

JOSÉ EDUARDO SILVA PEREIRA

PADRÕES E PROCESSOS NA EVOLUÇÃO DE PRIMATAS NEOTROPICAIS
(PLATYRRHINI, PRIMATES)

CURITIBA

2013

JOSÉ EDUARDO SILVA PEREIRA

PADRÕES E PROCESSOS NA EVOLUÇÃO DE PRIMATAS NEOTROPICAIS
(PLATYRRHINI, PRIMATES)

Tese apresentada ao Curso de Pós-graduação em Zoologia, do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Fernando C. Passos.

Co-orientador: Prof. Dr. Márcio R. Pie

CURITIBA

2013



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação Zoologia



TERMO DE APROVAÇÃO

JOSÉ EDUARDO SILVA PEREIRA

“Padrões e Processos na Evolução de Primatas Neotropicais (Platyrrhini, Primates)”

Tese aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas - Zoologia do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela seguinte Banca Examinadora:

Fernando C. Camargo

Professor Dr. Fernando de Camargo Passos (Orientador)

Eduardo Andrade Botelho de Almeida

Professor Dr. Eduardo Andrade Botelho de Almeida (USP)
Membro Externo

Leonardo de Carvalho Oliveira

Professor Dr. Leonardo de Carvalho Oliveira (UFRJ)
Membro Externo

Guilherme Schnell e Schühli

Professor Dr. Guilherme Schnell e Schühli (Embrapa/PR)

Marcos Soares Barbeitos

Professor Dr. Marcos Soares Barbeitos
Membro Interno

Curitiba, 28 de Agosto de 2013

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia/UFPR
Setor de Ciências Biológicas - Departamento de Zoologia
Caixa Postal 19020 - CEP 81531-980 - Curitiba - Paraná
Telefone/FAX +55 (0**41) 3361-1641

Dedico este trabalho ao Marco Aurélio Busse Pereira.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha esposa Grazielle Weiss pela paciência e carinho.

À minha mãe Regina Maria Silva Pereira, irmãos Luiz Filipe e Pedro Henrique, e cunhadas Paulinha Fabris e Ly Kalluf, e sobrinha e afilhada Aninha Luiza.

Ao Ricardo Belmonte-Lopes pela imprescindível e paciente ajuda em diferentes etapas deste trabalho.

À Patrícia Regina Stroher pela ajuda no Laboratório.

Ao Andreas Luiz Schwarz Meyer por ter me ensinado alguns truques no ArcGis.

Ao meu orientador Fernando de Camargo Passos.

Ao meu co-orientador Marcio Roberto Pie.

Ao ICMBio pelo apoio logístico no Parque Nacional de Superagui.

Ao Marcelo C. Bresolin por todo apoio no Parque Nacional do Superagui.

À Guadalupe Vivekananda por todo apoio no Parque Nacional do Superagui.

Aos colegas e amigos fundamentais em campo: Fernando G. Barriento, Thiago Silvestre, e Andreas L. S. Meyer.

Ao Carlos Pequeno, pela ajuda no mato.

Ao ICMBio pela licença de coleta.

À CAPES pelas 48 bolsas concedidas.

Ao Programa de Pós Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Paraná

Aos Doutores Eduardo A. E. Almeida, Leonardo de Carvalho Oliveira, Guilherme Schühli, Marcos S. Barbeitos, e Maurício O. Moura por terem gentilmente aceitado o convite para participar da banca avaliadora deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO.....	xv
ABSTRACT.....	xvii
CAPÍTULO 1.....	1
RESUMO.....	2
ABSTRACT.....	4
INTRODUÇÃO.....	6
MATERIAL E MÉTODOS.....	10
<i>Classificação taxonômica.....</i>	10
<i>Amostragem de táxons e genes: justificativa.....</i>	10
<i>Esquemas de partição e seleção de modelos.....</i>	11
<i>Análises filogenéticas e tempos de divergência.....</i>	13
<i>Análises biogeográficas.....</i>	15
RESULTADOS.....	20
<i>Relações filogenéticas e tempos de divergência em Platyrrhini.....</i>	20
<i>Análises biogeográficas.....</i>	22
DISCUSSÃO.....	25
<i>Relações filogenéticas e tempos de divergência em Platyrrhini.....</i>	25

<i>Estase morfológica ou sucessivas irradiações?</i>	29
<i>Biogeografia Histórica de Platyrrhini: conexões entre a Amazônia e a Mata Atlântica</i>	31
<i>Biogeografia Histórica de Platyrrhini: os primatas Transandinos e da América Central</i>	39
CONCLUSÃO.....	46
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	48
CAPÍTULO 2.....	61
RESUMO.....	62
ABSTRACT.....	64
INTRODUÇÃO.....	66
MATERIAL E MÉTODOS.....	74
<i>Táxons amostrados e genes utilizados</i>	74
<i>PCR e sequenciamento dos genes do MLCP</i>	76
<i>Alinhamento de sequências de DNA</i>	78
<i>Seleção de esquemas de particionamento e modelos evolutivos</i>	79
<i>Análises filogenéticas</i>	79
<i>Análises dos tempos de divergência</i>	80
RESULTADOS.....	83

<i>Distâncias genéticas entre pares de sequências</i>	83
<i>Análises filogenéticas</i>	85
<i>Análise dos tempos de divergência</i>	88
DISCUSSÃO.....	91
<i>Relações filogenéticas em Callitrichidae com ênfase nos micos-leões</i>	91
<i>Tempos de divergência em micos-leões</i>	92
<i>Evolução dos micos-leões no tempo e no espaço</i>	95
CONCLUSÃO.....	102
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	104
ANEXOS.....	116
Tabela A1. Número de acesso (Genbank) das sequências de DNA utilizadas neste estudo.....	116
Tabela A2. Taxonomia dos táxons terminais utilizados neste estudo. *Indica nomes reconhecidos em Groves (2005). Os demais táxons foram escritos de acordo com Rylands & Mittermeier (2009) e Rylands et al. (2012).....	123
Tabela A3. Distribuição geográfica dos terminais analisados. *Alouatta belzebul apresenta populações disjuntas no Nordeste do Brasil.....	125

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.** Distriuição geográfica de Platyrrhini viventes (cinza escuro), e algumas localidades onde foram encontrados fósseis Platyrrhini (pontos vermelhos). A distribuição geográfica foi obtida pela sobreposição dos shapes de todas as espécies de Platyrrhini disponibilizadas pela IUCN (2012). Pontos das localidades de fósseis tirados de Tejedor (2008)..... 7
- Figura 2.** Proposta de áreas utilizadas para enquadrar as distribuições geográficas dos Primatas e realizar as análises biogeográficas..... 17
- Figura 3.** Cronograma de Platyrrhini inferido por análise Bayesiana através do BEAST. Os ramos são proporcionais ao tempo e foram obtidos aplicando um relógio molecular relaxado não correlacionado com distribuição log-normal. As barras sobre os nós correspondem ao intervalo HPD 95%. Cada nó na árvore foi numerado e listado na Tabela 3, onde estão descritos as idades, os intervalos de 95% da idade (HPD), as probabilidades posteriores, e as probabilidades das transições de áreas ancestrais pelos modelos S-DIVA e DEC..... 20
- Figura 4.** Reconstrução da evolução de distribuição geográfica por análise de verossimilhança (LAGRANGE) utilizando o modelo DEC. Os círculos pequenos nos terminais representam suas distribuições geográficas atuais, as quais estão descritas na coluna da esquerda abaixo da árvore. A coluna da direita descreve as áreas ancestrais para os nós da filogenia conforme inferidas pelo LAGRANGE..... 23
- Figura 5.** Otimização das áreas ancestrais dos nós da filogenia de Platyrrhini inferidas pelo método S-DIVA..... 24

Figura 6. Diagrama representando a distribuição geográfica da Amazônia (xadrez), Cerrado (pontilhado), Caatinga (hachurado 90°), e Mata Atlântica (hachurado 45°). AM= Amazônia; MA= Mata Atlântica. Análises filogenéticas demonstraram que grupos irmãos de Platyrrhini se diversificaram dentro de biomas (a) e entre biomas (b). Exemplos de (a): Sub-família Pitheciinae na Amazônia (nó 14, Fig. 6), gênero *Leontopithecus* (nó 54) na Mata Atlântica. Exemplos de (b): Família Callitrichidae (nó 55), *Brachyteles/Lagothrix* (nó 21), gênero *Callicebus* (nó 10). O padrão exemplificado em (b), tendo sido demonstrado para diferentes grupos ao longo do Mioceno sugere conexões bióticas entre os dois biomas. Exemplo modificado de Costa (2003)..... 34

Figura 7. Distribuição geográfica e relacionamento filogenético da sub-tribo Callitrichina. As distribuições geográficas estão sobrepostas aos biomas relevantes à evolução do clado. Amazônia (xadrez), Cerrado (pontilhado), Caatinga (hachurado 90°), e Mata Atlântica (hachurado 45°). Possivelmente existiu uma rota de fluxo biótico conectando a Amazônia e a Mata Atlântica passando pelo Cerrado e Caatinga antes de 4.61 Ma, uma vez que um evento vicariante foi inferido para o nó que separou os saguis da Mata Atlântica (*Callithrix*) dos saguis da Amazônia (*Cebuella* e *Mico*)..... 36

CAPÍTULO 2

Figura 1. Distribuição geográfica do gênero *Leontopithecus*. As porções em azul representam as distribuições potenciais das quatro espécies..... 68

Figura 2. As quatro espécies de micos-leões com seus padrões de coloração. A – *Leontopithecus chrysomelas* (mico-leão-de-cara-dourada), B – *Leontopithecus chrysopygus* (mico-leão-preto), C – *Leontopithecus rosalia* (mico-leão-dourado), D

– <i>Leontopithecus caissara</i> (mico-leão-de-cara-preta). Ilustrações: Stephen Nash, In: Mittermeier et al. (2007)	70
Figura 3. Os centros de endemismo da Serra do Mar propostos por Kinzey (1982). Sentido Norte-Sul: 1 – Centro Bahia; 2 – Centro Rio Doce; 3 – Centro Paulista. As distribuições dos micos-leões são oriundas dos shapes disponibilizados pela IUCN (2012)	73
Figura 4. Filogenia molecular das espécies de <i>Leontopithecus</i> enraizada em <i>Cebus/Saimiri</i> . Os nós estão assinalados com os valores de probabilidade posterior obtidos por Inferência Bayesiana. Árvore inferida com base em matriz concatenada de três genes (MC1R, TRIM5 e D-LOOP)	87
Figura 5. Filogenia molecular das espécies de <i>Leontopithecus</i> enraizada em <i>Cebus/Saimiri</i> . Os nós estão assinalados com os valores de bootstrap na árvore consenso de máxima verossimilhança. Árvore inferida com base em matriz concatenada de três genes (MC1R, TRIM5 e D-LOOP)	87
Figura 6. Filogenia molecular das espécies de <i>Leontopithecus</i> enraizada em <i>Cebus albifrons</i> . Os nós estão assinalados com os valores de bootstrap obtidos a partir da árvore consenso de máxima parcimônia.....	88
Figura 7. Filogenia molecular e tempos de divergência das espécies de <i>Leontopithecus</i> e gêneros de Callitrichidae, enraizada em <i>Cebus/Saimiri</i> . Os números antecedendo os nós foram colocados em ordem arbitrária para serem referenciados com informações das análises na Tabela 3.4.....	89
Figura 8. Otimização dos eventos biogeográficos da filogenia de Platyrrhini inferida pelo modelo S-DIVA (Yu et al., 2010). Os círculos plotados no cladograma representam as probabilidades de eventos de transição de áreas ancestrais em relação às distribuições geográficas atuais.....	90

- Figura 9.** Mapa dos contatos pretéritos da Amazônia com a Floresta Atlântica segundo Batalha-Filho et al. (2013). A seta cinza escura corresponde ao contato mais antigo, datado entre o Mioceno Médio e Tardio. A seta preta corresponde ao contato mais recente, datado entre o Plioceno e o Pleistoceno. A seta pontilhada corresponde a padrões menos comuns. Este mapa foi elaborado a partir de análises filogenéticas e dados distribucionais de aves Suboscines. Esta figura foi extraída sem modificações de Batalha-Filho et al. (2013) 99
- Figura 10.** Distribuição atual dos gêneros de Callitrichidae, com a filogenia da família plotada..... 101

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Porcentagem de genes amostrados entre os táxons, número de pares de base por gene e número de éxons, íntrons e regiões não traduzidas (RNT) por gene..... 12

Tabela 2. Seleção de esquemas de particionamento e modelos de substituição de nucleotídeos utilizando o programa PartitionFinder. P1, P2, e P3 referem-se às posições nos códons. UTR são a regiões não traduzidas..... 13

Tabela 3. Sumário dos parâmetros dos nós da Figura 6, e das reconstruções de áreas ancestrais das Figuras 7 e 8. A=América Central/Transandina, B=Andes (não reconstruído), C=Amazônia, D=Escudo das Guianas/Lhanos, E=Cerrado/Chaco, F=Caatinga/Nordeste Brasileiro, G=Mata Atlântica. Probabilidades de reconstruções de eventos biogeográficos representados em porcentagem. PP=probabilidade posterior. *Nenhuma das reconstruções de área ancestral com probabilidade > 5%. NA=dados não apresentados..... 21

CAPÍTULO 2

Tabela 1. Números de acesso no Genbank ou origem das sequências utilizadas neste estudo..... 75

Tabela 2. Número de pares de base disponíveis para cada espécie e para cada gene..... 77

Tabela 3. Número de indivíduos capturados de MLCP e categoria sexo-etária dos indivíduos utilizados para amplificação e sequenciamento dos genes. MA=macho adulto, FA=fêmea adulta, MJ=macho juvenil, J=juvenil de sexo indeterminado..... 78

Tabela 4. Seleção de esquemas de particionamento e modelos de substituição de

nucleotídeos utilizando o programa PartitionFinder. A abreviatura pos. refere-se às posições nos códons.....	79
Tabela 5. Distâncias genéticas calculadas para o gene nuclear MC1R entre pares de sequências utilizando o modelo Tamura-Nei. Os valores correspondem ao número de substituições de bases por posição entre os pares de sequências.....	83
Tabela 6. Distâncias genéticas calculadas para o gene nuclear TRIM5 entre pares de sequências utilizando o modelo Tamura-Nei. Os valores correspondem ao número de substituições de bases por posição entre os pares de sequências.....	84
Tabela 7. Distâncias genéticas calculadas para o gene mitocondrial D-LOOP entre pares de sequências utilizando o modelo Tamura-Nei. Os valores correspondem ao número de substituições de bases por posição entre os pares de sequências.....	84
Tabela 8. Tempos de divergência e sumário dos valores de suporte dos nós segundo os três métodos de inferência filogenética. HPD= <i>highest posterior density</i> ; MV=máxima verossimilhança; MP=máxima parcimônia. A enumeração refere-se aos nós da Figura 7.....	89

RESUMO

A disponibilidade de sequências de DNA para espécies de primatas neotropicais aumentou consideravelmente na última década. Isto tem possibilitado novas abordagens para analisar padrões filogenéticos e processos evolutivos em Platyrrhini. Neste estudo, foram utilizadas sequências de DNA disponíveis no GenBank para estimar uma filogenia datada. Dados de distribuição geográfica de espécies de primatas neotropicais foram utilizados para realizar análises biogeográficas baseadas em métodos de eventos (S-DIVA e DEC). Platyrrhini foi assumido como um grupo monofilético, do qual se exclui os fósseis da Patagônia datados em torno de 20 Ma. Seis pontos de calibração foram utilizados para restringir a idade de alguns nós na filogenia. O último ancestral comum de Platyrrhini provavelmente viveu em uma região onde se situa a Amazônia durante o final do Oligoceno e início do Mioceno. As linhagens que deram origem às famílias modernas se diferenciaram ao longo do Mioceno. O Mioceno foi uma época de importantes mudanças paleogeográficas na América do Sul, como a sequência de eventos de orogenia dos Andes, presença de mares epicontinentais, mudanças nas temperaturas e precipitação médias, mudanças no registro fóssil, entre outros fatores. Ligações biogeográficas entre Mata Atlântica e Amazônia possibilitaram colonizações de primatas em áreas atualmente secas e no leste do continente, ao longo da Floresta Atlântica *lato sensu*. A maior parte das cladogêneses abrangeu o Pleistoceno, sugerindo um importante papel dos eventos climáticos desta época nas especiações de Platyrrhini. Métodos de eventos biogeográficos indicaram a importância de eventos vicariantes e dispersões na configuração das distribuições geográficas atuais das espécies analisadas. Novas sequências de *Leontopithecus caissara* dos genes MC1R e TRIM5 foram obtidas neste estudo para investigar as

relações filogenéticas e os tempos de divergência das espécies de micos-leões. Estas sequências e um fragmento do gene mitocondrial D-loop disponível na literatura foram utilizados para análises filogenéticas utilizando inferência bayesiana, máxima verossimilhança, e parcimônia. Os tempos de divergência foram estimados por uma abordagem bayesiana utilizando o programa BEAST. Micos-leões se diferenciaram dos demais calitriquídeos ao longo do Mioceno, quando o último ancestral comum destes táxons ocupava uma área ligando a Amazônia e a Mata Atlântica. A disjunção entre estes habitats isolou o ancestral de *Leontopithecus*, que possivelmente colonizou a Mata Atlântica a partir da Bacia do Paraná e expandiu sua distribuição até o centro de endemismo Bahia. As separações das espécies de micos-leões provavelmente ocorreram ao longo do Pleistoceno, onde *L. chrysomelas* foi a primeira espécie a divergir da população ancestral. *Leontopithecus caissara* divergiu subsequentemente constituindo o limite sul da distribuição geográfica de Callitrichidae, e por último *L. chrysopyguse* e *L. rosalia* se separaram entre 0,98-0,15 Ma. O padrão alopátrico de distribuição geográfica das quatro espécies de micos-leões pode ser entendido como um produto das oscilações climáticas e retrações de ambientes florestais nos períodos mais secos do Pleistoceno, restringindo as populações em refúgios de ambientes mais favoráveis. A investigação de padrões e processos macroevolutivos em Platyrrhini é um campo promissor que tende a ganhar com o crescente acúmulo de diferentes sequências de DNA para diversas espécies e com as novas implementações metodológicas e computacionais que surgem.

Palavras-chave: primatas do Novo Mundo; filogenia; datação molecular;

Biogeografia; micos-leões; Floresta Atlântica.

ABSTRACT

DNA sequence availability for neotropical primates have considerably increased during the last decade, allowing new possibilities for investigating phylogenetic patterns and evolutionary process in Platyrrhini. In this study, DNA sequences of platyrrhine species available in the GenBank were utilized for inferring a dated phylogeny. Distributional data of the New World monkey species were utilized in order to perform event-based biogeographic analysis (S-DIVA and DEC). Platyrrhini was assumed as a monophyletic group, excluding the 20-myrr Patagonian fossils. Six fossil calibration points were implied to constrain node ages. The last common ancestor of platyrrhine primates probably inhabited the Amazon during the Late Oligocene and Middle Miocene. Ancestral lineages that raised modern platyrrhine families diversified through the Miocene. The Miocene was an epoch of important paleogeographic changes in South America, caused by the sequence of Andean uplifting events, marine incursions, mean temperature and precipitation oscillations, and changes in the fossil record. Biogeographic connections between the Atlantic Forest and the Amazon possibly allowed the colonization of primates in the dry areas and in the easternmost part of South America, throughout the Atlantic Forest *lato sensu*. Most of the cladogenetic events occurred along the Pleistocene, suggesting an important role of the climatic events of this epoch in platyrrhine speciation. Event-based biogeographic models indicated that both vicariance and dispersion were important events that contributed for the configuration of platyrrhine species distributional patterns. New sequences of the MC1R and the TRIM5 nuclear genes were obtained for *Leontopithecus caissara* in order to investigate the phylogenetic relationships and divergence times of lion tamarin species. These sequences and a fragment of the

mitochondrial gene D-loop available in the literature were utilized for phylogenetic inference using Bayesian inference, maximum likelihood, and parsimony. Lion tamarin ancestor diverged from other callitrichines throughout the Miocene, when the last common ancestor of these taxa was distributed through an area comprising the Amazon and the Atlantic Forest. Disjunctions between these habitats probably isolated the ancestor of *Leontopithecus*, which must have colonized the Atlantic Forest through the Parana Basin, and expanded its distribution to reach the Bahia center of endemism. Lion tamarin speciation most probably occurred along the Pleistocene, when the ancestor of *L. chrysomelas* was the first population to split. The subsequent divergence separated *L. caissara*, which constitutes the southernmost limit of the Callitrichidae geographic distribution, followed by the separation of *L. chrysopygus* and *L. rosalia* between 0,98-0,15 Ma. The allopatric pattern of geographic distribution of the four lion tamarin species may be understood as a product of the climatic oscillations and forest retractions during the driest periods of the Pleistocene, which possibly limited the populations to forest refugia. The investigation of the pattern and process in platyrrhine macroevolution is a promising field, benefiting from the increasing amount of different DNA sequences becoming available for diverse primate species, and the emerging methodological and computational implementations.

Key-words: New World primates; phylogeny; molecular dating; Biogeography; lion tamarins; Atlantic Forest.

CAPÍTULO 1

BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA DE PRIMATAS NEOTROPICAIS (PLATYRRHINI, PRIMATES)

RESUMO

O rápido acúmulo de sequências de DNA disponíveis em bancos de dados em rede tem permitido a investigação de padrões macroevolutivos em diversos grupos taxonômicos. Em decorrência disso, diferentes disciplinas como Paleontologia, Geologia, Climatologia, e Biologia começaram a interagir com a meta comum de explicar as mudanças evolutivas ocorridas ao longo do tempo no espaço físico e nos organismos. Consequentemente, métodos integrativos como datações moleculares e reconstruções de eventos biogeográficos em filogenias têm experimentado um progresso conceitual e operacional. Com base nisso, este estudo amostrou a coleção de sequências de DNA do Genbank de modo a inferir uma filogenia datada para Platyrrhini. Um relógio molecular log-normal relaxado não correlacionado (BEAST) foi aplicado a uma matriz composta por 20 genes nucleares e mais de 14 kpb para 60 espécies de Platyrrhini, cinco de Catarrhini, e uma de Tarsiidae. Seis nós foram restringidos por calibrações fósseis. Métodos de reconstrução biogeográfica (S-DIVA e DEC) foram utilizados para determinar probabilisticamente as transições de distribuições geográficas dos nós na filogenia. A maior parte das inferências pelos modelos S-DIVA e o DEC estiveram em concordância, porém alguns resultados foram conflitantes entre os dois modelos. O último ancestral comum de Platyrrhini viveu no final do Oligoceno, e suas principais linhagens divergiram entre si ao longo do Mioceno. O Mioceno foi um período de drásticas mudanças na paleo-geografia da América do Sul, quando a Terra experimentou grandes variações de temperatura e de padrões de precipitação. Na América do Sul, incursões marinhas, eventos tectônicos, soerguimento dos Andes, aberturas de canais, vulcanismos, e emergência do Istmo do Panamá estão intimamente associados à evolução biótica. Reconstruções de

eventos biogeográficos na filogenia obtida neste estudo indicam ligações entre a Amazônia e a Mata Atlântica através da região atualmente caracterizada como diagonal de áreas abertas. Essas ligações biogeográficas foram inferidas terem ocorrido a partir do Mioceno Médio. Expansões de florestas de galerias entre a Amazônia e a Mata Atlântica formaram uma possível uma rota de biodiversidade através da qual *Brachyteles*, *Leontopithecus*, e *Callicebus* colonizaram a Mata Atlântica a partir de ancestrais amazônicos. *Callitrix* e *Sapajus* alcançaram o leste do continente possivelmente por uma rota mais recente através da Caatinga e Nordeste Brasileiro. Vicariância por soerguimento dos Andes e o fechamento do Istmo do Panamá foram importantes na colonização de linhagens independentes de primatas na América Central. A maior parte das cladogêneses infra gênero ocorreram durante o Plio-Pleistoceno. Refúgios pleistocênicos foram importantes forças na diversificação de Platyrrhini, aninhadas em linhagens maiores formadas ao longo do Neogeno. Uma complexa sinergia de fatores climáticos e geológicos, transcorridos ao longo do Neogeno influenciou a diversificação de Platyrrhini no Neotrópico. A falta de conhecimento preciso das distribuições geográficas de Platyrrhini em associação com uma taxonomia alfa bem estabelecida limitou as inferências. Abordagens como supermatriz podem ajudar a aumentar a amostragem de espécies e assim aumentar o refinamento de análises.

Palavras-chave: Novo Mundo; América do Sul; datação molecular; eventos biogeográficos; Mioceno; Pleistoceno.

ABSTRACT

Rapidly increasing DNA sequence databases across the tree of life have yielded the investigation of macroevolutionary patterns among diverse groups of organisms. Consequently, disciplines such as Paleontology, Geology, Climatology, and Comparative Biology have joined their scope in order to achieve the common goal of understanding how physical and organismal evolutionary changes interact throughout time to produce observable patterns. Integrative methods such as molecular phylogenetics dating and event-based models of ancestral geographic range evolution underwent conceptual and operational advances. In this study, we sampled Genbank database in order to infer phylogenetic patterns and divergence times for Platyrrhini clades. An uncorrelated log-normal relaxed clock was applied to a sequence matrix comprising 20 genes and 14 kb over 60 platyrrhine, five catarrhine, and one tarsiide species. Six nodes were constrained with fossil information. Ancestral area reconstruction methods (S-DIVA and DEC) were performed in order to determine node geographic range probabilities. S-DIVA and DEC were mostly in agreement, though a few conflicting inferences were observed. Platyrrhine last common ancestor lived in Amazonia through Late Oligocene, while its main descendant lineages emerged in the Miocene. Drastic paleogeographic changes shaped South American landscape during the Miocene, when Planet Earth witnessed significant temperature and precipitation patterns oscillations. Marine incursions, tectonics, Andean uplifting, volcanism, and the emergence of the Isthmus of Panama were closely associated with platyrrhine evolution. Ancestral geographic ranges of nodes on the platyrrhine phylogeny suggested biogeographic connections among the Amazon and the Atlantic forest through the present day open areas such as Cerrado, Chaco, and Caatinga. Such connections might have

occurred at different time intervals from the Middle Miocene throughout the Plio-Pleistocene. Gallery forest expansions between Amazonia and the Atlantic forest through the Cerrado and Chaco were hypothesized to account for *Brachyteles*, *Leontopithecus*, and *Callicebus* Miocenecolonization of the easternmost South American biome. *Callithrix* and *Sapajus* likely took another route and time, as suggested by the Plio-Pleistocene sister lineage splitting from Amazonian counterparts. This route might have taken place through the Caatinga and Cerrado connecting the Brazilian Northeast and the Amazon. Vicariant isolation induced by Andean uplifting and the closing of the Isthmos of Panama promoted independent events of Central America colonization beginning in the Pliocene. Most infra-genera cladogenesis occurred during the Plio-Pleistocene. Our evidence suggests that Pleistocene refugia were driving forces in platyrrhine diversification, nested within major lineages originated along the Neogene. A complex synergy of climatic and geologic forces elapsed along the Neogene may better explain platyrrhine biogeographic patterns in the Neotropics than single-mechanism predictors within single-time intervals. Lack of detailed knowledge on species geographic ranges and alpha-level taxonomy may impact major biogeographic generalizations. Supermatrix approaches may help enhance taxon sampling, and thus, relevant geographic areas.

Key words: New World; South America; molecular dating; biogeographic events; Miocene, Pleistocene.

INTRODUÇÃO

A origem da ordem Primates remonta ao Cretáceo, mas os eventos de cladogênese que originaram as famílias modernas ocorreram ao longo do Cenozoico (Fabre et al., 2009; Perelman et al., 2011; Springer et al., 2012). Evidências em sistemática filogenética sugerem o reconhecimento de quatro clados maiores de primatas: Strepsirrhini (lêmures e gálagos), Tarsiidae (gênero *Tarsius*), Catarrhini (primatas do Velho Mundo, incluindo *Homo*), e Platyrrhini (primatas neotropicais) (Steiper & Young, 2009). Estas quatro linhagens distribuem-se por regiões tropicais e subtropicais do mundo, ao longo da Ásia (Strepsirrhini, Tarsiidae, e Catarrhini), África (Catarrhini e Strepsirrhini), Madagascar (Strepsirrhini), e América Centro-Meridional (Platyrrhini) (Martin, 1990).

Filogenias moleculares concordam que Catarrhini (primatas do Velho Mundo) é o clado irmão de Platyrrhini (Steiper & Young, 2009; Perelman et al., 2011; Springer et al., 2012), dois grupos geograficamente separados pelo Oceano Atlântico. Estimativas do tempo de divergência entre estes grupos indicam idades situadas entre o Oligoceno Inferior e o Eoceno Médio (Chatterjee et al., 2009; Fabre et al., 2009; Perelman et al., 2011; Springer et al., 2012). Por outro lado, a sucessão de eventos de quebra de Gondwana que separou completamente a América do Sul da África foi estimada para o Cretáceo (Sanmartín & Ronquist, 2004). Em virtude destas evidências contra o modelo vicariante de diferenciação entre Catarrhini e Platyrrhini, hipóteses *ad hoc* de dispersão transatlântica têm sido levantadas para explicar a colonização dos primatas nas Américas (Poux et al., 2006; Oliveira et al., 2009). Desde este suposto evento, todas as linhagens modernas se diversificaram

in situ a partir do ramo ancestral dos Platyrrhini (Rosenberger et al., 2009; Springer et al., 2012).



Figura 1. Distriuição geográfica de Platyrrhini viventes (cinza escuro), e algumas localidades onde foram encontrados fósseis Platyrrhini (pontos vermelhos). A distribuição geográfica foi obtida pela sobreposição dos shapes de todas as espécies de Platyrrhini disponibilizadas pela IUCN (2012). Pontos das localidades de fósseis tirados de Tejedor (2008).

O estado atual da taxonomia dos primatas neotropicais modernos (Platyrrhini, Primates) revela uma estimativa de *c.* 152 espécies, 204 subespécies, e 20 gêneros (Rylands et al., 2012). Os ambientes ocupados atualmente pelos primatas neotropicais incluem florestas úmidas, florestas decíduas, e ambientes mais secos e abertos, situados entre as latitudes 24° norte (México) e 31° sul (Argentina) (Rosenberger et al., 2009) (Figura 1). No entanto, localidades sul-americanas contendo fósseis de Primates revelam uma distribuição geográfica pretérita notavelmente mais austral para os antropóides da América do Sul, alcançando a Patagônia no Chile e na Argentina (Figura 1).

Em um estudo recente Schrago et al. (2013) utilizaram caracteres moleculares e morfológicos de espécies viventes e fósseis para avaliar as relações filogenéticas de antropóides neotropicais, e concluíram que tanto fósseis patagônicos como *Branisella boliviana* pertencem ao tronco de Platyrrhini (*stem*) (Schrago et al., 2013). Assim, o escopo do presente estudo foi a investigação de como as espécies de Platyrrhini colonizaram diferentes biomas, inferindo quais foram as transições entre as áreas ancestrais para gerar o padrão atual de distribuição geográfica (ver abaixo).

