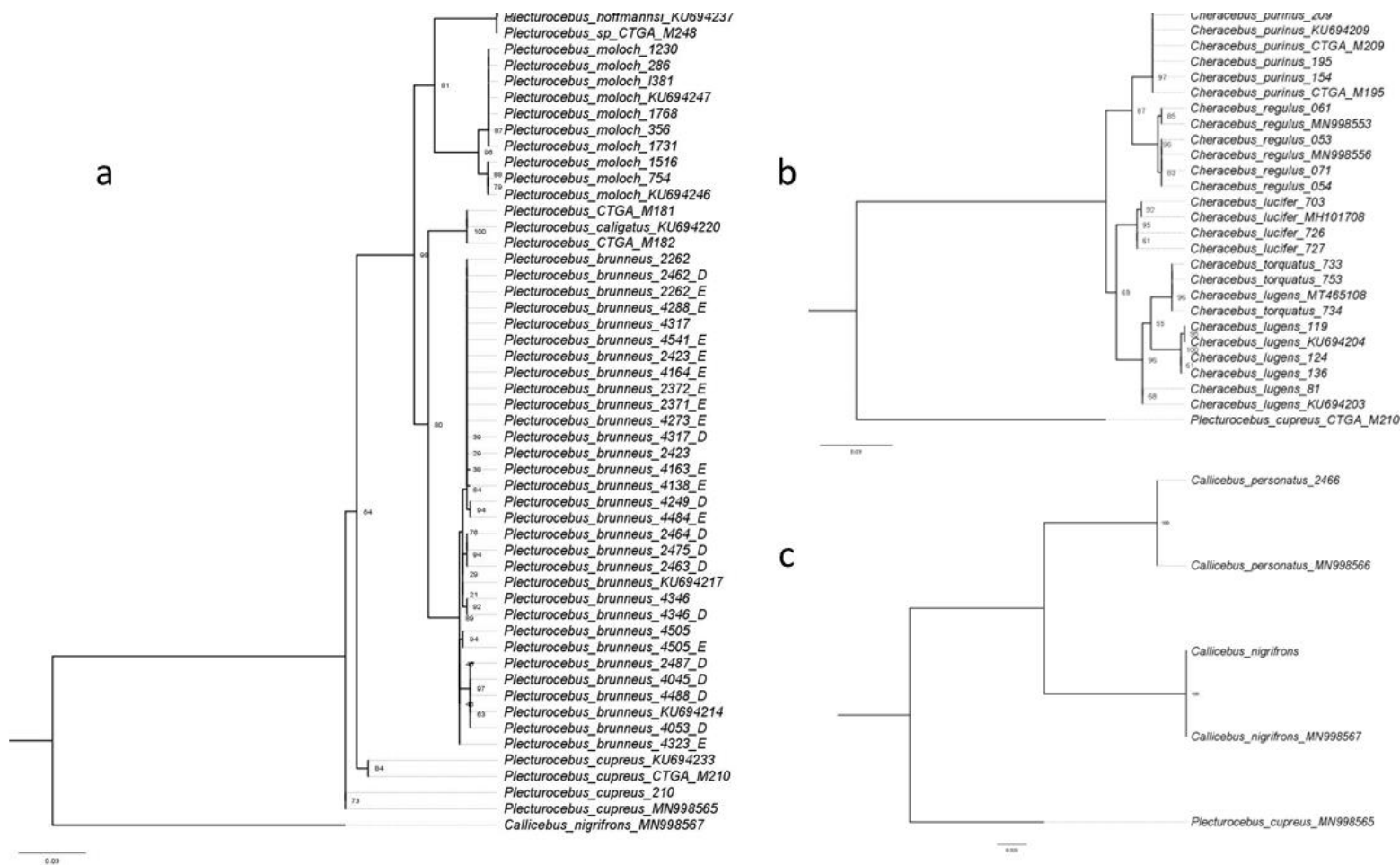
Na família Pitheciidae foram analisadas 39 espécies distribuídas em seis gêneros, *Callicebus* Thomas, 1903, *Plecturocebus* (Byrne et al, 2016), *Cheracebus* (Byrne et al, 2016), *Pithecia* Desmarest, 1804, *Chiropotes* Lesson, 1840 e *Cacajao* Lesson, 1840.

Na subfamília Callicebinae (Figura 8), foram identificadas a delimitação de duas, onze e cinco unidades de taxonomia operacionais moleculares para os gêneros *Callicebus*,

Plecturocebus e *Cheracebus*, respectivamente. Para o gênero *Chiropotes*, identificamos onze OTU's, no gênero *Pithecia* foram delimitadas nove OTU's e para *Cacajao* revelou-se a presença de sete OTU's delimitadas (Figura 9).

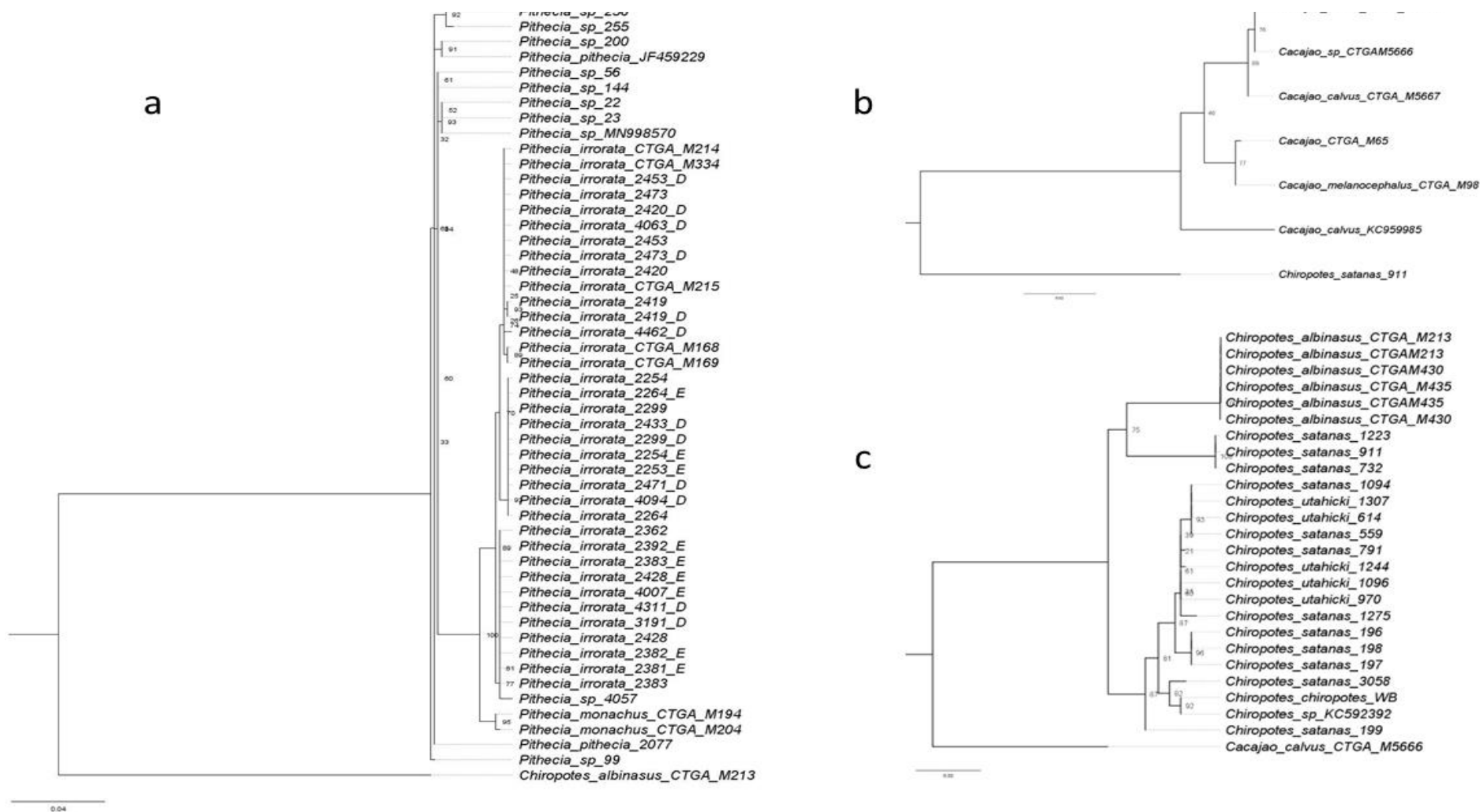
No gênero *Cacajao* formou-se um grupo que incluiu três subespécies (*C. calvus calvus*, *C. c. ucayalii* e *C. c. rubicundus*) deste gênero, apresentando uma distância média elevada de 3,9 em relação aos demais, enquanto a média de distância dentro do gênero é 2,5. No gênero *Plecturocebus*, a média de distância foi de 3,7, para o gênero *Cheracebus* foi de 2,7, e no gênero *Callicebus* também foi de 2,7. Em relação ao gênero *Chiropotes*, a média de distância foi de 1,8, e observamos uma fusão de quatro espécies em um mesmo grupo (*Chiropotes chiropotes*, *C. satanas*, *C. israelita* e *C. utahicki*), além de outras duas unidades, uma contendo espécimes de *C. satanas* e outra OTU exclusivamente com *C. albinasus*. Quanto ao gênero *Pithecia*, ele formou um grupo com quatro espécies (*P. pissinati*, *P. hirsuta*, *P. mittermeieri* e *P. irrorata*) e mais duas unidades distintas uma com as espécies *P. albicans* e *P. monachus*, e outra unidade com *P. chrysocephala* e *P. sp.*, apresentando uma média de distância dentro do gênero de 1,6.

Figura 14-Filogenias da subfamília Callicebinae: a) filogenia do gênero *Plecturocebus*; b) filogenia do gênero *Cheracebus*; c) filogenia do gênero *Callicebus*.



Fonte: o autor

Figura 15-Filogenias da subfamília Pitheciinae: a) filogenia do gênero *Pithecia*; b) filogenia do gênero *Cacajao*; c) filogenia do gênero *Chiropotes*.



5. DISCUSSÃO

5.1. *Atelidae*

A família *Atelidae* é composta por quatro gêneros, *Alouatta* (bugio), *Ateles* (macaco-aranha), *Brachyteles* (muriqui) e *Lagothrix* (macaco-barrigudo) (Schneider, 2000). Muitos autores concordam que esses gêneros são monofiléticos, descendendo de um único ancestral comum [5, 30-41]. No entanto, as relações taxonômicas entre eles (Ford, 1986a; Ford; Davis, 1992; Rosenberger, 1984; Rosenberger; Strier, 1989) e número de espécies e taxonomia em cada gênero ainda permanecem sob intensas discussões (Cortés-Ortiz *et al.*, 2003; Cortés-Ortiz; Rylands; Mittermeier, 2015; Hill, 1962; Meireles *et al.*, 1999; Rylands, 1995; Villalobos; Valerio; Retana, 2004).

Analizamos amostras de sete espécies de *Alouatta*, uma delas com três subespécie. A delimitação resultou em nove OTUs. Algumas espécies reconhecidas, agruparam em uma mesma OTU (*A. caraya*, *A. seniculus spp.*, *A. belzebul* e *A. macconelli*). Por outro lado, outras espécies foram subdivididas em OTUs separadas, com uma distância consideravelmente consistente para delimitar uma unidade válida. O período recente de especiação de *A. caraya*, *A. seniculus*, *A. belzebul* e *A. macconelli*, pode ter contribuído para um baixo nível de resolução nas análises de delimitação. (Villalobos; Valerio; Retana, 2004).