Informações climatológicas, geológicas e paleontológicas têm demonstrado o quanto os ambientes terrestres foram se alterando ao longo do Cenozoico (Zachos et al., 2001; Torra, 2005; Rosenberger et al., 2009; Lavina & Fauth, 2011). As drásticas alterações na geografia física da região Neotropical influenciaram a estruturação de comunidades de primatas no Novo Mundo (Gavilanez & Stevens, 2013) por meio de uma complexa interação de fatores bióticos e abióticos. Isto inclui, em primeira instância, variações orbitais da Terra (precessão e obliquidade) e movimentos tectônicos da litosfera, sobre os quais se aninham dinâmicas

climáticas e geológicas intimamente relacionadas à evolução biótica (Hoorn et al., 2010; Rull, 2013).

O acúmulo de sequências de DNA disponíveis em bancos de dados, como Genbank, EMBL, e DDBJ (Bottu, 2010), associado a um crescente aumento em capacidades computacionais de análises de dados, tem possibilitado um notável avanço na elaboração e leitura da árvore da vida (Hedges & Kumar, 2009). Neste sentido, os primatas são um dos grupos mais amplamente amostrados (Steiper & Young, 2009). Um padrão recorrente nos estudos de filogenias e datações moleculares de Platyrrhini é a diversificação das espécies viventes datada para os últimos 20 milhões de anos (Perelman et al., 2011; Springer et al., 2012; Schrago et al., 2013).

Análises das relações filogenéticas e tempos de divergência são fundamentais para a compreensão da história evolutiva e biogeográfica de um grupo taxonômico, incluindo transições entre áreas ancestrais e o papel da dispersão para ocupar áreas previamente não colonizadas (Springer et al., 2012). Sob esta perspectiva, este estudo foi direcionado a: (1) estimar relações filogenéticas entre as espécies de Platyrrhini; (2) determinar os tempos de divergência entre os clados inferidos nas árvores obtidas; (3) inferir transições entre as áreas ancestrais dos clados da filogenia através de métodos biogeográficos baseados em eventos; (4) promover uma narrativa da Biogeografia História de Platyrrhini diante dos resultados obtidos nas análises acima citadas e das informações paleogeográficas e paleoclimatológicas disponíveis para a região Neotropical.

MATERIAL E MÉTODOS

Classificação taxonômica

Neste estudo, a taxonomia de Catarrhini e Tarsiidae seguiu Groves (2005), enquanto a classificação de Platyrrhini seguiu Rylands et al. (2000), Rylands & Mittermeier (2009), e Rylands et al. (2012) (porém com algumas exceções, ver abaixo). Cinco famílias de primatas neotropicais são reconhecidas: Aotidae Elliot, 1913, Atelidae Gray, 1825, Callitrichidae Thomas, 1903, Cebidae Gray, 1830, e Pitheciidae Mirvart, 1865. A taxonomia genérica dos macacos-prego seguiu as propostas de Silva Júnior (2002) e Lynch-Alfaro et al. (2012), que consideram o nome *Cebus* Erxleben, 1777 para os macacos-prego sem tufo, e *Sapajus* Kerr, 1792 para os macacos-prego com tufo. *Callicebus caligatus* (Wagner, 1842) foi sinonimizado com *C. cupreus* em Groves (2001) e sequer foi mencionado em Rylands et al. (2012), mas é o nome utilizado neste estudo com base no trabalho de van Roosmalen et al. (2002) e na validação de Groves (2005). Da mesma forma, *Chiropotes israelita* não consta na lista de Rylands et al. (2012), mas foi reconhecida como uma espécie por Bonvicino et al. (2003) e validada em Groves (2005). Uma taxonomia dos terminais utilizados neste estudo está detalhada em anexo (Tabela A2).

Amostragem de táxons e genes

Uma pesquisa para avaliar a disponibilidade de sequências de DNA para táxons de Platyrrhini (grupo interno), Catarrhini (grupo externo) e Tarsiiformes (raiz) foi realizada por meio do PhyLoTa (Sanderson et al., 2008). No momento de escrita, 976 agrupamentos de sequências organizadas por locus estavam disponíveis para Simiiformes (Catarrhini e Platyrrhini). Grupos de sequências

homólogas foram pré-selecionadas com base em suas disponibilidades para os gêneros de Platyrrhini. Entretanto, a maior parte destes grupos de sequências apresentou entre uma e duas espécies por gênero. Isto acarretou em um problema amostral, uma vez que o escopo deste estudo requer a inclusão do maior número de espécies possível de modo a representar satisfatoriamente a filogenia de Platyrrhini e as áreas biogeográficas habitadas por seus terminais. Desta forma, a inclusão de terminais para reconstruções filogenéticas e estimativas dos tempos de divergência foi baseada nos seguintes critérios: (1) inclusão de representantes de todos os gêneros de Platyrrhini (exceto *Callibela* e *Oreonax*); (2) inclusão de terminais congêneros com distribuições geográficas disjuntas (em diferentes áreas biogeográficas), quando possível. Diante disso, concluiu-se que o conjunto de dados mais adequado para atender aos requisitos amostrais deste estudo foi o de Perelman et al. (2011), que disponibilizou informações de 54 genes nucleares e 186 terminais. A partir deste alinhamento, foram selecionados terminais e genes de modo a elaborar uma matriz de dados mais completa o possível. Isto resultou em uma matriz contendo 67 terminais (61 para o grupo interno e seis para os grupos externos) e 20 genes nucleares, totalizando 14.643 pares de base (Tabela 1). A ontologia dos componentes, funções e processos destes genes pode ser acessada na Tabela S3 de Perelman et al. (2011).

Esquemas de partição e seleção de modelos

A matriz de sequências de DNA utilizada neste estudo foi composta por genes nucleares contendo éxons, íntrons, e regiões não traduzidas (Tabela 1). Para evitar uma possível sobreparametrização, o melhor esquema de partições foi estimado pelo programa PartitionFinder (Lanfear et al., 2012). Simultaneamente,

os modelos de substituição de nucleotídeos mais adequados para cada partição foram estimados pelo critério de informação bayesiano (BIC).

A priori, as regiões codificadoras foram divididas em primeiras, segundas, e terceiras posições dos códons, enquanto os íntrons e regiões não traduzidas foram considerados integralmente. Foi especificado o algoritmo *greedy* para procurar o esquema de partição com maior verossimilhança, o qual avaliou a matriz de dados particionada em até 56 subconjuntos. O melhor esquema selecionado apresentou um valor de BIC de 103410.83, 272 parâmetros estimados, e partição dos dados em dois subconjuntos, cada qual com um modelo HKY+G independente (Tabela 2).

Tabela 1. Porcentagem de genes amostrados entre os táxons, número de pares de base por gene e número de éxons, íntrons e regiões não traduzidas (RNT) por gene.

	% táxons amostrados	Pares de base	Éxon	Íntron	RNT
ABCA1	85	560	-	560	-
AFF2	100	500	-	500	-
AXIN1	92,5	949	854	14	81
BRCA2	82	1.252	1.252	-	-
CNR1	94	997	997	-	-
DMRT1	89,5	537	-	537	-
EDG1	97	967	967	-	-
NEGR1	98,5	540	-	540	-
RAG1	91	1.071	1.071	-	-
RPGRIP1	100	686	526	160	-
SGMS1	98,5	594	131	-	463
SIM1	97	646	-	646	-
TYR	95,5	475	475	-	-
USH2A	88	605	-	605	-
ZFX	95,5	811	-	811	-
ZIC3	100	549	116	-	433
BCHE	89,5	988	988	-	-
DCTN2	94	598	70	-	528
POLA1	95,5	604	-	604	-
RAB6IP1	98,5	714	160	554	-
Total		14.643	7.607	5.531	1.505

Tabela 2. Seleção de esquemas de particionamento e modelos de substituição de nucleotídeos utilizando o programa PartitionFinder. P1, P2, e P3 referem-se às posições nos códons. UTR são as regiões não traduzidas.

Subconjunto	Partições dos subconjuntos	Modelo	Pares de base
1	ABCA1_INTRON, AXIN1_EXON_P3, BCHE_EXON_P3, BRCA2_EXON_P1, BRCA2_EXON_P2, BRCA2_EXON_P3, CNR1_EXON_P1, DCTN2_UTR, EDG1_EXON_P2, RAB6IP1_EXON1_P3, RAB6IP1_EXON2_P1, RAB6IP1_INTRON, RAG1_EXON_P1, RPGRIP1_EXON1_P1, RPGRIP1_INTRON, SGMS1_EXON_P1, TYR_EXON_P1, ZFX_INTRON	HKY+G	5.892
2	AFF2_INTRON, AXIN1_EXON_P1, AXIN1_EXON_P2, AXIN1_UTR_INTRON, BCHE_EXON_P1, BCHE_EXON_P2, CNR1_EXON_P2, CNR1_EXON_P3, DCTN2_EXON_P1, DCTN2_EXON_P2, DCTN2_EXON_P3, DMRT1_INTRON, EDG1_EXON_P1, EDG1_EXON_P3, NEGR1_INTRON, POLA1_INTRON, RAB6IP1_EXON1_P1, RAB6IP1_EXON1_P2, RAB6IP1_EXON2_P2, RAB6IP1_EXON2_P3, RAG1_EXON_P2, RAG1_EXON_P3, RPGRIP1_EXON1_P2, RPGRIP1_EXON1_P3, RPGRIP1_EXON2_P1, RPGRIP1_EXON2_P2, RPGRIP1_EXON2_P3, SGMS1_EXON_P2, SGMS1_EXON_P3, SGMS1_UTR, SIM1_INTRON, TYR_EXON_P2, TYR_EXON_P3, USH2A_INTRON, ZIC3_EXON_P1, ZIC3_EXON_P2, ZIC3_EXON_P3, ZIC3_UTR	HKY+G	8.751

Análises filogenéticas e tempos de divergência

As relações filogenéticas e os tempos de divergência de Platyrrhini foram estimados simultaneamente em um contexto bayesiano utilizando o programa BEAST 1.7.5 (Drummond & Rambault, 2007). O grupo interno foi especificado como monofilético de modo a manter as árvores enraizadas em *Tarsius bancanus* ao longo das gerações. Os nós selecionados para especificar probabilidades iniciais de calibrações fósseis foram Catarrhini, Platyrrhini, *Saimiri*, e *Aotus*. Um relógio molecular relaxado log-normal sem correlação entre ramos adjacentes foi utilizado com ligação entre as partições (Drummond et al., 2006). O modelo de especiação de Yule (processo *birth-death*, com taxa de extinção nula) foi especificado com uma

árvore inicial UPGMA ligada entre as partições. Os modelos de substituição de nucleotídeos foram especificados independentemente, onde cada partição recebeu um modelo HKY+G.

Para restringir a idade dos nós com base em informações paleontológicas e estimativas moleculares, a raiz da árvore e mais cinco nós internos foram calibrados. Nenhum clado foi especificado *a priori* como monofilético. Foi especificado um prior com distribuição log-normal para o cálculo da idade da raiz (Haplorrhini) com média (log)=2,3, desvio padrão (log)=0,54, e um limite rígido mínimo (*offset*) de 37,1 (milhões de anos) (quantil 5%=41,2 e quantil 95%=61,38). Estes valores foram especificados com base nos fósseis mais antigos pertencendo ao clado Haplorrhini (*crown*), incluindo diversos eusimiídeos do Eoceno Médio e *Tarsius eocaenus* (Rossie et al., 2006; Springer et al., 2012), e com base na possibilidade do fóssil do Paleoceno Tardio *Altiatlasius* pertencer ao ramo parental de Anthropeidea (Springer et al., 2012). O clado Simiiformes recebeu um prior com distribuição log-normal com um limite temporal mínimo de 28,3 Ma (média [log]=2,643, desvio padrão [log]=0,413, quantil 5%=35,43 e quantil 95%=56,02), com base em *Aegyptopithecus* da província Fayum no Egito. Foi estabelecido um prior log-normal para o clado Catarrhini com um limite mínimo rígido de 20,55 Ma (média [log]=2,116, desvio padrão [log]=0,43, quantil 5%=24,64 e quantil 95%=37,38), com base no Catarrhini mais antigo *Afropithecus turkanensis* datado em $20,6 \pm 0,5$ (Springer et al., 2012). O fóssil mais antigo reconhecido como pertencendo ao ramo parental à Catarrhini (*Catopithecus*) pertence à Idade Probiana do Eoceno, cujo limite temporal máximo é de 37,3 Ma. A idade do último ancestral comum de Platyrrhini foi restringida com um prior normal com média de 23,5 Ma, e desvio padrão 3,0 (quantil 5%=18,57 e quantil 95% 28,43). Esta

calibração foi assumida com base nos fósseis do Mioceno na Patagônia (20,1 Ma), que são considerados integrantes das famílias modernas de Platyrrhini (*crown*) (Tejedor, 2008; Rosenberger et al., 2009), ou integrantes do ramo parental a Platyrrhini (*stem*) (Hogdson et al., 2009). O clado *Aotus* foi especificado com um prior log-normal, considerando uma idade mínima de 11,8 Ma (média [log]=1,908, desvio padrão logarítmico=0,42, quantil 5%=15,18 e quantil 95%=25,25), baseado no fóssil *Aotus dindensis* da fauna de La Venta do Mioceno Inferior (Rosenberger et al., 2009). O clado Cebidae também recebeu um prior de distribuição log-normal, com idade mínima de 12,5 Ma (média [log]=1,217, desvio padrão [log]=0,324, quantil 2,5%=13,79 e quantil 97,5%=18,37), com base em *Neosaimiri fieldsi*, também de La Venta (Takai, 1994).

Uma cadeia de Markov com 100.000.000 de gerações foi determinada, com anotações dos parâmetros estimados a cada 1.000 gerações. As informações foram sumariadas no TreeAnnotator 1.7.5 para gerar uma árvore de máxima credibilidade de clado (MCC), sendo as primeiras 25.000 descartadas no burn-in. Esta árvore foi visualizada no Fig Tree 1.4.0, e exportada para edição final.

Análises biogeográficas

As análises biogeográficas foram realizadas com base nos padrões filogenéticos, tempos de divergência, e dados de distribuição geográfica dos terminais. Sete áreas da região Neotropical foram especificadas com base na relevância de suas histórias geológicas para a distribuição atual dos primatas. As áreas propostas para estas análises são similares a algumas propostas prévias de regionalização da região Neotropical (ver Morrone, 2011). Para avaliar esta relevância destas áreas para os primatas, um mapa da América do Sul foi utilizado

como base, sobre o qual foram plotados os polígonos de distribuição geográfica de cada terminal (IUCN, 2012). Os terminais que ocorreram sobre mais de uma das áreas definidas, foram considerados em ambas desde que mais de um terço de sua distribuição esteja inserida nestas áreas. As áreas consideradas foram: (1) América Central e Transandina, (2) Andes, (3) Amazônia, (4) escudo das Guianas, (5) Cerrado e Chaco, (6) Caatinga e Nordeste do Brasil, e (7) Mata Atlântica (Figura 2). As distribuições geográficas dos primatas neotropicais amostrados neste estudo estão listadas em anexo (Tabela A3).

Métodos biogeográficos baseados em eventos foram utilizados de modo a reconstruir eventos dos nós nas filogenias, sem a necessidade de hipóteses *a priori* de relacionamentos históricos entre as áreas (Almeida, 2011). A aplicação destes métodos ao estudo da história evolutiva de Platyrrhini na região Neotropical é justificada, uma vez que a dinâmica de disjunções de áreas (e possíveis reconexões) não é necessariamente hierárquica, podendo ser reticulada (Ronquist, 1998). Métodos de eventos baseados em hipóteses filogenéticas de organismos necessitam da identificação de eventos relevantes, e atribuição de custos a estes eventos inversamente relacionados à plausibilidade da filogenia (Ronquist, 1998). Tais eventos são descritos como dispersão, extinção, e vicariância, sendo os dois primeiros mais comumente custosos do que o último. Com base nisto, dois métodos de biogeografia histórica foram utilizados neste estudo: (1) S-DIVA (Yu et al., 2010), e (2) inferência por análise de verossimilhança de evolução geográfica por dispersão, extinção e cladogênese (DEC) (Ree & Smith, 2008). Estes métodos estão implementados no programa RASP (Yu et al., 2011, submetido), o qual foi utilizado por oferecer uma interface gráfica de fácil manipulação.



Figura 2. Proposta de áreas utilizadas para enquadrar as distribuições geográficas dos Primatas e realizar as análises biogeográficas.

O método LAGRANGE (*likelihood analysis of geographic range evolution*) opera através de inferências paramétricas da história de linhagens e suas áreas. A

evolução da distribuição geográfica ao longo dos inter-nós de uma filogenia, como também ao longo dos nós que representam ramificações de linhagens são modeladas explicitamente (Ree et al., 2005). Tendo uma filogenia e informações paleogeográficas, o método modela as mudanças na distribuição geográfica do ancestral ao descendente em linhagens de organismos, de acordo com a hipótese mais verossímil para explicar as distribuições atuais (Ree et al., 2005).

Informações paleogeográficas são utilizadas para especificar possíveis rotas de dispersão e expansão de biomas de acordo com o conhecimento prévio acerca da história geológica das áreas consideradas. Assim, dois componentes principais integram o modelo, um paleogeográfico, e outro biológico (Ree et al., 2005). O componente paleogeográfico define um conjunto de áreas com conexões. Uma área é definida como uma unidade geográfica discreta, em que se assume a manutenção de sua identidade ao longo do tempo. As conexões definem ligações geográficas entre áreas através das quais dispersões de linhagens são possíveis. O componente biológico é definido por uma filogenia com comprimentos de ramos representando tempo absoluto transcorrido. Linhagens correspondem aos inter-nós em uma filogenia calibrada temporalmente para fornecer seu tempo de duração, que significa o intervalo entre a origem de uma linhagem e a próxima bifurcação ou um terminal (tempo atual). Neste modelo, a evolução de distribuição geográfica de linhagens é oriunda de dois tipos de eventos: dispersão e extinção (Ree & Smith, 2008). Cada um destes eventos contribui para um processo estocástico que opera sob as restrições impostas pelas unidades geográficas discretas e a disponibilidade de rotas entre tais unidades (Ree et al., 2005). Desta forma, o DEC permite a ocorrência de eventos vicariantes, entretanto sem os favorecer *a priori* (Ree et al., 2005). As conexões entre áreas especificadas foram: América Central/Transandina

↔ Andes, América Central/Transandina ↔ Escudo das Guianas, América Central/Transandina ↔ Amazônia, Andes ↔ Amazônia, Andes ↔ Escudo das Guianas, Andes ↔ Cerrado/Chaco, Amazônia ↔ Escudo das Guianas, Amazônia ↔ Cerrado/Chaco, Amazônia ↔ Caatinga, Amazônia ↔ Mata Atlântica, Cerrado/Chaco ↔ Mata Atlântica, Cerrado/Chaco ↔ Caatinga, e Caatinga ↔ Mata Atlântica.

O método DIVA (*dispersal-vicariance analysis*) tem sido amplamente utilizado em análises biogeográficas (Almeida, 2011). Este método reconstrói eventos em uma filogenia utilizando uma matriz de custo tridimensional, considerando três variáveis: estado ancestral ao nó sendo analisado, estado do descendente imediato, e estado do segundo descendente (Almeida, 2011). O DIVA atribui custo zero à vicariância, e custo um para os eventos de dispersão e extinção, portanto favorecendo *a priori* eventos vicariantes. Um dos problemas deste método, em seu estado original, é que o DIVA ignora a incerteza filogenética por realizar as inferências a partir de uma topologia fixa (Yu et al., 2010). Para acomodar incerteza filogenética e incerteza na otimização de áreas ancestrais, foi utilizado o S-DIVA (Yu et al., 2010) implementado no RASP (Yu et al., 2011), que incorpora métodos estatísticos para avaliar estas fontes de incerteza probabilisticamente (Nylander et al., 2008; Harris & Xiang, 2009). Desta forma, foram utilizadas 2.000 árvores aleatórias a partir do arquivo de 100.000 árvores gerado pelo BEAST. A probabilidade (p) de uma área ancestral x no nó n na árvore final é calculada por: $p(x_n) = \sum_{t=1}^m F(x_n)_t * p_n$, onde t é a árvore escolhida, m é o número total de árvores amostradas, $F(x_n)_t$ é a ocorrência de uma área ancestral x no nó n de uma árvore t , e p_n é o suporte para o nó (Yu et al., 2010).

RESULTADOS

Relações filogenéticas e tempos de divergência em Platyrrhini

Com exceção de sete, todos os demais nós estimados na filogenia apresentaram valores máximos de probabilidade posterior (PP=1,0) (Tabela 3). Todas as famílias de Platyrrhini foram estabelecidas como monofiléticas com PP máximas (Figura 3), exceto Cebidae *sensu* Groves (2005) (nó 56 na Fig. 3, com PP=0,96). As PP médias foram 0,97 para todos os nós, 0,99 para os nós a nível genérico ou acima, e 0,96 para os nós infra-genéricos (Tabela 3).

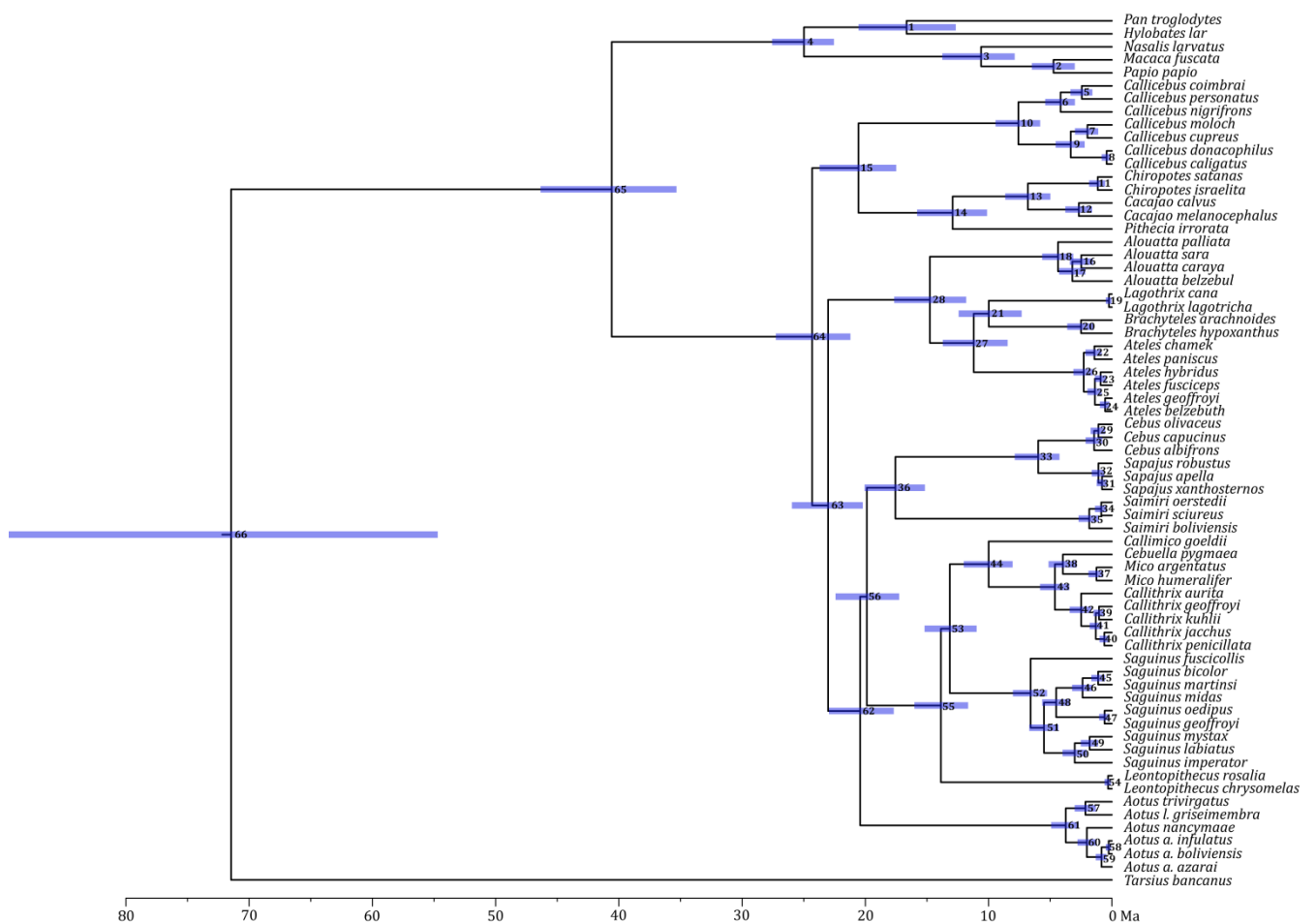


Figura 3. Cronograma de Platyrrhini inferido por análise Bayesiana através do BEAST. Os ramos são proporcionais ao tempo e foram obtidos aplicando um relógio molecular relaxado não correlacionado com distribuição log-normal. As barras sobre os nós correspondem ao intervalo HPD 95%. Cada nó na árvore foi numerado e listado na Tabela 3, onde estão descritos as idades, os intervalos HPD 95%, as probabilidades posteriores, e as probabilidades das transições de áreas ancestrais pelos modelos S-DIVA e DEC.

Tabela 3. Sumário dos parâmetros dos nós da Figura 3, e das reconstruções de áreas ancestrais das Figuras 7 e 8. A=América Central/Transandina, B=Andes (não reconstruído), C=Amazônia, D=Escudo das Guianas/Lhanos, E=Cerrado/Chaco, F=Caatinga/Nordeste Brasileiro, G=Mata Atlântica. Probabilidades de reconstruções de eventos biogeográficos representados em porcentagem. PP=probabilidade posterior. *Nenhuma das reconstruções de eventos com probabilidade > 5%. NA=dados não apresentados.

Nó	Mediana (Ma)	HPD 95%	PP	S-DIVA	DEC
1	16,65	20,55-12,67	1,0	NA	NA
2	4,73	6,48-3,01	1,0	NA	NA
3	10,6	13,75-7,88	1,0	NA	NA
4	24,98	27,56-22,55	1,0	NA	NA
5	2,43	3,36-1,58	1,0	G 100	G 82,96; FG 17,04
6	4,16	5,41-3,0	1,0	G 100	G 59,88; EG 40,12
7	1,98	3,0-1,11	1,0	C 100	C 72,2; CE 27,8
8	0,42	0,82-0,11	1,0	C 100	CE 67,83; C 32,07
9	3,34	4,55-2,21	1,0	C 100	C 55,68; CE 44,32
10	7,58	9,43-5,82	1,0	CG 100	CG 47,86; CEG 37,13; * 15,01
11	1,15	1,84-0,55	1,0	C 100	C 53,91; CD 46,09
12	2,68	3,77-1,61	1,0	C 100	C 100
13	6,81	8,65-5,0	1,0	C 100	C 100
14	12,92	15,8-10,14	1,0	C 100	C 86,19; CD 13,81
15	20,55	23,72-17,5	1,0	C 100	C 84,75; CG 15,25
16	2,48	3,41-1,34	1,0	CE 50; C 50	CE 87,69; E 12,31
17	3,21	4,28-2,13	1,0	CE 50; C 50	CE 74,66; C 25,34
18	4,36	5,65-3,14	1,0	AC 100	ACE 67,81; AC 32,19
19	0,23	0,49-0,04	1,0	C 100	C 100
20	2,5	3,62-1,47	1,0	G 100	G 100
21	9,98	12,42-7,33	0,99	CG 100	CG 69,8; C 30,2
22	1,41	2,14-0,83	1,0	C 100	C 83,6; CD 16,4
23	0,91	1,38-0,46	0,6	A 100	A 100
24	0,55	0,96-0,21	1,0	AC 100	AC 100
25	1,37	1,98-0,83	1,0	A 70,18; AC 29,82	AC 100
26	2,27	3,12-1,56	1,0	AC 70,18; C 29,82	AC 58,44; C 41,56
27	11,2	13,71-8,47	1,0	C 99,45; C 0,55	C 73,95; CG 26,05
28	14,76	17,65-11,8	1,0	C 100	C 100
29	1,08	1,72-0,55	0,66	AC 100	ACD 71,58; AC 28,42
30	1,43	2,12-0,78	1,0	C 85,6; AC 14,4	ACD 60,56; AC 27,43; * 12,01
31	1,09	1,62-0,62	1,0	CG 50,37; G 49,37; * 0,26	CDG 48,16; CFG 29,77; * 22,07
32	0,79	1,23-0,38	0,98	CG 50; CF 50	CDG 51,41; CFG 32,34; * 16,25
33	5,97	7,88-4,26	1,0	C 50,5; CG 49,5	C 43,89; CD 16,52; * 39,59
34	0,86	1,37-0,41	1,0	AC 100	ACD 84,97; AC 15,03
35	1,83	2,7-1,85	1,0	C 100	ACD 59,35; AC 19,24; * 21,41
36	17,55	20,05-15,17	1,0	C 100	C 100
37	1,24	1,89-0,7	1,0	C 100	C 100
38	3,97	5,13-2,85	1,0	C 100	C 100
39	1,04	1,49-0,61	0,8	G 100	G 100
40	0,61	0,99-0,24	1,0	E 100	EF 56,34; E 43,66
41	1,29	1,8-0,82	1,0	EG 100	EG 51,34; EFG 40,89; * 7,77
42	2,49	3,42-1,68	1,0	G 100	G 35,19; EG 32,69; * 32,12
43	4,61	5,82-3,45	1,0	CG 100	CG 49,49; CEG 22,61; * 27,9

Tabela 3. Continuação.					
Nó	Mediana (Ma)	HPD 95%	PP	S-DIVA	DEC
44	9,99	12,02-8,05	1,0	C 100	C 79,44; CG 20,56
45	1,11	1,65-0,56	1,0	C 100	C 100
46	2,37	3,23-1,61	1,0	C 100	C 82,53; CD 17,47
47	0,58	1,03-0,2	1,0	A 100	A 100
48	4,51	5,65-3,48	1,0	AC 100	AC 83,39; C 16,61
49	1,8	2,53-1,11	1,0	C 100	C 100
50	3,01	3,99-2,05	1,0	C 100	C 100
51	5,5	6,7-4,34	1,0	C 100	C 79,64; AC 20,36
52	6,59	8,03-5,26	1,0	C 100	C 100
53	13,14	15,2-10,98	0,82	C 100	C 82,72; CG 17,28
54	0,3	0,59-0,07	1,0	G 100	G 100
55	13,87	16,02-11,67	1,0	CG 100	CG 77,92; C 22,08
56	19,88	22,42-17,26	0,96	C 100	C 100
57	2,15	3,01-1,3	1,0	AC 100	ACD 69,09; AC 30,91
58	0,25	0,49-0,06	1,0	C 100	CE 73,72; C 26,28
59	0,84	1,31-0,45	1,0	C 100	CE 52,36; C 47,64
60	2,03	2,79-1,24	1,0	C 100	C 86,58; CE 13,42
61	3,73	4,92-2,7	1,0	C 100	ACD 39,81; AC 25,46; * 34,73
62	20,42	22,95-17,7	1,0	C 100	C 100
63	23,02	25,96-20,22	1,0	C 100	C 100
64	24,32	27,26-21,22	1,0	C 100	C 72,62; CG 15,55; * 11,83
65	40,57	46,55-35,33	1,0	NA	NA
66	71,46	89,51-54,7	1,0	NA	NA

Considerando os 59 nós internos do cronograma de *Platyrrhini*, 29% remetem ao Mioceno, 19% remetem ao Plioceno, e 52% remetem ao Pleistoceno. O ramo parental de *Platyrrhini* (*stem*) abrangeu um intervalo de tempo de no máximo 25,13 milhões de anos (daqui em diante, “no máximo” denota implicitamente que foram incluídos os intervalos HPD 95%), entre Eoceno Médio e o Oligoceno Tardio. A diferenciação de *Platyrrhini* teve seu início há 27,26-21,22 Ma, ao final do Oligoceno. Todas as famílias de *Platyrrhini* tiveram origem no Mioceno.

Análises biogeográficas

Os diferentes métodos de reconstrução de eventos biogeográficos utilizados neste estudo (S-DIVA e DEC) demonstraram congruência total (100% de probabilidade) na inferência de transições de áreas ancestrais em 30,3% dos nós

internos de Platyrrhini (Tabela 3). Por outro lado, houve diferenças referentes às probabilidades de áreas ancestrais entre os dois métodos na maior parte dos nós, entretanto, não implicando necessariamente na exclusão mútua das hipóteses biogeográficas derivadas de cada método (ver abaixo).

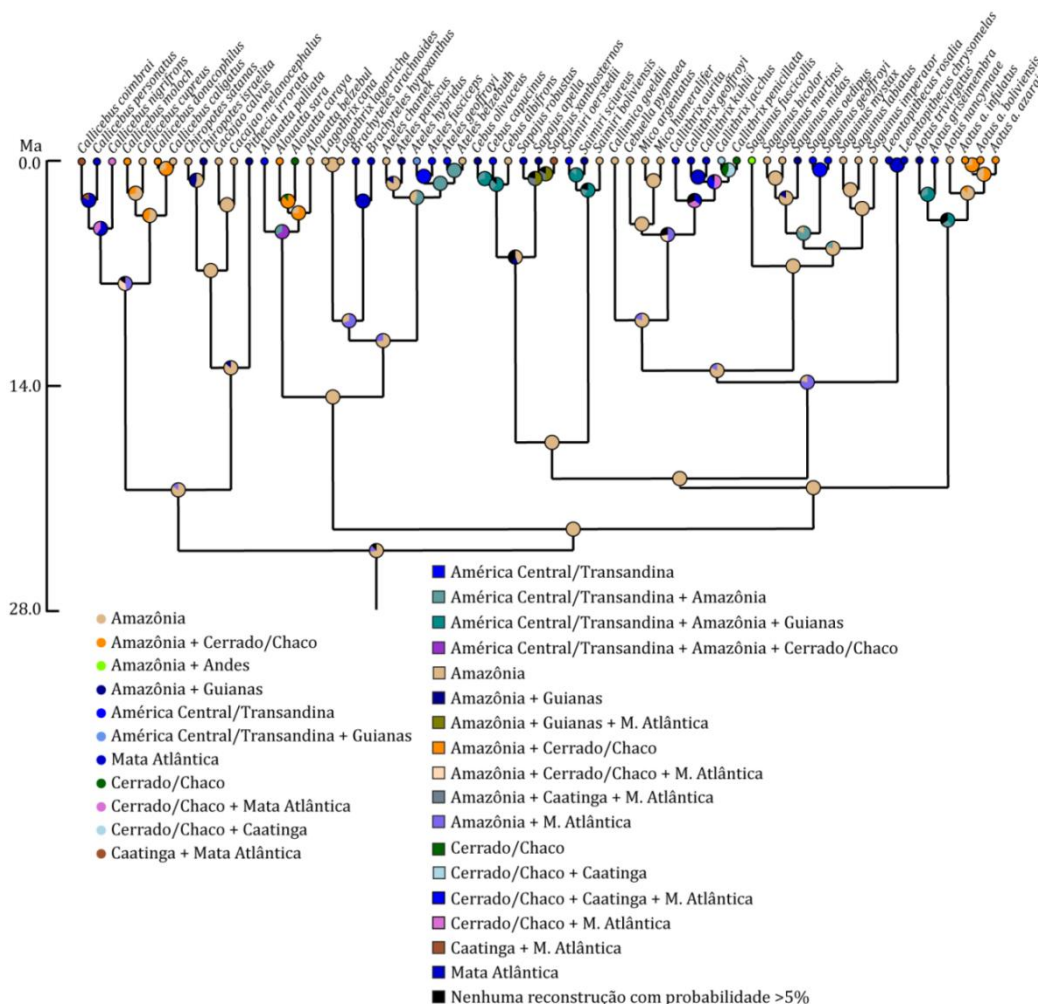


Figura 4. Reconstrução da evolução de distribuição geográfica por análise de verossimilhança (LAGRANGE) utilizando o modelo DEC. Os círculos pequenos nos terminais representam suas distribuições geográficas atuais, as quais estão descritas na coluna da esquerda abaixo da árvore. A coluna da direita descreve as áreas ancestrais para os nós da filogenia conforme inferidas pelo LAGRANGE.

O método de reconstrução da evolução de distribuição geográfica por análise de verossimilhança (LAGRANGE) sob o modelo de dispersão-extinção-cladogênese (DEC) necessitou inferir 55 eventos para explicar as distribuições geográficas atuais dos terminais. Entre estes eventos, foram inferidas 43 dispersões (nós 5, 6, 7, 8, 9, 11, 14, 15, 16, 17, 22, 23, 25, 26, 27 [duas dispersões],

28 [duas dispersões], 30, 31, 32, 33 [quatro dispersões], 36 [duas dispersões], 35, 36 [duas dispersões], 40, 41, 42, 44, 46, 51, 52, 56, 58 [duas dispersões], 59 [duas dispersões], 60, 61, e 62 [duas dispersões]) e 12 eventos vicariantes (nós 10, 18, 21, 24, 29, 32, 34, 41, 43, 48, 55, e 57). Os resultados das análises LAGRANGE podem ser visualizados na Tabela 3 e na Figura 4.

De acordo com os resultados do método S-DIVA, 49 eventos foram necessários para explicar as distribuições geográficas dos terminais de acordo com as reconstruções de eventos biogeográficos. Entre estes eventos, foram inferidas 36 dispersões (nós 5, 6, 7, 8, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 22, 23, 25, 27 [duas dispersões], 28, 29, 30, 31, 32 [duas dispersões], 33, 34, 35, 40, 42, 44, 46, 51, 52, 56, 57, 58 [duas dispersões], 59 e 61) e 13 eventos vicariantes (nós 10, 18, 21, 24, 26, 29, 32, 34, 41, 43, 48, 55, e 57). Segundo os resultados do S-DIVA, a Amazônia foi a área ancestral com 100% de probabilidade em 31 nós (Tabela 3 e Figura 5).

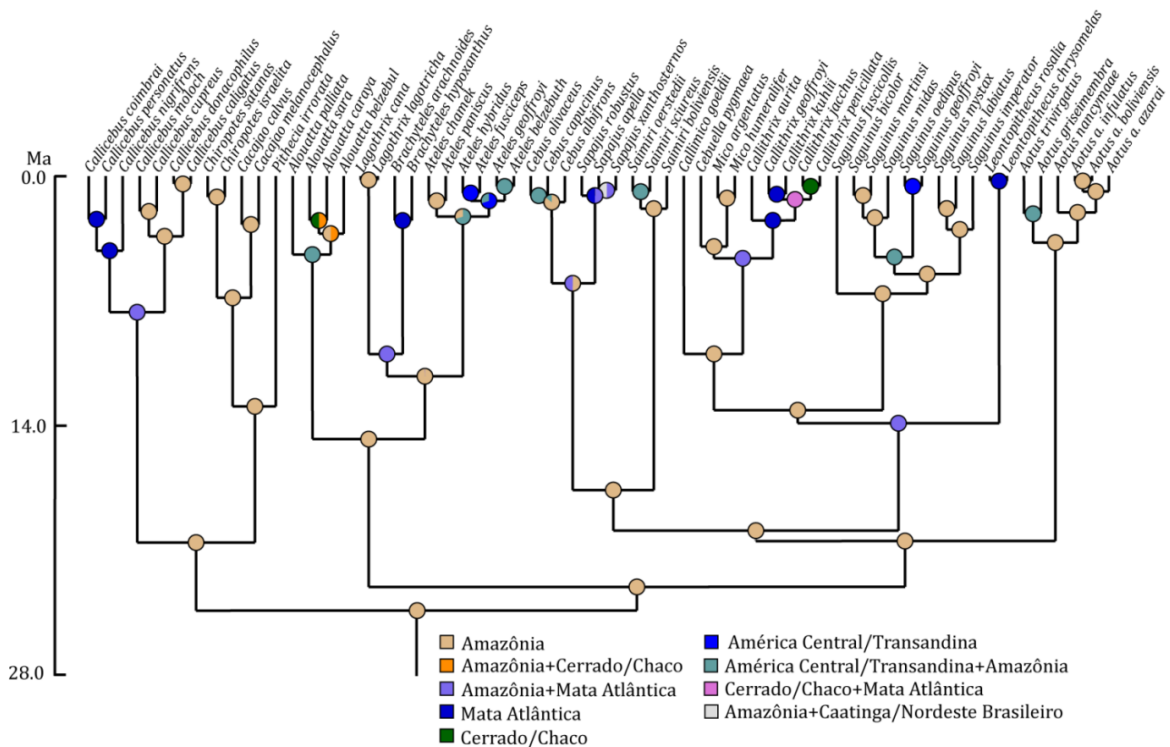


Figura 5. Otimização dos eventos biogeográficos dos nós da filogenia de Platyrrhini inferidas pelo método S-DIVA.

DISCUSSÃO

Relações filogenéticas e tempos de divergência em Platyrrhini

As principais linhagens de Platyrrhini, às quais são classificadas nas famílias Pitheciidae, Cebidae, Callitrichidae, e Aotidae (*sensu* Rylands et al., 2012), foram inferidas como monofiléticas. Este é um consenso suportado por um grande volume de publicações, entretanto, as relações filogenéticas entre as famílias e entre alguns gêneros dentro de famílias permanecem em debate (Steiper & Young, 2009).

A filogenia inferida neste estudo foi baseada em um subconjunto de 20 genes nucleares, dos 54 genes amostrados por Perelman et al. (2011). Entretanto, a despeito da origem comum dos dados, algumas diferenças topológicas foram observadas entre estes dois estudos. No trabalho de Perelman et al. (2011), o gênero *Saguinus* constituiu a primeira divergência na família Callitrichidae, enquanto a filogenia inferida no presente estudo determinou o gênero *Leontopithecus* como a primeira divergência (ver nó 55 da Figura 3). Em ambos os casos, estes nós tiveram suporte máximo (probabilidade posterior =1,0). Estudos em sistemática filogenética que consideraram o clado Callitrichidae têm demonstrado *Saguinus* como primeira divergência (Schneider et al., 1996; Canavez et al., 1999; Chaves et al., 1999; von Dornum & Ruvolo, 1999; Schneider et al., 2001; Opazo et al., 2006; Wildman et al., 2009; Perez et al., 2012; Springer et al., 2012), *Leontopithecus* e *Saguinus* formando um clado na primeira divergência (Porter, 1997; Steiper & Ruvolo, 2003), ou *Leontopithecus* como a primeira divergência (Kay, 1990). Entretanto, em decorrência de diferenças nas bases de dados (DNA, morfologia), métodos (neighbour-joining, máxima parcimônia, máxima verossimilhança, inferência bayesiana), esquemas de partição, e modelos

de substituição de nucleotídeos, torna-se complicado precisar as causas de tais diferenças. De fato, a ordem de ramificação dentro das linhagens de Callitrichidae tem sido amplamente debatida, incluindo propostas radicalmente diferentes (Schneider et al., 1996).

Outra incongruência entre a filogenia inferida neste estudo e no trabalho de Perelman et al. (2011) foi a posição da família Aotidae (gênero *Aotus*) em relação às demais famílias. No presente estudo, Aotidae foi alinhado como grupo irmão de um clado formado pelas famílias Callitrichidae e Cebidae (Figura 3), enquanto Perelman et al. (2011) inferiram um clado composto por Aotidae e Callitrichidae, os quais formaram o grupo irmão de Cebidae. O gênero *Aotus* já foi posicionado de diferentes maneiras entre as análises filogenéticas de Platyrrhini, não existindo um consenso entre sistematas (Horovitz & Meyer, 1995). Kay (1990) sugeriu *Aotus* uma politomia com a família Atelidae com base em análises morfológicas de dentes. Por outro lado, com base em mensurações em caracteres de crânios e dentes, Rosenberger (1984) sugeriu afinidades de *Aotus* e *Callicebus* com a família Pitheciidae. As análises moleculares, alternativamente, têm demonstrado um panorama diferente, porém, por vezes com hipóteses conflitantes entre si. Por exemplo, com base em sequências intrônicas do gene glucose-6-fosfato desidrogenase (G6PD), von Dornum & Ruvolo (1999) sugeriram um politomia entre *Aotus*, Callitrichidae, e Cebidae. Análises filogenéticas com base em diferentes sequências de DNA sugeriram o gênero *Aotus* como grupo irmão de Callitrichidae e Cebidae (Schrage, 2007; Wildman et al., 2009; este estudo). Diversos outros estudos, incluindo abordagens de supermatriz (Springer et al., 2012), sugeriram *Aotus* como grupo irmão de Callitrichidae, com Cebidae como grupo externo mais próximo (Porter, 1997; Perelman et al., 2011). Opazo et al. (2006), com base em

seis genes concatenados, ainda sugeriram um clado contendo *Aotus* e Cebidae, sendo Callitrichidae o grupo externo mais próximo. Prychitko et al. (2005) também sugeriram um clado contendo *Aotus* e Cebidae, entretanto, formando uma politomia entre *Aotus* e Cebidae, Callitrichidae, e Atelidae.

Diante disso, pode-se concluir que o gênero *Aotus* é o mais ambíguo entre os Platyrrhini quando se considera sua posição em uma filogenia e classificações taxonômicas derivadas, levando autores a integrá-lo na família Pitheciidae (sub-família Homunculinae) (Rosenberger, 2011), família Cebidae (sub-família Aotinae) (Hershkovitz, 1977; Schneider, 2000; Wildman et al., 2009), ou na própria família (Aotidae) (Rylands et al. 2000, 2012; Groves, 2005; Rylands & Mittermeier, 2009). Ainda, afinidades de *Aotus* com fósseis da província Fayum, no Egito, levantaram a possibilidade de colonizações independentes na América do Sul, implicando em polifilia de Platyrrhini. Apesar destes debates, estudos mais recentes baseados principalmente em dados moleculares têm concordado em vários aspectos da filogenia dos primatas neotropicais. Desta forma, a Figura 3 oferece um panorama geral da sistemática filogenética de Platyrrhini com valores altos de suporte de nós e padrões consistentes com a literatura na maior parte da árvore inferida (ver Perelman et al., 2011; Springer et al., 2012).

Assim como as propostas filogenéticas, os tempos de divergência estimados para as linhagens de Platyrrhini também apresentam variações entre as estimativas. As abordagens utilizadas para as estimativas dos tempos de divergência em Platyrrhini são diversas (Chaves et al., 1999; Opazo et al., 2006; Schrago, 2007; Perelman et al., 2011; Springer et al., 2012). Relógios moleculares estritos globais ou locais, relaxados, auto-correlacionados, ou não correlacionados constituem alguns exemplos dos diversos modelos utilizados para estimar taxas de

evolução molecular e derivar estimativas dos tempos de divergência entre linhagens de Platyrrhini (ver Drummond et al., 2006). Ademais, diferentes pressupostos são assumidos nas calibrações fósseis utilizadas, frequentemente sem uma preocupação explícita quanto ao rigor desta etapa, a despeito da crescente literatura que aporta este tema (Hedges & Kumar, 2004; Benton & Donoghue, 2007; Donoghue & Benton, 2006). Por exemplo, Opazo et al. (2006) utilizaram *Branisella boliviana* (26 Ma) para calibrar o último ancestral comum de Platyrrhini, assumindo este ponto fixo no tempo como a idade da primeira divergência deste clado. Porém, dois pressupostos referentes a esta abordagem podem ser apontadas como problemáticas. Primeiro, *B. boliviana* é um táxon *incertae sedis*, cuja dentição é similar à de *Proteopithecus* do Eoceno Tardio de Fayum, Egito (Takai et al., 2000), e oferece pouca informação acerca das origens de Platyrrhini. Ainda, a utilização de um único ponto fixo de calibração assume implicitamente um limite máximo da idade do clado, o que raramente pode ser confiavelmente derivado de um único fóssil (Benton & Donoghue, 2007).

Neste estudo, foram utilizadas seis restrições de idades de nós a partir de calibrações fósseis. Tais calibrações foram modeladas probabilisticamente para gerar um intervalo de valores como função de densidade a partir de restrições de idades mínimas de fóssil (*hard lower bound*, Benton & Donoghue, 2007). Estas calibrações foram distribuídas ao longo da árvore de acordo com informações paleontológicas disponíveis. Diante de evidências de taxas de evolução molecular assimétricas entre os ramos da árvore de Platyrrhini (Rosenberger, 1984), e considerando a possibilidade de mudanças nas taxas de evolução ao longo de um mesmo ramo (Hogdson et al., 2009), optou-se por utilizar um relógio molecular relaxado não correlacionado com distribuição log-normal (Drummond et al.,

2006). Desta forma, as datas derivadas deste modelo que leva em conta as fontes de incerteza inerentes à natureza do registro fóssil tornam-se mais confiáveis, ou no mínimo mais cautelosas.

Estase morfológica ou sucessivas irradiações?

Diferentes interpretações dos fósseis de primatas neotropicais preservados o suficiente para avaliações taxonômicas implicam em cenários distintos de sua interpretação macroevolutiva (Hogdson et al., 2009). *Tremacebus harringtoni*, *Dolichocebus gaimensis*, *Chilecebus carrascoensis* são fósseis cujos espécimes preservaram o crânio suficientemente para serem diagnosticáveis em termos taxonômicos (Kay et al., 2004; Kay et al., 2008; Ni et al., 2010). *Tremacebus* e *Dolichocebus* são provenientes da Província de Chubut, na Patagônia argentina, e *Dolichocebus* provem da Formação Abanico, nos Andes do Chile Central. Todos estes espécimes pertencem à SALMA Colhuehuapiana, datada em aproximadamente 20 Ma.

Segundo Tejedor (2008), as grandes órbitas oculares e o rosto curto de *Tremacebus harringtoni* são “certamente sinapomorfias compartilhadas com as espécies viventes de *Aotus*” (p. 255), o que o levou a classificar dentro da tribo Aotini. Por outro lado, Kay et al. (2004) sugerem que a anatomia da fossa olfatória indica um comportamento diurno para *Tremacebus*, e complementam demonstrando que as órbitas oculares são consideravelmente menores do que em *Aotus*. Rosenberger (1979), com base na anatomia do crânio de *Dolichocebus*, sugeriu que esta espécie pertence à linhagem de *Saimiri* (Cebidae, Platyrrhini), enquanto Kay et al. (2008) o consideraram no tronco da árvore de Platyrrhini (*stem*). Da mesma forma, Tejedor (2008) classificou *Chilecebus carrascoensis* dentro

da família Cebidae, enquanto Ni et al. (2010) analisaram este crânio com tomografia computadorizada (CT scan) e reconstruções 3D, e não puderam relacioná-lo proximamente com nenhuma espécie vivente.

Se tais fósseis pertencem de fato a alguma família moderna, então o último ancestral comum destas famílias deve ser mais antigo do que estes fósseis, e o último ancestral comum de Platyrrhini deve ser mais antigo do que comumente proposto (14,6 – 26,6 Ma, ver Springer et al., 2012). Conseqüentemente, esta hipótese deve aceitar uma radiação remota e um longo período de estase morfológica, denominada Hipótese de Estase Morfológica (HEM), ou Hipótese de Linhagem Longa (HLL) (Rosenberger et al., 2009). Alternativamente, se os fósseis considerados acima não são proximamente relacionados a nenhuma espécie vivente e possivelmente pertencem ao tronco da árvore de Platyrrhini, as linhagens modernas são mais recentes, bem como o último ancestral comum de Platyrrhini (Hogdson et al., 2009). Esta constatação tem sido chamada de Hipótese de Sucessivas Radiações (HSR), e assume que estes fósseis são parte de uma radiação extinta mais remota (Hogdson et al., 2009). Schrago et al. (2013) realizaram uma análise filogenética de antropoides neotropicais viventes e fósseis com base em uma matriz de dados moleculares e morfológicos, onde *Dolichocebus gaimensis*, *Carlocebus carmeni*, *Tremacebus harringtoni*, e *Soriacebus ameghinorum* formaram um grupo externo em relação aos Platyrrhini viventes. Os fósseis de La Venta do Mioceno Médio não foram considerados no estudo de Schrago et al. (2013), mas os autores sugerem maior plausibilidade de que tais espécimes sejam relacionados a algumas espécies viventes. Este é o caso de *Neosaimiri fieldsi* e *Aotus dindensis*, os quais foram utilizados neste estudo para restringir a idade de nós internos em Platyrrhini.

Considerando as idades dos nós estimadas no presente estudo, a HSR é preferível sobre a HEM, no entanto, os valores HPD 95% impedem uma rejeição explícita da HEM. Por exemplo, a idade estimada neste estudo para o último ancestral comum de Cebidae foi entre 20,05-15,07. Estudos independentes encontraram idades similares para este clado: 17,7 Ma (Schrage, 2007), ~18 Ma (Springer et al., 2012), e 19,5 Ma (Opazo et al., 2006). A idade estimada para Pitheciidae (nó 15 da Figura 3), por outro lado, foi entre 23,72-17,5, e não exclui nenhuma das hipóteses. O último ancestral comum de Platyrrhini foi datado neste estudo em 27,26-21,22, portanto, requerendo uma radiação extremamente rápida de suas famílias modernas para aceitar a HEM.

As análises biogeográficas derivadas deste estudo são mais sensíveis à HEM, uma vez que os fósseis Patagônicos sendo do grupo interno Platyrrhini constituiriam táxons e áreas não amostradas, certamente influenciando nas reconstruções de áreas ancestrais. No entanto, a origem mais recente das famílias modernas em relação a esses fósseis, assim como os resultados de Schrage et al. (2013) e Hogsdon et al. (2009) indicam maior plausibilidade da HSR. Assim, os efeitos da ausência destes táxons e áreas devem ser menores sobre as inferências biogeográficas desempenhadas neste estudo.

Biogeografia Histórica de Platyrrhini: conexões entre a Amazônia e a Mata Atlântica

A história das áreas, ou biomas, em que vivem os primatas neotropicais não apresenta um padrão hierárquico de separação, diferente ao que supostamente ocorreu na sucessão de quebras em áreas menores de Gondwana (Sanmartín & Ronquist, 2004). Alternativamente, a dinâmica destas áreas mostrou-se reticulada (Costa, 2003), largamente influenciada por eventos tectônicos (soerguimento dos

Andes) (Hoorn et al., 2010), oscilações climáticas (Pascual & Jaureguizar, 1990; Zachos et al., 2001; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006), incursões de mares epicontinentais (Donato et al., 2003; Wesselingh & Salo, 2006), entre outros. Desta forma, os métodos baseados em eventos livres de hipóteses cladísticas como modelo de separação de áreas são de aplicação mais adequada do que métodos mais tradicionais da Biogeografia Cladística para o problema em questão (Almeida, 2011).

Os métodos utilizados para reconstrução de eventos da Biogeografia Histórica de *Platyrrhini* diferiram em alguns pontos, mas de um modo geral apresentaram congruências relevantes (ver Figuras 4 e 5, e Tabela 3). Embora os métodos S-DIVA e DEC sejam diferentes em suas implementações metodológicas (Ree et al., 2005; Ree & Smith, 2008; Yu et al., 2010), seus resultados finais podem ser comparados por oferecerem valores probabilísticos das reconstruções de eventos relacionados às áreas ancestrais.

Ambos os métodos reconstruíram a Amazônia (DEC=72,62%, S-DIVA=100% de probabilidade) como a área em que viveu o último ancestral comum de *Platyrrhini*, durante o final do Oligoceno ou início do Mioceno. O tempo transcorrido entre o último ancestral comum de *Platyrrhini* e as separações de populações originárias das linhagens modernas (Oligoceno Tardio-Mioceno Médio) ocorreu em um período de resfriamento global (Zachos et al., 2001). Segundo dados palinológicos, este foi também um período de decréscimo na diversidade fóssil de angiospermas no noroeste do continente, sugerindo retrações florestais (Jaramillo et al., 2006). Incursões marinhas e a formação do Sistema Pebas deram um aspecto de mosaico nesta região paleo-amazônica, com a formação de lagos com variados níveis de salinidade (Lovejoy et al., 1998; Hoorn et al., 2010). As

cabeceiras do sistema Orinoco-Amazonas estavam supostamente ligadas à Bacia do Paraná durante o Oligoceno (Lovejoy et al., 1998). Este pode ter sido um cenário de disjunções de habitats dentro da Amazônia, possivelmente associado às separações de populações que se diversificaram em linhagens modernas (famílias) de primatas neotropicais. Um refinamento na escala espacial de análise, por exemplo, a divisão da Amazônia (número 3 da Figura 2) em áreas de endemismo menores pode melhorar a compreensão de tais processos (ver Cracraft & Prum, 1988; Silva & Garda, 2011). Entretanto, é necessário um entendimento mais refinado das distribuições geográficas das espécies analisadas, além de uma taxonomia alfa condizente com tal refinamento.

A primeira transição entre as áreas ancestrais (mudanças nas distribuições geográficas ancestrais inferidas de um nó para o outro) foi detectada a partir do Mioceno Médio (16,02-11,07 Ma, nó 55), quando o último ancestral comum de Callitrichidae ocupava uma área que conectava a região onde hoje se encontram a Amazônia e a Mata Atlântica. Estas conexões biogeográficas foram inferidas também na divisão dos gêneros *Brachyteles* e *Lagothrix* (12,42-7,33 Ma), do grupo *Callicebus personatus* e grupos de espécies amazônicas de *Callicebus* (9,43-5,82 Ma), e na separação dos saguis da Mata Atlântica (*Callithrix*) e saguis da Amazônia (*Cebuella* e *Mico*) (5,82-3,45 Ma).

Essas conexões biogeográficas entre a Amazônia e a Mata Atlântica devem ter ocorrido através da região onde atualmente está a diagonal de áreas abertas da América do Sul, formada pela Caatinga, Cerrado, e Chaco (Figura 6). Essas áreas parecem promover um amplo isolamento entre a Amazônia e a Mata Atlântica, porém, a ubiquidade de florestas de galerias e diversos capões de florestas decíduas e semi-decíduas ao longo do Cerrado, constituem interconexões florestais

que permeiam as margens destes biomas aparentemente isolados (Oliveira-Filho & Ratter, 1995). Entre os componentes florísticos destas florestas de galerias, diversas espécies dependem de alta umidade no solo e parecem se distribuir das florestas pluviais da Amazônia até a Mata Atlântica ao longo de um eixo noroeste-sudeste (Oliveira-Filho & Ratter, 1995). Ledru (1993), com base no registro fóssil de pólen, sugeriu que o Cerrado foi consideravelmente mais úmido, e coberto por florestas tropicais entre 33.000 e 25.000 anos. Isto pode ser considerado um indício de que tais conexões ocorreram em diferentes escalas de tempo.

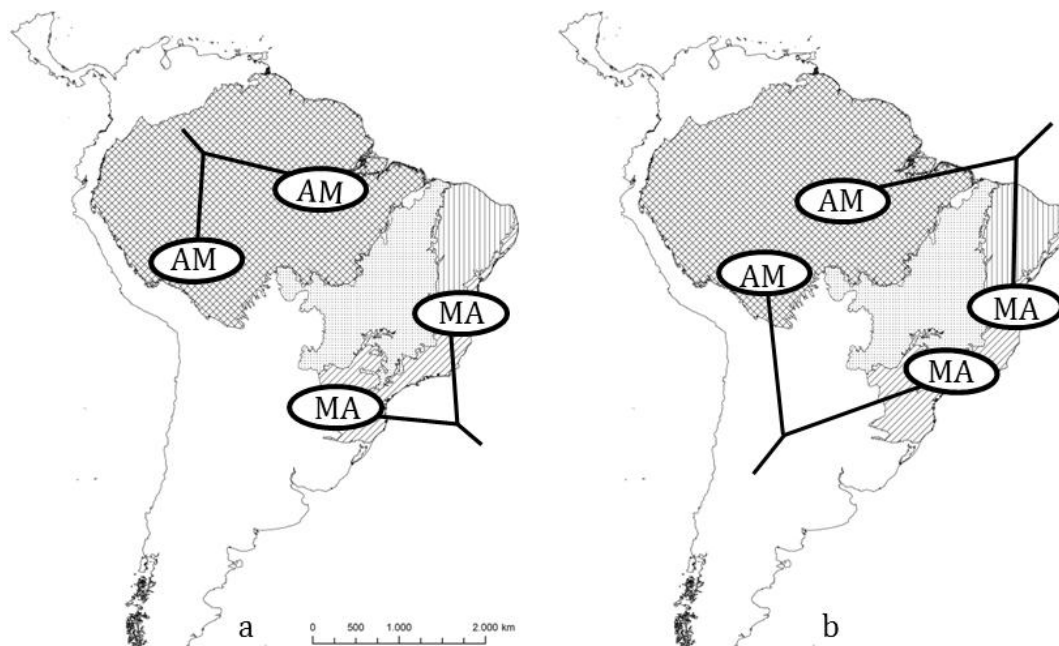


Figura 6. Diagrama representando a distribuição geográfica da Amazônia (xadrez), Cerrado (pontilhado), Caatinga (hachurado 90°), e Mata Atlântica (hachurado 45°). AM= Amazônia; MA= Mata Atlântica. Análises filogenéticas demonstraram que grupos irmãos de Platyrrhini se diversificaram dentro de biomas (a) e entre biomas (b). Exemplos de (a): Sub-família Pitheciinae na Amazônia (nó 14, Fig. 3), gênero *Leontopithecus* (nó 54) na Mata Atlântica. Exemplos de (b): Família Callitrichidae (nó 55), *Brachyteles/Lagothrix* (nó 21), gênero *Callicebus* (nó 10). O padrão exemplificado em (b), tendo sido demonstrado para diferentes grupos ao longo do Mioceno sugere conexões bióticas entre os dois biomas. Exemplo modificado de Costa (2003).

O gênero *Brachyteles* é endêmico da Mata Atlântica (Rylands et al., 1996), entretanto, a família Atelidae provavelmente teve origem na Amazônia. A primeira

transição de áreas ancestrais desta família (saída da Amazônia) se deu ao longo do tronco que leva ao clado *Lagothrix/Brachyteles*, sendo a separação entre estes gêneros inferida em 12,42-7,33 Ma. Da mesma forma, o ancestral de Pitheciidae vivia na Amazônia, e a primeira transição de áreas nesta família se deu ao longo do ramo que originou o gênero *Callicebus*, cuja diferenciação se deu em 9,43-5,82 Ma.