Alouatta palliata foi delimitada em uma única OTU, sem agrupamento com outras espécies e apresentou a maior distância genética para as demais OTUs, o que coincide com a ocorrência geográfica da espécie Mesoamérica (Cortés-Ortiz; Rylands; Mittermeier, 2015) e concorda em parte com a hipótese postulada por Villalobos; Valerio; Retana, 2004 de que esta espécie é a mais basal dentro do gênero. *Alouatta guariba* também foi delimitada em uma única OTU, concordando com a proposição Doyle *et al.* (2021) de que esta espécie está bem estabelecida, como uma unidade separada das demais espécies de bugios sul-americanos. A subespécie *Alouatta seniculus puruensis* ficou em um agrupamento sozinha, separada de *Alouatta seniculus spp.*

As primeiras tentativas de classificar os macacos do gênero *Ateles*, foram baseadas na cor da pelagem (Kellogg; Goldman, 1944), desde então, diversos caracteres taxonômicos têm sido usados para conseguir esclarecer as relações entre as diversas espécies e subespécies propostas para *Ateles*, porém ainda há pouco consenso entre os autores em relação a taxonomia do grupo (Collins; Dubach, 2000; Froehlich; Supriatna; Froehlich, 1991; Groves, 2001; Medeiros *et al.*, 1997; Nieves *et al.*, 2005) e número de espécies, variando de uma a sete

(Froenicke, 2004; Groves, 2001; Hernandez-Camacho *et al.*, 1976; Kellogg; Goldman, 1944; Medeiros *et al.*, 1997; Mercês *et al.*, 2015b). Dentro do gênero *Ateles*, analisamos cinco das sete espécies propostas por (Groves, 2001) e três delas foram delimitadas com bom suporte (*A. geoffroyi*, parte dos indivíduos de *A. chamek* e *A. paniscus*). Espécimes de *A. belzebuth* e *A. marginatus* se juntaram na mesma OTU que parte dos espécimes de *A. chamek*. Com poucos exemplares dentro do banco amostral não temos robustez para propor com consistência que se trata de subespécies. *Ateles geoffroyi* apresentou a maior distância para os demais membros do gênero sendo a única espécie de ocorrência mesoamericana (Collins; Dubach, 2000).

O último gênero que estudamos em Atelidae, é o *Lagothrix*. Atualmente dentro do gênero, são reconhecidas duas espécies: *L. lagotricha* e *L. flavicauda* (Kierulff *et al.*, 2008). Em nossas análises trabalhamos apenas com *L. lagotricha*, que foi dividida em mais de uma OTU com base nos programas de delimitação, porém sugere-se que não são duas espécies separadas, e que essa distância genética se deve à distância geográfica onde as amostras foram coletadas. Duas amostras, as quais não apresentavam espécies descritas, se agruparam em uma única OTU, apresentando proximidade com *Ateles* e *Lagothrix*. Sugerimos que estas amostras pertençam a exemplares do gênero *Brachyteles*, em acordo com estudos que mostram que esses três gêneros apresentam uma proximidade maior entre si (Ford; Davis, 1992; Rosenberger; Strier, 1989).

5.2. Cebidae

A família Cebidae atualmente é composta por três subfamília (Callitrichinae, Aotinae e Cebinae (Schneider, 2000; Schneider; Sampaio, 2015). Para a subfamília Callitrichinae, há bastante discussão taxonômica, com seis gêneros atualmente reconhecidos, embora alguns debates ainda permaneçam ocorrendo sobre esse delineamento (Cortés-Ortiz, 2009; Schneider *et al.*, 2012; van Roosmalen; van Roosmalen, 2003).

O gênero *Saguinus*, representam uma das mais diversas radiações de primatas, e estão distribuídas na floresta Amazônica em regiões da Colômbia, Equador, Peru, Bolívia, Guianas e no Brasil, com registros também de ocorrência no Panamá (Hershkovitz, 1977). Para os saguis (*Saguinus*) diversas propostas foram sugeridas para a divisão do grupo, com dois a quatro novos gêneros (Boinski, 1999; Hanihara; Natori, 1987; Hershkovitz, 1977; Perelman *et al.*, 2011a; Tagliaro *et al.*, 2000). No presente estudo, obtivemos amostras para 12 táxons de *Saguinus* representativo dos quatros possíveis clados do gênero. As espécies, *S. bicolor*, *S. midas* e *S. niger* formaram OTUs com baixo valor de distância, demonstrando maior similaridade genética

entre si, sustentando pertencerem ao mesmo gênero, contudo, observando *S. midas* e *S. niger*, estas agruparam em uma única OTU com um baixo valor de distância para espécies validadas na literatura (Cortés-Ortiz *et al.*, 2003; Ford; Davis, 1992; Strier, 1992; Sussman, 2000), o que pode sugerir que *S. niger* e *S. midas* são a mesma espécie, com provável subdivisão.

As amostras de *S. nigricollis* e *S. fuscicollis*, mostraram-se próximas de acordo com o valor de distância interespecífica, *S. wendelli* agrupou com uma das OTUs de *S. fuscicollis*. Considerando ambas as OTUs, (de *S. nigricollis* e *S. fuscicollis*) a distância observada ao comparar com a OTU das demais espécies de *Saguinus* foi de 17% corroborando com Rylands *et al.*, (2016) que propuseram a divisão do gênero *Saguinus* em dois novos gêneros: *Saguinus* e *Leontocebus* (*S. nigricollis* e *S. fuscicollis*), bastante apoiada em características morfológicas. Outros estudos usando dados moleculares apoiam a divisão desses dois clados (Buckner *et al.*, 2015; da Cunha *et al.*, 2011; Kiesling *et al.*, 2015; Perelman *et al.*, 2011b; Tagliaro *et al.*, 2005).

Os táxons *S. imperator*, *S. labiatus*, *S. inustus* e *S. mystax* mostraram uma grande similaridade genética entre si, o que corrobora os dados moleculares de Brcko *et al* (Brcko *et al.*, 2022) de que esses táxons formam um clado suportado para ser um novo gênero, *Tamarinus*. A espécie *S. mystax* foi separada em duas OTUs, com 2,2% de distância entre si, o que pode significar um complexo de subespécies. Os táxons *S. oedipus* e *S. geoffroy* também mostraram similaridade genética entre si, estas espécies estão inclusas no gênero *Oedipomidas* proposto por Brcko *et al.*, (2022). As formações das OTUs recuperam as quatro linhagens para os gêneros de *Saguinus*, corroborando com a proposta de quatro gêneros sugerido por Brcko *et al.*, (2022) com *Leontocebus* representados no presente estudo por *S. nigricollis*, *S. fuscicollis* e *S. wendelli*; *Tamarinus* com amostras das espécies *S. imperator*, *S. labiatus*, *S. inustus* e *S. mystax*; gênero *Oedipomidas* com *S. oedipus* e *S. geoffroy* e *Saguinus* com *S. bicolor*, *S. midas* e *S. niger*.

Além dos saguis, a subfamília Callitrichinae inclui os sagui-pigmeu (*Cebuella*), os saguis-da-amazônia (*Mico*), os saguis-da-mata-atlântica (*Callithrix*), o macaco-de-goeldi (*Callimico*) e os micos-leões (*Leontopithecus*) (Garbino; Semedo; Pansonato, 2015; Rylands; Anzenberger, 2012; Schneider *et al.*, 2012; Schneider; Sampaio, 2015). Os primatas do gênero *Leontopithecus*, estão classificadas em quatro táxons (*Leontopithecus chrysopygus*, *L. rosalia*, *L. chrysomelas* e *L. caissara*)(Seuánez *et al.*, 2002). Nós obtivemos amostras de *L. rosalia* e *L. chrysopygus*, que foram delimitadas em duas unidades taxonômicas com um bom valor de distância para duas espécies separadas, em torno de 2,5%, portanto suportando a delimitação de *L. rosalia* e *L. chrysopygus* como duas unidades taxonômicas separadas ao nível de espécie.

Atualmente, dentro do gênero *Callimico*, apenas uma espécie é oficialmente reconhecida, o *Callimico goeldii* (Rylands; Mittermeier, 2009). No entanto, a classificação do macaco-de-Goeldi tem sido objeto de debate e incerteza taxonômica, com diferentes propostas que o colocam em várias categorias, como Cebidae, Callitrichidae e até mesmo em sua própria família, Callimiconidae (Porter; Christen, 2002; Porter; Garber, 2004). Essa confusão taxonômica é, em parte, devida às características morfológicas exclusivas da subfamília Callitrichinae, bem como a características compartilhadas com outros platirrinos. Em nosso estudo, analisamos uma única amostra de *Callimico goeldii*, recuperada em sua própria OTU, e que apoiam a ideia de que esse gênero possui proximidade genética aos outros membros dos callitriquídeos, conforme sugerido anteriormente na literatura (Ford, 1986a; Kay, 1990; Rosenberger, 1977).

O gênero *Callithrix* atualmente compreende seis táxons, todos endêmicos do Brasil: *Callithrix aurita*, *C. flaviceps*, *C. geoffroyi*, *C. jacchus*, *C. kuhlii* e *C. penicillata*. Os quatro primeiros ocorrem na Mata Atlântica, o quinto ocorre na Mata Atlântica e Caatinga e o último ocorre na Caatinga e Cerrado (Valladares-Padua, 1987). Em nossas análises nós encontramos uma OTU agrupando quatro táxons de *Callithrix* (*C. geoffroyi*, *C. kuhlii*, *C. penicillata* e *C. jacchus*) e espécimes de *Mico emiliae*, porém observamos que a distância dessa OTU para a de *Mico emiliae* foi superior a 11%, o que pode significar que tais amostras foram erroneamente identificadas como *Mico emiliae*, quando provavelmente são de *Callithrix*. Essa unidade taxonômica juntando essas espécies corroboram com as afirmações de que essas espécies sofreram um processo de diversificação mais recente (Buckner *et al.*, 2015; Rylands, 1996; Rylands; Mittermeier, 2009).

Callithrix aurita apresentou uma distância maior para as demais OTUs do gênero, com distância de 4,1%, dado que sugere que essa espécie sofreu um processo de separação mais antiga, assim como proposto por Buckner *et al.* (2015). Um ponto interessante foi a OTU contendo *C. jacchus* que apresentou uma distância de 9% para as demais OTUs de *Callithrix*, mas apresentou uma distância de 2,8 para a uma OTU contendo *Mico humeralifer*, sendo que esta, mostrou-se com mais de 10% de distância para as demais OTUs contendo *Mico*. Portanto, existe maior similaridade genética entre as espécies de *C. jacchus* e *Mico humeralifer* do que com as espécies dos seus respectivos gêneros, fato bastante discutido sobre proximidade e monofilia dos clados que formam o gênero *Callithrix* e *Mico* (Canavez *et al.*, 1999; Moreira; Seuánez, 1999; Ribeiro *et al.*, 2005; Schneider; Rosenberger, 1996; Sena *et al.*, 2002; Tagliaro *et al.*, 1997).

Os saguis-da-Amazônia (*Mico*), pertenciam ao gênero *Callithrix* até os anos 2000, quando Rylands *et al.* (2000) através de estudos filogenéticos separou os saguis em dois gêneros. Atualmente o gênero *Mico* abrange em torno de 14 espécies, *Mico argentatus*, *Mico leucippe*, *Mico emiliae*, *Mico cf. emiliae*, *Mico malanurus*, *Mico marcai*, *Mico intermedius*, *Mico nigriceps*, *Mico humeralifer*, *Mico chrysoleucus*, *Mico mauesi*, *Mico saterei*, *Mico manicorensis* e *Mico acariensis* (da Cunha *et al.*, 2011). Obtivemos amostras de cinco táxons de *Mico*, incluindo uma amostra de sagui-anão, em nossas análises, sagui anão apresentou uma distância média de 6% para as demais unidades taxonômicas delimitadas, exceto para *M. humeralifer*, que foi de 10,9%. *M. humeralifer* foi dividida em duas OTUs, uma contendo espécimes de *M. humeralifer* e *M. saterei* e outra contendo somente indivíduos de *M. humeralifer*, esta última apresentando uma distância de 10% para todas as demais OTUs delimitadas dentro do gênero, incluindo a qual contém *M. humeralifer*+*M. saterei*. As demais OTUs delimitadas mostraram uma distância média de 2,5 entre si, compatível com a diferença esperada entre espécies do mesmo gênero.

Como grupo irmão dos saguis-da-Amazônia temos os saguis-pigmeus, do gênero *Cebuella*, são os menores de todos os primatas antropoides recentes, possuem uma ampla distribuição na região amazônica ocidental do Brasil, Bolívia, Peru, Equador e sul da Colômbia. Em nossas análises, os dois táxons de *Cebuella* (*C. pygmaea* e *C. niveiventris*) foram delimitados em duas unidades taxonômicas, com 7,6% de distância entre si, delimitando com eficiência os dois clados de *Cebuella*, corroborando com a classificação de duas espécies distintas dentro do gênero. *C. niveiventris* ainda foi separada em duas OTUs, porém com uma distância de 1% entre si, o que sugerimos que seja apenas diferenças populacionais.