Apesar das diferenças temporais, estas separações de clados em áreas hoje disjuntas como a Amazônia e a Mata Atlântica podem ser consideradas um padrão congruente, o que sugere rotas similares de colonização do leste do continente. Avaliando a riqueza de espécies de aves da sub-ordem Tyranni nestes biomas e os tempos de diferenciação, Batalha-Filho et al. (2013) sugeriram ligações biogeográficas entre a Amazônia e a Mata Atlântica durante a época do Mioceno. Estes autores sugeriram a presença de “rotas antigas” durante grande parte do Mioceno, ao longo da borda oeste do escudo cratônico brasileiro, desde o Chaco (Estado do Mato Grosso, oeste da Bolívia, e Paraguai) e Estado de Rondônia, até o Estado do Paraná (Batalha-Filho et al., 2013). Sugere-se que estas ligações biogeográficas em sentido sudeste tenham relações com a expansão de florestas de galerias associadas às orlas de origem marítima e de água doce oriundas de mares epicontinentais e padrões de drenagem paleogeográficos (Wesselingh & Salo, 2006).

Análises filogeográficas de pequenos mamíferos (Rodentia e Didelphimorphia) distribuídos pela Amazônia, Cerrado, e Mata Atlântica evidenciaram ligações biogeográficas com base nos padrões cladísticos e distribucionais destes organismos (Costa, 2003). Costa (2003) mencionou a importância da inclusão de espécies de Cerrado para a compreensão da

biogeografia de pequenos mamíferos, uma vez que se trata de um componente-chave na elucidação dos padrões de diversidade.

No presente estudo, sugere-se que os gêneros *Leontopithecus*, *Brachyteles*, e *Callicebus* possam ter colonizado a Mata Atlântica a partir destas ligações que existiram ao longo do Mioceno, transpassadas em escalas de tempo levemente diferentes. Por outro lado, a presença do ancestral comum da sub-tribo Callitrichina (nó 43) nesta região onde hoje estão a Amazônia e a Mata Atlântica pode ter tido um contexto diferente. Batalha-Filho et al. (2013) indicaram, além das rotas antigas do Mioceno, rotas mais modernas de conexão entre Amazônia e Mata Atlântica através da Caatinga e Cerrado ao longo do Plio-Pleistoceno (Figura 7).

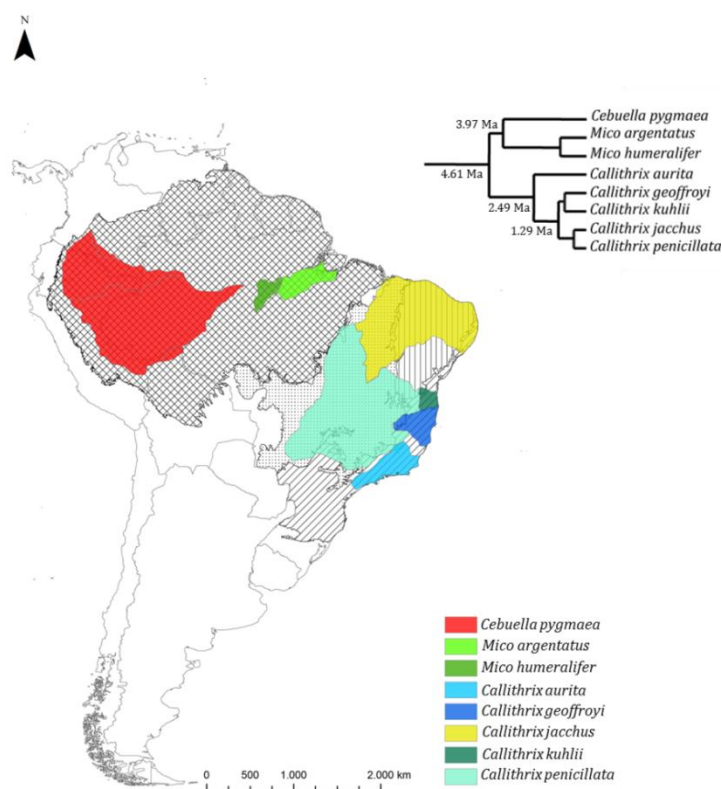


Figura 7. Distribuição geográfica e relacionamento filogenético da sub-tribo Callitrichina. As distribuições geográficas estão sobrepostas aos biomas relevantes à evolução do clado. Amazônia (xadrez), Cerrado (pontilhado), Caatinga (hachurado 90°), e Mata Atlântica (hachurado 45°). Possivelmente existiu uma rota de fluxo biótico conectando a Amazônia e a Mata Atlântica passando pelo Cerrado e Caatinga antes de 4.61 Ma, uma vez que um evento vicariante foi inferido para o nó que separou os saguis da Mata Atlântica (*Callithrix*) dos saguis da Amazônia (*Cebuella* e *Mico*).

Os resultados obtidos no presente estudo sugerem também ligação biogeográfica entre a Amazônia e a Floresta Atlântica durante o Plioceno (Figura 7). Estudos biogeográficos de aves da família Dendrocolaptidae sugeriram padrões congruentes entre arapaçus do gênero *Xiphorhynchus* (Cabanne et al., 2008) e *Dendrocincla* (Weir & Price, 2011), os quais se diferenciaram de seus relativos amazônicos entre 3,7-3 Ma. Ambos os estudos sugeriram uma colonização através do nordeste brasileiro, e subsequente isolamento por vicariância (Cabanne et al., 2008; Weir & Price, 2011). Estudos com pequenos mamíferos detectaram padrões similares em roedores e marsupiais (Costa, 2003). Desta forma, o presente estudo está de acordo com as hipóteses colocadas por Batalha-Filho et al. (2013), que defende ligações biogeográficas ao longo do Mioceno (via Chaco e Bacia do Paraná), e Plio-Pleistoceno (via Cerrado e Caatinga) entre a Amazônia e a Mata Atlântica.

As inferências realizadas neste estudo referentes ao clado dos macacos-prego apontam uma diferenciação entre *Cebus* e *Sapajus* durante o final de Mioceno (7,88-4,26 Ma, nó 33). Neste nó, os resultados entre os métodos S-DIVA e LAGRANGE-DEC são parcialmente conflitantes nas reconstruções de eventos biogeográficos (ver Tabela 3). Segundo resultados do S-DIVA, o ancestral dos macacos-prego poderia ter vivido na Amazônia (50,5% de probabilidade), ou na região onde hoje está a Amazônia e a Mata Atlântica (49,5% de probabilidade). Por outro lado, o DEC retornou uma reconstrução na Amazônia (43,9% de probabilidade), ou na Amazônia junto com a atual região do Escudo das Guianas (16,52% de probabilidade). De acordo com Lynch-Alfaro et al. (2012), os macacos-prego de topete (*Sapajus*) e os macacos-prego sem topete (*Cebus*) se diferenciaram durante o Mioceno Tardio (6,2 Ma), seguido pela emergência de *Cebus* na

Amazônia e de *Sapajus* na Mata Atlântica durante o Plioceno Tardio. Enquanto *Cebus* deve ter permanecido restrito ao Escudo das Guianas, *Sapajus* deve ter permanecido restrito ao Escudo Brasileiro, possivelmente separados pelo recém-formado Rio Amazonas (Lynch-Alfaro et al., 2012). O estudo filogeográfico de Lynch-Alfaro et al. (2012) apontou a ligação biogeográfica entre onde hoje se situam a Amazônia e o norte da Mata Atlântica (Cerrado e Caatinga) como a mais provável para a emergência de *Sapajus* na Mata Atlântica, e a ligação biogeográfica mais ao sul como um caminho de retorno deste gênero para a Amazônia: a hipótese de reinvasão Amazônica. Os macacos-prego são primatas generalistas, e características comportamentais como o uso de ferramentas (pedras) para quebrar sementes duras podem facilitar à sua permanência em ambientes secos, como o Cerrado e a Caatinga (Ottoni & Izar, 2008).

No presente estudo, não foram encontradas evidências de reinvasão Amazônica dos macacos-prego com topete. Os resultados obtidos através do S-DIVA para a evolução da distribuição geográfica do último ancestral de *Sapajus* sugeriram uma transição a partir da região abrangendo a Amazônia e a Mata Atlântica (50,37% de probabilidade), ou Mata Atlântica (49,37% de probabilidade). Por outro lado, o DEC retornou um evento a partir de uma região mais ampla, constituída pelas áreas onde se distribuem a Amazônia, o Escudo das Guianas, e a Mata Atlântica (48,16% de probabilidade), ou Amazônia, Caatinga, Mata Atlântica (29,77% de probabilidade). Estes resultados não rejeitam a hipótese de reinvasão Amazônica de Lynch-Alfaro et al. (2012), entretanto, sugerem maior probabilidade deste evento ter ocorrido pelo norte e nordeste da Mata Atlântica. Estas diferenças, porém, podem ser oriundas de artefatos amostrais inerentes ao presente estudo, uma vez que o estudo filogeográfico de

Lynch-Alfaro et al. (2012) incluiu praticamente todas as espécies de macacos-prego (exceto *Cebus kaapori* e *Sapajus flavius*). Isto significa que espécies distribuídas no Cerrado, Paraguai e Argentina foram amostradas por Lynch-Alfaro et al. (2012), constituindo uma fração da diversidade do gênero não amostrada no presente estudo.

Da mesma forma, a espécie *Aloutta guariba*, que se distribui ao longo da Mata Atlântica incluindo Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Semi-Decidual, não foi amostrada neste estudo por não apresentar os genes disponíveis. A ausência de *A. guariba* entre os terminais das análises biogeográficas podem ter impactado os resultados das reconstruções dos eventos biogeográficos. Cortés-Ortiz et al. (2003) realizaram uma análise biogeográfica para o gênero *Alouatta* e inferiram que *A. guariba* se diferenciou de *A. belzebul* há aproximadamente 4 Ma. Segundo este trabalho, esta separação se deu em decorrência da crescente aridez na Caatinga do nordeste brasileiro, promovendo a disjunção geográfica destas espécies por vicariância após a colonização de *A. guariba* na Mata Atlântica pela conexão nortenha (ver Rylands et al., 1996).

Biogeografia Histórica de Platyrrhini: os primatas Transandinos e da América Central

Nesta secção serão discutidos os clados a partir dos quais alguns terminais colonizaram a região Transandina e América Central. Isto inclui a sub-família Alouattinae (nó 18), gênero *Ateles* (nó 26), família Cebidae (nó 36), gênero *Saguinus* (nó 52), e família Aotidae (nó 61), implicando na consideração de um intervalo de tempo entre o Mioceno e o presente.

De acordo com os tempos de divergência e as reconstruções de eventos biogeográficos, o último ancestral comum de Alouattinae vivia em uma região que abrangia onde hoje se situam a América Central/Transandina e a Amazônia (S-DIVA=100% de probabilidade), ou ainda incluindo a área do Cerrado/Chaco (DEC=67,81% de probabilidade) durante o final do Plioceno Inferior (5,65-3,14 Ma). Entretanto, com base em uma amostragem mais completa da diversidade de *Alouatta*, Cortés-Ortiz et al. (2003) estimaram a primeira cladogênese do gênero em torno de 6,8 Ma, separando as espécies Transandinas (*A. palliata* e *A. pigra*) das espécies Cisandinas (demais espécies). O Mioceno foi um tempo de importante atividade orogênica nos Andes, associada a um aumento nas taxas de subducção entre as placas de Nazca e Sul-americana (Posadas & Ortiz-Jaureguizar, 2011). No início do Mioceno Tardio, as temperaturas globais outrora elevadas durante o Ótimo Climático do Mioceno Médio começaram a decair (Zachos et al., 2001). Em decorrência da atividade orogênica dos Andes, porém ainda com metade da sua altura atual, zonas de sombras de chuva foram constatadas no Mioceno Tardio promovendo aridez em ambos os lados da cordilheira (Posadas & Ortiz-Jaureguizar, 2011). De acordo com Cortés-Ortiz et al. (2003), estes eventos promoveram separação vicariante das espécies de *Alouatta*, isolando o ancestral de *A. palliata* e *A. pigra* no lado oeste dos Andes. Embora os tempos de divergência estimados neste estudo para a separação de *A. palliata* sejam sutilmente mais recentes do que os de Cortés-Ortiz et al. (2003), os métodos biogeográficos utilizados neste estudo sugeriram um evento vicariante, possivelmente associado aos mesmos eventos. Um evento de dispersão também foi inferido para esta cladogênese, sendo as datas para a colonização da *A. palliata* na América Central consistentes com a emergência do Istmo do Panamá (Leigh et al., 2013).

De acordo com as reconstruções de eventos biogeográficos para o gênero *Ateles*, seu último ancestral comum viveu em uma área composta por onde hoje se situam a América Central/Transandina e a Amazônia (S-DIVA=70,18% de probabilidade; DEC=58,44% de probabilidade) entre 3,12-1,56 Ma. Enquanto o método S-DIVA retornou um evento de vicariância para este nó, o DEC determinou um evento de dispersão (eventos de dispersão são considerados em um sentido amplo, podendo também significar expansões de áreas) para o início do Pleistoceno. Esta separação cladogenética pode estar associada a uma crescente aridez na região das Guianas e Llanos, entretanto, as causas últimas deste evento geoclimático não estão claras: oscilação climática do Pleistoceno associadas às variações na órbita terrestre (Medeiros et al., 1997; Hoorn et al., 2010), ou mudanças climáticas e fluviais decorrentes do soerguimento dos Andes (Hoorn, 1994). Collins & Dubach (2000) aplicaram um relógio molecular local em uma filogenia de *Ateles*, e determinaram que a diversificação do gênero tivesse início há aproximadamente 3,59 Ma e sugeriram que a maior parte das especiações em *Ateles* deve ter ocorrido em decorrência de mudanças geoclimáticas. Este padrão difere de sugestões prévias sob um modelo de especiação influenciado por refúgios Pleistocênicos (Medeiros et al., 1997). Diante das evidências no presente estudo, ambos os cenários são plausíveis. Ainda, as colonizações de *A. geoffroyi* e *A. fusciceps* na América Central constituem eventos independentes, uma vez que estas populações são parafiléticas. Diante do tempo inferido para estes eventos, tais colonizações devem ter se favorecido pela emergência do Istmo do Panamá.

A separação inicial das espécies do gênero *Cebus* tem sido inferida para o Pleistoceno Inferior (Boubli et al., 2012; Lynch-Alfaro et al., 2012), o que coincide com a estimativa bayesiana deste estudo (2,12-0,78 Ma). Isto faz com que uma

radiação particularmente grande tenha ocorrido num curto intervalo de tempo, como demonstra a grande diversidade críptica desconhecida por taxonomistas anteriores (Boubli et al., 2012). Os macacos-prego sem topete estão classificados em quatro espécies: *Cebus capucinus*, *C. olivaceus*, *C. albifrons*, e *C. kaapori*, cada uma com diversas subespécies (exceto *C. kaapori*) (Rylands & Mittermeier, 2009). Boubli et al. (2012) analisaram as relações filogenéticas das espécies e subespécies de *Cebus* e detectaram uma grande diversidade de formas que deve ser considerada em nível específico. Entretanto, estas formas estão aninhadas dentro de *C. capucinus*, *C. olivaceus*, e *C. albifrons*, embora Lynch-Alfaro et al. (2012) demonstraram em seu estudo filogeográfico parafilia em *C. albifrons*. Isto pode gerar um problema analítico para o presente estudo, em decorrência do desconhecimento da localização geográfica das sequências de DNA.

A despeito disso, as reconstruções biogeográficas de eventos sugeriram que transição do último ancestral comum de *Cebus* a partir de onde hoje é a Amazônia (S-DIVA=85,6% de probabilidade, ou a América Central/Transandina, Amazônia, e Escudo das Guianas conectados (DEC=60,56% de probabilidade). Ambos os métodos biogeográficos necessitaram de uma dispersão para o último ancestral comum de *Cebus*, e uma vicariância (e uma dispersão no S-DIVA) para o último ancestral comum de *C. olivaceus* e *C. capucinus*. Assumindo como correta a reconstrução mais provável do S-DIVA, *C. albifrons* se separou primeiro e permaneceu na Amazônia, enquanto o ancestral de *C. olivaceus/C. capucinus* expandiu sua distribuição ocupando também a região Transandina. Posteriormente, *C. olivaceus* teria dispersado através do Rio Negro para Escudo das Guianas enquanto e se separou de *C. olivaceus* por vicariância. Embora a escala espacial para este estudo não seja refinada ao nível das subespécies dos terminais

considerados (ver Boubli et al., 2012), os resultados obtidos no presente estudo não podem rejeitar a hipótese de que as oscilações climáticas do Pleistoceno promoveram especiação do gênero *Cebus*. Os tempos de divergência inferidos aqui, por outro lado, são inconsistentes com a orogenia dos Andes como um fator causal destas diversificações.

O último ancestral comum de *Saimiri* provavelmente viveu na região da atual Amazônia (S-DIVA=100% de probabilidade), ou numa região mais ampla onde hoje se situam a América Central/Transandina, Amazônia, e Escudo das Guianas (DEC= 59,35% de probabilidade). Chiou et al. (2011) sugeriram que a união de porções florestais durante o período inter glacial Bramertoniano (1,55-1,3 Ma) correspondem com a separação inicial de *S. boliviensis* e com a expansão geográfica do último ancestral comum às demais espécies. Posteriormente, as retrações florestais do período glacial Pré-Pastoniano (1,3-0,8 Ma) teriam promovido o isolamento de *S. boliviensis*, *S. sciureus*, e *S. oerstedii* (Chiou et al., 2011). Considerando os valores de HPD 95%, este cenário é condizente com os resultados obtidos nas reconstruções biogeográficas no presente estudo, com um evento de dispersão (ou expansão no período interglacial) na primeira cladogênese do gênero, e um evento vicariante na separação das espécies descendentes.

Os tempos de divergência das especiações no gênero *Saguinus* diferiram substancialmente entre alguns estudos filogenéticos (Cunha et al., 2011; Matauschek et al., 2011). Por outro lado, as datas obtidas em Perelman et al. (2011) e em Springer et al. (2012) estão mais de acordo com as do presente estudo, colocando o início da diferenciação de *Saguinus* no Mioceno Tardio. Cunha et al. (2011) utilizou um relógio molecular relaxado log-normal não correlacionado

sobre uma matriz concatenada de cinco genes nucleares com inserções *Alu*, e um ponto de calibração fixado em 15 Ma para o último ancestral comum de *Saguinus*. Mataushek et al. (2011) utilizaram um relógio log-normal relaxado sobre os genes mitocondriais citocromo b e um fragmento do D-loop, e propuseram a emergência de *Saguinus* em 10 Ma. Tanto Cunha et al. (2011) como Mataushek et al. (2011) assumiram implicitamente a Hipótese de Estase Morfológica (HEM, ver secção 4.2) ao utilizar *Dolichocebus* como um membro do clado *Saimiri*.

A taxonomia de Rylands & Mittermeier (2009) reconheceu 33 espécies e subespécies para o gênero *Saguinus*. Esta diversidade é largamente Amazônica, alcançando a borda oeste do Cerrado a leste, os Andes, e a América Central. O último ancestral comum de *Saguinus* foi inferido neste estudo como Amazônico, com 100% de probabilidade em ambos os métodos (ver nó 52 na Tabela 3). Um entendimento mais refinado do contexto biogeográfico de diversificação do gênero dentro da Amazônia dependeria da divisão desta região em áreas de endemismo menos inclusivas (ver Cracraft & Prum, 1988 e Silva & Garda, 2011).

A partir do último ancestral comum Amazônico de *Saguinus*, foi inferido que *S. fuscicollis* expandiu sua distribuição geográfica para alcançar o sopé leste dos Andes durante o Mioceno Tardio, quando incursões marinhas e o sistema Pebas já haviam retraído (Hoorn et al., 2010). A primeira transição entre áreas ancestrais para os nós internos do gênero ocorreram entre o Mioceno Tardio e início do Plioceno, quando o último ancestral comum de *S. bicolor*, *S. martinsi*, *S. midas*, *S. oedipus*, e *S. geoffroyi* ocupou a região da onde se situa a América Central/Transandina e a Amazônia. Esta transição é consistente com a redução rápida da temperatura e precipitação que sucederam o Ótimo Climático do Mioceno Médio (Zachos et al., 2001), assim como o efeito de sombras de chuva e

aridez causados pela elevação dos Andes (Posadas & Ortiz-Jaureguizar, 2011). Subsequentemente, um evento vicariante isolou o último ancestral comum de *S. oedipus* e *S. geoffroyi* na região Transandina, a partir do qual *S. geoffroyi* transpassou o Istmo da Panamá. Este evento está de acordo com a sugestão de Cortés-Ortiz et al. (2003) para o isolameto de *Alouatta palliata* e *A. pigra*, constituindo um padrão congruente de vicariância entre os dois lados dos Andes.

A ordem de ramificação e os clados inferidos para as espécies do gênero *Aotus* neste estudo foram inconsistentes com os resultados de Menezes et al. (2010). Da mesma forma, a estimativa temporal da emergência do gênero foi aproximadamente 1 Ma mais antiga do que o estimado no presente estudo. Ruiz-Garcia et al. (2011) determinaram um padrão filogenético divergente de ambos. Por outro lado, o trabalho de Springer et al. (2012) baseado em uma supermatriz demonstrou uma topologia semelhante à aqui apresentada, entretanto, com a idade da emergência do gênero mais consistente com Menezes et al. (2010). Esta idade de 4,62 Ma para a emergência do gênero *Aotus*, porém, não exclui a idade estimada neste estudo para o mesmo nó (4,92-2,7 Ma).

Os dois métodos de reconstrução de eventos biogeográficos utilizados neste estudo diferiram na inferência da distribuição geográfica do último ancestral comum de *Aotus*. A distribuição geográfica deste nó inferida através do S-DIVA foi a Amazônia (100% de probabilidade), enquanto a área mais provável retornada pelo DEC foi composta pelas regiões da América Central/Transandina, Amazônia e Escudo das Guianas (39,81% de probabilidade). De acordo com os resultados do S-DIVA, houve somente uma transição de áreas entre o Plioceno Médio e o Pleistoceno, quando o ancestral comum de *A. trivirgatus* e *A. l. griseimembra* expandiu sua distribuição ocupando uma área composta pela América Central

Transandina e a Amazônia (S-DIVA=100% de probabilidade). Estas duas espécies divergiram por um processo vicariante, onde *A. trivirgatus* expandiu sua distribuição para ocupar o norte da Amazônia e o Escudo das Guianas, e *A. l. griseimembra* permaneceu isolada no lado oeste dos Andes (S-DIVA). Este padrão não pode ser considerado diferente dos inferidos para *Alouatta palliata* e *Saguinus geoffroyi* na colonização da América Central.

A diferença nas inferências entre os dois métodos está no fato de que o S-DIVA assumiu diversos eventos de dispersão para explicar a ocupação do grupo *Aotus azarai* na região composta por onde se situam a Amazônia e o Cerrado/Chaco, enquanto o método DEC atribuiu ao clado uma distribuição ancestral mais ampla. Entretanto, o evento de vicariância inferido pelo DEC para *Aotus trivirgatus* e *A. l. griseimembra* está de acordo com o padrão exposto acima de colonização da América Central por *Aotus*.

CONCLUSÃO

A distribuição de Platyrrhini na região Neotropical constitui um exemplo avulso de Gradiente Latitudinal de Diversidade (GLD) (Hillebrand, 2004). As análises biogeográficas calibradas temporalmente realizadas neste estudo constituem uma perspectiva empírica do GLD. O presente trabalho é consistente com as generalizações de Rull (2011) de que a complexidade da diversificação na região Neotropical raramente pode ser explicada por um único mecanismo e intervalo de tempo. A idade dos clados de Platyrrhini concorda que, sozinhos, nem um paradigma de diversificação antiga (Miocênica), tampouco de diversificação recente (Quaternária) são suficientes para explicar a origem da biota Neotropical (Bush & Oliveira, 2006; Rull 2011).

O trabalho seminal de Haffer (1969) deu início a um paradigma de explicação da origem da biodiversidade Neotropical que postulava a influência das oscilações climáticas cíclicas do Pleistoceno, e consequentes retrações/expansões de florestas, como principal mecanismo causal (Bush & Oliveira, 2006). O advento das datações em filogenias moleculares de diferentes grupos de organismos tem demonstrado a sensibilidade deste modelo (Hoorn et al., 2010). Tanto as tectônicas do Neogeno e dinâmicas paleogeográficas, assim como a formação de refúgios florestais em períodos glaciais têm sido demonstradas como importantes mecanismos na diversificação da biota Neotropical (Rull, 2011).

Este estudo demonstrou a importância de eventos biogeográficos associados aos padrões de distribuição geográfica dos táxons analisados. Eventos de dispersão podem ser interpretados como expansões da distribuição geográfica dos táxons, possivelmente relacionados aos fatores expostos acima. Da mesma forma, especiações por eventos vicariantes também foram considerados importantes neste estudo diante de evidências de ligações biogeográficas que se interromperam e se restabeleceram ao longo do tempo evolutivo.

Diversos grupos de primatas neotropicais ainda apresentam problemas na taxonomia alfa e na determinação de suas distribuições geográficas (Rylands et al., 2000; ver Boubli et al., 2012). Um melhor entendimento das distribuições geográficas permitirá a realização de análises mais refinadas, possivelmente considerando centros de endemismos menos inclusivos. Ainda, a utilização da abordagem de supermatriz pode oferecer benefícios com a inclusão de mais táxons e suas distribuições geográficas nas análises biogeográficas (Springer et al., 2012).

Apesar destes vieses, alguns padrões observados neste estudo podem ser considerados importantes: (1) ligações biogeográficas entre a Amazônia e a Mata

Atlântica em diferentes intervalos de tempo promovendo a colonização de primatas no leste do continente e nas áreas secas; (2) vicariância com o soerguimento dos Andes e colonização dos primatas na América Central via Istmo do Panamá; (3) importância do Mioceno na diferenciação de linhagens supra-genéricas; (4) importância do Plioceno e Pleistoceno em promover especiações.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, E.A.B. 2011. Modelos de eventos para reconstrução biogeográfica. In: Carvalho, C.J.B., Almeida, E.A.B. (eds.), Biogeografia da América do Sul: Padrões e processos. Editora Roca, São Paulo, pp. 123-150.
- Batalha-Filho, H., Fjelsda, J., Fabre, P.H. Miyaki, C.Y. 2013. Connections between the Atlantic and the Amazon forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of Ornithology* 154, 41-50.
- Benton, M.J., Donoghue, P.C.J. 2007. Paleontological evidence to date the tree of life. *Molecular Biology and Evolution* 24(1), 26-53.
- Bonvicino, C.R., Boubli, J.P., Otazu, I.B., Almeida, F.C., Nascimento, F.F., Coura, J.R., Seuánez, H.N. 2003. Morphologic, karyotypic, and molecular evidence of a new form of *Chiropotes* (Primates, Pitheciinae). *American Journal of Primatology* 61(3), 123-133.
- Bottu, G. 2010. Sequence databases and database searching: Theory. In: Lemey, P., Salemi, M., Vandamme, A.M. (eds.), *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*. Cambridge University Press, New York, pp. 33-54.

- Boubli, J.P., Rylands, A.B., Farias, I.P., Alfaro, M.E., Lynch-Alfaro, J.W. 2012. *Cebus* phylogenetic relationships: A preliminary reassessment for the diversity of the untufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology* 74, 381-393.
- Bush, M.B., Oliveira, P.E. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian Speciation: a paleo-ecological perspective. *Biota Neotropica* 6(1), bn00106012006.
- Cabanne, G.S., d'Horta, F.M., Sari, E.H.R., Santos, F.R., Miyaki, C.Y. 2008. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): Biogeography and systematic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 760-773.
- Canavez, F.C., Moreira, M.A.M., Simon, F., Parham, P., Seuánez, H.N. 1999. Phylogenetic relationships of the Callitrichinae (Platyrrhini, Primates) based on β_2 -microglobulin DNA sequences. *American Journal of Physical Anthropology* 48, 225-236.
- Chatterjee, H.J., Ho, S.Y.W., Barnes, I., Groves, C. 2009. Estimating the phylogeny and divergence times of primates using a supermatrix approach. *BMC Evolutionary Biology* 2009, 9:259 doi:10.1186/1471-2148-9-259.
- Chaves, R., Sampaio, I., Schneider, M.P., Schneider, H., Page, S.L., Goodman, M. 1999. The place of *Callimico goeldii* in the callitrichine phylogenetic tree: Evidence from von Willebrand Factor gene intron II sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13(2), 392-404.
- Chiou, K.L., Pozzi, L., Lynch-Alfaro, J.W., Di Fiore, A. 2010. Pleistocene diversification of living squirrel monkeys (*Saimiri* spp.) inferred from complete mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59, 736-745.

- Collins, A.C., Dubach, J.M. 2000. Biogeographic and ecological forces responsible for speciation in *Ateles*. *International Journal of Primatology* 21(3), 421-444.
- Cortés-Ortiz, L., Bermingham, E., Rico, C., Rodríguez-Luna, E., Sampaio, I., Ruiz-García, M. 2003. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26, 64-81.
- Costa, L.P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* 30, 71-86.
- Cracraft, J., Prum, R.O. 1988. Patterns and process of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* 42(3), 603-620.
- Cunha, D.B., Monteiro, E., Vallinoto, M., Sampaio, I., Ferrari, S.F., Schneider, H. 2011. A molecular phylogeny of the tamarins (genus *Saguinus*) based on five nuclear sequence data containing *Alu* insertions. *American Journal of Physical Anthropology* 146, 385-391.
- Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquível, D.R., Ortiz-Jaureguizar, E., Cladera, G. 2003. Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society* 80, 339-352.
- Donoghue, P.C.J., Benton, M.J. 2006. Rocks and clocks: calibrating the Tree of Life using fossils and molecules. *Trends in Ecology and Evolution* 22(8), 424-431.
- Drummond, A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., Rambaut, A. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4(5), 699-710.
- Drummond, A.J., Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7, 214.