Compondo a subfamília Cebinae, temos os gêneros *Saimiri*, *Cebus* e *Sapajus*. A taxonomia dos macacos-de-cheiro (*Saimiri*), da mesma maneira que muitos gêneros em platirrinos, tem passado por bastante controvérsias com relação à quantidade de táxons válidos e status taxonômico (Boinski, 1999; Costello *et al.*, 1993; Hershkovitz, 1984, 1987; Lavergne *et al.*, 2010; Thorington Jr, 1985). Obtivemos amostras de sete táxons do gênero *Saimiri*, as amostras das espécies *S. cassiquiarensis*, *S. macrodon*, *S. ustus* e *S. sciureus* formaram uma única unidade taxonômica, concordando como proposto por Ruiz-Garcia *et al.* (2015). As amostras identificadas como *S. boliviensis boliviensis* apresentou delimitação com uma OTU e *S. boliviensis peruviansis* duas OTUs, entre esses dois táxons a distância foi de 1,6%. *S. oerstedii* delimitou-se em uma única OTU bem distinta, com distância compatível a nível de espécies dentro do mesmo gênero, embora apenas um indivíduo tenha sido analisado, esse dado

se mostrou semelhante aos encontrados por outros autores em diferentes trabalhos (Boinski; Cropp, 1999; Chiou *et al.*, 2011; Costello *et al.*, 1993; Lavergne *et al.*, 2010). *S. sciureus* e *S. ustus* apresentaram várias unidades moleculares, o primeiro com cinco e o segundo com quatro. Podemos supor que as linhagens de espécies propostas por Ruiz-Garcia *et al.* (2016) se mostraram compatíveis com as OTUS encontradas aqui para as duas espécies.

Os macacos-prego (*Cebus* e *Sapajus*) são primatas médios que ocorrem nos mais diversos biomas, da América do Sul e Central (Fragaszy; Visalberghi; Fedigan, 2004; Freese *et al.*, 1981). Os dois gêneros formam um clado monofilético, tendo como tempo de divergência dos macacos-de-cheiro (*Saimiri*) de 13,8 a 15,5 milhões de anos (Chiou *et al.*, 2011; Lynch Alfaro, 2015). *Sapajus* possuem o crânio e a mandíbula mais robustos do que os do subgênero *Cebus*, essa diferença se deve ao hábito alimentar desses primatas. Por essa diferença, os *Sapajus* também são conhecidos como macacos-prego robustos e os *Cebus*, como macacos-prego graciosos. Posteriormente, essa classificação que divide os macacos-prego em robustos e graciosos foi confirmada por estudos genéticos usando marcadores mitocondriais e nucleares (Lima *et al.*, 2017; Lynch Alfaro *et al.*, 2012; Perelman *et al.*, 2011b).

Atualmente são reconhecidas quatro espécies de *Cebus* (Lynch Alfaro, 2015). Lynch Alfaro *et al.* (2015) identifica dois clados principais nesse gênero: um inclui os macacos-prego amazônico *C. albifrons* e *C. olivaceus* e os outros, os andinos *C. albifrons* e *C. capucinus*. Contudo Boubli *et al.* (2012) em uma análise molecular indicou que os macacos-prego graciosos apresentam uma diversidade muito maior corroborando com estudos anteriores (Groves, 2001, 2005). Nossos dados sugerem que *C. albifrons* é um grupo extremamente diverso, com várias OTUs moleculares e *C. olivaceus* também, concordando com os estudos realizados nestes grupos (Boubli *et al.*, 2012; Lynch Alfaro, 2015). Essa diversidade condiz com a enorme distribuição geográfica desta espécie. Nossas análises indicam que a taxonomia dos macacos-prego baseada somente em morfologia é bastante divergente, observamos uma alta diversidade molecular para alguns táxons, com espécies apresentando várias OTUs com distâncias consideráveis para delimitar espécies separadas dentro de um mesmo gênero, bem como táxons distintos agrupando-se em uma única unidade taxonômica, demonstrando essa fragilidade na atual classificação do gênero.

Os macacos-prego tufados ou robustos (*Sapajus*) compreendem um grande grupo de primatas encontrados na maior parte da América do Sul, até o norte da Argentina, ocorrem em simpatria com os macacos-prego graciosos em grande parte da bacia amazônica, atualmente são reconhecidas sete espécies de *Sapajus* (Kierulff *et al.*, 2008; Lynch Alfaro *et al.*, 2012;

SILVA, 2001). Obtivemos amostras representantes de todas as espécies de *Sapajus*, contudo foram recuperadas somente três agrupamentos com uma distância compatível para espécies, o clado agrupando os indivíduos de *S. nigritus* separou dos demais com uma distância de 3,5%. Nossas análises não conseguiram diferenciar geneticamente as amostras de cinco espécies de macacos-prego robusto: *S. apella*, *S. flavius*, *S. macrocephalus*, *S. libidinosus* e *S. xanthosternus*, que formaram um único agrupamento, reconhecido como uma única OTU. Estes dados estão de acordo com Lima *et al* (2017) que incluiu também indivíduos de *Cebus albifrons* provenientes do Equador, o que demonstra que essas espécies parecem ter tido uma divergência muito recente, diferente de *S. nigritus* que se separou há mais tempo (Martins-Junior *et al.*, 2018). Outra observação interessante foi a proximidade genética maior entre todas as OTUs de *Sapajus* e duas OTUs de *C. albifrons* provenientes do Equador. Fato que foi reforçado pela junção de indivíduos de *C. albifrons* do Equador na mesma OTU que agrupou cinco táxons de *Sapajus*.

Pertencente a subfamília Aotinae, os macacos-da-noite, gênero *Aotus*, são os únicos antropóides platirrinos com hábitos noturnos, com uma ampla distribuição nos neotrópicos desde o sul do Panamá até o norte da Argentina. Para esse gênero também é bastante discutido o número de espécies válidas, a partir da amostragem de oito táxons representantes do gênero *Aotus*, conseguimos validar sete unidades taxonômicas, sendo uma delas um agrupamento juntando *A. azarae*, *A.a. infulatus*, *A.a boliviensis* e *A. nigriceps*, sendo esta última separada em mais uma OTU, com uma diferença genética muito pequena, questionando a validade desse táxon como espécie, podendo considera-la uma subespécie dentro do complexo *Aotus azarae*. O que não é algo novo dentro do debate sobre quantas subespécies compõem o complexo *Aotus azarae* (Herskovitz, 1983; Pieczarka *et al.*, 1993; Ramirez-Cerquera, 1983), alguns estudos sugerem *Aotus a. infulatus* como espécie separada e *Aotus azarae* como sendo um táxon politípico contendo *A. a. boliviensis* e *A. a. azarae* (Herskovitz, 1983).

A partir das OTUs recuperada e dos valores de distância, *Aotus azarae infulatus* aparenta pertencer ao complexo de *Aotus azarae*, e além disso, considerando *Aotus nigriceps* como subespécie dentro deste mesmo complexo *A. azarae*. As demais OTUs tiveram um bom suporte para considerá-las espécies válidas. Divergente ao proposto por Herskovitz (1983) não identificamos separação entre os grupos de espécies de pescoço cinza e pescoço vermelho baseados em seu estudo morfológico, mas apoiamos a validade de agrupamento de espécies com subespécies e de unidades taxonômicas válidas. Em nossas análises encontramos uma amostra nomeada como *Aotus trivirgatus* que se mostrou bastante divergente geneticamente de

todas as outras espécies analisadas em nosso estudo, com distâncias superiores a 8%, porém sendo somente um exemplar, necessitaríamos de mais espécimes para conclusões mais robustas.

5.3. *Pitheciidae*

A família Pitheciidae é composta atualmente por seis gêneros de macacos neotropicais (Byrne *et al.*, 2016; Schneider; Sampaio, 2015). Os chamados macacos zogue-zogue pertencem a subfamília Callicebinae, eles foram inicialmente considerados monogenéricos e divididos em 22 espécies (Miller, 1914). Byrne *et al* (2016) realizaram uma extensiva avaliação das relações filogenéticas e tempos de divergência e encontraram evidências moleculares, morfológicas, cariotípicas e biogeográficas que apoiam a divisão dos zogue-zogue em três gêneros: *Callicebus*, *Cheracebus* e *Plecturocebus*.

Das seis espécies de *Cheracebus*, foram incluídas cinco em nosso estudo, sendo todas delimitadas pelas nossas análises. *C. lugens* foi separada em duas OTUs com uma distância média de 1,5% entre elas, com base nesse parâmetro, podemos suspeitar da existência de duas espécies válidas, porém consideramos que mais pesquisa é necessária para resolver tais questões, pois essa diferença pode ter sido devido às distâncias geográficas onde as amostras foram coletadas. *C. regulus* foi o clado que apresentou a maior distância em relação aos demais grupos, quase 5%. Através de nossas análises de delimitação conseguimos reafirmar a classificação proposta por Byrne *et al* (2016) e reforçar as unidades taxonômicas dentro do gênero *Cheracebus*.

Nossos dados apontam uma distância de 6,8% entre as duas espécies do gênero *Callicebus* do nosso estudo: *C. personatus* e *C. nigrifrons*, concordando com os dados de Carneiro *et al* (2018) que mostram uma grande distância entre essas duas espécies. Das 22 espécies listadas para o gênero *Plecturocebus*, utilizamos oito e identificamos nove unidades taxonômicas em nossas análises, com alguns pontos de atenção, como as separações em duas OTUs cada para as espécies *P. bernhardi*, *P. cupreus* e *P. miltoni*, com uma distância média de 1,5%. No entanto, como discutido para *Cheracebus lugens*, consideramos que essas unidades taxonômicas representem apenas uma espécie cada, e que essas distâncias genéticas sejam explicadas pela separação geográfica.

Chiropotes é um gênero de primatas onde atualmente estão inseridas cinco espécies, com ocorrência na Floresta Amazônica brasileira (Rylands; Mittermeier, 2009): *Chiropotes albinasus*; *C. satanas*; *C. chiropotes*; *C. utahickae*; e *C. israelita*. No entanto, a literatura

apresenta discrepâncias em relação à taxonomia de *Chiropotes*, quanto a quantidade de táxons e o status quanto espécie ou subespécie (Bonvicino *et al.*, 2003; Figueiredo *et al.*, 2006; Groves, 2001; Osman-Hill, 1960; Silva Júnior; Figueiredo, 2002). Em nossas análises, dentro de *Chiropotes* três unidades taxonômicas foram bem suportadas. Nós encontramos um agrupamento com alta proximidade entre *C. chiropotes*, *C. israelita*, *C. utahicki* e parte das amostras de *C. satanas*, concordando com Herskovitz (1985) e Groves (2001) que sugerem que estes táxons são subespécies de *Chiropotes satanas* e com Silva-Junior (2002) que argumenta que há uma certa confusão quanto a *C. israelita*, que na verdade seria *Chiropotes chiropotes*. Uma segunda OTU continha somente exemplares de *C. Satanas*. E uma terceira OTU delimitando *C. albinasus*, reforçando sua classificação como espécie válida.

Os primatas do gênero *Cacajao*, conhecidos popularmente como uacaris, são macacos da família Pitheciidae de ocorrência na região amazônica. Sua taxonomia foi discutida por Hernández-Camacho *et al.* (1976), Hershkovitz (1987), Eisenberg (1989), Boubli (1994), Figueiredo *et al* (2006) e Ferrari *et al* (2014). Entre os sete táxons de *Cacajao* analisados, quatro unidades taxonômicas foram estabelecidas dentro do gênero. Duas dessas OTUs contendo *Cacajao calvus*, sendo em uma delas agrupados com *C. c. ucayalii*, *C. c. rubicundus* e *C. c. novaesi*, todas subespécies propostas por Herskovitz (1987) e a outra unidade somente com exemplares de *C. c. calvus*, com distância entre as duas de 1,8%, a menor distância entre qualquer OTU desse gênero. Em outra OTU, duas espécies reconhecidas de *Cacajao* (*C. ayresi* e *C. hosomi*) se juntaram em um agrupamento com uma distância de 2% para uma quarta OTU, contendo *Cacajao melanocephalus* e uma distância de 4,4% para as demais OTUs.

O último gênero inserido na família Pitheciidae, são os macacos que dão nome à família, os macacos do gênero *Pithecia* (Desmarest, 1804) conhecidos como parauacus. Tem havido bastante conflitos em relação à taxonomia de *Pithecia*, parte disso provém do uso indevido de nomes, material insuficiente disponível em coleções, localização tipográfica incerta e incompreensão do dimorfismo sexual desses animais (Hershkovitz, 1979; Marsh, 2014; Miller, 1914). Em nossas análises três OTUs foram delimitadas para nove táxons de *Pithecia* analisados. Uma das OTUs agrupou os táxons *Pithecia pithecia chrysocephala* e *P. p. pithecia*, com uma distância média de 3% para as demais OTUs, esse agrupamento está de acordo com Hershkovitz (1987) que definiu esses dois táxons com subespécies dentro do grupo *Pithecia pithecia*. Outra OTU agrupou os táxons *Pithecia pissinati*, *P. hirsuta*, *P. irrorata* e *P. mittermeieri* e a terceira OTU juntou duas espécies (*Pithecia albicans* e *P. monachus*), com uma distância de 1,8% entre as OTUs.

6. CONCLUSÃO

Em nossa pesquisa, utilizamos o gene COI, também conhecido como DNA *barcoding*, por ser uma ferramenta eficaz e de baixo custo para delimitação de gêneros e espécies, com o objetivo de proporcionar uma abordagem molecular amplamente aceita na identificação de táxons. Embora este gene mitocondrial apresente vantagens notáveis, reconhecemos suas limitações inerentes, sobretudo quando se trata da reconstrução filogenética de primatas e da caracterização de táxons que tenham passado por eventos de especiação recente. Não obstante, os resultados que obtivemos revelaram-se esclarecedores, permitindo a identificação e a delimitação de diversas espécies validamente reconhecidas em todos os gêneros de primatas neotropicais que foram objeto de investigação neste estudo. Essa abordagem molecular proporciona uma base sólida para a compreensão da diversidade genética e taxonômica dentro dessas populações de primatas, contribuindo para os esforços de conservação e o delineamento preciso da biodiversidade em nosso ambiente natural.

7. REFERÊNCIAS

- AGUIAR, John M; LACHER, Thomas E. Cranial morphology of the dwarf marmoset *Callibella* in the context of callitrichid variability. **The smallest anthropoids: the marmoset/callimico radiation**, [s. l.], p. 355–380, 2009.
- AGUIAR, J M; LACHER JR, T E. On the morphological distinctiveness of *Callithrix humilis* van Roosmalen et al., 1998. **Neotropical Primates**, [s. l.], v. 11, n. 1, p. 11–18, 2003.
- ANKEL-SIMONS, Friderun. **Primate anatomy: an introduction**. [S. l.]: Academic Press, 2000.
- AQUINO, Rolando; ENCARNACIÓN, Filomeno. Characteristics and use of sleeping sites in *Aotus* (Cebidae: Primates) in the Amazon lowlands of Peru. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 11, n. 4, p. 319–331, 1986.
- ASCUNCE, Marina S; HASSON, Esteban; MUDRY, Marta D. Description of the cytochrome c oxidase subunit II gene in some genera of New World monkeys (primates, Platyrrhini). **Genetica**, [s. l.], v. 114, p. 253–267, 2002.
- ASHLEY, Mary V; VAUGHN, Jeffrey L. Owl monkeys (*Aotus*) are highly divergent in mitochondrial cytochrome c oxidase (COII) sequences. **International Journal of Primatology**, [s. l.], v. 16, p. 793–806, 1995.
- AVISE, J C. Molecular techniques. **Molecular Markers, Natural History, and Evolution (2nd Edition)**. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA, [s. l.], p. 105, 2004.
- AYRES, J M. Observações sobre a ecologia eo comportamento dos cuxiús (*Chiropotes albinasus* e *Chiropotes satanas*, Cebidae: Primates)[thesis]. **Manaus (Brazil): Universidade do Amazonas**, [s. l.], 1981.
- AYRES, J M. **On a new species of squirrel monkey, genus Saimiri, from Brazilian Amazonia (Primates, Cebidae)**. [S. l.]: Museu de zoologia da Universidade de São Paulo, 1985.
- BABA, Marietta L; DARGA, Linda L; GOODMAN, Morris. Immunodiffusion Systematics of the Primates: Part V. The Platyrrhini. **Folia Primatologica**, [s. l.], v. 32, n. 3, p. 207–238, 1979.
- BALDWIN, John D. The squirrel monkeys, genus *Saimiri*. **Ecology and behavior of neotropical primates**, [s. l.], v. 1, p. 277–330, 1981.
- BARROSO, C M L *et al.* 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**, [s. l.], v. 18, p. 651–674, 1997.
- BILLINGTON, Neil; HEBERT, Paul D N. Mitochondrial DNA diversity in fishes and its implications for introductions. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, [s. l.], v. 48, n. S1, p. 80–94, 1991.

- BLAXTER, Mark L. The promise of a DNA taxonomy. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 359, n. 1444, p. 669–679, 2004.
- BOINSKI, Sue. The social organizations of squirrel monkeys: Implications for ecological models of social evolution. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews**, [s. l.], v. 8, n. 3, p. 101–112, 1999.
- BOINSKI, Sue; CROPP, Susan Jacobs. Disparate data sets resolve squirrel monkey (*Saimiri*) taxonomy: implications for behavioral ecology and biomedical usage. **International Journal of Primatology**, [s. l.], v. 20, p. 237–256, 1999.
- BOND, Mariano *et al.* Eocene primates of South America and the African origins of New World monkeys. **Nature**, [s. l.], v. 520, n. 7548, p. 538–541, 2015.
- BONVICINO, C R *et al.* Morphologic, karyotypic, and molecular evidence of a new form of Chiropotes (Primates, Pitheciinae). **American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists**, [s. l.], v. 61, n. 3, p. 123–133, 2003.
- BORISENKO, Alex V *et al.* DNA barcoding in surveys of small mammal communities: a field study in Suriname. **Molecular Ecology Resources**, [s. l.], v. 8, n. 3, p. 471–479, 2008.
- BOUBLI, Jean P *et al.* A taxonomic reassessment of *Cacajao melanocephalus* Humboldt (1811), with the description of two new species. **International Journal of Primatology**, [s. l.], v. 29, p. 723–741, 2008.
- BOUBLI, Jean P *et al.* Ancient DNA of the pygmy marmoset type specimen *Cebuella pygmaea* (Spix, 1823) resolves a taxonomic conundrum. **Zoological Research**, [s. l.], v. 42, n. 6, p. 761, 2021.
- BOUBLI, Jean P *et al.* C ebus Phylogenetic Relationships: A Preliminary Reassessment of the Diversity of the Untufted Capuchin Monkeys. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 74, n. 4, p. 381–393, 2012.
- BOUBLI, Jean P *et al.* On a new species of titi monkey (Primates: *Plecturocebus* Byrne *et al.*, 2016), from Alta Floresta, southern Amazon, Brazil. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 132, p. 117–137, 2019.
- BOUBLI, J P. The black uakari monkey in the Pico da Neblina National Park. **Neotropical Primates**, [s. l.], v. 2, n. 3, p. 11–12, 1994.
- BRCKO, Isabela Carvalho *et al.* Phylogenetics and an updated taxonomic status of the Tamarins (Callitrichinae, Cebidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 173, p. 107504, 2022.
- BRUMBACK, R A *et al.* The Chromosomes of *Aotus trivirgatus* Humboldt 1812:(with 1 fold-out plate). **Folia primatologica**, [s. l.], v. 15, n. 3–4, p. 264–273, 1971.
- BRUMBACK, R A; WILLENBORG, D O. Serotaxonomy of *Aotus*. **Folia Primatologica**, [s. l.], v. 20, n. 2–3, p. 106–111, 1973.

BUCKNER, Janet C *et al.* Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). **Molecular phylogenetics and evolution**, [s. l.], v. 82, p. 413–425, 2015.

BURITY, Carlos Henrique Freitas; MANDARIM-DE-LACERDA, Carlos Alberto; PISSINATTI, Alcides. Cranial and mandibular morphometry in *Leontopithecus lessonae* 1840 (Callitrichidae, Primates). **American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists**, [s. l.], v. 48, n. 3, p. 185–196, 1999.

BYRNE, Hazel *et al.* Phylogenetic relationships of the New World titi monkeys (*Callicebus*): first appraisal of taxonomy based on molecular evidence. **Frontiers in Zoology**, [s. l.], v. 13, p. 1–26, 2016.

CANAVEZ, Flávio C *et al.* Phylogenetic relationships of the callitrichinae (Platyrrhini, Primates) based on β 2-microglobulin DNA sequences. **American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists**, [s. l.], v. 48, n. 3, p. 225–236, 1999.

CARNEIRO, Jeferson *et al.* Phylogeny, molecular dating and zoogeographic history of the titi monkeys (*Callicebus*, Pitheciidae) of eastern Brazil. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 124, p. 10–15, 2018.

CARVALHO, Daniel Cardoso de *et al.* Identificação molecular de peixes: o caso do Surubim (*Pseudoplatystoma* spp.). **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, [s. l.], v. 32, n. 4, p. 215–219, 2008.

CHATTERJEE, Helen J *et al.* Estimating the phylogeny and divergence times of primates using a supermatrix approach. **BMC evolutionary biology**, [s. l.], v. 9, p. 1–19, 2009.

CHAVES, Renata *et al.* The place of *Callimico goeldii* in the Callitrichine phylogenetic tree: evidence from von Willebrand factor gene intron II sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 13, n. 2, p. 392–404, 1999.

CHIOU, Kenneth L *et al.* Pleistocene diversification of living squirrel monkeys (*Saimiri* spp.) inferred from complete mitochondrial genome sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 59, n. 3, p. 736–745, 2011.

CLARE, Elizabeth L *et al.* DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana. **Molecular Ecology Notes**, [s. l.], v. 7, n. 2, p. 184–190, 2007.

COIMBRA FILHO, Adelmar Faria. Os saguis do gênero *Leontopithecus* Lesson, 1840 (Callitrichidae-Primates). [s. l.], 1976.

COIMBRA FILHO, Adelmar Faria; MITTERMEIER, Russell A. **Ecology and behavior of Neotropical primates**. [S. l.]: World Wildlife Fund, 1981. v. 1

COIMBRA-FILHO, Adelmar Faria. Sistemática, distribuição e geográfica situação atual dos símios brasileiros (Platyrrhini,-Primates). **Rev Brasil Biol**, [s. l.], v. 50, p. 1063–1079, 1990.

- COIMBRA-FILHO, Ademar F; MITTERMEIER, Russell A. Distribution and ecology of the genus *Leontopithecus* Lesson, 1840 in Brazil. **Primates**, [s. l.], v. 14, p. 47–66, 1973.
- COLLINS, A C; DUBACH, J M. Biogeographic and ecological forces responsible for speciation in *Ateles*. **International Journal of Primatology**, [s. l.], v. 21, p. 421–444, 2000.
- CONROY, G C. **Primate evolution**. WW New York, NY. [S. l.]: Norton & Company, Inc, 1990.
- CORTÉS-ORTIZ, Liliana. Molecular phylogenetics of the Callitrichidae with an emphasis on the marmosets and *Callimico*. **The smallest anthropoids: the marmoset/callimico radiation**, [s. l.], p. 3–24, 2009.
- CORTÉS-ORTIZ, Liliana *et al.* Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. **Molecular phylogenetics and evolution**, [s. l.], v. 26, n. 1, p. 64–81, 2003.
- CORTÉS-ORTIZ, Liliana; RYLANDS, Anthony B; MITTERMEIER, Russell A. The taxonomy of howler monkeys: integrating old and new knowledge from morphological and genetic studies. **Howler monkeys: Adaptive radiation, systematics, and morphology**, [s. l.], p. 55–84, 2015.
- COSTELLO, Robert K *et al.* Squirrel monkey (genus *Saimiri*) taxonomy: A multidisciplinary study of the biology of species. **Species, species concepts and primate evolution**, [s. l.], p. 177–210, 1993.
- CROCKETT, Carolyn M; EISENBERG, John F. Howlers: variations in group size and demography. **Primate societies**, [s. l.], p. 54–68, 1987.
- CRONIN, J E; SARICH, V M. Marmoset evolution: the molecular evidence. **Primates in medicine**, [s. l.], v. 10, p. 12–19, 1978.
- CROPP, Susan Jacobs; LARSON, Allan; CHEVERUD, James M. Historical biogeography of tamarins, genus *Saguinus*: the molecular phylogenetic evidence. **American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists**, [s. l.], v. 108, n. 1, p. 65–89, 1999.
- CRUZ LIMA, E da. **Mammals of Amazonia, vol. 1. General introduction and Primates**. [S. l.]: Contribuições do Museu Paraense Emílio Goeldi de História Natural e ..., 1945.
- DA CUNHA, Divino Bruno *et al.* A molecular phylogeny of the tamarins (genus *Saguinus*) based on five nuclear sequence data from regions containing Alu insertions. **American journal of physical anthropology**, [s. l.], v. 146, n. 3, p. 385–391, 2011.
- DE LIMA, Margarida Maria Celeira *et al.* Spider monkey, Muriqui and Woolly monkey relationships revisited. **Primates**, [s. l.], v. 48, p. 55–63, 2007.