- Fabre, P.H., Rodrigues, A., Douzery, E.J.P. 2009. Molecular Phylogenetics and Evolution 53, 808–825.
- Gavilanez, M.M., Stevens, R.D., 2013. Role of environmental, historical and spatial process in the structure of Neotropical primate communities: contrasting taxonomic and phylogenetic perspectives. *Global Ecology and Biogeography* 22, 607-619.
- Groves, C. P. 2001. *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Groves, C.P. 2005. Order Primates. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (eds.), *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. John Hopkins University Press, Baltimore, pp. 111-184.
- Haffer, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165, 131-137.
- Harris, A.J., Xiang, Q.Y. 2009. Estimating ancestral distributions of lineages with uncertain sister groups: A statistical approach to Dispersal-Vicariance Analysis and a case using *Aesculus* L. (Sapindaceae) including fossils. *Journal of Systematics and Evolution* 47(5), 349-368.
- Hedges, S.B., Kumar, S. 2004. Precision of molecular time estimates. *Trends in Genetics* 20(5), 242-247.
- Hershkovitz, P. 1977. *Living New World Primates (Platyrrhini) with an introduction to Primates*, vol.1. Chicago University Press, Chicago.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist* 163(2), 192-211.
- Hogdson, J.A., Sterner, K.N., Matthews, L.J., Burrell, A.S., Jani, R.A., Raaum, R.L., Stewart, C.B., Disotell, T.R. 2009. Successive radiations, not stasis, in the South

- American Primate fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(14), 5534-5539.
- Hoorn, C. 1994. Fluvial paleoenvironments in the intracratonic Amazonas Basin (Early Miocene-early Middle Miocene, Colombia). *Paleogeography, Paleoclimatology, and Paleoecology* 109, 1-54.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. 2010. Amazonia Through Time: andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330, 927-931.
- Horowitz, I., Meyer, A. 1995. Systematics of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates) based on 16S mitochondrial DNA sequences: A comparative analysis of different weighting methods in cladistic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4(4), 448-456.
- IUCN. 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>.
- Jaramillo, C., Rueda, M.J., Mora, G. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* 311, 1893-1896.
- Kay, R.F. 1990. The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae (Platyrrhini, Anthropoidea). *Journal of Human Evolution* 19, 175-208.
- Kay, R.F., Campbell, V.M., Rossie, J.B., Colbert, M.W., Rowe, T.B. 2004. Olfactory fossa of *Tremacebus harringtoni* (Platyrrhini, Early Miocene, Sacanana, Argentina): Implications for activity pattern. *The Anatomical Record Part A* 281A, 1157-1172.

- Kay, R.F., Fleage, J.G., Mitchell, T.R.T., Colbert, M., Bown, T., Powers, D.W. 2008. The anatomy of *Dolichocebus gaimanensis*, a stem platyrrhine monkey from Argentina. *Journal of Human Evolution* 54, 323-382.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W., Guindon, S. 2012. PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution* 29(6), 1695-1701.
- Lavina, E.L., Fauth, G.F. 2011. Evolução geológica da América do Sul nos últimos 250 milhões de anos. In: Carvalho, C.J.B., Almeida, E.A.B. (eds.), *Biogeografia da América do Sul: Padrões e processos*. Editora Roca, São Paulo, pp. 3-13.
- Ledru, M.P. 1993. Late Quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil. *Quaternary Research* 39, 90-98.
- Leigh, E.G., O'Dea, A., Vermeij, G.J. 2013. The historical biogeography of the Isthmos of Panama. *Biological Reviews*, doi: 10.1111/brv.12048.
- Lovejoy, N.R., Bermingham, E., Martin, A.P. 1998. Marine incursion into South America. *Nature* 396, 421-422.
- Lynch-Alfaro, J.W., Boubli, J.P., Olson, L.E., Fiore, A.D., Wilson, B., Gutiérrez-Espeleta, G.A., Chiou, K.L., Schulte, M., Neitzel, S., Ross, V., Schwochow, D., Nguyen, M.T.T., Farias, I., Janson, C.H., Alfaro, M.E. 2012. Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography* 39, 272-288.
- Martin, R.D. 1990. *Primate origins and evolution*, Chapman and Hall, London.
- Matauschek, C., Roos, C., Heymann, E.W. 2011. Mitochondrial phylogeny of tamarins (*Saguinus*, Hoffmannsegg 1807) with taxonomic and biogeographic implications for the *S. nigricollis* species group. *American Journal of Physical Anthropology* 144, 564, 574.

- Medeiros, M.A., Barros, R.M.S., Pieczarka, J.P., Nagamachi, C.Y., Ponsa, M., Garcia, M., Garcia, F., Egozcue, J. 1997. Radiation and speciation of spider monkeys, genus *Ateles*, from the cytogenetic viewpoint. *American Journal of Primatology* 42, 167-178.
- Menezes, A.N., Bonvicino, C.R., Seuánez, H.N. 2010. Identification, classification and evolution of Owl Monkeys (*Aotus*, Illiger 1811). *BMC evolutionary Biology* 10, 248.
- Morrone, J.J. 2011. América do Sul e geografia da vida: Comparação de algumas propostas de regionalização. In: Carvalho, C.J.B., Almeida, E.A.B. (eds.), *Biogeografia da América do Sul: Padrões e processos*. Editora Roca, São Paulo, pp. 14-40.
- Ni, X., Flynn, J.J., Wyss, A.R. 2010. The bony labyrinth of the early platyrrhine primate *Chilecebus*. *Journal of Human Evolution* 59, 595-607.
- Nylander, J.A.A., Olsson, U., Alström, P., Sanmartín, I. 2008. Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: A bayesian approach to Dispersal-Vicariance Analysis of the thrushes (Aves: *Turdus*). *Systematic Biology* 57(2), 257-268.
- Oliveira, F.B., Molina, E.C., Marroig, G. 2009. Paleogeography of the South Atlantic: a route for primates and rodents into the New World? In: Garber, P.A., Estrada, A., Bicca-Marques, J.C., Heymann, E.W., Strier, K.B. (eds.), *South American Primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. Springer Science+Business Media, New York, pp. 55-68.
- Oliveira-Filho, A.T., Ratter, J.A. 1995. A study of the origin of central brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52(2), 141-194.

- Opazo, J.C., Wildman, D.E., Pritchko, T., Johnson, R.M., Goodman, M. 2006. Phylogenetic relationships and divergence times among New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40, 274-280.
- Ortiz-Jaureguizar, E., Cladera, G.A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66, 498–532.
- Otoni, E.B., Izar, P. 2008. Capuchin monkey tool use: Overview and implications. *Evolutionary Anthropology* 17(4), 171-178.
- Pascual, R., Ortiz-Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19, 23- 60.
- Perelman, P., Johnson, W.E., Roos, C., Seuánez, H.N., Horvath, J.E., Moreira, M.A.M., Kessing, B., Pontius, J., Roelke, M., Rumpler, Y., Schneider, M.P., Silva, A., O'Brien, S.J., Pecon-Slattery, J. 2011. A molecular phylogeny of living Primates. *PLoS Genetics* 7(3), e1001342.
- Perez, S.I., Klaczko, J., Reis, S.F. 2012. Species tree estimation for a deep phylogenetic divergence in the New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65, 621-630.
- Porter, C.A., Czelusniak, J., Schneider, H., Schneider, M.P.C., Sampaio, I., Goodman, M. 1997. Sequences of the primate ϵ -globin gene: implications for systematics of the marmosets and other New World primates. *Gene* 205, 59-71.
- Posadas, P., Ortiz-Jaureguizar, E. 2011. Evolução da Região Andina da América do Sul. In: Carvalho, C.J.B., Almeida, E.A.B. (eds.), *Biogeografia da América do Sul: Padrões e processos*. Editora Roca, São Paulo, pp. 175-188.

- Poux, C., Chevret, P., Huchon, H., de Jong, W.W., Douzery, E.J.P. 2006. Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. *Systematic Biology* 55(2): 228-244.
- Prychitko, T., Johnson, R.M., Wildman, D.E., Gumucio, D., Goodman, M. 2005. The phylogenetic history of New World monkey β globin reveals a platyrrhine β to δ gene conversion in the atelid ancestry. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 35, 225-234.
- Ree, R.H., Moore, B.R., Webb, C.O., Donoghue, M.J. 2005. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution* 50(11), 2299-2311.
- Ree, R.H., Smith, S.A. 2008. Maximum Likelihood Inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57(1), 4-14.
- Ronquist, F. 1998. Phylogenetic approaches in coevolution and biogeography. *Zoologia Scripta* 26(4), 313-322.
- Rosenberger, A.L. 1979. Cranial anatomy and implications of *Dolichocebus*, a late Oligocene ceboid primate. *Nature* 279, 416-418.
- Rosenberger, A.L. 1984. Fossil New World monkeys dispute the molecular clock. *Journal of Human Evolution* 13, 737-742.
- Rosenberger, A.L. 2011. Evolutionary morphology, platyrrhine evolution, and systematics. *The Anatomical Record* 294, 1955-1974.
- Rosenberger, A.L., Tejedor, M.F., Cooke, S.B., Pekar, S. 2009. Platyrrhine ecophylogenetics in space and time. In: Garber, P.A., Estrada, A., Bicca-Marques, J.C., Heymann, E.W., Strier, K.B. (eds.), *South American Primates: comparative*

perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation. Springer Science+Business Media, New York, pp. 69-113.

Rossie, J.B., Ni. X., Beard, K.C. 2006. Cranial remains of an Eocene tarsier. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(12), 4381-4385.

Ruiz-García, M., Vásquez, C., Camargo, E., Leguizamón, N., Gálvez, H., Vallejo, A., Pinedo, M., Castellanos-Mora, L., Shostell, J., Alvarez, D. 2011. Molecular phylogenetics of *Aotus* (Platyrrhini, Cebidae). *International Journal of Primatology* 32, 1218-1241.

Rull, V. 2011. Neotropical biodiversity: Timing and potential drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 26(10), 508-513.

Rull, V. 2013. Palaeoclimates and Amazon biodiversity. *Journal of Biogeography* 40, 1413–1414.

Rylands, A.B., Fonseca, G.A.B., Leite, Y.L.R., Mittermeier, R.A. 1996. Primates of the Atlantic Forest: Origin, Distributions, Endemism, and Communities. In: Norconk, M.A.; Rosenberger, A.L.; Garber, P.A. (eds.), *Adaptative radiations of Neotropical Primates. Proceedings of a Conference on Neotropical Primates: Setting the Future Research Agenda*, Washington, D.C., pp. 21-51.

Rylands, A.B., Mittermeier, R.A. 2009. The diversity of the New World primates (Platyrrhini): An annotated taxonomy. In: Garber, P.A., Estrada, A., Bicca-Marques, J.C., Heymann, E.W., Strier, K.B. (eds.), *South American Primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. Springer Science+Business Media, New York, pp. 23-54.

- Rylands, A.B., Mittermeier, R.A., Silva Jr, J.S. 2012. Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. *International Zoo Yearbook* 46: 14p.
- Rylands, A.B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R.A., Groves, C.P., Rodríguez-Luna, E. 2000. An assessment of the diversity of neotropical primates. *Neotropical Primates* 8 (2), 61-93.
- Sanderson, M.J., Boss, D., Chen, D., Cranston, K.A., Wehe, A. 2008. The PhyLoTa Browser: processing Genbank for molecular phylogenetics research. *Systematic Biology* 57(3), 335-346.
- Sanmartín, I., Ronquist, F. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: Plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53(2), 216-243.
- Schrago, C.G. 2007. On the time scale of new world primate diversification. *American Journal of Physical Anthropology* 132, 344-354.
- Schrago, C.G., Mello, B., Soares, A.E.R. 2013. Combining fossil and molecular data to date the diversification of New World Primates. *Journal of Evolutionary Biology* 26, 2438-2446.
- Schneider, H., Sampaio, I., Harada, M.L., Barroso, C.M.L., Schneider, M.P.C., Czelusniak, J., Goodman, M. 1996. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates) based on two unlinked nuclear genes: IRBP intron 1 and ϵ -globin sequences. *American Journal of Physical Anthropology* 100, 153-179.
- Schneider, H.; Canavez, F.C.; Sampaio, I.; Moreira, M.A.M.; Tagliaro, C.H.; Seuánez, H.N. 2001. Can molecular data place each neotropical monkey in its own branch? *Chromosoma* 109: 515-523.

- Schneider, H. 2000. The current status of the New World monkey phylogeny. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 72, 165-172.
- Silva, J.M.C., Garda, A.A. 2011. Padrões e processos biogeográficos na Amazônia. In: Carvalho, C.J.B., Almeida, E.A.B. (eds.), *Biogeografia da América do Sul: Padrões e processos*. Editora Roca, São Paulo, pp. 189-197.
- Silva Júnior, J.S. 2002 Taxonomy of capuchin monkeys, *Cebus* Erxleben, 1977. *Neotropical Primates* 2(1), 29.
- Springer, M.S., Meredith, R.W., Gatesy, J., Emerling, C.A., Park, J., Rabosky, D.L., Stadler, T., Steiner, C., Ryder, O.A., Janecka, J.E., Fisher, C.A., Murphy, W.J. 2012. Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primates diversification inferred from a species supermatrix. *Plos One* 7(11), e49521.
- Steiper, M.E., Ruvolo, M. 2003. New World monkey phylogeny based on X-linked G6PD DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27, 121-130.
- Steiper, M.E., Young, N.M. 2009. Primates (Primates). In Hedges, S.B., Kumar, S. (eds), *The Timetree of Life*. Oxford University Press, pp. 482-486.
- Takai, M. 1994. New specimens of *Neosaimiri fieldsi* from La Venta, Colombia: A middle Miocene ancestor of the living squirrel monkeys. *Journal of Human Evolution*, 27, 329-360.
- Takai, M., Anaya, F., Shiguehara, N., Setoguchi, T. 2000. New fossil material of the earliest New World monkey, *Branisella boliviana*, and the problem of platyrrhine origins. *American Journal of Physical Anthropology* 111, 263-281.
- Tejedor, M.F. 2008. The origin and evolution of neotropical primates. *Arquivos do Museu Nacional* 66(1), 251-269.

- Torra, R. 2005. The Chaco Paraná Basin rift basin system. An approach to the tectonic-stratigraphical evolution from the Late Cretaceous to Quaternary. South America. *Ciência e Natura*, UFSM 2(2), 25-64.
- Van Roosmalen, M.G.M., Van Roosmalen, T., Mittermeier, R.A. 2002. 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* 10(suppl.), 1-52.
- Von Dornum, M., Ruvolo, M. 1999. Phylogenetic relationships of the New World monkeys (Primates, Platyrrhini) based on nuclear G6PD DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11(3), 459-476.
- Weir, J.T., Price, M. 2011. Andean uplift promotes lowland speciation through vicariance and dispersal in *Dendrocincla* woodcreepers. *Molecular Ecology* 20, 4550-4563.
- Wesselingh, F.P., Salo, J.A. 2006. Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica* 133, 439-458.
- Wildman, D.E., Jameson, N.M., Opazo, J.C., Yi, S.V. 2009. A fully resolved genus level phylogeny of neotropical primates (Platyrrhini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53, 694-702.
- Yu, Y., Harris, A.J., He, X. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): A tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56, 848-850.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292, 686-693.

CAPÍTULO 2

**FILOGENIA MOLECULAR E TEMPOS DE DIVERGÊNCIA DE *LEONTOPITHECUS*
LESSON, 1844 (PRIMATES, CALLITRICHIDAE): INVESTIGANDO A ORIGEM E
DIVERSIFICAÇÃO DO GÊNERO NA MATA ATLÂNTICA**

RESUMO

Leontopithecus Lesson 1844 é um dos gêneros mais raros e ameaçados entre os primatas neotropicais, com uma distribuição geográfica ocorrendo exclusivamente na Mata Atlântica. Datações moleculares têm possibilitado avaliar hipóteses de origem e diversificação de diversos grupos taxonômicos. Nenhum estudo prévio ofereceu estimativas dos tempos de divergência entre as quatro espécies de *Leontopithecus*, impossibilitando análises objetivas da diversificação do gênero no tempo e no espaço. Este estudo teve por objetivo estimar as relações filogenéticas e os tempos de divergência entre as espécies *Leontopithecus*, de modo a investigar a origem e evolução do gênero na Mata Atlântica. Para isso, novas sequências de dois genes nucleares (MC1R e TRIM5 α) foram obtidas para *L. caissara*. A estas foram adicionadas sequências do Genbank disponíveis para as outras espécies de micos-leões e de Callitrichidae, incluindo sequências para o gene mitocondrial D-loop. Uma filogenia bem suportada foi inferida, sugerindo que o último ancestral comum de Leontopithecina divergiu do ancestral de Callimiconina e Callitrichina durante o Mioceno Médio. Estudos paleogeográficos e datações moleculares para outros grupos de vertebrados sugerem que durante o Mioceno Médio a Amazônia e a Floresta Atlântica estiveram conectadas, permitindo ligações biogeográficas entre estes biomas. Esta hipótese é consistente com os tempos de divergência em Callitrichidae, sugerindo que a colonização da Mata Atlântica pelo ancestral de Leontopithecina se fez através destas conexões. *Leontopithecus chrysomelas* foi a primeira espécie a divergir do último ancestral comum do gênero durante o Pleistoceno (3,77-0,89 Ma). A cladogênese subsequente separou *L. caissara* do

ancestral de *L. rosalia* e *L. chrysopygus* entre 1,51-0,28 Ma, as quais divergiram entre si entre 0,98-0,15 Ma. A diferenciação das espécies de *Leontopithecus* ocorreu provavelmente durante o Pleistoceno. Refúgios de ambientes estáveis formados durante as oscilações climáticas deste período são consistentes com as datas inferidas para a separação das espécies e com a condição alopátrica de distribuição geográfica destas espécies. Estudos filogeográficos devem prover uma maneira mais objetiva de testar a hipótese do papel dos refúgios do Pleistoceno na diversificação de *Leontopithecus*.

Palavras-chave: micos-leões; datação molecular; biogeography, Mioceno; Pleistoceno; refúgios.

ABSTRACT

Leontopithecus Lesson 1844 (lion tamarins) is among the rarest and most threatened neotropical primate genera, and its species geographic ranges fall exclusively within the Brazilian Atlantic Forest. An increasing amount of molecular divergence time estimates have permitted objective evaluations of the origins and diversification of many taxonomic groups. Nevertheless, no such estimates have been performed so far in order to assess the timing of diversification among the four *Leontopithecus* species. In order to investigate the pattern and timing of lion tamarin diversification, new sequences for two nuclear genes (MC1R e TRIM5 α) were obtained for *L. caissara*. These sequences were aligned together with previously-published DNA sequences for other lion tamarin species, as well as for other callitrichid species, which included the D-loop mitochondrial locus. A well-supported phylogeny depicted sister-relationship among the Leontopithecina and Callimiconia plus Callitrichina with a Miocene split. Paleogeographic information and molecular dating for non-primate vertebrate groups have suggested a Middle Miocene biogeographic connection between the Atlantic Forest and the Amazon. Divergence time estimates for Callitrichidae are consistent with this hypothesis, suggesting a lion tamarin Miocene colonization of the Atlantic Forest through a putative route connecting southeastern Amazon and the easternmost biome of South America. The first split within *Leontopithecus* might have isolated *L. chrysomelas* in the Bahia Centre of Kinzey during early Pleistocene. The next offshoot separated *L. caissara* from the last common ancestor of *L. rosalia* and *L. chrysopygus* around 1,51-0,28 Ma. The latter diverged from each other around

0,98-0,15 Ma to produce the current allopatric pattern of *Leontopithecus* geographic distribution. The Pleistocene timing of diversification suggests the role of Quaternary refuges in promoting lion tamarin speciation through isolation within climatically-stable habitats. Further phylogeographic approaches are promising in understanding more objectively the role of Pleistocene refugia for lion tamarin diversification.

Key words: lion tamarin; molecular dating; biogeography; Miocene; Pleistocene; refugia.

INTRODUÇÃO

Leontopithecus Lesson, 1844 (Platyrrhini, Primates) é um gênero de primatas neotropicais que compreende quatro espécies: *Leontopithecus chrysomelas* (Kuhl, 1820), *L. rosalia* (Linnaeus, 1766), *L. chrysopygus* (Mikan, 1823), e *L. caissara* Lorini & Persson, 1990 (Rylands et al., 2012). Estas quatro espécies são conhecidas popularmente como micos-leões e, em conjunto com os gêneros vivos *Callibella* Van Roosmalen & Van Roosmalen, 2003, *Callimico* Miranda-Ribeiro, 1912, *Callithrix* Erxleben, 1777, *Cebuella* Gray, 1866, *Mico* Lesson, 1840, e *Saguinus* Hoffmannsegg, 1807, compõem a família Callitrichidae (*sensu* Rylands et al., 2000 e Rylands et al., 2012). Esta família inclui os menores primatas neotropicais, os quais apresentam unhas em forma de garras, dois molares em vez de três (exceto *Callimico*) e um padrão modal de produzir gêmeos em cada gestação (exceto *Callimico*) (Hershkovitz, 1977).

Filogeneticamente, a família Callitrichidae é reconhecida como um grupo monofilético (Chaves et al., 1999; Opazo et al., 2006; Wildman et al., 2009; Perelman et al., 2011; Schneider et al., 2012). As relações filogenéticas com outras linhagens de Platyrrhini, no entanto, podem variar em função dos métodos e dados utilizados (Wildman et al., 2009; Perelman et al., 2011). Estas variações topológicas se devem principalmente ao posicionamento instável de *Aotus*, que pode se alinhar como grupo irmão de Callitrichidae (Perelman et al., 2011), como grupo irmão de Cebidae (Perez et al., 2012), ou em politomia com Cebidae e Callitrichidae (Schneider, 2000). O padrão mais frequentemente observado, porém,

é um alinhamento de Callitrichidae com Cebidae como clados irmãos (Perez et al., 2012).

As relações filogenéticas dentro de Callitrichidae também têm sido um ponto debatido na literatura (Horovitz & Meyer, 1995). Trabalhos clássicos de morfologistas apontaram *Callimico goeldii* como a primeira separação filogenética em Callitrichidae (Rosenberger, 1984; Ford, 1986; Kay, 1990). Estudos com filogenias moleculares, por outro lado, têm demonstrado que quando *C. goeldii* se diferenciou, *Saguinus* e *Leontopithecus* já haviam se separado do último ancestral comum de todos os outros gêneros de calitriquídeos (Canavez et al., 1999; Chaves et al., 1999; Opazo et al., 2006; Wildman et al., 2009; Perelman et al., 2011).

O gênero *Leontopithecus* está entre os mais raros e ameaçados dos primatas neotropicais (IUCN, 2012). A raridade e o grau de ameaça das espécies de mico-leões são atribuídos principalmente às suas distribuições geográficas restritas e seus tamanhos populacionais reduzidos (IUCN, 2012). Acresce o fato de que são quatro espécies endêmicas da Floresta Atlântica, a qual vem sendo severamente destruída desde o início da colonização dos europeus no século XVI (Silva & Casteleti, 2003). Atualmente, dos 11-15 % do que restou da cobertura original pré-colonizadora Floresta Atlântica, 80% está composto por fragmentos florestais menores do que 50 ha, quase metade dos remanescentes têm menos do que 100 m de distância da borda, e a distância média entre fragmentos é de aproximadamente 1,5 km (Ribeiro et al., 2009). Diante deste quadro, o mico-leão-de-cara-dourada (*L. chrysomelas*), o mico-leão-dourado (*L. rosalia*), e o mico-leão-preto (*L. chrysopygus*) estão considerados em perigo de extinção (EN), enquanto o mico-leão-de-cara-preta (*L. caissara*) é considerado criticamente ameaçado de extinção (CR) (IUCN, 2012).

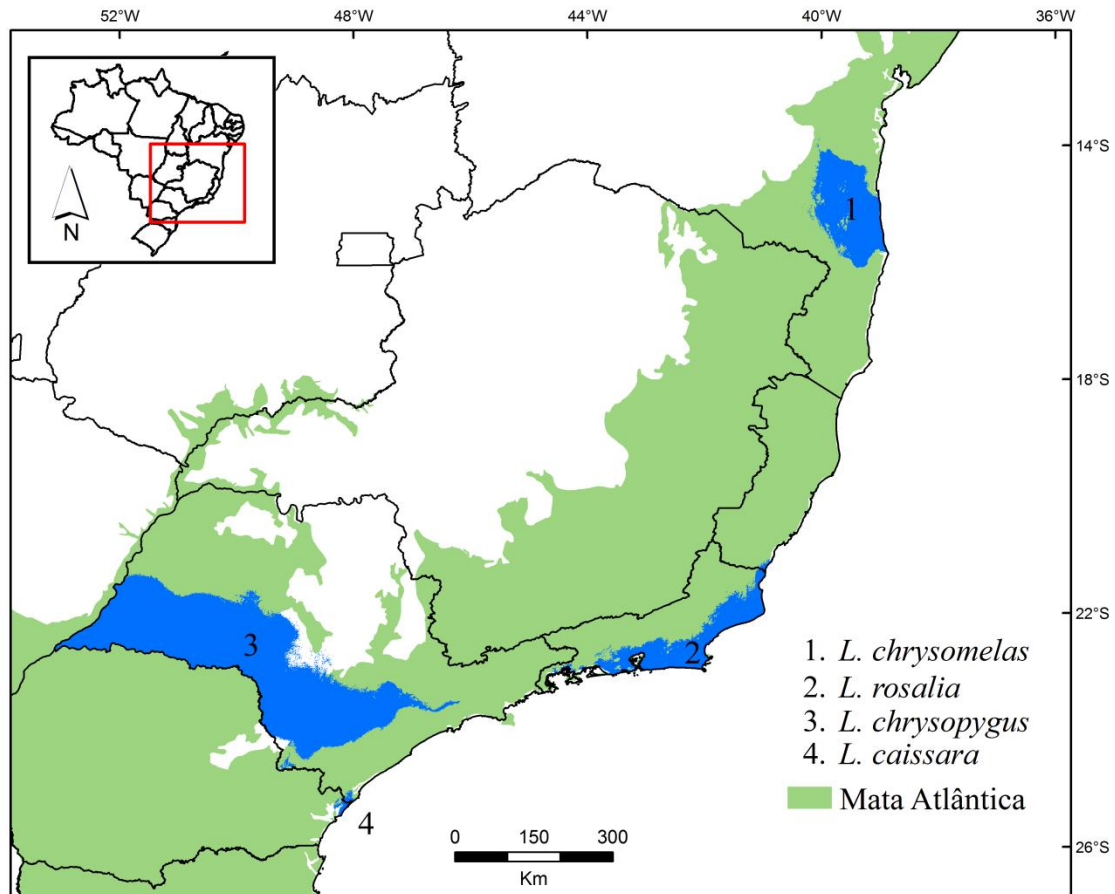


Figura 1. Distribuição geográfica do gênero *Leontopithecus*. As porções em azul representam as distribuições potenciais das quatro espécies.

As distribuições geográficas dos micos-leões são disjuntas, não existindo zonas de simpatria conhecidas entre as diferentes espécies (Figura 1) (Rylands et al., 2008). O mico-leão-de-cara-dourada (MLCD) tem a distribuição mais ao norte do gênero, entre o Rio de Contas e o Rio Pardo, no Estado da Bahia, estendendo-se até o Rio Jequitinhonha na fronteira com Minas Gerais (Rylands et al., 2008). A distribuição do mico-leão-dourado (MLD) cobria originalmente a maior parte da baixada costeira do Estado do Rio de Janeiro, mas sua área de ocorrência atual, considerando os fragmentos com populações conhecidas, está estimada em apenas 154 km² (Rylands et al., 2008). O mico-leão-preto (MLP) ocorre no Estado de São Paulo, na margem norte do Rio Paranapanema, limitado a oeste pelo Rio Paraná, e entre o alto Rio Paranapanema e Rio Tietê, atualmente em remanescentes

florestais que juntos somam apenas cerca de 440 km² (Rylands et al., 2008). O mico-leão-de-cara-preta (MLCP) representa o limite sul da distribuição da família Callitrichidae, ocorrendo nos extremos do litoral norte do Estado do Paraná e litoral sul de São Paulo, em uma extensão geográfica total estimada em 300 km² (Rylands et al., 2008). Antes da chegada dos europeus, as distribuições geográficas do MLCD, MLD e MLP eram provavelmente mais amplas, embora a separação geográfica das quatro espécies tenha supostamente antecedido este evento (Hershkovitz, 1977; Rosenberger & Coimbra-Filho, 1984; Perez-Sweeney et al., 2008).

Além de isoladas geograficamente, as quatro espécies apresentam diferenças conspícuas nos seus padrões de coloração (Figura 2) (Rosenberger & Coimbra-Filho, 1984). Entretanto, o gênero já foi considerado monotípico, onde *rosalia*, *chrysopygus*, e *chrysomelas* foram consideradas subespécies de *L. rosalia* (Hershkovitz, 1977; Kinzey, 1982; Forman et al., 1986). Esta ideia foi favorecida pela constatação de que a variabilidade genética em isoenzimas de *Leontopithecus* (MLCP não foi avaliado, pois ainda não havia sido descrito) foi a menor entre 14 espécies de primatas comparadas, sendo “*consistente com um recente isolamento reprodutivo destas subespécies*” (Forman et al., 1986). Por outro lado, Rosenberger & Coimbra-Filho (1984) sugeriram que a adoção de condição monotípica foi baseada em evidência negativa (ausência de demonstração das diferenças), e apresentam um conjunto de evidências fenéticas para nivelar as três formas conhecidas como espécies. Outros autores também argumentaram pela validação do nível de espécie com base em características morfológicas de dentes (Della Serra, 1951 *apud* Hershkovitz, 1977), crânio (Natori & Hanihara, 1989), crânio e dentes (Natori, 1989), crânio e mandíbula (Burity et al., 1999), e na estrutura de

vocalizações de chamado longo (*long calls*) (Snowdon et al., 1986). Entre estes estudos, porém, somente o de Burity et al. (1999) avaliou o MLCP em conjunto com as demais espécies, embora com uma amostra pequena (três indivíduos) em relação a de seus congêneres. O uso de nível de espécie para cada forma pode ser considerado consenso entre as autoridades proeminentes (Groves, 2005; Rylands et al., 2000; Rylands et al., 2012), sendo assumido também neste trabalho.

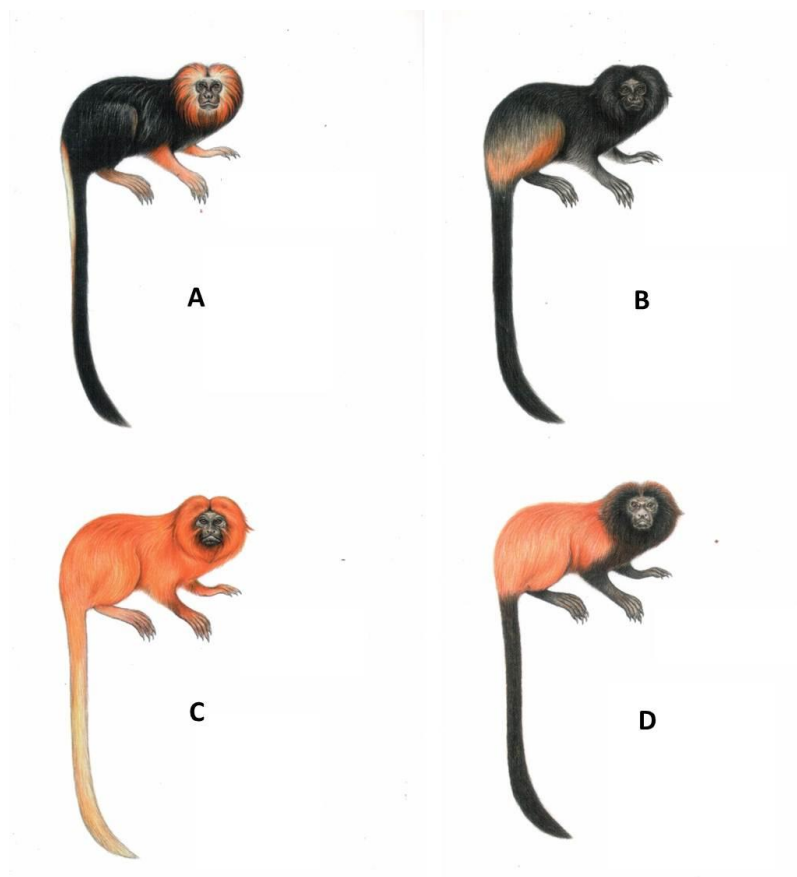


Figura 2. As quatro espécies de micos-leões com seus padrões de coloração. A - *Leontopithecus chrysomelas* (mico-leão-de-cara-dourada), B - *Leontopithecus chrysopygus* (mico-leão-preto), C - *Leontopithecus rosalia* (mico-leão-dourado), D - *Leontopithecus caissara* (mico-leão-de-cara-preta). Ilustrações: Stephen Nash, In: Mittermeier et al. (2007).