- DE OLIVEIRA, Edivaldo H C *et al.* The phylogeny of howler monkeys (Alouatta, Platyrrhini): reconstruction by multicolor cross-species chromosome painting. **Chromosome Research**, [s. l.], v. 10, p. 669–683, 2002.
- DE SOUSA E SILVA JUNIOR, J; FIGUEIREDO-READY, W M B; FERRARI, S F. Taxonomy and geographic distribution of the Pitheciidae. **CAMBRIDGE STUDIES IN BIOLOGICAL AND EVOLUTIONARY ANTHROPOLOGY**, [s. l.], v. 1, n. 65, p. 31–42, 2013.
- DEFLER, Thomas Richard. **Primates de Colombia**. [S. l.]: Conservación Internacional Colombia, 2003. v. 4
- DELLA SERRA, Otavio. Divisão do gênero Leontocebus (macacos Platyrrhina) em dois sub-gêneros sob bases de caracteres dento-morfológicos. **Papéis Avulsos de Zoologia**, [s. l.], v. 10, p. 147–154, 1951.
- DINIZ, M F; FERREIRA, L T. Bancos genéticos de plantas, animais e microorganismos. **Biotecnologia, Ciência & Desenvolvimento**, [s. l.], v. 2, n. 13, p. 34–38, 2000.
- DOYLE, Esmeralda D *et al.* Molecular phylogenetic inference of the howler monkey radiation (Primates: Alouatta). **Primates**, [s. l.], v. 62, p. 177–188, 2021.
- DRUMMOND, Alexei J. *et al.* Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular Biology and Evolution**, [s. l.], v. 29, n. 8, p. 1969–1973, 2012.
- DUMAS, F *et al.* Mapping genomic rearrangements in titi monkeys by chromosome flow sorting and multidirectional in-situ hybridization. **Chromosome Research**, [s. l.], v. 13, p. 85–96, 2005.
- DUNLAP, S S; THORINGTON, R W; AZIZ, M A. Forelimb anatomy of New World monkeys: myology and the interpretation of primitive anthropoid models. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 68, n. 4, p. 499–517, 1985.
- EISENBERG, John Frederick. Mammals of the Neotropics. v. 1. The northern neotropics: Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana. [s. l.], 1989.
- EISENBERG, John Frederick. The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. **(No Title)**, [s. l.], 1981.
- FEIJÓ, Anderson; LANGGUTH, Alfredo. Mamíferos de médio e grande porte do Nordeste do Brasil: distribuição e taxonomia, com descrição de novas espécies. **Revista Nordestina de Biologia**, [s. l.], p. 3–225, 2013.
- FELDHAMER, G A *et al.* Populations and life history. **Mammalogy: Adaptation, Diversity, and Ecology**. WCB/McGraw-Hill, Boston, [s. l.], p. 400–416, 1999.
- FERRARI, Stephen F *et al.* Reconsidering the taxonomy of the Black-Faced Uacaris, Cacajao melanocephalus group (Mammalia: Pitheciidae), from the northern Amazon Basin. **Zootaxa**, [s. l.], v. 3866, n. 3, p. 353–370, 2014.
- FIGUEIREDO, W B *et al.* Conservation genetics and biogeography of pitheciins. **Int. J. Primatol**, [s. l.], v. 27, 2006.

- FIGUEIREDO, W B. Mitochondrial DNA sequences and the taxonomic status of *Alouatta seniculus* populations in northeastern Amazonia. **Neotrop Primates**, [s. l.], v. 6, n. 3, p. 73–77, 1998.
- FLEAGLE, John G; JANSON, Charles; REED, Kaye. **Primate communities**. [S. l.]: Cambridge University Press, 1999.
- FOODEN, Jack. A revision of the woolly monkeys (genus *Lagothrix*). **Journal of Mammalogy**, [s. l.], v. 44, n. 2, p. 213–247, 1963.
- FORD, Susan M. Subfossil platyrrhine tibia (Primates: Callitrichidae) from Hispaniola: a possible further example of island gigantism. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 70, n. 1, p. 47–62, 1986a.
- FORD, Susan M. Systematics of the New World monkeys. **Systematics, evolution, and anatomy**, [s. l.], 1986b.
- FORD, Susan M. Taxonomy and distribution of the owl monkey. *In*: AOTUS: THE OWL MONKEY. [S. l.]: Elsevier, 1994. p. 1–57.
- FORD, Susan M; DAVIS, Lesa C. Systematics and body size: implications for feeding adaptations in New World monkeys. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 88, n. 4, p. 415–468, 1992.
- FRAGASZY, Dorothy M; VISALBERGHI, Elisabetta; FEDIGAN, Linda M. **The complete capuchin: the biology of the genus Cebus**. [S. l.]: Cambridge University Press, 2004.
- FRAZAO, E da R. Dieta e estratégia de forragear de *Chiropotes satanas chiropotes* (Cebidae: Primates) na Amazônia central Brasileira. **M. Sc. diss., Instituto Nacional de Pesquisa da Amazonia (INPA)**, [s. l.], 1992.
- FREESE, C H *et al.* **Ecology and behavior of neotropical primates**. [S. l.: s. n.], 1981.
- FRÉZAL, Lise; LEBLOIS, Raphael. Four years of DNA barcoding: current advances and prospects. **Infection, Genetics and Evolution**, [s. l.], v. 8, n. 5, p. 727–736, 2008.
- FROEHLICH, J W; SUPRIATNA, Jatna; FROEHLICH, P H. Morphometric analyses of *Ateles*: systematic and biogeographic implications. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 25, n. 1, p. 1–22, 1991.
- FROENICKE, L. Origins of primate chromosomes—as delineated by Zoo-FISH and alignments of human and mouse draft genome sequences. **Cytogenetic and genome research**, [s. l.], v. 108, n. 1–3, p. 122–138, 2004.
- GALTIER, N *et al.* Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. **Molecular ecology**, [s. l.], v. 18, n. 22, p. 4541–4550, 2009.
- GARBINO, Guilherme S T *et al.* Taxonomy of the pygmy marmoset (*Cebuella Gray*, 1866): geographic variation, species delimitation, and nomenclatural notes. **Mammalian Biology**, [s. l.], v. 95, p. 135–142, 2019.

GARBINO, Guilherme S T; MARTINS-JUNIOR, Antonio M G. Phenotypic evolution in marmoset and tamarin monkeys (Cebidae, Callitrichinae) and a revised genus-level classification. **Molecular phylogenetics and evolution**, [s. l.], v. 118, p. 156–171, 2018.

GARBINO, Guilherme S T; SEMEDO, Thiago B F; PANSONATO, André. Notes on the western black-handed tamarin, *Saguinus niger* (É. Geoffroy, 1803)(Primates) from an Amazonia-Cerrado ecotone in central-western Brazil: new data on its southern limits. **Mastozoología neotropical**, [s. l.], v. 22, n. 2, p. 311–318, 2015.

GOODMAN, Morris *et al.* Toward a phylogenetic classification of primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence. **Molecular phylogenetics and evolution**, [s. l.], v. 9, n. 3, p. 585–598, 1998.

GREGORIN, Renato. Taxonomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède (Primates, Atelidae) no Brasil. **Revista brasileira de Zoologia**, [s. l.], v. 23, p. 64–144, 2006.

GROVES, Colin P. Order primates. **Mammal species of the world**, [s. l.], 2005.

GROVES, Colin P. **Primate taxonomy**. [S. l.]: Smithsonian Institution Press, 2001.

HAJIBABAEI, Mehrdad *et al.* DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 103, n. 4, p. 968–971, 2006.

HALL, T A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. **Nucleic acids symposium series**, [s. l.], 1999.

Disponível em:

[http://rnaworld.bio.ku.edu/reprints/main/Hall\(1999\)Nucleic_Acids_Symp_Ser_41,95.%5BBioEdit%5D.pdf](http://rnaworld.bio.ku.edu/reprints/main/Hall(1999)Nucleic_Acids_Symp_Ser_41,95.%5BBioEdit%5D.pdf) file://localhost/Users/horacioschneider/Library/Application Support/Papers2/Articles/1999/Hall/1999 Hall.pdf.

HANIHARA, Tsunehiko; NATORI, Masahito. Preliminary analysis of numerical taxonomy of the genus *Saguinus* based on dental measurements. **Primates**, [s. l.], v. 28, p. 517–523, 1987.

HARADA, M L *et al.* DNA evidence on the phylogenetic systematics of New World monkeys: support for the sister-grouping of *Cebus* and *Saimiri* from two unlinked nuclear genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 4, n. 3, p. 331–349, 1995.

HEBERT, Paul D N *et al.* Identification of birds through DNA barcodes. **PLoS biology**, [s. l.], v. 2, n. 10, p. e312, 2004a.

HEBERT, Paul D N *et al.* Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 101, n. 41, p. 14812–14817, 2004b.

HEBERT, Paul D N; RATNASINGHAM, Sujeevan; DE WAARD, Jeremy R. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely

related species. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 270, n. suppl_1, p. S96–S99, 2003.

HEDGES, S Blair; KUMAR, S. **Discovering the timetree of life**. [S. l.]: The timetree of life. New York: Oxford University Press, 2009.

HERNANDEZ-CAMACHO, J *et al.* **Neotropical primates: Field studies and conservation**. [S. l.: s. n.], 1976.

HERSHKOVITZ, Philip. A preliminary taxonomic review of the South American bearded saki monkeys genus *Chiropotes* (Cebidae, Platyrrhini), with the description of a new subspecies. [s. l.], 1985.

HERSHKOVITZ, Philip. **Living new world monkeys (Platyrrhini)**. [S. l.]: University of Chicago Press, 1977.

HERSHKOVITZ, Philip. Mammals of Northern Colombia, preliminary report no. 4: monkeys (Primates), with taxonomic revisions of some forms. **Proceedings of the United States National Museum**, [s. l.], 1949.

HERSHKOVITZ, Philip. Origin, speciation, and distribution of South American titi monkeys, genus *Callicebus* (Family Cebidae, Platyrrhini). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, [s. l.], p. 240–272, 1988.

HERSHKOVITZ, Philip. Taxonomy of squirrel monkeys genus *Saimiri* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report with description of a hitherto unnamed form. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 7, n. 2, p. 155–210, 1984.

HERSHKOVITZ, Philip. The species of sakis, genus *Pithecia* (Cebidae, Primates), with notes on sexual dichromatism. **Folia Primatologica**, [s. l.], v. 31, n. 1–2, p. 1–22, 1979.

HERSHKOVITZ, Philip. Titis, new world monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary taxonomic review. **Fieldiana Zool**, [s. l.], v. 55, p. 1–109, 1990.

HERSHKOVITZ, Philip. Two new species of night monkeys, genus *Aotus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report on *Aotus* taxonomy. **American journal of primatology**, [s. l.], v. 4, n. 3, p. 209–243, 1983.

HERSHKOVITZ, Philip. Uacaries, new world monkeys of the genus *Cacajao* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary taxonomic review with the description of a new subspecies. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 12, n. 1, p. 1–53, 1987.

HILL, William Charles Osman. **Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy. Cebidae (part B): a Monograph**. [S. l.]: University Press, 1962.

HIRSCH, André *et al.* BDGEOPRIM, Database of geo-referenced localities of neotropical primates. **Neotropical Primates**, [s. l.], v. 10, n. 2, p. 79–84, 2002.

HOULE, Alain. Floating islands: a mode of long-distance dispersal for small and medium-sized terrestrial vertebrates. **Diversity and Distributions**, [s. l.], p. 201–216, 1998.

HOULE, Alain. The origin of platyrrhines: an evaluation of the Antarctic scenario and the floating island model. **American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists**, [s. l.], v. 109, n. 4, p. 541–559, 1999.

JOLY, C A *et al.* **Mata Atlântica: Atlantic Rain Forest**. [S. l.: s. n.], 1991.

KATOH, Kazutaka; ROZEWICKI, John; YAMADA, Kazunori D. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. **Briefings in Bioinformatics**, [s. l.], v. 20, n. 4, p. 1160–1166, 2019. Disponível em: <https://academic.oup.com/bib/article/20/4/1160/4106928>.

KAY, Richard F *et al.* The anatomy of *Dolichocebus gaimanensis*, a stem platyrrhine monkey from Argentina. **Journal of Human Evolution**, [s. l.], v. 54, n. 3, p. 323–382, 2008.

KAY, Richard F. The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae (Platyrrhini, Anthropoidea). In: THE PLATYRRHINE FOSSIL RECORD. [S. l.]: Elsevier, 1990. p. 175–208.

KELLOGG, Remington; GOLDMAN, Edward A. Review of the spider monkeys. **Proceedings of the United States National Museum**, [s. l.], 1944.

KERR, Kevin C R *et al.* Comprehensive DNA barcode coverage of North American birds. **Molecular ecology notes**, [s. l.], v. 7, n. 4, p. 535–543, 2007.

KIERULFF, M C. Behavioral ecology of lion tamarins. **Lion tamarins: biology and conservation**, [s. l.], p. 157–187, 2002.

KIERULFF, M C M *et al.* *Leontopithecus chrysomelas*. **The IUCN red list of threatened species**, [s. l.], 2008.

KIESLING, Natalie M Jameson *et al.* The tempo and mode of New World monkey evolution and biogeography in the context of phylogenomic analysis. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 82, p. 386–399, 2015.

KINZEY, Warren G *et al.* A preliminary field investigation of the yellow handed titi monkey, *Callicebus torquatus torquatus*, in northern Peru. **Primates**, [s. l.], v. 18, p. 159–181, 1977.

KLONISCH, Thomas *et al.* Molecular remodeling of members of the relaxin family during primate evolution. **Molecular Biology and Evolution**, [s. l.], v. 18, n. 3, p. 393–403, 2001.

KURTZMAN, Cletus P. Molecular taxonomy of the yeasts. **Yeast**, [s. l.], v. 10, n. 13, p. 1727–1740, 1994.

LARA, Ariagna *et al.* DNA barcoding of Cuban freshwater fishes: evidence for cryptic species and taxonomic conflicts. **Molecular ecology resources**, [s. l.], v. 10, n. 3, p. 421–430, 2010.

LAVERGNE, Anne *et al.* Phylogeny and phylogeography of squirrel monkeys (genus *Saimiri*) based on cytochrome b genetic analysis. **American Journal of Primatology**:

Official Journal of the American Society of Primatologists, [s. l.], v. 72, n. 3, p. 242–253, 2010.

LEHMAN, Shawn M *et al.* Primate biogeography and ecology on the Sunda Shelf islands: a paleontological and zooarchaeological perspective. **Primate biogeography: progress and prospects**, [s. l.], p. 331–372, 2006.

LIMA, Marcela G M *et al.* Capuchin monkey biogeography: understanding Sapajus Pleistocene range expansion and the current sympatry between Cebus and Sapajus. **Journal of Biogeography**, [s. l.], v. 44, n. 4, p. 810–820, 2017.

LUKHTANOV, Vladimir A *et al.* DNA barcoding Central Asian butterflies: increasing geographical dimension does not significantly reduce the success of species identification. **Molecular ecology resources**, [s. l.], v. 9, n. 5, p. 1302–1310, 2009.

LYNCH ALFARO, Jessica W *et al.* Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. **Journal of biogeography**, [s. l.], v. 39, n. 2, p. 272–288, 2012.

LYNCH ALFARO, Jessica W. **Special issue: Phylogeny and biogeography of Neotropical primates**. [S. l.]: Academic Press Inc., 2015.

MA, N S *et al.* Chromosome polymorphism and banding patterns in the owl monkey (*Aotus*). **Laboratory Animal Science**, [s. l.], v. 26, n. 6 Pt 2, p. 1022–1036, 1976.

MALUKIEWICZ, Joanna *et al.* Phylogeny of the jacchus group of *Callithrix* marmosets based on complete mitochondrial genomes. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 162, n. 1, p. 157–169, 2017.

MARIVAUX, Laurent *et al.* Dental remains of cebid platyrrhines from the earliest late Miocene of Western Amazonia, Peru: Macroevolutionary implications on the extant capuchin and marmoset lineages. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 161, n. 3, p. 478–493, 2016.

MARKMANN, Melanie; TAUTZ, Diethard. Reverse taxonomy: an approach towards determining the diversity of meiobenthic organisms based on ribosomal RNA signature sequences. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 360, n. 1462, p. 1917–1924, 2005.

MARROIG, G *et al.* The smallest anthropoids: the marmoset/callimico radiation (Developments in primatology: progress and prospects). [s. l.], 2009.

MARROIG, Gabriel; CROPP, Susan; CHEVERUD, James M. Systematics and evolution of the *Jacchus* group of marmosets (Platyrrhini). **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 123, n. 1, p. 11–22, 2004.

MARSH, Laura K. A taxonomic revision of the saki monkeys, *Pithecia* Desmarest, 1804. **Neotropical primates**, [s. l.], v. 21, n. 1, p. 1–165, 2014.

MARTINS JR, Antonio M G *et al.* Alu elements and the phylogeny of capuchin (*Cebus* and *Sapajus*) monkeys. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 77, n. 4, p. 368–375, 2015.

- MARTINS-JUNIOR, Antonio Marcio Gomes *et al.* Phylogenetic relationships among Capuchin (Cebidae, Platyrrhini) lineages: An old event of sympatry explains the current distribution of Cebus and Sapajus. **Genetics and Molecular Biology**, [s. l.], v. 41, p. 699–712, 2018.
- MEDEIROS, M A *et al.* Radiation and speciation of spider monkeys, genus Ateles, from the cytogenetic viewpoint. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 42, n. 3, p. 167–178, 1997.
- MEGANATHAN, P R *et al.* Identification of Indian crocodile species through DNA barcodes. **Journal of forensic sciences**, [s. l.], v. 58, n. 4, p. 993–998, 2013.
- MEIRELES, Carla M *et al.* Molecular Phylogeny of Ateline New World Monkeys (Platyrrhini, Atelinae) Based on γ -Globin Gene Sequences: Evidence That Brachyteles Is the Sister Group of Lagothrix. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 12, n. 1, p. 10–30, 1999.
- MENDES, Sérgio Lucena; VIELLIARD, Jacques Marie Edme; DE MARCO, Paulo. The vocal identity of the Callithrix species (Primates, Callitrichidae). **The smallest anthropoids: the marmoset/callimico radiation**, [s. l.], p. 63–84, 2009.
- MERCÊS, Michelle P. *et al.* Morphology and mitochondrial phylogenetics reveal that the Amazon River separates two eastern squirrel monkey species: Saimiri sciureus and S. collinsi. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 82, n. PB, p. 426–435, 2015a.
- MERCÊS, Michelle P. *et al.* Morphology and mitochondrial phylogenetics reveal that the Amazon River separates two eastern squirrel monkey species: Saimiri sciureus and S. collinsi. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 82, n. PB, p. 426–435, 2015b. Disponível em: Acesso em: 17 abr. 2023.
- MEYER, Christopher P; PAULAY, Gustav. DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling. **PLoS biology**, [s. l.], v. 3, n. 12, p. e422, 2005.
- MILLER, Gerrit S. Elliot's Review of the Primates: "A Review of the Primates," by Daniel Giraud Elliot, D. Sc., FRSE, etc. Monographs of the American Museum of Natural History, Vols. 1-3. Three volumes, quarto, with 169 plates (28 colored). New York, published by the American Museum of Natural History (1912), June, 1913. Price, \$30. **Science**, [s. l.], v. 39, n. 992, p. 28–31, 1914.
- MINH, Bui Quang *et al.* IQ-TREE 2: New Models and Efficient Methods for Phylogenetic Inference in the Genomic Era. **Molecular Biology and Evolution**, [s. l.], v. 37, n. 5, p. 1530–1534, 2020. Disponível em: <https://academic.oup.com/mbe/article/37/5/1530/5721363>.
- MITTERMEIER, Russell A; KINZEY, Warren G; MAST, Roderic B. Neotropical primate conservation. **Journal of Human Evolution**, [s. l.], v. 18, n. 7, p. 597–610, 1989.
- MOREIRA, Miguel Angelo Martins; SEUÁNEZ, Héctor N. Mitochondrial pseudogenes and phyletic relationships of Cebuella and Callithrix (Platyrrhini, Primates). **Primates**, [s. l.], v. 40, p. 353–364, 1999.

MORITZ, Craig; CICERO, Carla. DNA barcoding: promise and pitfalls. **PLoS biology**, [s. l.], v. 2, n. 10, p. e354, 2004.

MUNDY, Nicholas I; KELLY, Joanne. Phylogeny of lion tamarins (*Leontopithecus* spp) based on interphotoreceptor retinol binding protein intron sequences. **American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists**, [s. l.], v. 54, n. 1, p. 33–40, 2001.

NAPIER, Prue H. **Catalogue of Primates in the British Museum (Natural History): Families Callitrichidae and Cebidae**. [S. l.]: British Museum (Natural History), 1976. v. 1

NATORI, Masahito. A cladistic analysis of interspecific relationships of *Saguinus*. **Primates**, [s. l.], v. 29, p. 263–276, 1988.

NATORI, Masahito. An analysis of cladistic relationships of *Leontopithecus* based on dental and cranial characters. **Journal of the Anthropological Society of Nippon**, [s. l.], v. 97, n. 2, p. 157–167, 1989.

NATORI, Masahito. Craniometrical variations among eastern Brazilian marmosets and their systematic relationships. **Primates**, [s. l.], v. 35, p. 167–176, 1994.

NATORI, Masahito; HANIHARA, Tsunehiko. An analysis of interspecific relationships of *Saguinus* based on cranial measurements. **Primates**, [s. l.], v. 29, p. 255–262, 1988.

NIEVES, Mariela *et al.* Phylogenetic relationships among some *Ateles* species: the use of chromosomic and molecular characters. **Primates**, [s. l.], v. 46, p. 155–164, 2005.

NOWAK, Ronald M. **Walker's Mammals of the World**. [S. l.]: JHU press, 1999. v. 1

OPAZO, Juan C *et al.* Phylogenetic relationships and divergence times among New World monkeys (Platyrrhini, Primates). **Molecular phylogenetics and evolution**, [s. l.], v. 40, n. 1, p. 274–280, 2006.

OSMAN-HILL, W C. **Primates. Comparative anatomy and taxonomy. IV Cebidae, Part A**. [S. l.]: Edinburgh: University Press. 511p, 1960.

OSTERHOLZ, Martin; WALTER, Lutz; ROOS, Christian. Retropositional events consolidate the branching order among New World monkey genera. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 50, n. 3, p. 507–513, 2009.

PALUMBI, A R; CIPRIANO, F. Species identification using genetic tools: the value of nuclear and mitochondrial gene sequences in whale conservation. **Journal of Heredity**, [s. l.], v. 89, n. 5, p. 459–464, 1998.

PERELMAN, Polina *et al.* A molecular phylogeny of living primates. **PLoS genetics**, [s. l.], v. 7, n. 3, p. e1001342, 2011a.

PERELMAN, Polina *et al.* A molecular phylogeny of living primates. **PLoS genetics**, [s. l.], v. 7, n. 3, p. e1001342, 2011b.

- PERES, Carlos A; PALACIOS, Erwin. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: Implications for animal-mediated seed dispersal. **Biotropica**, [s. l.], v. 39, n. 3, p. 304–315, 2007.
- PEREZ-SWEENEY, Beatriz M *et al.* Examination of the taxonomy and diversification of *Leontopithecus* using the mitochondrial control region. **International Journal of Primatology**, [s. l.], v. 29, p. 245–263, 2008.
- PIECZARKA, J C *et al.* *Aotus* from the southwestern Amazon region is geographically and chromosomally intermediate between *A. azarae boliviensis* and *A. infulatus*. **Primates**, [s. l.], v. 34, p. 197–204, 1993.
- POOK, A G; POOK, G. A field study of the socio-ecology of the Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) in northern Bolivia. **Folia Primatologica**, [s. l.], v. 35, n. 4, p. 288–312, 1981.
- PORTER, Calvin A *et al.* Sequences of the primate ϵ -globin gene: implications for systematics of the marmosets and other New World primates. **Gene**, [s. l.], v. 205, n. 1–2, p. 59–71, 1997.
- PORTER, Leila M *et al.* Taxonomic diversity of *Cebuella* in the western Amazon: Molecular, morphological and pelage diversity of museum and free-ranging specimens. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 175, n. 1, p. 251–267, 2021.
- PORTER, Leila M; CHRISTEN, Anita. Fungus and *Callimico goeldii*: new insights into *Callimico goeldii* behavior and ecology. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews**, [s. l.], v. 11, n. S1, p. 87–90, 2002.
- PORTER, Leila M; GARBER, Paul A. Goeldi's monkeys: a primate paradox? **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews**, [s. l.], v. 13, n. 3, p. 104–115, 2004.
- PULLANDRE, N. *et al.* ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. **Molecular Ecology**, [s. l.], v. 21, n. 8, p. 1864–1877, 2012. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-294X.2011.05239.x>.
- PULLANDRE, Nicolas; BROUILLET, Sophie; ACHAZ, Guillaume. ASAP: assemble species by automatic partitioning. **Molecular Ecology Resources**, [s. l.], v. 21, n. 2, p. 609–620, 2021. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1755-0998.13281>.
- QUEIROZ, Helder L. A new species of capuchin monkey, genus *Cebus* Erxleben 1777 (Cebidae: Primates) from eastern Brazilian Amazonia. *Goeldiana*. **Zool**, [s. l.], v. 15, p. 1–13, 1992.
- RA, MITTERMEIER. Systematics: species and subspecies-an update. **Ecology and behavior of neotropical primates**, [s. l.], v. 2, p. 13–75, 1988.
- RAMIREZ-CERQUERA, J. Reporte de una nueva especie de primate del genero *Aotus* de Colombia. In: , 1983. **Resúmenes de las Comunicaciones Científicas del IX**

Congreso Latinoamericano de Zoología, Arequipa, Perú. [S. l.: s. n.], 1983. p. 9–15.