No contexto da sistemática molecular, somente um estudo amostrou as quatro espécies em avaliações filogenéticas do gênero *Leontopithecus*, com base

em um segmento do D-loop mitocondrial (Perez-Sweeney et al., 2008). Os resultados sugeriram uma primeira divergência separando *L. chrysomelas*, uma segunda divergência dando origem a *L. caissara*, e uma última separando *L. chrysopygus* de *L. rosalia*, as quais se agruparam como táxon-irmãos. Esta primeira divergência de *L. chrysomelas* a partir do ancestral *Leontopithecus* havia sido previamente sugerida em uma filogenia molecular das espécies de micos-leões (à exclusão de *L. caissara*), baseada em um segmento do gene nuclear IRBP (Mundy & Kelly, 2001).

A origem e diversificação dos primatas da Floresta Atlântica têm sido conjecturadas pelos sucessivos contatos biogeográficos pretéritos entre as biotas da Amazônia e da Floresta Atlântica, e pelos ciclos de retração/expansão das florestas durante o Pleistoceno (Kinzey, 1982; Rylands et al., 1996). As ligações biogeográficas entre a Amazônia e a Floresta Atlântica durante o Terciário médio são compreendidas como um importante fator para a explicação da origem dos primatas na Floresta Atlântica (Rylands et al., 1996). A diversificação destes primatas, por outro lado, teria sido influenciada pela (1) formação de refúgios de habitats adequados durante as oscilações climáticas no Quaternário (Bennett et al., 2012), e (2) pelas especializações de habitat e dieta de cada espécie (Rylands et al., 1996). De acordo com Kinzey (1982), três centros de endemismo no domínio da Floresta Atlântica estão associados aos refúgios pleistocênicos: Bahia, Rio Doce e Paulista (Figura 3). Portanto, se as relações filogenéticas do gênero *Leontopithecus* expostas acima são válidas, a hipótese de que o centro Bahia (ver Kinzey, 1982) foi o primeiro a se tornar isolado ocasionando a separação do MLCD é válida. Porém, os demais eventos de especiação do gênero parecem ter tido um cenário evolutivo mais complexo do que o invocado por Kinzey (1982). Por exemplo, nenhum dos

centros postulados abriga satisfatoriamente a singular distribuição geográfica do MLD, e, além disso, o MLCP ainda não havia sido descoberto e descrito. Assim, uma nova avaliação com base em novas evidências, deve ser conduzida com o intuito de compreender melhor a história evolutiva envolvendo o gênero *Leontopithecus* e seu hábitat.

Uma maneira mais objetiva de investigar o papel dos refúgios na especiação de *Leontopithecus* seria datar os nós da árvore filogenética de maneira a compará-los com a história evolutiva concomitante das áreas geográficas. Embora diversos estudos tenham sido dedicados à elucidação dos tempos de divergência dos gêneros de primatas neotropicais (Chaves et al., 1999; Opazo et al., 2006; Poux et al., 2006; Schrago, 2007; Perelman et al., 2011; Schneider et al., 2012; Schrago et al., 2012), ainda não existem tais estimativas para todas as espécies de *Leontopithecus*. Perelman e colaboradores (2011) estimaram os tempos de divergência de 90% dos gêneros de primatas, e apontaram uma idade de 0,5 milhões de anos para a separação entre o MLCB e o MLD. Esta data coincide com a suposição de que a separação geográfica destas espécies tenha ocorrido durante o Pleistoceno (Hershkovitz, 1977; Kinzey, 1982; Rylands et al., 1996; Perez-Sweeney et al., 2008).

O objetivo deste capítulo é estimar padrões filogenéticos e seus tempos de divergência, de modo a aumentar a compreensão dos processos envolvidos na evolução de *Leontopithecus*. Esta meta foi realizada em três etapas: (1) estimativa das relações filogenéticas das espécies de *Leontopithecus* com base em dois genes nucleares e um mitocondrial, (2) estimativa dos seus tempos de divergência, e (3) comparação destes padrões com uma revisão da história concomitante da área

geográfica. Assim, este estudo avaliou a história evolutiva do gênero *Leontopithecus* considerando forma, tempo, e espaço.

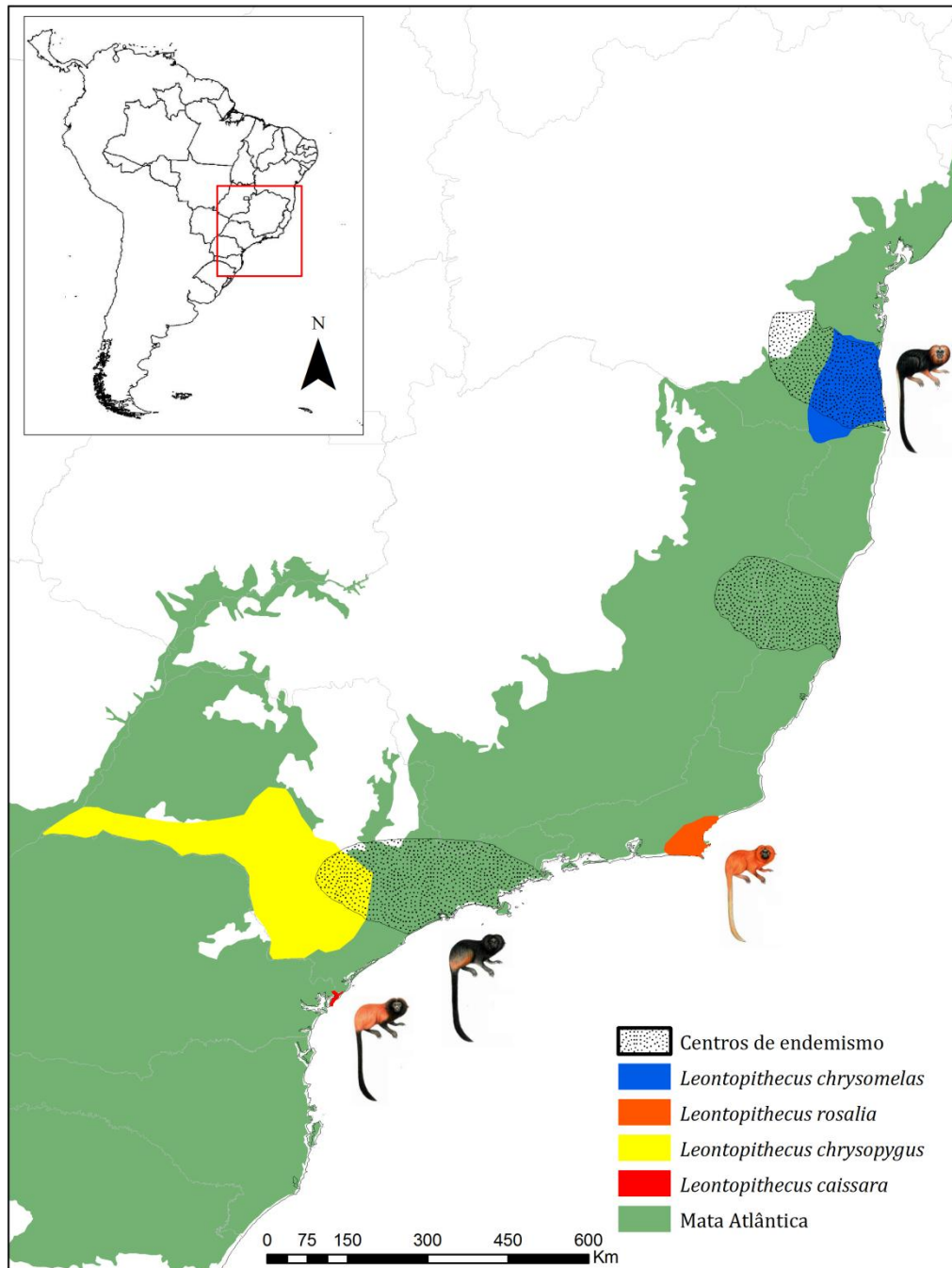


Figura 3. Os centros de endemismo da Serra do Mar propostos por Kinzey (1982). Sentido Norte-Sul: 1 – Centro Bahia; 2 – Centro Rio Doce; 3 – Centro Paulista. As distribuições dos micos-leões são oriundas dos shapes disponibilizados pela IUCN (2012).

MATERIAL E MÉTODOS

Táxons amostrados e genes utilizados

As relações filogenéticas entre as espécies de *Leontopithecus* foram avaliadas por meio da elaboração de uma matriz contendo sequências homólogas de DNA de todas as espécies do gênero. Para compor os grupos externos, sequências de outras espécies de Callitrichidae e duas espécies de Cebidae também foram incluídas na matriz (Tabela 1). A abrangência taxonômica das sequências de DNA dos genes disponíveis em Callitrichidae foi acessada utilizando o servidor de rede PhyLoTA (Sanderson et al., 2008). O PhyLoTA espelha todos os nós na árvore taxonômica do NCBI (National Center for Biotechnology Information), assim como a coleção de sequências de nucleotídeos associadas a esta árvore. A partir disto, este servidor aplica um algoritmo de busca que incorpora o BLAST (Basic Local Alignment Searching Tool) para localizar homologias locais entre as sequências de nucleotídeos, comparando todas contra todas. Como resultado da busca, o servidor gera grupos de sequências de nucleotídeos (*clusters*) filogeneticamente informativos. A partir destes *clusters* foram elaboradas as matrizes de dados (Tabela 2).

Com base na disponibilidade de sequências, foram selecionados segmentos de três genes nucleares e um gene mitocondrial. Os segmentos de genes nucleares utilizados foram TRIM5 α (Soares et al., 2010) e MC1R (Mundy & Kelly, 2003), e o segmento de gene mitocondrial escolhido foi D-loop (Perez-Sweeney et al., 2008). O domínio TRIM5 α B30.2 (SPRY) (*tripartite motif 5 alpha isoform*), abreviado neste estudo como TRIM5, atua na restrição da replicação retroviral intracelular dos hospedeiros (Soares et al., 2009). O gene nuclear MC1R (melanocortin-1 receptor) atua nas mudanças críticas sobre padrões de produção

de pigmentos de feomelanina (alaranjado/vermelho) e de eumelanina (preto/marrom) durante o desenvolvimento dos pêlos em mamíferos (Mundy & Kelly, 2003). O gene mitocondrial chamado por D-loop (Displacement loop) é uma região com três fitas que atua no controle da replicação do DNA mitocondrial (Kasamatsu & Vinograd, 1974; Taanman, 1999). Todas as espécies de *Leontopithecus* já apresentavam sequências de DNA disponíveis para o gene mitocondrial D-loop (Perez-Sweeney et al., 2008). Todas as espécies, exceto o MLCP, já apresentavam sequências de DNA disponíveis para os três genes nucleares. Desta forma, foi necessário coletar amostras biológicas de MLCP *in situ* para sequenciar os genes faltantes e completar a matriz de dados (ver abaixo). Foi elaborada uma matriz concatenada contendo 11 espécies, com um mínimo de 1326 (*C. geoffroyi*) e máximo de 2218 pares de base (*L. chrysopygus*) (média=1846, desvio padrão=354). Quando algum segmento de sequência não estava disponível para alguma espécie, foi atribuído o símbolo de interrogação para as posições faltantes.

Tabela 1. Números de acesso no Genbank ou origem das sequências utilizadas neste estudo.

ESPÉCIE	MC1R	TRIM5	D-LOOP
<i>Callimico goeldii</i> (Thomas, 1904)	AY205121	GU382639	Indisponível
<i>Callithrix geoffroyi</i> (Humboldt, 1812)	AY205119	GU382643	Indisponível
<i>Callithrix jacchus</i> (Linnaeus, 1758)	AY205120	GU382647	Perez-Sweeney et al. (2008)
<i>Cebuella pygmaea</i> (Spix, 1823)	AY205117	Indisponível	Perez-Sweeney et al. (2008)
<i>Cebus albifrons</i> (Humboldt, 1812)	AY205128	DQ437596	Indisponível
<i>Leontopithecus caissara</i>	Deste estudo	Deste estudo	Perez-Sweeney et al. (2008)
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	AY205116	GU382651	Perez-Sweeney et al. (2008)
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	AY205115	GU382653	Perez-Sweeney et al. (2008)
<i>Leontopithecus rosalia</i>	AY205114	GU382657	Perez-Sweeney et al. (2008)
<i>Mico argentatus</i> (Linnaeus, 1766)	AY205118	GU382640	Indisponível
<i>Saguinus imperator</i> (Goeldi, 1907)	AY205122	GU382660	Indisponível
<i>Saguinus oedipus</i> (Linnaeus, 1758)	AY205125	DQ437597	Perez-Sweeney et al. (2008)

Amostras de pelos do MLCP foram coletadas no Parque Nacional de Superagui, Estado do Paraná, Brasil. Especificamente, as amostras foram obtidas na Ilha de Superagui, situada aproximadamente entre as coordenadas 25°13' S - 48°01' O e 25°28' S - 48°14' O. Antes de realizar as capturas propriamente ditas, os indivíduos a serem amostrados foram habituados à presença dos pesquisadores por quatro dias mensais entre junho e setembro de 2010. Durante o processo de habituação, seguiu-se o conhecimento do local de dormida deste grupo, situado dentro de um oco de árvore. Conhecido o local de dormida, iniciou-se o provisionamento dos animais com bananas em gaiolas abertas, fixadas sobre plataformas de madeira. Depois que os animais estavam habituados a entrar e sair das gaiolas para se alimentarem das bananas na presença dos pesquisadores, foram realizadas as capturas onde as gaiolas engatilhadas eram acionadas à distância. Uma vez capturado um indivíduo, um tufo de pelos era extraído manualmente do dorso do animal. Estes tufos foram imediatamente armazenados em envelopes de papel contendo aproximadamente nove partes de sílica para uma de material biológico. Amostras de cinco indivíduos foram obtidas, das quais duas puderam ser amplificadas e sequenciadas (Tabela 3). Estas capturas foram previstas na licença número 23557-1 do SISBIO/ICMBio, emitida a 7 de maio de 2010.

PCR e sequenciamento dos genes do MLCP

As amostras coletadas de *L. caissara* foram utilizadas para extrair, amplificar e sequenciar os genes TRIM5 α (Soares et al., 2010) e MC1R (Mundy &

Kelly, 2003). A extração de DNA genômico foi realizada utilizando o kit Invitrogen PureLink®, de acordo com as instruções do fabricante.

Tabela 2. Número de pares de base disponíveis para cada espécie e para cada gene.

ESPÉCIES	NÚMERO DE PARES DE BASE POR GENE			
	MC1R	TRIM5	D-LOOP	TOTAL
<i>Callimico goeldii</i>	939	585	Sem dados	1524
<i>Callithrix geoffroyi</i>	939	387	Sem dados	1326
<i>Callithrix jacchus</i>	939	585	692	2216
<i>Cebuella pygmaea</i>	939	Sem dados	692	1631
<i>Cebus albifrons</i>	948	588	Sem dados	1536
<i>Leontopithecus caissara</i>	508	585	695	1788
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	915	585	690	2190
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	939	585	694	2218
<i>Leontopithecus rosalia</i>	939	585	693	2217
<i>Mico argentatus</i>	939	585	Sem dados	1524
<i>Saguinus imperator</i>	939	585	Sem dados	1524
<i>Saguinus oedipus</i>	939	585	623	2147
<i>Saimiri sciureus</i>	954	588	Sem dados	1542

Para o gene MC1R, os produtos de PCR foram obtidos utilizando os primers MSHR4 (5'- GCTTCCTGGAC AGGACTATG-3') e MSHR21 (5' - GATCATTTAGTCCATCCTCTTGACA-3') (Mundy & Kelly, 2003). Os primers internos utilizados para a reação de PCR para este gene foram MSHR3 (5'- TAGAAGATGGAGATGTAGCGGTC-3') e MSHR5 (5'-GACCGCTACA TCTCCATCTTCTA3'). O protocolo de PCR seguiu o mesmo utilizado no estudo original (Mundy & Kelly, 2003). Para o gene TRIM5 α , os produtos de PCR foram obtidos utilizando os primers TRIM5Ex8SeqF (5'-GTAAAACGACGGCCAGTTCCTTA GCTGACCTGTAAATTT-3') e TRIM5Ex8SeqR (5'-GGAAACAGCTATGACCATGGCTGTA CAGAAGGGGCTGAG-3') (Soares et al. 2010). Os primers internos utilizados para a reação de PCR para este gene foram TRIM5INTF (5'-CCTTTGATCGTGCCCCTC-3) e TRIM5INTR (5'-GRTCCAMBCMCTTTTATTG-3'). O protocolo de PCR seguiu o

mesmo utilizado no estudo original (Soares et al., 2010). Os produtos de PCR foram enviados para a empresa Macrogen (www.macrogen.com) para realizar as reações de sequenciamento das amostras. O consenso das sequências retornadas pela Macrogen foi realizado pelo programa Staden 1.6.

Tabela 3. Número de indivíduos capturados de MLCP e categoria sexo-etária dos indivíduos utilizados para amplificação e sequenciamento dos genes. MA=macho adulto, FA=fêmea adulta, MJ=macho juvenil, J=juvenil de sexo indeterminado.

	Categoria sexo-etária	Genes amplificados	Total de pares de base
Indivíduo 1	MA	MC1R	507
Indivíduo 2	FA	TRIM5	585
Indivíduo 3	MJ	Nenhum	Nenhum
Indivíduo 4	MA	Nenhum	Nenhum
Indivíduo 5	J	Nenhum	Nenhum

Alinhamento de sequências de DNA

O fragmento de gene mitocondrial D-loop foi utilizado conforme o alinhamento do estudo original (Perez-Sweeney et al., 2008). Os dois fragmentos de genes nucleares foram alinhados utilizando o programa MUSCLE (Edgar, 2004). O programa ClustalW (Larkin et al. 2007) também foi utilizado para alinhar as sequências, porém estes alinhamentos não foram utilizados por terem sido idênticos aos obtidos pelo MUSCLE. Os alinhamentos foram inspecionados e editados manualmente utilizando o programa BioEdit (Hall, 1999).

Após a obtenção dos alinhamentos, o software MEGA 5.10 (Tamura et al., 2011) foi utilizado para detectar o número de posições reais nos alinhamentos, após exclusão de dados faltantes e gaps não informativos. Também foram calculadas as distâncias genéticas entre pares de sequências das espécies de Callitrichidae utilizando o modelo evolutivo de Tamura-Nei (Tamura & Nei, 1993) com a variação entre sítios modelada por uma distribuição gamma (quatro

categorias) e uma proporção de sítios invariantes, de modo a oferecer uma exploração visual mais direta das distâncias genéticas entre as espécies avaliadas.

Seleção de esquemas de particionamento e modelos evolutivos

O esquema de particionamento e o modelo de substituição de nucleotídeos que melhor se aplicam aos dados foram avaliados por meio do programa PartitionFinder (Lanfear et al., 2012). Este programa leva em conta cada posição de códon dos genes codificadores separadamente, uma vez que as taxas de mutação podem ser diferentes entre as três posições. Além disso, o PartitionFinder também infere o melhor modelo de substituição de nucleotídeos para cada subconjunto no esquema de particionamento. O critério para a seleção dos esquemas de particionamento e modelos de substituição foi o Critério de Informação Bayesiano, o qual tem sido apontado como o de melhor desempenho (Luo et al., 2010). Foram avaliados 56 esquemas de particionamento, dos quais um foi selecionado como o mais adequado aos dados (Tabela 4). O melhor esquema de partição foi dividido em três subconjuntos: (1) o segmento todo do gene D-loop; (2) as primeiras e segundas posições nos códons do gene MC1R, junto com as três posições de códons do gene TRIM5; e (3) a terceira posição no códon do gene MC1R. O primeiro subconjunto foi especificado com um modelo HKY + G, enquanto os dois últimos receberam um modelo HKY cada um (Tabela 4).

Tabela 4. Seleção de esquemas de particionamento e modelos de substituição de nucleotídeos utilizando o programa PartitionFinder. A abreviatura pos. refere-se às posições nos códons.

Subconjunto	Gene	Melhor modelo	Número de pares de base
1	D-LOOP	HKY+G	717
2	MC1R pos. 1 e 2; TRIM5 pos. 1,2 e 3	HKY	1224
3	MC1R pos. 3	HKY	318

Análises filogenéticas

As análises filogenéticas foram realizadas por meio de três abordagens diferentes: inferência bayesiana, máxima verossimilhança e máxima parcimônia. A inferência bayesiana foi realizada por meio do programa MrBayes 3.2.1 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). Esta análise foi configurada para rodar duas réplicas, cada qual com quatro cadeias de Markov-Chain Monte Carlo (MCMC), sendo três cadeias frias e uma cadeia quente. A temperatura da cadeia quente foi ajustada em 0.2 em relação às cadeias frias. Foram feitas 10.000.000 de gerações, realizando uma amostragem a cada 1.000 gerações. As primeiras árvores (20%) foram descartadas no burn-in (Ronquist et al., 2010). A convergência das cadeias foi avaliada por meio do programa Tracer 1.5, pelo desvio padrão das frequências dos nós, e pelo índice PSRF (Potential Scale Reduction Factor). As análises filogenéticas por máxima verossimilhança foram realizadas por meio do Phyml 3.0 (Guindon & Gascuel, 2003), com o modelo HKY+G para cada partição. Foram realizadas mil réplicas de bootstrap para gerar valores de confiança dos nós nas árvores de máxima verossimilhança. A filogenia com base no critério da máxima parcimônia foi realizada através do programa NONA ver. 2, com interface no WinClada 1.00.08. Foram realizadas buscas heurísticas com base no algoritmo TBR múltiplo (Multiple tree bisection and reconnection), para encontrar as árvores mais parcimoniosas. Para avaliar a robustez dos nós retornados pela análise, foi realizado um bootstrap com 100 replicações e duas buscas independentes. Subsequentemente, uma árvore de consenso estrito foi estimada de modo a sumarizar as árvores retornadas pelo bootstrap.

Análises dos tempos de divergência

Os tempos de divergência das espécies de *Leontopithecus* foram estimados por meio do programa BEAST 1.7.5 (Drummond & Rambaut, 2007). O arquivo contendo as configurações da análise foi feito através do BEAUti 1.7.5 (Drummond et al., 2012). Na interface do BEAUti, as duas espécies de Cebidae (*Saimiri sciureus* e *Cebus albifrons*) foram selecionadas para compor os grupos externos, que foram mantidos monofiléticos ao longo das gerações. Por ser o único grupo da árvore filogenética deste estudo com fósseis relacionados confiavelmente, este clado foi utilizado para restrição temporal.

Os fósseis suficientemente preservados para avaliações taxonômicas datam do Mioceno inferior (~20 milhões de anos): *Tremacebus harringtoni* (Herskovitz, 1974), *Dolichocebus gaimanensis* (Kay et al., 2008), e *Chilecebus carrascoensis* (Flynn et al., 1995); e do Mioceno médio (~16,4 milhões de anos): *Killikaike blakei* (Tejedor et al. 2006). Embora haja controvérsias em relação às suas classificações taxonômicas, um estudo recente sugeriu que as três primeiras espécies fósseis são provavelmente parte de uma radiação pré-Platyrrhini (Hogdson et al., 2009). Esta interpretação implica em uma idade mais recente do que o comumente postulado para o último ancestral comum de Platyrrhini (ver Chaves et al., 1999; Opazo et al., 2006; Poux et al., 2006; Perelman et al. 2011), assim como das linhagens que levaram ao surgimento das famílias modernas (Hogdson et al., 2009). Hogdson et al. (2009) realizaram um esquema de calibração com base em fósseis confiavelmente datados e identificados de Catarrhini, utilizando também limites mínimos de existência para as divergências *Cebus/Saimiri* e *Aotus/Saguinus*, com base em *Neosaimiri fieldsi* (12,5 milhões de anos) e *Aotus dindensis* (12,5 milhões de anos), respectivamente. No presente estudo, foi utilizada a menor data estimada para o sítio do qual *Neosaimiri fieldsi* é oriundo (11.8 Ma) (Takai, 1994) para

restringir a idade do clado *Saimiri/Cebus*. Assim, foi especificado um limite inferior rígido (*offset*) de 11,8 Ma, com média (log)=1,978, e desvio padrão (log)=0,42, para gerar um quantil 5% de 15,42 Ma, e um quantil 95% de 26,22 Ma.

Foi utilizado um relógio molecular relaxado, sem correlação entre ramos adjacentes, com uma distribuição log-normal (uncorrelated lognormal relaxed molecular clock) (Drummond et al., 2006). Este modelo relaxa o pressuposto de autocorrelação entre ramos adjacentes, por exemplo, quando existe correlação entre valores do mesmo processo (taxa de evolução molecular) em diferentes pontos no tempo (ramos contíguos). Um modelo de especiação de Yule foi utilizado como prior, sem restrições topológicas e uma distribuição log-normal. A mesma matriz de dados das análises filogenéticas e os mesmos modelos de substituição de nucleotídeos foram utilizados (ver Tabela 4). Foram realizadas 200.000.000 de gerações, onde uma árvore foi amostrada a cada 1.000 gerações. Do número total de árvores amostradas, as primeiras 50.000 foram descartadas como burn-in (25%). O arquivo .log gerado pelo BEAST foi importado no Tracer 1.5, para acessar o nível de confiabilidade acerca dos parâmetros estimados na análise. Todos os parâmetros apresentaram um tamanho amostral efetivo superior a 5.000 em duas réplicas, as quais não apresentaram diferenças significativas (dados não apresentados). A análise visual do Tracer foi considerada satisfatória por não apresentar flutuações de larga escala indicando que as cadeias foram bem misturadas, além de não apresentar tendências por ainda estar convergindo. Posteriormente foi utilizado o critério de máxima credibilidade de clados (Maximum Clade Credibility) para gerar uma árvore filogenética de consenso no software TreeAnnotator 1.7.5, contendo as informações dos tempos de divergência dos nós.

Para avaliar o contexto espacial e temporal da colonização de *Leontopithecus* na Mata Atlântica, foi utilizado um modelo S-DIVA de reconstrução de eventos biogeográficos (Yu et al., 2010). Para cada um dos táxons estudados foram atribuídas as suas distribuições geográficas: (1) Amazônia: *Cebus albifrons*, *Saimiri sciureus*, *Saguinus imperator*, *Cebuella pygmaea*, *Mico agentatus* e *Callimico goeldii*; (2) Mata Atlântica: *Callithrix geoffroyi*, *Leontopithecus chrysomelas*, *Leontopithecuscaissara*, *Leontopithecus chrysopygus*, e *Leontopithecus rosalia*; (3) Caatinga: *Callithrix jacchus*; (4) Trans-Andes e América Central: *Saguinus oedipus*. Foram sorteadas 2.000 árvores do arquivo gerado pelas análises do BEAST para incorporar incerteza filogenética, e a topologia com melhor probabilidade posterior foi especificada para as inferências biogeográficas.

RESULTADOS

Distâncias genéticas entre pares de sequências

O gene nuclear MC1R, após exclusão de dados faltantes e gaps, foi analisado quanto às distâncias genéticas a partir de 507 posições. A variação das taxas evolutivas entre as posições foi modelada por uma distribuição gamma. As distâncias genéticas entre pares de sequências para o gene MC1R indicam a baixa variabilidade apresentada entre as espécies de *Leontopithecus* (Tabela 5).

Tabela 5. Distâncias genéticas calculadas para o gene nuclear MC1R entre pares de sequências utilizando o modelo Tamura-Nei. Os valores correspondem ao número de substituições de bases por posição entre os pares de sequências.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 – <i>S. imperator</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2 – <i>S. oedipus</i>	.023	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3 – <i>L. chrysomelas</i>	.034	.038	-	-	-	-	-	-	-	-
4 – <i>L. caissara</i>	.043	.047	.012	-	-	-	-	-	-	-
5 – <i>L. chrysopygus</i>	.043	.047	.012	.000	-	-	-	-	-	-
6 – <i>L. rosalia</i>	.043	.047	.012	.000	.000	-	-	-	-	-
7 – <i>C. goeldii</i>	.040	.040	.036	.045	.045	.045	-	-	-	-
8 – <i>C. pygmaea</i>	.038	.042	.029	.033	.033	.033	.036	-	-	-

9 – <i>M. argentatus</i>	.038	.042	.029	.038	.038	.038	.036	.008	-	-
10 – <i>C. geoffroyi</i>	.036	.037	.027	.035	.035	.035	.033	.006	.006	-
11 – <i>C. jacchus</i>	.036	.037	.027	.035	.035	.035	.033	.006	.006	.000

O gene nuclear TRIM5, após exclusão de dados faltantes e gaps, foi analisado quanto às distâncias genéticas a partir de 387 posições. A variação das taxas evolutivas entre as posições foi modelada por uma distribuição gama. As distâncias genéticas entre pares de sequências para o gene TRIM5 estão expostas na Tabela 6.

Tabela 6. Distâncias genéticas calculadas para o gene nuclear TRIM5 entre pares de sequências utilizando o modelo Tamura-Nei. Os valores correspondem ao número de substituições de bases por posição entre os pares de sequências.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1 – <i>S. imperator</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2 – <i>S. oedipus</i>	.019	-	-	-	-	-	-	-	-
3 – <i>L. chrysomelas</i>	.068	.066	-	-	-	-	-	-	-
4 – <i>L. caissara</i>	.117	.113	.050	-	-	-	-	-	-
5 – <i>L. chrysopygus</i>	.068	.066	.000	.050	-	-	-	-	-
6 – <i>L. rosalia</i>	.074	.072	.005	.056	.005	-	-	-	-
7 – <i>C. goeldii</i>	.059	.050	.035	.080	.035	.041	-	-	-
8 – <i>M. argentatus</i>	.065	.053	.054	.100	.054	.059	.038	-	-
9 – <i>C. geoffroyi</i>	.075	.062	.063	.110	.063	.069	.048	.013	-
10 – <i>C. jacchus</i>	.068	.056	.057	.103	.057	.062	.042	.008	.005

O gene mitocondrial D-LOOP, após exclusão de dados faltantes e gaps, foi analisado quanto às distâncias a partir de 521 posições. A variação das taxas evolutivas entre as posições foi modelada por uma distribuição gamma. As distâncias genéticas entre pares de sequências do gene D-LOOP estão expostas na Tabela 7.