RATNASINGHAM, Sujeevan; HEBERT, Paul D N. BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). **Molecular ecology notes**, [s. l.], v. 7, n. 3, p. 355–364, 2007.

REIS, N R *et al.* Mamíferos do Brasil, 2ª. edição. **Nelio R. dos Reis, Londrina, Brazil**, [s. l.], 2011.

RIBEIRO, Ieda P *et al.* CCR5 chemokine receptor gene evolution in New World monkeys (Platyrrhini, Primates): implication on resistance to lentiviruses. **Infection, Genetics and Evolution**, [s. l.], v. 5, n. 3, p. 271–280, 2005.

ROBINSON, John G; JANSON, Charles H. 7. Capuchins, Squirrel Monkeys, and Atelines: Socioecological Convergence with Old World Primates. *In: PRIMATE SOCIETIES*. [S. l.]: University of Chicago Press, 2008. p. 69–82.

ROSENBERGER, Alfred L. Evolutionary morphology, platyrrhine evolution, and systematics. **The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology**, [s. l.], v. 294, n. 12, p. 1955–1974, 2011.

ROSENBERGER, Alfred L. Fossil New World monkeys dispute the molecular clock. **Journal of Human Evolution**, [s. l.], v. 13, n. 8, p. 737–742, 1984.

ROSENBERGER, Alfred L. New World Monkey nightmares: Science, art, use, and abuse (?) in platyrrhine taxonomic nomenclature. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 74, n. 8, p. 692–695, 2012.

ROSENBERGER, Alfred L *et al.* Platyrrhine ecophylogenetics in space and time. **South American primates: Comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation**, [s. l.], p. 69–113, 2009.

ROSENBERGER, Alfred L. Systematics: the higher taxa. **Ecology and behavior of neotropical primates**, [s. l.], p. 9–27, 1981.

ROSENBERGER, A L. Xenothrix and ceboid phylogeny. **Journal of Human Evolution**, [s. l.], v. 6, n. 5, p. 461–481, 1977.

ROSENBERGER, Alfred L; COIMBRA-FILHO, Ademar F. Morphology, taxonomic status and affinities of the lion tamarins, *Leontopithecus* (Callitrichinae, Cebidae). **Folia Primatologica**, [s. l.], v. 42, n. 3–4, p. 149–179, 1984.

ROSENBERGER, Alfred L; SETOBUCHI, T; SHIGEHARA, N. The fossil record of callitrichine primates. *In: THE PLATYRRHINE FOSSIL RECORD*. [S. l.]: Elsevier, 1990. p. 209–236.

ROSENBERGER, Alfred L; STRIER, Karen B. Adaptive radiation of the ateline primates. **Journal of Human Evolution**, [s. l.], v. 18, n. 7, p. 717–750, 1989.

RUIZ-GARCÍA, M *et al.* Can mitochondrial DNA, nuclear microsatellite DNA and cranial morphometrics accurately discriminate different *Aotus* species (Cebidae)? Some insights on population genetics parameters and the phylogeny of the night

monkeys. **Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of the neotropical primates.**(M. Ruiz-García and JM Shostell, eds.). **Nova Science Publishers, New York**, [s. l.], p. 287–344, 2016.

RUIZ-GARCIA, Manuel *et al.* Molecular phylogenetics and phylogeography of all the Saimiri taxa (Cebidae, Primates) inferred from mt COI and COII gene sequences. **Primates**, [s. l.], v. 56, p. 145–161, 2015.

RYLANDS, A B. A species list for the New World primates (Platyrrhini): distribution by country, endemism, and conservation status according to the Mace-Lande system. **Neotropical Primates**, [s. l.], p. 113–160, 1995.

RYLANDS, Anthony B. An assessment of the diversity of New World primates. **Neotropical primates**, [s. l.], v. 8, p. 61–93, 2000.

RYLANDS, Anthony B. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 38, n. 1, p. 5–18, 1996.

RYLANDS, Anthony B *et al.* Taxonomic review of the new world tamarins (primates: Callitrichidae). **Zoological journal of the Linnean Society**, [s. l.], v. 177, n. 4, p. 1003–1028, 2016.

RYLANDS, Anthony B; ANZENBERGER, Gustl. **Introduction: new world primates**. [S. l.]: Wiley Online Library, 2012.

RYLANDS, Anthony B; MITTERMEIER, R A. Family Callitrichidae (marmosets and tamarins). **Handbook of the mammals of the world**, [s. l.], v. 3, p. 262–346, 2013.

RYLANDS, Anthony B; MITTERMEIER, Russell A. The diversity of the New World primates (Platyrrhini): an annotated taxonomy. **South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation**, [s. l.], p. 23–54, 2009.

SALEM, Abdel-Halim *et al.* Alu elements and hominid phylogenetics. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 100, n. 22, p. 12787–12791, 2003.

SANMARTÍN, Isabel; RONQUIST, Fredrik. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. **Systematic biology**, [s. l.], p. 216–243, 2004.

SAVAGE, Robert J G; LONG, Michael R. Mammal evolution: an illustrated guide. **(No Title)**, [s. l.], 1986.

SCHMITZ, Axel; RIESNER, Detlev. Purification of nucleic acids by selective precipitation with polyethylene glycol 6000. **Analytical Biochemistry**, [s. l.], v. 354, n. 2, p. 311–313, 2006. Disponível em:
<https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003269706001795>.

SCHNEIDER, Horacio *et al.* A molecular analysis of the evolutionary relationships in the Callitrichinae, with emphasis on the position of the dwarf marmoset. **Zoologica Scripta**, [s. l.], v. 41, n. 1, p. 1–10, 2012.

- SCHNEIDER, Horácio *et al.* Can molecular data place each neotropical monkey in its own branch?. **Chromosoma**, [s. l.], v. 109, n. 8, p. 515–523, 2001.
- SCHNEIDER, Horacio. The current status of the New World monkey phylogeny. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [s. l.], v. 72, p. 165–172, 2000.
- SCHNEIDER, H; ROSENBERGER, A L. Molecules, morphology, and platyrrhine systematics. **Adaptive radiations of neotropical primates**, [s. l.], p. 3–19, 1996.
- SCHNEIDER, Horacio; SAMPAIO, Iracilda. **The systematics and evolution of New World primates - A review**. [S. l.]: Academic Press Inc., 2015.
- SENA, Leonardo *et al.* Mitochondrial COII gene sequences provide new insights into the phylogeny of marmoset species groups (Callitrichidae, Primates). **Folia Primatologica**, [s. l.], v. 73, n. 5, p. 240–251, 2002.
- SERRANO-VILLAVICENCIO, José Eduardo; VENDRAMEL, Rafaela Lumi; SINICIATO TERRA GARBINO, Guilherme. Species, subspecies, or color morphs? Reconsidering the taxonomy of Callicebus Thomas, 1903 in the Purus–Madeira interfluvium. **Primates**, [s. l.], v. 58, p. 159–167, 2017.
- SEUÁNEZ, HÉCTOR N *et al.* Genetics and evolution of lion tamarins. **Lion tamarins: biology and conservation. Smithsonian Institution Press, Washington, DC**, [s. l.], p. 117–132, 2002.
- SEUÁNEZ, Héctor N *et al.* The Callimico goeldii (Primates, Platyrrhini) genome: karyology and middle repetitive (LINE-1) DNA sequences. **Chromosoma**, [s. l.], v. 98, p. 389–395, 1989.
- SEUÁNEZ, H N; BONVICINO, Cibele R; MOREIRA, M A M. The primates of the Neotropics: genomes and chromosomes. **Cytogenetic and Genome Research**, [s. l.], v. 108, n. 1–3, p. 38–46, 2004.
- SILVA, JUNIOR J S. Especiação nos macacos-pregos e caiararas, gênero Cebus Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae). **PhD thesis. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro**, [s. l.], 2001.
- SILVA, Felipe E *et al.* In search of a meaningful classification for Amazonian marmosets: Should dwarf marmosets be considered Mico congenetics?. **Zoologica Scripta**, [s. l.], v. 47, n. 2, p. 133–143, 2018.
- SILVA, Barbara T F *et al.* Protein electrophoretic variability in Saimiri and the question of its species status. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 29, n. 3, p. 183–193, 1993.
- SILVA JÚNIOR, J S; FIGUEIREDO, W M B. Pithecíneos: uma última fronteira amazônica, Revisão sistemática dos cuxiús, gênero Chiropotes Lesson, 1840 (Primates, Pithecidae). In: , 2002. **Congresso Brasileiro de Primatologia**. [S. l.: s. n.], 2002. p. 21.
- SIMONS, Elwyn L. Primate evolution. **An Introduction to Man's Place in Nature**, [s. l.], 1972.

SIMPSON, George Gaylord. **The principles of classification and a classification of mammals**. [S. l.]: American Museum of Natural History, 1945. v. 85

SINGER, Silke S *et al.* Molecular cladistic markers in New World monkey phylogeny (Platyrrhini, Primates). **Molecular phylogenetics and evolution**, [s. l.], v. 26, n. 3, p. 490–501, 2003.

SPÖRI, Yann *et al.* Software for Systematics and Evolution KoT: an automatic implementation of the K/θ method for species delimitation. [s. l.], 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1101/2021.08.17.454531>.

SPRINGER, Mark S *et al.* Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. **PloS one**, [s. l.], v. 7, n. 11, p. e49521, 2012.

STEIPER, Michael E; RUVOLO, Maryellen. New World monkey phylogeny based on X-linked G6PD DNA sequences. **Molecular phylogenetics and evolution**, [s. l.], v. 27, n. 1, p. 121–130, 2003.

STEIPER, Michael E; YOUNG, Nathan M. Primate molecular divergence dates. **Molecular phylogenetics and evolution**, [s. l.], v. 41, n. 2, p. 384–394, 2006.

STEVENSON, Miranda F. The marmosets, genus *Callithrix*. **Ecology and behavior of neotropical primates**, [s. l.], v. 2, p. 131–222, 1988.

STEVENSON, Pablo R; GUZMÁN-CARO, Diana C. Nutrient transport within and between habitats through seed dispersal processes by woolly monkeys in north-western Amazonia. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 72, n. 11, p. 992–1003, 2010.

STOECKLE, M *et al.* Taxonomy, DNA, and the barcode of life,” Draft conference report. In: , 2003. **Rubinoff DNA Barcodes and Conservation Barcode Conference**. [S. l.: s. n.], 2003.

STRIER, Karen B. Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 88, n. 4, p. 515–524, 1992.

SUSSMAN, Robert W. **Primate ecology and social structure: New World monkeys**. [S. l.]: Pearson Custom Pub., 2000. v. 2

TAGLIARO, Claudia H *et al.* Marmoset phylogenetics, conservation perspectives, and evolution of the mtDNA control region. **Molecular biology and evolution**, [s. l.], v. 14, n. 6, p. 674–684, 1997.

TAGLIARO, Claudia Helena *et al.* Molecular phylogeny of the genus *Saguinus* (Platyrrhini, Primates) based on the ND1 mitochondrial gene and implications for conservation. **Genetics and Molecular Biology**, [s. l.], v. 28, p. 46–53, 2005.

TAGLIARO, Claudia Helena *et al.* Molecular studies of *Callithrix pygmaea* (Primates, Platyrrhini) based on transferrin intronic and ND1 regions: implications for taxonomy and conservation. **Genetics and molecular biology**, [s. l.], v. 23, p. 729–737, 2000.

THI HOANG, Diep *et al.* UFBoot2: Improving the Ultrafast Bootstrap Approximation. **Mol. Biol. Evol**, [s. l.], v. 35, n. 2, p. 518–522, 2017. Disponível em: <http://www.iqtree.org>.