Tabela 7. Distâncias genéticas calculadas para o gene mitocondrial D-LOOP entre pares de sequências utilizando o modelo Tamura-Nei. Os valores correspondem ao número de substituições de bases por posição entre os pares de sequências.

	1	2	3	4	5	6
1 – <i>S. oedipus</i>	-	-	-	-	-	-
2 – <i>L. chrysomelas</i>	.328	-	-	-	-	-
3 – <i>L. caissara</i>	.320	.076	-	-	-	-
4 – <i>L. chrysopygus</i>	.320	.073	.018	-	-	-
5 – <i>L. rosalia</i>	.328	.088	.024	.026	-	-
6 – <i>C. pygmaea</i>	.301	.359	.348	.372	.370	-
7 – <i>C. jacchus</i>	.268	.321	.320	.369	.372	.184

Análises filogenéticas

Dois segmentos de genes nucleares foram sequenciados para o MLCP neste estudo, o que gerou sequências de DNA inéditas e possibilitou a realização de inferências filogenéticas incluindo todas as espécies de *Leontopithecus* com base em três loci (TRIM5 e MC1R – este estudo, e D-LOOP – Perez-Sweeney et al. 2008). Com exceção das sequências geradas neste trabalho e das obtidas diretamente do trabalho de Perez-Sweeney et al. (2008) (ver Tabela 1), todas as outras sequências utilizadas neste estudo foram obtidas no Genbank. O alinhamento final, somando as diferentes partições obtidas por meio do programa PartitionFinder, teve um comprimento de 2.259 posições (sem considerar posições faltantes e gaps). Houve, no entanto, táxons não amostrados para alguns genes, assim como posições faltantes em genes amostrados (Tabela 1). O segmento do gene MC1R teve todos os táxons amostrados, TRIM5 teve 92% dos genes amostrados, e D-LOOP teve 53% dos genes amostrados. Foram incluídas espécies de todos os gêneros de Callitrichidae, com exceção do monotípico *Callibella*, em decorrência da indisponibilidade de sequências.

Os métodos de inferência bayesiana e máxima verossimilhança utilizados neste estudo retornaram topologias idênticas (Figuras 4 e 5). Nós com suporte alto, foram bem suportados em ambas as árvores, enquanto nós com suporte mais baixo foram inferiores em ambas. A análise de máxima parcimônia gerou duas topologias mais parcimoniosas, as quais foram similares às obtidas pelos outros dois métodos (dados não mostrados). No entanto, houve uma tricotomia basal em Callitrichidae, bem como uma tricotomia entre os gêneros *Cebuella*, *Mico*, e

Callithrix, quando a árvore de consenso foi calculada (Figura 6). A árvore de máxima parcimônia teve um índice de retenção de 84, um índice de consistência de 90, e um comprimento de 658 passos.

Três nós se destacaram pelos baixos valores de suporte (Figuras 4, 5, e 6). Estes foram o nó ancestral de *Leontopithecus* e subtribo Callitrichina (0.77, 60%, e politomia), o nó do último ancestral comum de *Mico* e *Callithrix* (0.65, 57%, e politomia) (Figuras 4, 5, e 6), e o nó da separação do MLD e MLP (0.82, 65%, e 72%). Estes valores correspondem aos valores probabilidades posteriores das inferências bayesianas, bootstrap não paramétrico da máxima verossimilhança, e bootstrap não paramétrico de máxima parcimônia, respectivamente. Os nós com valores mais baixos na inferência bayesiana e máxima verossimilhança formaram tricotomias na análise de máxima parcimônia. Os demais nós apresentaram valores acima de 0.99 na inferência bayesiana, acima de 90% na máxima verossimilhança, e acima de 86% na máxima parcimônia.

A monofilia de *Leontopithecus* foi inferida em todas análises com valores altos de suporte de nós e a ordem de ramificação dentro do gênero permaneceu a mesma entre os resultados dos diferentes métodos. Com exceção do clado *L. chrysopygus/L. rosalia*, que apresentou valores de 0.82 nas probabilidades posteriores, 65% no bootstrap não paramétrico da máxima verossimilhança e 72% no bootstrap da máxima parcimônia, os demais nós do clado *Leontopithecus* apresentaram os valores máximos de suporte (Tabela 8).

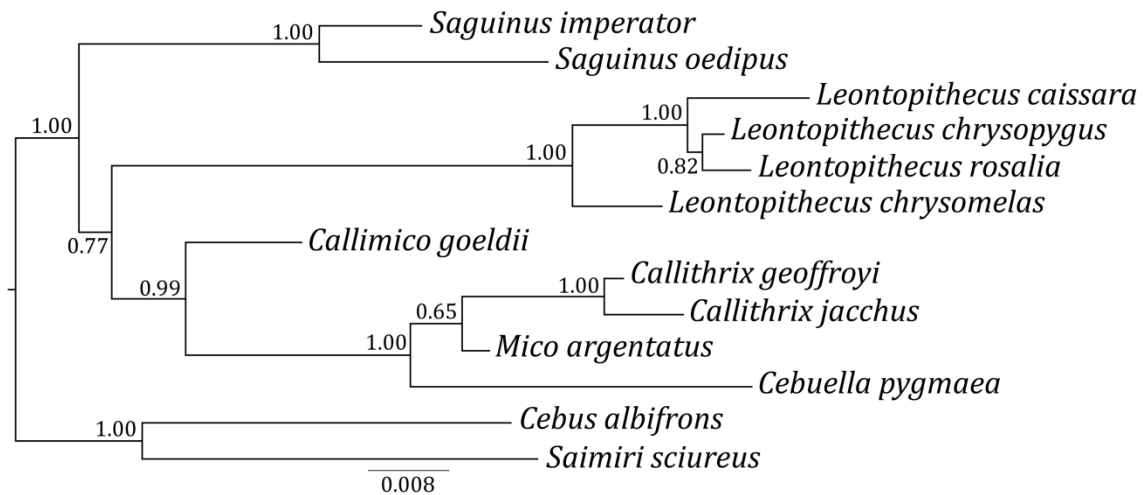


Figura 4. Filogenia molecular das espécies de *Leontopithecus* enraizada em *Cebus/Saimiri*. Os nós estão assinalados com os valores de probabilidade posterior obtidos por Inferência Bayesiana. Árvore inferida com base em matriz concatenada de três genes (MC1R, TRIM5 e D-LOOP).

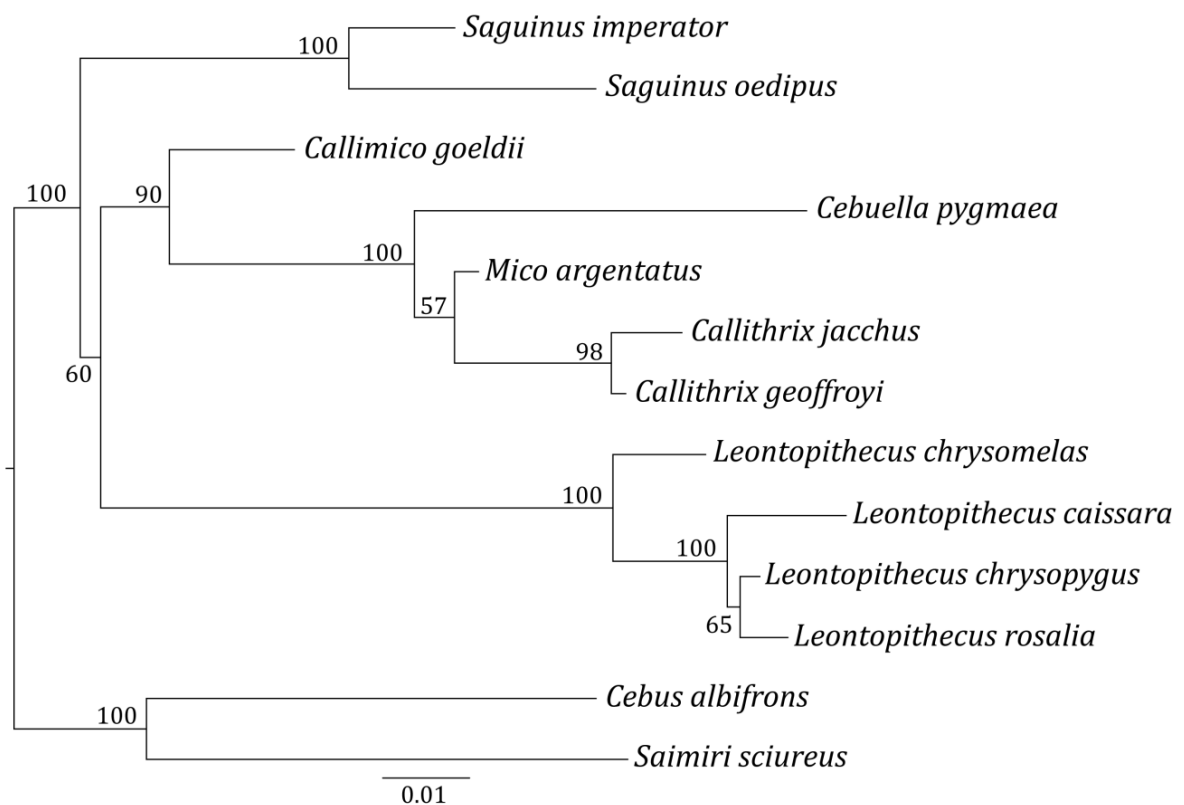


Figura 5. Filogenia molecular das espécies de *Leontopithecus* enraizada em *Cebus/Saimiri*. Os nós estão assinalados com os valores de bootstrap na árvore consenso de máxima verossimilhança. Árvore inferida com base em matriz concatenada de três genes (MC1R, TRIM5 e D-LOOP).

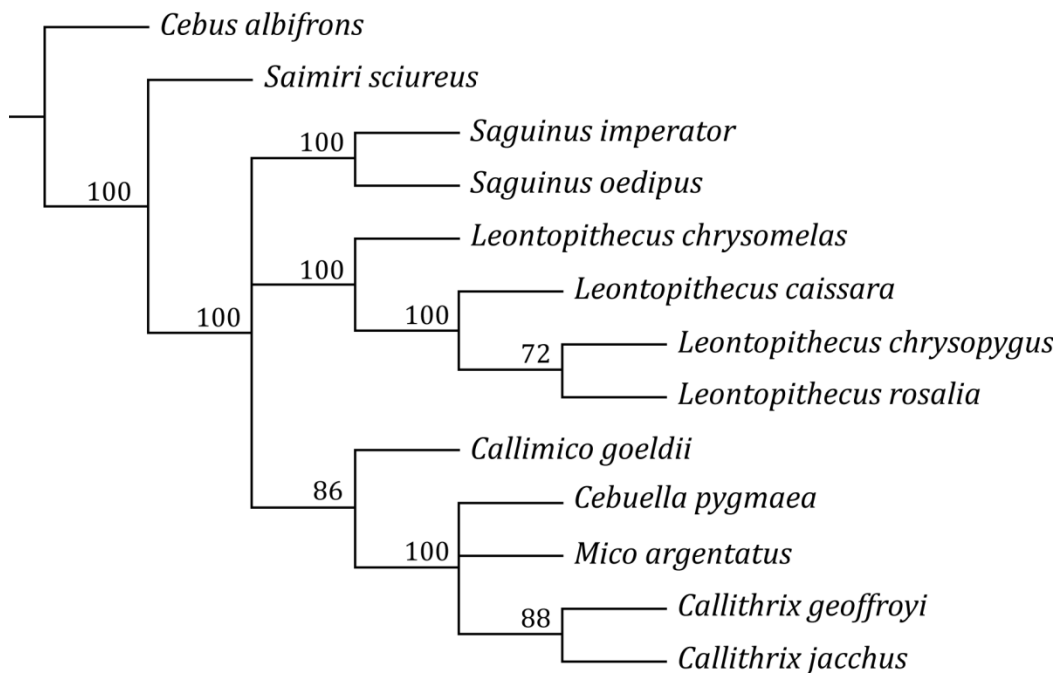


Figura 6. Filogenia molecular das espécies de *Leontopithecus* enraizada em *Cebus albifrons*. Os nós estão assinalados com os valores de bootstrap obtidos a partir da árvore consenso de máxima parcimônia.

Análise dos tempos de divergência

Dos doze nós considerados na árvore, seis foram estimados para o Mioceno e seis para o Plio-Pleistoceno. A divisão entre o último ancestral comum de Callitrichidae e Cebidae (25,43-14,26 Ma), e entre *Cebus* e *Saimiri* (22,29-13,86 Ma) foram datadas para o Mioceno Tardio-Médio (Figura 7, Tabela 8). Dentro de Callitrichidae, o ramo parental da sub-tribo Saguinina (*Saguinus*) e das sub-tribos Leontopithecina (*Leontopithecus*), Callimiconina (*Callimico*), e Callitrichina (*Cebuella*, *Mico*, e *Callithrix*) divergiram entre 20,6-8,18 Ma. A separação entre o último ancestral comum de Leontopithecina e as demais sub-tribos foi estimada em 19,98-7,44 Ma, e Callimiconina e Callitrichina divergiram entre si há 16,32-5,24 Ma. As espécies de *Saguinus* consideradas neste estudo se separaram em 11,47-2,37 Ma. As demais quebras cladogenéticas da árvore foram datadas para o longo do Plio-Pleistoceno.

Tabela 8. Tempos de divergência e sumário dos valores de suporte dos nós segundo os três métodos de inferência filogenética. HPD=*highest posterior density*; MV=máxima verossimilhança; MP=máxima parcimônia. A enumeração refere-se aos nós da Figura 7.

Nó da Figura 3.4	Mediana (Ma)	Intervalo 95% HPD (inferior-superior)	Probabilidade posterior	Suporte de nó (MV)	Suporte de nó (MP)
1	17,66	22,29-13,86	-	-	-
2	6,48	11,47-2,37	1,00	100	-
3	1,42	3,17-0,13	1,00	100	Tricotomia
4	3,53	6,43-1,07	0,77	60	Tricotomia
5	4,99	8,51-2,0	0,99	90	86
6	10,25	16,32-5,24	1,00	100	100
7	0,52	0,98-0,15	1,00	100	Tricotomia
8	0,81	1,51-0,28	1,00	100	100
9	2,17	3,77-0,89	0,65	57	Tricotomia
10	13,35	19,98-7,44	1,00	98	88
11	14,09	20,6-8,18	1,00	100	100
12	19,29	25,43-14,26	0,82	65	72

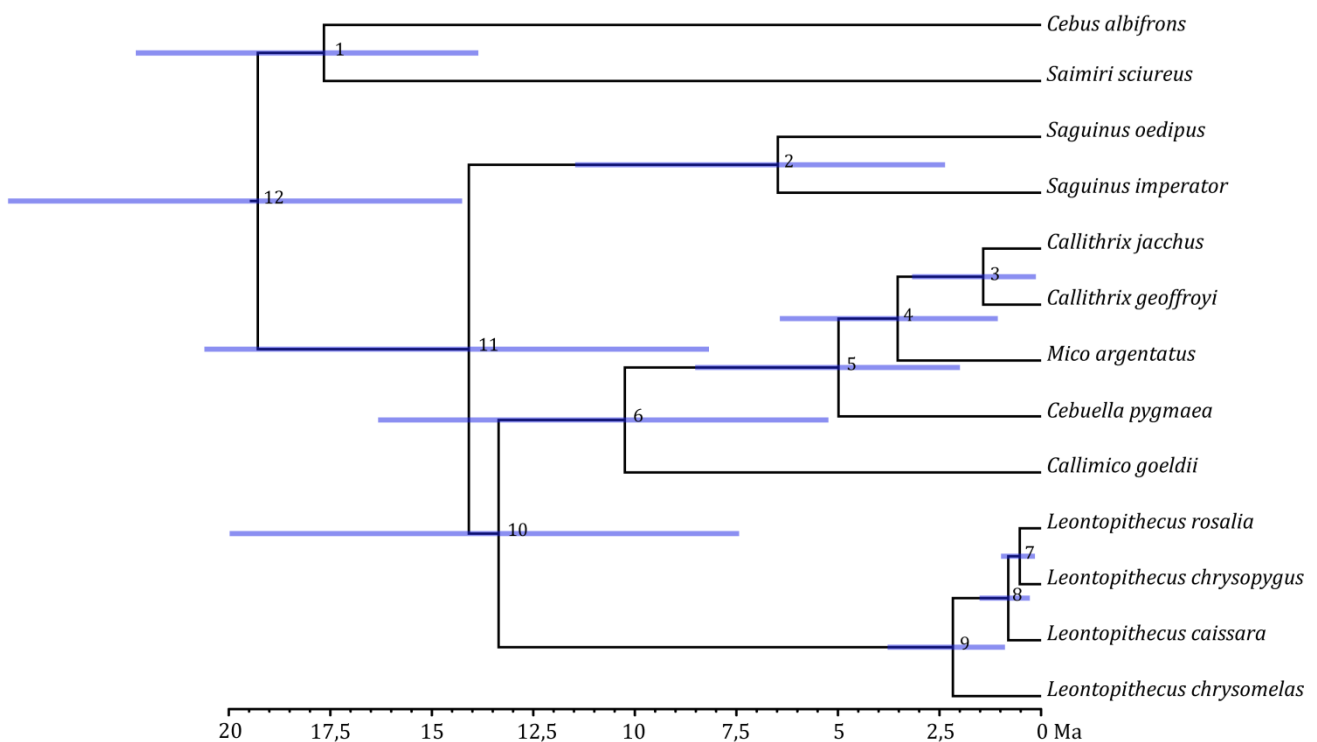


Figura 7. Filogenia molecular e tempos de divergência das espécies de *Leontopithecus* e gêneros de Callitrichidae, enraizada em *Cebus/Saimiri*. As barras correspondem ao intervalo HPD 95% da análise bayesiana. Os números antecedendo os nós foram colocados em ordem arbitrária para serem referenciados com informações das análises na Tabela 8.

Os resultados do modelo S-DIVA indicaram quatro eventos de dispersão e quatro eventos vicariantes para explicar as distribuições atuais dos táxons analisados (Figura 8). Eventos de dispersão ocorreram na transição (expansão

neste caso) do último ancestral comum amazônico de Cebidae e Callitrichidae para uma área mais ampla, ligando por um lado a Mata Atlântica e por outro a América Central e Trans-Andes. O último ancestral comum de *Cebuella*, *Mico*, e *Callithrix* dispersou para uma área onde se situam a Amazônia e a Mata Atlântica. Eventos vicariantes foram inferidos para as separações de *Callithrix jacchus* e *C. geoffroyi*, de *Saguinus oedipus* e *S. imperator*, de *Mico argentatus* e *Callithrix*, e de *Leontopithecus* e o clado composto por *Callimico*, *Cebuella*, *Mico*, *Callithrix* (Figura 8).

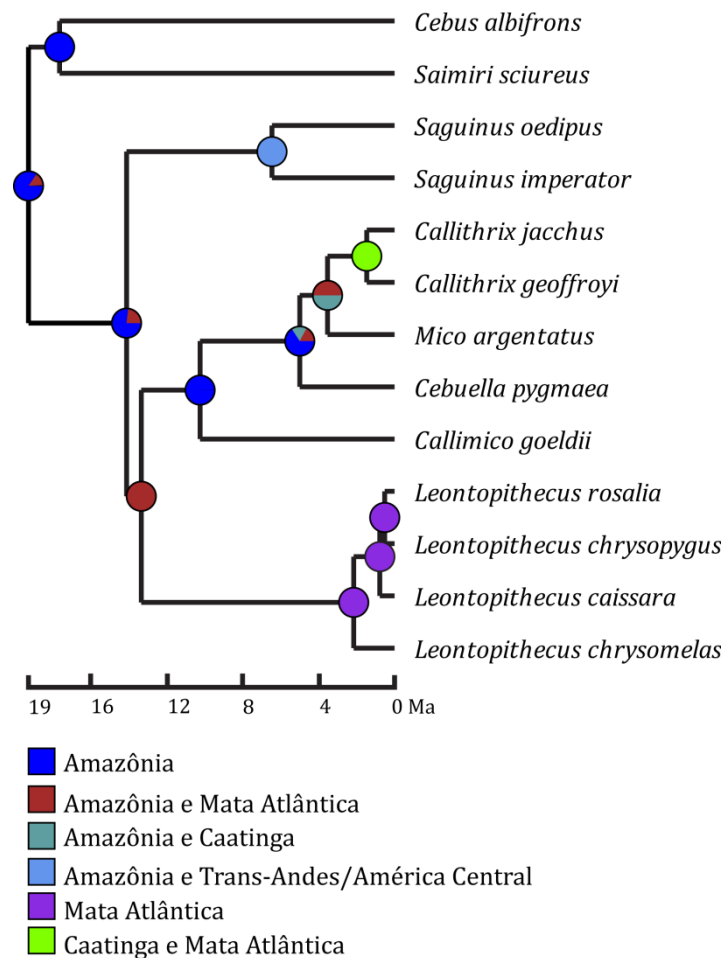


Figura 8. Otimização dos eventos biogeográficos dos nós da filogenia de Platyrrhini inferidas pelo modelo S-DIVA (Yu et al., 2010). Os círculos plotados no cladograma representam as probabilidades de eventos de transição de áreas ancestrais em relação às distribuições geográficas atuais.

DISCUSSÃO

Relações filogenéticas em Callitrichidae com ênfase nos micos-leões

Nas análises de inferência bayesiana e máxima verossimilhança, a primeira linhagem a divergir do estoque ancestral de Callitrichidae foi a do gênero *Saguinus*, conforme previamente demonstrado em estudos filogenéticos com dados moleculares (Schneider et al., 1996; Canavez et al., 1999; Chaves et al., 1999; von Dornum & Ruvolo, 1999; Schneider, 2000; Opazo et al., 2006; Wildman et al., 2009; Perelman et al., 2011; Schneider et al., 2012). Topologias alternativas com dados moleculares incluem *Saguinus* e *Leontopithecus* formando um clado na primeira divergência (Porter, 1997; Steiper & Ruvolo, 2003), e *Leontopithecus* como primeira divergência (ver Capítulo 1). Kay (1990) realizou uma análise cladística de caracteres morfológicos e sugeriu *Leontopithecus* como a primeira diivergência.

O gênero *Leontopithecus* é composto por quatro espécies endêmicas da Floresta Atlântica, todas ameaçadas de extinção. O MLCP foi a última espécie do gênero a ser descoberta, tendo sido descrita somente em 1990. Estudos em sistemática filogenética que incluíram as quatro espécies do gênero são raros (Burity et al., 1999; Perez-Sweeney et al., 2008). Estudos em sistemática com base em caracteres morfológicos e moleculares já haviam indicado que a primeira divergência evolutiva no gênero foi a que separou o MLCD do ancestral das outras duas espécies (MLD e MLP) (Rosenberger & Coimbra-Filho, 1984; Natori, 1989). A inclusão de MLCP neste estudo revelou um padrão filogenético de micos-leões alinhado com a hipótese de que o MLCD foi a primeira divergência do clado *Leontopithecus* (Perez-Sweeney et al., 2008) com forte suporte de nós (probabilidade posterior=1,00, bootstrap MV = 100%, e bootstrap MP = 100). Após

divergir o MLCD, que é a espécie do gênero distribuída geograficamente mais ao norte, houve a separação do MLCP, cuja distribuição geográfica representa o limite sul da família Callitrichidae (Rylands et al., 2008). A última separação filogenética de *Leontopithecus* se deu entre o MLP e o MLD, que se alinharam como espécies-irmãs (Mundy & Kelly, 2001; Perez-Sweeney et al., 2008).

Tempos de divergência em micos-leões

Os tempos de divergência entre as espécies de *Leontopithecus* (e de outros gêneros de Callitrichidae) foram calculados sem uma topologia fixa. A topologia estimada a partir dos parâmetros obtidos no BEAST e sumariada no TreeAnnotator pelo critério de credibilidade máxima de clados (MCC), foi idêntica às obtidas por inferência bayesiana e máxima verossimilhança. O tempo e modo de evolução dos primatas neotropicais apresenta duas visões antagônicas (Rosenberger et al., 2009; Hogdson et al., 2009). A primeira tem sido chamada de Hipótese de Linhagem Longa (HLL) ou Hipótese de Estase Morfológica (HEM) (Rosenberger et al., 2009). Esta hipótese assume relações filogenéticas diretas entre as famílias modernas de Platyrrhini e fósseis do Mioceno inferior tais como *Tremacebus*, *Chilecebus* e *Dolichocebus*. Estes fósseis são datados confiavelmente em aproximadamente 20 Ma (Hershkovitz 1974; Flynn et al., 1995; Kay et al., 2008). O fóssil mais antigo conhecido para a região neotropical (*Branisella boliviana*, 26 Ma) antecede na filogenia a emergência do último ancestral comum de Platyrrhini (*stem*). Desta forma, sob a HEM todas as famílias modernas destes primatas não podem ser mais recentes do que 20 Ma, nem mais antigas do que 26 Ma. A HEM assume, portanto, uma rápida radiação nos nós profundos da filogenia,

onde teriam surgido todas as famílias modernas de Platyrrhini (Rosenberger et al., 2009).

A outra hipótese tem sido referida com Hipótese das Sucessivas Radiações (HSR) (Hogdson et al., 2009). Esta hipótese se baseia em uma análise cladística de Platyrrhini com base em genomas mitocondriais (aproximadamente 11.000 pares de base) de representantes das chamadas sete linhagens de primatas do novo Mundo (ver Schneider et al., 1996; Wildman et al., 2009). Assim, Hogdson et al. (2009) estimaram os tempos de divergência dos clados de Catarrhini com base nos cenários evolutivos de Platyrrhini e concluíram que os fósseis dos primatas do Velho Mundo só podem ser consistentes com um último ancestral comum de Platyrrhini mais recente do que 21 Ma. Ainda, 33% a mais de evolução molecular seria necessário nos ramos de Platyrrhini para que o seu tempo e modo de evolução fosse consistente com a HEM (Hogdson et al., 2009). Como o registro fóssil de Catarrhini é consideravelmente mais completo do que o de Platyrrhini (Szalay & Delson, 1979; Martin, 1990), foi assumido no presente trabalho a hipótese de sucessivas radiações, implicando em idades mais recentes para as famílias de Platyrrhini. No entanto, isto não significou que todos os nós nas filogenias do presente estudo fossem mais recentes do que os nós estimados em estudos realizados sob o pressuposto da HEM.

De acordo com os resultados obtidos no presente estudo, o ancestral de Leontopithecina separou-se do ancestral de Callimiconina e Callitrichina durante o Mioceno médio, em torno de 19,98-7,44Ma (Figura 7, Tabela 8). Com base em uma variedade de métodos e pontos de calibração fóssil, diversos outros estudos estimaram a idade para este nó revelando diferentes datas (Schneider et al., 1993; Barroso et al., 1997; Porter et al., 1997; Chaves et al., 1999; Schneider, 2000;

Schneider et al., 2001; Opazo et al., 2006; Schrago, 2007; Perelman et al., 2011). Entretanto, existem estudos em que a separação entre *Leontopithecus* e *Callimico/Callitrichina* apresentou sobreposição com o intervalo bayesiano obtido neste trabalho (Chaves et al., 1999; Schneider, 2000; Schneider et al., 2001; Opazo et al., 2006; Schrago, 2007; Perelman et al., 2011).

Os diferentes pontos de calibração utilizados nos diversos estudos não podem explicar *per se* as diferenças nas idades dos nós mencionados acima, embora possam ser um fator de influência nas incongruências. Estudos que empregaram uma abordagem bayesiana para as datas das separações cladísticas em Callitrichidae apresentaram sobreposição entre os intervalos destes valores em alguns nós em comum (Schrago, 2007; Perelman et al., 2011; este estudo). Por exemplo, a separação entre Cebidae e Callitrichidae foi estimada em 23,3-12,7 Ma (Schrago, 2007), em 24,03-15,66 Ma (Perelman et al., 2011), e 25,43-14,26 Ma neste estudo. Ainda, considerando outros estudos que dataram este mesmo nó, porém a partir de estimativas de datas fixas, houve ampla congruência temporal para o evento de separação Cebidae e Callitrichidae.

Este é o primeiro estudo que estima os tempos de divergência das quatro espécies de *Leontopithecus*, portanto as datas para os nós internos deste clado não podem ser inteiramente comparadas com a literatura disponível. Perelman et al. (2011) incluíram o MLCD e o MLD em sua ampla filogenia de Primatas, estimando que a separação destas espécies ocorreu durante o Pleistoceno (0,11-1,0 Ma.). Esta data se sobrepõe ao intervalo bayesiano estimado no presente estudo (3,77-0,89 Ma). Os resultados aqui obtidos indicam que após a separação do MLCD no início do Pleistoceno, o MLCP divergiu dos demais micos-leões entre 1,51-0,28 Ma. A última separação do clado ocorreu entre 0,98-0,15 Ma, uma data muito próxima a

estimada por Perelman et al. (2011) para a separação de MLCD dos demais micos-leões.

Evolução dos micos-leões no tempo e no espaço

Duas questões relacionadas à evolução dos micos-leões no tempo e no espaço são centrais para a compreensão dos padrões biogeográficos de *Leontopithecus*: (1) como este clado colonizou a Mata Atlântica? E (2) como se deu a diversificação do clado em quatro espécies distribuídas alopatricamente na Mata Atlântica? Utilizando os padrões filogenéticos e temporais elucidados no presente estudo como base estas questões foram exploradas abaixo.

Hershkovitz (1977) propôs um cenário para explicar o padrão de distribuição geográfica da família Callitrichidae (p.407), onde o ancestral hipotético de Callitrichidae vivia na porção leste da Amazônia, ao sul do Rio Amazonas. A partir desta área geográfica ancestral, um braço dispersou em direção leste, ocupando parte do Nordeste do Brasil próximo à costa atlântica, e outro braço dispersou a oeste, transpassando o Rio Madeira. A população que ocupou a costa Atlântica seria o que Hershkovitz (1977) chamou de pré-*Callithrix*, que teria dado origem ao gênero *Callithrix*, *Mico*, *Leontopithecus*, e *Saguinus*. A população que dispersou a oeste Amazônia adentro teria dado origem às populações de *Cebuella* e *Callimico*. Entretanto, o cenário de Hershkovitz (1977) é inconsistente com os padrões filogenéticos propostos no presente estudo e em diversos outros (Chaves et al., 1999; Schneider, 2000; Schneider et al., 2001; Opazo et al., 2006; Wildman et al., 2009; Perelman et al., 2011). Se a hipótese de Hershkovitz estivesse correta, *Callimico* teria que formar um clado com *Cebuella*, entretanto este último forma um clado com *Mico* e *Callithrix*.

A diferenciação alopátrica de linhagens-irmãs é um dos mecanismos mais comumente utilizados para explicar padrões biogeográficos e de endemismos (Cracraft & Prum, 1988). Este modo de evolução pode ser o produto de dois processos distintos. O primeiro é a divisão de populações ancestrais com distribuições amplas por meio de vicariância, por exemplo, pela inibição de barreiras fisiográficas ou ecológicas (Bush, 1975). O segundo envolve a longa dispersão efetiva de parte da população ancestral através de barreiras pré-existentes, um processo chamado de evolução peripátrica (Mayr, 1982). As estimativas dos tempos de divergência do presente estudo contrastadas com a evolução paleo-geográfica das áreas relevantes sugerem a ocorrência de ambos os processos (ver abaixo).