THORINGTON JR, Richard W. The taxonomy and distribution of squirrel monkeys (Saimiri). *In*: HANDBOOK OF SQUIRREL MONKEY RESEARCH. [S. l.]: Springer, 1985. p. 1–33.

TIRIRA, Diego. **Mamíferos del Ecuador: guía de campo**. [S. l.]: Ediciones Murciélagos Blanco, 2007. v. 6

TRIVEDI, Subrata *et al.* Molecular phylogeny of oysters belonging to the genus *Crassostrea* through DNA barcoding. **J Entomol Zool Stud**, [s. l.], v. 3, n. 1, p. 21–26, 2015.

VALLADARES-PADUA, C. Black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*): Status and Conservation. Master's thesis. **University of Florida, Gainesville**, [s. l.], 1987.

VAN ROOSMALEN, Marc G M *et al.* **A new and distinctive species of marmoset (Callitrichidae, Primates) from the lower Rio Aripuanã, state of Amazonas, central Brazilian Amazonia**. [S. l.]: Goeldiana zoologia, 1998.

VAN ROOSMALEN, Marc G M. The bearded sakis, genus *Chiropotes*. **Ecology and behavior of neotropical primates**, [s. l.], p. 419–442, 1981.

VAN ROOSMALEN, M G M; VAN ROOSMALEN, T. An eastern extension of the geographical range of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. **Neotropical Primates**, [s. l.], v. 5, n. 1, p. 3–6, 1997.

VAN ROOSMALEN, Marc G M; VAN ROOSMALEN, Tomas. The description of a new marmoset genus, *Callibella* (Callitrichinae, Primates), including its molecular phylogenetic status. **Neotropical Primates**, [s. l.], v. 11, n. 1, p. 1–10, 2003.

VAN ROOSMALEN, Marc G M; VAN ROOSMALEN, Tomas; MITTERMEIER, Russell A. A taxonomic review of the titi monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the description of two new species, *Callicebus bernhardi* and *Callicebus stephennashi*, from Brazilian Amazonia. **Neotropical Primates**, [s. l.], v. 10, n. sSuppl, 2002.

VANDEBERG, John L *et al.* Genetic relationships among three squirrel monkey types: implications for taxonomy, biomedical research, and captive breeding. **American Journal of Primatology**, [s. l.], v. 22, n. 2, p. 101–111, 1990.

VÀSÀRHELYI, Krisztina. The nature of relationships among founders in the captive population of Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*). **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews**, [s. l.], v. 11, n. S1, p. 155–158, 2002.

VAUGHAN, Terry A; RYAN, James M; CZAPLEWSKI, Nicholas J. **Mammalogy**. [S. l.]: Jones & Bartlett Publishers, 2013.

VELOSO, Henrique Pimenta. Atlas florestal do Brasil. [s. l.], 1966.

VENCES, Miguel *et al.* Deciphering amphibian diversity through DNA barcoding: chances and challenges. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 360, n. 1462, p. 1859–1868, 2005.

VIANA, Maria Carolina *et al.* MECP2, a gene associated with Rett syndrome in humans, shows conserved coding regions, independent Alu insertions, and a novel transcript across primate evolution. **BMC genetics**, [s. l.], v. 16, n. 1, p. 1–11, 2015.

VILLALOBOS, Federico; VALERIO, Alejandro A; RETANA, Axel P. A phylogeny of howler monkeys (Cebidae: Alouatta) based on mitochondrial, chromosomal and morphological data. **Revista de Biología Tropical**, [s. l.], v. 52, n. 3, p. 665–677, 2004.

VIVO, M de. Taxonomia de Callithrix Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates). [s. l.], 1992.

WARD, Robert D *et al.* DNA barcoding Australia's fish species. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 360, n. 1462, p. 1847–1857, 2005a.

WARD, Robert D *et al.* DNA barcoding Australia's fish species. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 360, n. 1462, p. 1847–1857, 2005b. Disponível em:
<https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2005.1716>.

WILSON, Kenneth H. Molecular biology as a tool for taxonomy. **Clinical infectious diseases**, [s. l.], v. 20, n. Supplement_2, p. S117–S121, 1995.

WILSON, Don E; REEDER, DeeAnn M. **Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference**. [S. l.]: JHU press, 2005. v. 1

ZHANG, Jiajie *et al.* A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. **Bioinformatics**, [s. l.], v. 29, n. 22, p. 2869–2876, 2013.

ZHANG, Jun-Bin; HANNER, Robert. DNA barcoding is a useful tool for the identification of marine fishes from Japan. **Biochemical Systematics and Ecology**, [s. l.], v. 39, n. 1, p. 31–42, 2011.

ZUNINO, G E. Alouatta caraya: Relations among habitat, density and social organization. **Primate Report**, [s. l.], v. 61, p. 37–46, 2001.

ANEXO I

Tabela S1: Resultados por espécie para cada método (ABGD, ASAP, bPTP, GMYC, KoT) utilizado na delimitação dos táxons.

D: dividido, A: agrupado, X: delimitado, DI: distância intraespecífica.

Táxon	ABGD	ASAP	bPTP	GMYC	KoT	DI
<i>Alouatta belzebul</i>	D	D	D	D	D	4,8
<i>Alouatta caraya</i>	D	D	D	D	D	4,6
<i>Alouatta discolor</i>	X	X	X	D	X	
<i>Alouatta guariba clamitans</i>	X	X	X	D	D	
<i>Alouatta macconelli</i>	A	A	A	A	A	
<i>Alouatta palliata</i>	X	X	X	D	D	
<i>Alouatta seniculus spp.</i>	D	D	D	D	D	4,4
<i>Alouatta seniculus juara</i>	A	X	X	D	X	
<i>Alouatta seniculus puruensis</i>	D	D	D	D	D	4,3
<i>Aotus azarae spp.</i>	A	A	D	X	D	0,5
<i>Aotus azarae boliviensis</i>	A	A	D	A	D	0,5
<i>Aotus azarae infulatus</i>	A	A	A	A	D	
<i>Aotus griseimembra</i>	X	X	X	X	X	
<i>Aotus lemurinus</i>	X	X	X	X	X	
<i>Aotus nancymae</i>	D	X	X	X	D	1,2
<i>Aotus nigriceps</i>	D	D	D	A	D	0,8
<i>Aotus vociferans</i>	D	D	D	D	D	5,3
<i>Ateles belzebuth</i>	A	A	A	A	A	
<i>Ateles chamek</i>	A	X	A	D	D	3,7
<i>Ateles geoffroy</i>	X	X	X	A	X	
<i>Ateles marginatus</i>	A	X	X	D	X	
<i>Ateles paniscus</i>	D	D	D	D	D	3,5
<i>Cacajao ayresi</i>	A	X	X	X	D	
<i>Cacajao calvus calvus</i>	D	D	D	X	D	3,9
<i>Cacajao calvus novaesi</i>	X	X	X	X	X	
<i>Cacajao calvus rubicundus</i>	X	D	D	X	D	1,5
<i>Cacajao calvus ucayalli</i>	X	X	X	X	D	
<i>Cacajao hosomi</i>	X	X	X	X	X	
<i>Cacajao melanocephalus</i>	X	X	X	X	D	
<i>Callicebus caligatus</i>	X	A	X	X	D	
<i>Callicebus cinerascens</i>	X	X	X	X	D	
<i>Callicebus dubius</i>	X	A	X	X	X	

<i>Callicebus nigrifrons</i>	X	X	D	X	D	
<i>Callicebus personatus</i>	X	X	X	X	D	
<i>Callimico goeldii</i>	X	X	X	X	X	
<i>Callithrix aurita</i>	X	X	X	X	X	
<i>Callithrix geoffroyi</i>	X	X	D	X	D	0,4
<i>Callithrix jacchus</i>	D	D	D	D	D	10,9
<i>Callithrix kuhlii</i>	D	D	D	X	D	0,7
<i>Callithrix penicilata</i>	D	D	D	X	D	2,7
<i>Cebuella pygmaea niveiventris</i>	D	A	X	X	D	1,0
<i>Cebuella pygmaea pygmaea</i>	D	D	D	X	D	6,6
<i>Cebus albifrons</i>	D	D	D	A	D	
<i>Cebus kaapori</i>	X	X	X	X	X	
<i>Cebus olivaceus</i>	A	A	A	X	D	
<i>Cebus unicolor</i>	A	A	D	X	D	1,0
<i>Cheracebus lucifer</i>	X	X	X	X	D	
<i>Cheracebus lugens</i>	D	D	X	X	D	
<i>Cheracebus purinus</i>	X	A	X	X	D	
<i>Cheracebus regulus</i>	X	X	X	X	D	
<i>Cheracebus torquatus</i>	D	D	D	X	D	3,7
<i>Chiropotes albinasus</i>	X	X	D	X	X	
<i>Chiropotes chiropotes</i>	X	X	X	X	D	
<i>Chiropotes israelita</i>	X	X	X	X	X	
<i>Chiropotes satanas</i>	D	D	D	X	D	5,1
<i>Chiropotes utahicki</i>	X	X	X	X	D	
<i>Lagothrix lagotricha</i>	D	D	D	D	D	1,6
<i>Leontocebus fuscicollis</i>	D	D	X	X	D	
<i>Leontocebus nigricollis</i>	X	X	X	X	X	
<i>Leontocebus wedelli</i>	X	X	X	X	X	
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	X	X	X	X	X	
<i>Leontopithecus rosalia</i>	X	X	X	X	X	
<i>Mico argentatus</i>	X	X	X	X	D	
<i>Mico emiliae</i>	D	D	D	D	D	2,6
<i>Mico humeralifer</i>	D	D	D	D	D	11,6
<i>Mico humilis</i>	X	X	X	X	X	
<i>Mico saterei</i>	A	A	X	X	X	
<i>Mico sp.</i>	X	X	X	X	X	
<i>Pithecia albicans</i>	A	X	X	X	X	
<i>Pithecia sp.</i>	A	X	X	X	D	
<i>Pithecia irrorata hirsuta</i>	A	X	X	X	X	

<i>Pithecia irrorata irrorata</i>	A	X	X	X	D	
<i>Pithecia mittermeieri</i>	A	X	X	X	X	
<i>Pithecia monachus</i>	A	X	X	X	D	
<i>Pithecia pissinatti</i>	A	X	X	X	X	
<i>Pithecia pithecia chrysocephala</i>	A	X	X	X	X	
<i>Pithecia pithecia pithecia</i>	A	X	X	X	D	
<i>Plecturocebus bernhardii</i>	D	D	X	X	D	1,3
<i>Plecturocebus brunneus</i>	X	X	X	X	D	
<i>Plecturocebus cupreus</i>	D	X	D	X	D	1,5
<i>Plecturocebus grovesi</i>	X	X	X	X	D	
<i>Plecturocebus hoffmansi</i>	X	X	X	X	D	
<i>Plecturocebus miltoni</i>	D	D	X	X	D	1,5
<i>Plecturocebus moloch</i>	D	A	X	X	D	2,1
<i>Plecturocebus vieirai</i>	X	X	X	X	D	
<i>Saguinus bicolor</i>	X	X	X	X	D	
<i>Saguinus geoffroy</i>	X	X	X	X	X	
<i>Saguinus imperator</i>	D	D	X	X	D	1,9
<i>Saguinus inustus</i>	X	X	X	X	D	
<i>Saguinus labiatus</i>	X	X	X	X	X	
<i>Saguinus midas</i>	D	D	X	X	D	2,5
<i>Saguinus mystax</i>	D	D	D	X	D	2,2
<i>Saguinus niger</i>	X	X	X	X	D	
<i>Saguinus oedipus</i>	X	X	X	X	D	
<i>Saimiri boliviensis</i>	X	X	X	X	D	
<i>Saimiri boliviensis peruviansis</i>	D	X	X	X	X	
<i>Saimiri cassiquiarensis</i>	A	X	D	D	D	0,5
<i>Saimiri macrodon</i>	X	X	X	X	D	
<i>Saimiri oerstedii</i>	X	X	X	X	X	
<i>Saimiri sciureus</i>	D	D	X	X	D	2,5
<i>Saimiri ustus</i>	D	D	X	X	D	2,5
<i>Sapajus apella</i>	A	A	A	D		
<i>Sapajus cay</i>	A	X	X	X	D	
<i>Sapajus flavius</i>	A	X	X	X	D	
<i>Sapajus libidinosus</i>	A	X	X	X	D	
<i>Sapajus macrocephalus</i>	A	X	X	X	D	
<i>Sapajus nigrinus</i>	X	D	D	X	D	3,6
<i>Sapajus xathosternus</i>	D	D	D	X	D	2,2