Um padrão sugerido na evolução de Callitrichidae é a origem Amazônica de seu último ancestral comum (Barroso et al., 1997; Chaves et al., 1999; Perelman et al., 2011). Segundo as reconstruções de eventos biogeográficos pelo modelo S-DIVA, o último ancestral comum de *Leontopithecus* e do clado composto por *Callimico*, *Cebuella*, *Mico*, e *Callithrix*, viveu em uma área ampla que ligava as regiões onde se situam a Amazônia e a Mata Atlântica. A colonização da Mata Atlântica pelo ancestral de *Leontopithecus*, deve ter ocorrido em 19,98-7,44 Ma segundo os resultados desse estudo. A colonização da Mata Atlântica pelo ancestral de *Callithrix* provavelmente ocorreu em 6,43-1,07 Ma, separando este gênero dos saguis amazônicos (*Mico*).

Diversos grupos taxonômicos apresentam táxon irmãos distribuídos na Amazônia e na Floresta Atlântica, tais como primatas (Perelman et al., 2011), pequenos mamíferos (Costa, 2003), anfíbios (Fouquet et al., 2012), e aves (Cracraft & Prum, 1988; Batalha-Filho et al., 2013). Estudos com base em padrões de

distribuição geográfica de plantas sugerem que as matas de galerias do Cerrado apresentam componentes Amazônicos e de Floresta Atlântica, além de componentes endêmicos (Oliveira-Filho & Ratter, 1995). Isto sugere ligações biogeográficas pretéritas entre estes biomas, e é um indiciosa condição de região híbrida do sudeste brasileiro próximo a Serra do Mar (Rylands et al., 1996). Atualmente, uma longa faixa diagonal de áreas abertas, que compreende o Chaco, o Cerrado, e a Caatinga (Ab'Sáber, 2003), separa os dois biomas ocasionando disjunções distribucionais. No entanto, duas instâncias distintas de ligações biogeográficas entre a Amazônia e a Mata Atlântica foram sugeridos, uma durante o Mioceno Médio-Tardio, e outra durante a transição do Plioceno com o Pleistoceno (Batalha-Filho et al., 2013).

A cladogênese do ancestral de *Leontopithecus* ocorreu durante o Mioceno Médio, e seu ramo parental estende-se ao Pleistoceno, quando as cladogêneses infra-genéricas começaram a acontecer. Isto sugere uma colonização da Mata Atlântica a partir do sul da Amazônia, via onde hoje distribuem-se o Chaco e o Cerrado (Batalha-Filho et al., 2013). Desta forma, o sentido de ocupação das áreas onde se encontram as espécies de micos-leões deve ter sido de sul ao norte (Chaves et al., 1999), ao contrário do que foi proposto previamente (Hershkovitz, 1977). A colonização dos micos-leões na Mata Atlântica, segundo este raciocínio, ocorreu por uma rota mais próxima de onde hoje se distribui o MLP no interior do Estado de São Paulo (Figura 1).

Durante o Mioceno Médio, eventos tectônicos nos Andes Centrais supostamente ocasionaram um fenômeno conhecido por zonas de sombras de chuva, ocasionando aridez e a formação de savanas no cone austral da América do Sul (Posadas & Ortiz-Jaureguizar, 2011). Três incursões marinhas sucessivas foram

registradas durante este período, o que deve ter ocasionado o alagamento de planícies e a formação de florestas de galerias ao longo de canais elevados no Chaco boliviano, Paraguai, e Brasil Centro-Sul pela formação do Mar Paranaense (Donato et al., 2003; Wesselingh & Salo, 2006). Um aumento da temperatura global registrado para o Mioceno Médio (Ótimo Climático do Mioceno Médio) pode ter favorecido uma expansão de florestas nestas áreas, promovendo ligações biogeográficas entre Amazônia e a Bacia do Paraná (Posadas & Ortiz-Jaureguizar, 2011; Batalha-Filho et al., 2013). Se o último ancestral comum de *Leontopithecina* e das outras sub-tribos se distribuía por uma ampla área unindo a Amazônia e Mata Atlântica (Capítulo 1), esta pode ser considerada uma possível rota de colonização de *Leontopithecus* na Amazônia.

O segundo contato biótico entre a Amazônia e a Mata Atlântica durante a transição entre o Plioceno e o Pleistoceno, por outro lado, é consistente com o tempo de divergência de *Callithrix* e com o padrão de distribuição geográfica deste gênero (Batalha-Filho et al., 2013). Padrões de distribuição geográfica e tempos de divergência de aparaçus dos gêneros *Xiphorhyncus* (Cabanne et al., 2008), e *Dendricincla* (Weir & Price, 2011) apontaram a possibilidade de conexão biótica entre a Amazônia e a Mata Atlântica através do nordeste brasileiro. Estes gêneros divergiram de seus relativos Amazônicos entre 3,7 e 3,0 Ma (Cabanne et al., 2008; Weir & Price, 2011), um intervalo dentro qual foi inferida a diferenciação dos saguis Amazônicos e da Mata Atlântica neste estudo.

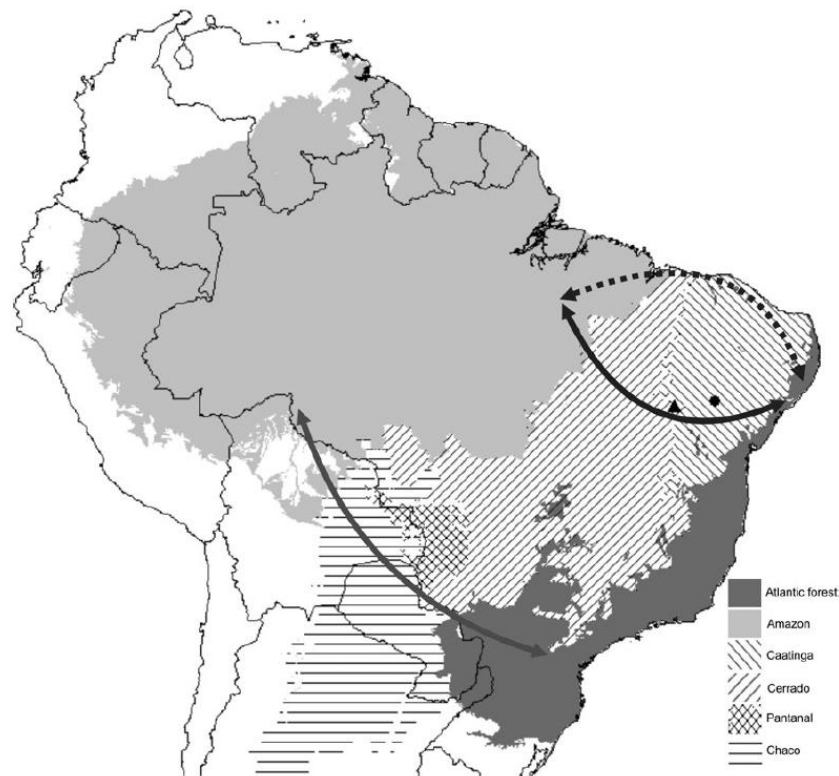


Figura 9. Mapa dos contatos pretéritos da Amazônia com a Floresta Atlântica segundo Batalha-Filho et al. (2013). A seta cinza escura corresponde ao contato mais antigo, datado entre o Mioceno Médio e Tardio. A seta preta corresponde ao contato mais recente, datado entre o Plioceno e o Pleistoceno. A seta pontilhada corresponde a padrões menos comuns. Este mapa foi elaborado a partir de análises filogenéticas e dados distribucionais de aves Suboscines. Esta figura foi extraída sem modificações de Batalha-Filho et al. (2013).

Carnaval & Moritz (2008) elaboraram modelos climáticos para 6.000 e 24.000 anos atrás ao longo da Floresta Atlântica, e determinaram áreas de maior estabilidade climática na porção norte do bioma, próximas aos Centros Bahia e Rio Doce de Kinzey (1982). Isto sugere um período Pleistocênico dinâmico para a costa Atlântica, onde modificações na cobertura e composição florestal Atlântica teriam sido seguidas por separações demográficas dos táxons locais (Carnaval & Moritz, 2008). Embora as escalas de tempo destes modelos e das datas de divergência das espécies de *Leontopithecus* não se sobreponham, populações ancestrais de micosselões podem ter se isolado umas das outras por mecanismos similares. Estudos filogeográficos considerando variabilidade genética infra-específica podem ser

utilizados como testes das previsões de modelos climáticos, onde maior estruturação populacional e variabilidade genética seriam esperadas em áreas mais estáveis (acima do Centro Rio Doce). Amaral et al. (2013) encontraram suporte filogeográfico para estas áreas de estabilidade em aves do gênero *Myrmeciza* (Thamnophilidae), sugerindo um importante papel dos refúgios pleistocênicos na estruturação de populações. Tais mecanismos podem estar relacionados com subseqüentes contatos de espécies previamente isoladas em refúgios, as quais dependendo de características ecológicas de espécies, poderiam estabelecer novas áreas de simpatria (Carnaval & Moritz, 2008). As distribuições geográficas de *Callithrix*, com espécies atualmente simpátricas, podem ter respondido às oscilações climáticas e de hábitat desta maneira.

Mas por que *Leontopithecus* apresenta espécies distribuídas alopatricamente, enquanto *Callithrix* apresenta espécies distribuídas em simpatria e parapatria? Uma possível explicação pode estar na ecologia das espécies (Rylands et al., 1996). Enquanto *Leontopithecus*, apesar de onívoros, parecem encontrar condições ótimas de requerimento ecológico em florestas úmidas de baixadas, *Callithrix* apresenta condições mais plásticas de existência, devido principalmente a capacidade de se alimentar de exudatos (Ferrari, 1993; Norconk et al., 2009). Assim, processos evolutivos similares podem ter atuado na especiação vicariante tanto de *Leontopithecus* como de *Callithrix*, já nos domínios da Mata Atlântica. A maior plasticidade ecológica de *Callithrix* pode ter favorecido dispersões pós-especiações vicariantes, reestabelecendo contato de populações outrora separadas.

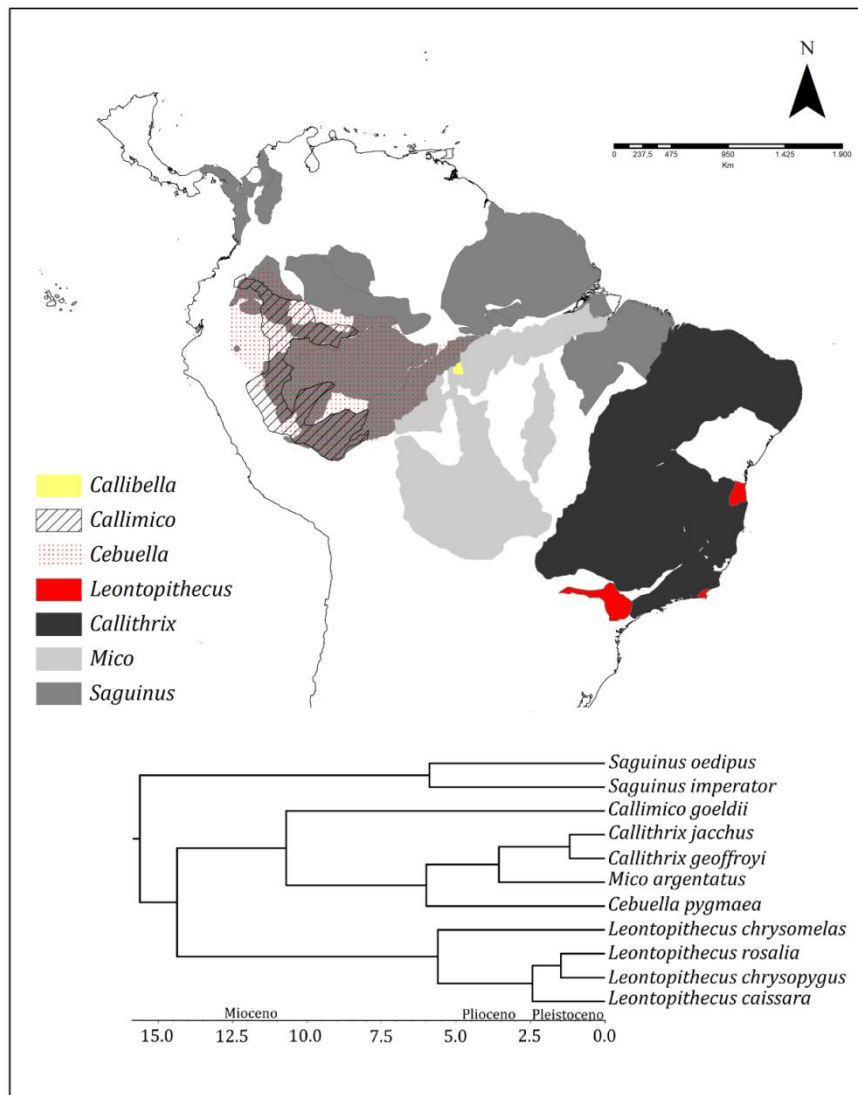


Figura 10. Distribuição atual dos gêneros de Callitrichidae, com a filogenia da família plotada.

Durante o Mioceno, o ancestral de *Leontopithecus* provavelmente ocupou uma ampla área de distribuição geográfica ao longo da costa atlântica brasileira. O MLCD e o MLCP são as espécies mais distantes geograficamente (Figura 1). Se as previsões dos modelos de Carnaval & Moritz (2008) puderem se aplicar ao longo do Pleistoceno, o decréscimo de estabilidade climática abaixo do Centro Rio Doce pode estar relacionado com o isolamento do MLCD na Bahia. Oscilações climáticas mais recentes do que 1 Ma podem ter ocasionado o isolamento de populações que

condizem com a distribuição geográfica atual de MLD, MLP, e MLCP, tal como em *Myrmeciza* (Amaral et al., 2013). Entretanto, a distribuição geográfica atual do MLD ao longo das planícies litorâneas do Rio de Janeiro não condiz com os Centros Rio Doce e Paulista de Kinzey (1982), sugerindo uma distribuição geográfica ancestral mais ampla do que os centros de endemismo postulados, e a retenção de MLD em uma área não contemplada (Rylands et al., 1996). Da mesma forma, a distribuição geográfica do MLCP na Ilha de Superagui e Vale do Ariri (Cananéia, São Paulo) indica a possibilidade de centros de endemismo mais amplos do que os de Kinzey (1998). O tempo e ordem de ramificação da separação das populações ancestrais de MLD, MLP e MLCP indicam um primeiro isolamento de MLCP na região mais austral conhecida para um calitriquídeo. Estudos com paleo-níveis do mar e paleo-linhas costeiras que abrangem o tempo do Quaternário devem ajudar a esclarecer se oscilações eustáticas podem ter ocasionado disjunções geográficas (Suguió et al., 2005).

As distribuições geográficas atuais das espécies podem ser o produto de um somatório de fatores sinérgicos, como fragmentação e mosaicos de vegetação como funções de altitude, solos, climas em diferentes escalas temporais, e o efeito de rios e outras barreiras naturais como a elevação dos níveis do mar (Rylands et al., 1996). Ainda, em resposta à estes fatores soma-se diferentes especializações ecológicas em fina escala, que podem variar qualitativa e quantitativamente (Rylands et al., 2008).

CONCLUSÃO

Considerando a filogenia, os tempos de divergência, e informações paleogeográficas, destacam-se neste estudo os seguintes padrões para a evolução de

Callitrichidae e colonização e especiação do gênero *Leontopithecus* na Mata Atlântica:

1. O ancestral de Callitrichidae vivia na Bacia Amazônica e provavelmente expandiu sua distribuição geográfica onde o ancestral de *Saguinus* alcançou a América Trans-Andina.
2. O ancestral de *Leontopithecus* o clado composto por *Callimico*, *Cebuella*, *Mico*, e *Callithrix* e viveu em uma área mais ampla que conectava a Amazônia e a Mata Atlântica..
3. Durante o Mioceno Médio ao Tardio, sugere-se ter havido ligações biogeográficas entre o sudeste da Amazônia e a Mata Atlântica, sendo esta a via de entrada de *Leontopithecus* para ocupar a porção leste da América do Sul. Tais contatos teriam sido relacionados à eventos tectônicos, soerguimento dos Andes, e o estabelecimento de florestas de galerias ao longo da Bacia do Paraná.
4. Entre 16,32-5,24Ma houve a separação de *Callimico* do ancestral de *Cebuella*, *Mico*, e *Callithrix*, sendo que o ancestral de todas estas populações ainda permaneceu na Amazônia.
5. Posteriormente, *Cebuella* se diferenciou entre 8,51-2,0 Ma, permanecendo também na Amazônia e se separando do ancestral de *Mico* e *Callithrix*.
6. Durante o Plio-Pleistoceno, *Mico* e *Callithrix* se diferenciaram.
7. *Mico* permaneceu na Bacia Amazônica, em uma região mais oriental, enquanto *Callithrix* alcançou a costa Atlântica do Nordeste do Brasil durante a transição Plioceno-Pleistoceno.
8. *Callithrix*, por apresentar características dentárias que o permite explorar gomas de árvores, pode ter tido facilidade em se dispersar através de

florestas de galerias em expansão após as retrações Pleistocênicas. Esta dispersão por florestas adentrando os ambientes xéricos, podem ter facilitado a ocupação da Caatinga e do Cerrado, reestabelecendo o contato de populações separadas durante as retrações florestais.

9. *Leontopithecuschrysomelas* especiou peripatricamente, tornando-se isolado em uma área de maior estabilidade climática ao norte da Mata Atlântica durante o início do Pleistoceno. As diferenciações entre as outras espécies podem ter sido influenciadas pelos diversos ciclos de retração e expansão de florestas durante o Pleistoceno. Por apresentar requerimentos ecológicos mais estreitos, as populações devem ter permanecido em seus ambientes antes isolados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber, A. 2003. Os domínios de Natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas, Ateliê Editorial, São Paulo.
- Amaral, F.R., Albers, P.K., Edwards, S.V., Miyaki, C.Y. 2013. Multilocus tests of Pleistocene refugia and ancient divergence in a pair of Atlantic Forest antbirds (*Myrmeciza*). *Molecular Ecology* 22, 3996-4013.
- Barroso, C.M.L., Schneider, H., Schneider, M.P.C., Sampaio, I., Harada, M.L., Czelusniak, J., Goodman, M. 1997. Update on the phylogenetic systematics of New World Monkeys: further DNA evidence for placing the pygmy marmoset (*Cebuella*) within the genus *Callithrix*. *International Journal of Primatology* 18(4), 651-674.

- Batalha-Filho, H., Fjelsda, J., Fabre, P.H., Miyaki, C.Y. 2013. Connections between the Atlantic and the Amazon forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of Ornithology* 154, 41-50.
- Bennett, K.D., Bhagwat, S.A., Willis, K.J. 2012. Neotropical refugia. *The Holocene* 22(11), 1207-1214.
- Burity, C.H.F., Lacerda, C.A.M., Pissinatti, A. 1999. Cranial and mandibular morphology in *Leontopithecus* Lesson, 1840 (Callitrichidae, Primates). *American Journal of Primatology* 48, 185-196.
- Bush, G.L. 1975. Modes of animal speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6, 339-364.
- Cabanne, G.S., d'Horta, F.M., Sari, E.H.R., Santos, F.R., Miyaki, C.Y. 2008. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): Biogeography and systematic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 760-773.
- Canavez, F.C., Moreira, M.A.M., Simon, F., Parham, P., Seuánez, H.N. 1999. Phylogenetic relationships of the Callitrichinae (Platyrrhini, Primates) based on β_2 -microglobulin DNA sequences. *American Journal of Physical Anthropology* 48, 225-236.
- Carnaval, A.C., Moritz, C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 35, 1187-1201.
- Chaves, R., Sampaio, I., Schneider, M.P., Schneider, H., Page, S.L., Goodman, M. 1999. The place of *Callimico goeldii* in the callitrichine phylogenetic tree: Evidence from von Willebrand Factor gene intron II sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13(2), 392-404.

- Costa, L.P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* 30, 71-86.
- Cracraft, J., Prum, R.O. 1988. Patterns and process of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* 42(3), 603-620.
- Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquivel, D.R., Ortiz-Jaureguizar, E., Cladera, G. 2003. Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society* 80, 339-352.
- Drummond, A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., Rambaut, A. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4(5), 699-710.
- Drummond, A.J., Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7:214.
- Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D., Rambaut, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29(8): 1969-1973.
- Edgar, R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32(5): 1792-1797.
- Ferrari, S.F. 1993. Ecological differentiation in the Callitrichidae, in: Rylands, A.B. (Org.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, behaviour, and ecology*. Oxford University Press, England, pp. 314-328.
- Flynn, J.J., Wyss, A.R., Charrier, R., Swisher, C.C. 1995. An early Miocene anthropoid skull from the Chilean Andes. *Nature* 373: 603-607.
- Forman, L., Kleiman, D.G., Bush, R.M., Dietz, J.M., Ballou, J.D., Phillips, L.G., Coimbra-Filho, A.F., O'Brien, S.J. 1986. Genetic variation within and among lion tamarins. *American Journal of Physical Anthropology* 71: 1-11.

- Fouquet, A., Loebmann, B., Castroviejo-Fisher, S., Padial, J.M., Orrico, V.G.D., Lyra, M.L., Roberto, I.J., Kok, P.J.R., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T. 2012. From Amazonia to the Atlantic forest: Molecular phylogeny of *Phyzelaphryninae* frogs reveals unexpected diversity and a striking biogeographic pattern emphasizing conservation challenges. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65, 547-561.
- Groves, C.P. 2005. Order Primates. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (eds.), *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. John Hopkins University Press, Baltimore, pp. 111-184.
- Guindon, S., Gascuel, O. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology* 52(5): 696-704.
- Haffer, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165, 131-137.
- Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95-98.
- Hershkovitz, P. 1974. A new genus of late Oligocene monkey (Cebidae, Platyrrhini) with notes on postorbital closure and platyrrhini evolution. *Folia Primatologica* 21: 1-35.
- Hershkovitz, P. 1977. *Living New World Primates (Platyrrhini) with an introduction to Primates, vol.1*. Chicago University Press, Chicago.
- Hogdson, J.A., Sterner, K.N., Matthews, L.J., Burrell, A.S., Jani, R.A., Raaum, R.L., Stewart, C.B., Disotell, T.R. 2009. Successive radiations, not stasis, in the South American Primate fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(14): 5534-5539.
- Huelsenbeck, J.P., Ronquist, F. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.

- IUCN. 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2.<www.iucnredlist.org>.
- Kasamatsu, H., Vinograd, J. 1974. Replication of circular DNA in eukaryotic cells. *Annual Reviews of Biochemistry* 43: 695-719.
- Kay, R.F. 1990. The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae (Platyrrhini, Anthropoidea). *Journal of Human Evolution* 19, 175-208.
- Kay, R.F., Fleagle, J.G., Mitchell, T.R.T., Colbert, M., Bown, T., Powers, D.W. 2008. The anatomy of *Dolichocebus gaimanensis*, a stem platyrrhine monkey from Argentina. *Journal of Human Evolution* 54: 323-382.
- Kinzey, W. 1982. Distribution of Primates and forest refuges. In: Prance, G.T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York, pp. 455-482.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W., Guindon, S. 2012. PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution* 29(6): 1695-1701.
- Larkin, M.A., Blackshields, G., Brown, N.P., Chenna, R., McGettigan, P.A., McWilliam, H., Valentin, F., Wallace, I.M., Wilm, A., Lopez, R., Thompson, J.D., Gibson, T.J., Higgins, D.G. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23(21): 2947-2948.
- Luo, A., Qiao, H., Zhang, Y., Shi, W., Ho, S.Y.W., Xu, W., Zhang, A., Zhu, C. 2010. Performance of criteria for selecting evolutionary models in phylogenetics: a comprehensive study based on simulated datasets. *BMC Evolutionary Biology* 10: 242.
- Martin, R.D. 1990. *Primate origins and evolution*, Chapman and Hall, London.
- Mayr, E. 1982. Speciation and macroevolution. *Evolution* 36(6), 1119-1132.

- Mittermeier, R.A., Coimbra-Filho, A.F., Kierulff, M.C.M., Rylands, A.B., Mendes, S.L., Pissinati, A., Almeida, L.M. 2007. Monkeys of the Atlantic Forest of eastern Brazil: Pocket identification guide. Conservation International Tropical Pocket Guide Series, Belo Horizonte.
- Montgomery, S.H., Mundy, N.I. 2012. Parallel episodes of phyletic dwarfism in callitrichid and cheirogaleid primates. *Journal of Evolutionary Biology* doi: 10.1111/jeb.12097.
- Mundy, N.I., Kelly, J. 2001. Phylogeny of lion tamarins (*Leontopithecus* spp) based on interphotoreceptor retinol binding protein intron sequences. *American Journal of Primatology* 54:33-40.
- Mundy, N.I., Kelly, J. 2003. Evolution of a pigmentation gene, the melanocortin-1 receptor, in Primates. *American Journal of Physical Anthropology* 121: 67-80.
- Natori, M. 1989. An analysis of cladistics relationships of *Leontopithecus* based on dental and cranial characters. *Journal of Anthropological Society of Nippon* 97(2): 157-167.
- Natori, M., Hanihara, T. 1989. Morphological variation of the cranium within the genus *Leontopithecus*. *Primates* 30(2): 265-268.
- Norconk, M.A., Wright, B.W., Conklin-Brittain, N.L., Vinyard, C.J. 2009. Mechanical and nutritional properties of food as factors in platyrrhine dietary adaptations, in: Garber, P.A., Estrada, A., Bicca-Marques, J.C., Heymann, E.W., Strier, K.B. (Eds.), *South American Primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. Springer Science+Business Media, New York, pp.279-319.

- Oliveira-Filho, A.T., Ratter, J.A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52(2), 141-194.
- Opazo, J.C., Wildman, D.E., Prychitko, T., Johnson, R.M., Goodman, M. 2006. Phylogenetic relationships and divergence times among New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 274-280.
- Perelman, P., Johnson, W.E., Roos, C., Seuánez, H.N., Horvath, J.E., Moreira, M.A.M., Kessing, B., Pontius, J., Roelke, M., Rumpler, Y., Schneider, M.P., Silva, A., O'Brien, S.J., Pecon-Slattery, J. 2011. A molecular phylogeny of living Primates. *PLoS Genetics* 7(3): e1001342.
- Perez, S.I., Klaczko, J., Reis, S.F. 2012. Species tree estimation for a deep phylogenetic divergence in the New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65, 621-630.
- Perez-Sweeney, B.M., Valladares-Padua, C., Martins, C.S., Morales, J.C., Melnick, D.J. 2008. Examination of the taxonomy and diversification of *Leontopithecus* using the mitochondrial control region. *International Journal of Primatology* 29: 245-263.
- Porter, C.A., Czelusniak, J., Schneider, H., Schneider, M.P.C., Sampaio, I., Goodman, M. 1997. Sequences of the primate ϵ -globin gene: implications for systematics of the marmosets and other New World primates. *Gene* 205, 59-71.
- Posadas, P., Ortiz-Jaureguizar, E. 2011. Evolução da Região Andina da América do Sul. In: Carvalho, C.J.B., Almeida, E.A.B. (eds.), *Biogeografia da América do Sul: Padrões e processos*. Editora Roca, São Paulo, pp. 175-188.

- Poux, C., Chevret, P., Huchon, H., de Jong, W.W., Douzery, E.J.P. 2006. Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. *Systematic Biology* 55(2): 228-244.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.
- Ronquist, F., van der Mark, P., Huelsenbeck, J.P. 2010. Bayesian phylogenetic analysis using MrBayes. In: Lemey, P., Salemi, M., Vandamme, A.M. (eds.), *The Phylogenetic Handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*. Cambridge University Press, New York, pp. 210-266.
- Rosenberger, A.L., Coimbra-Filho, A.F. 1984. Morphology, taxonomic status, and affinities of the lion tamarins, *Leontopithecus* (Callitrichinae, Cebidae). *Folia Primatologica* 42: 149-179.
- Rosenberger, A.L., Setoguchi, T., Hartwig, W.C. 1991. *Laventiana annectens*, new genus and species: fossil evidence for the origins of Callitrichinae New World Primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 88(6): 2137-2140.
- Rosenberger, A.L., Tejedor, M.F., Cooke, S.B., Pekar, S. 2009. Platyrrhine ecophylogenetics in space and time, in: Garber, P.A., Estrada, A., Bicca-Marques, J.C., Heymann, E.W., Strier, K.B. (Eds.), *South American Primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. Springer Science+Business Media, New York, pp. 69-113.
- Rylands, A.B., Fonseca, G.A.B., Leite, Y.L.R., Mittermeier, R.A. 1996. Primates of the Atlantic Forest: Origin, Distributions, Endemism, and Communities. In: Norconk,

- M.A., Rosenberger, A.L., Garber, P.A. (eds.), *Adaptative radiations of Neotropical Primates. Proceedings of a Conference on Neotropical Primates: Setting the Future Research Agenda*, Washington, D.C., pp. 21-51.
- Rylands, A.B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R.A., Groves, C.P., Rodríguez-Luna, E. 2000. An assessment of the diversity of neotropical primates. *Neotropical Primates* 8 (2): 61-93.
- Rylands, A.B., Kierulff, M.C.M., Pinto, L.P.S. 2008. Distribuição e *Status* dos Micos-Leões. Pp. 69-135 In: *Micos leões: biologia e conservação*. A. B. Rylands e D. G. Kleiman (eds.). Brasília: MMA.
- Rylands, A.B., Mittermeier, R.A., Silva Jr, J.S. 2012. Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. *International Zoo Yearbook* 46: 14p.
- Sanderson, M.J., Boss, D., Chen, D., Cranston, K.A., Wehe, A. 2008. The PhyLoTa Browser: processing Genbank for molecular phylogenetics research. *Systematic Biology* 57(3): 335-346.
- Schrago, C.G. 2007. On the time scale of new world primate diversification. *American Journal of Physical Anthropology* 132: 344-354.
- Schrago, C.G., Menezes, A.N., Moreira, M.A.M., Pissinatti, A., Seuánez, H.N. 2012. Chronology of deep nodes in the Neotropical primate phylogeny: Insights from mitochondrial genomes. *PLoS One* 7(12): e51699.
- Schneider, H. 2000. The current status of the New World monkey phylogeny. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 72: 165-172.
- Schneider, H., Bernardi, J.A.R., Cunha D.B., Tagliaro, C.H., Vallinoto, M., Ferrari, S.F., Sampaio, I. 2012. A molecular analysis of the evolutionary relationships in the

- Callitrichinae, with emphasis on the position of the dwarf marmoset. *Zoologica Scripta* 41(1): 1-10.
- Schneider, H., Canavez, F.C., Sampaio, I., Moreira, M.A.M., Tagliaro, C.H., Seuánez, H.N. 2001. Can molecular data place each neotropical monkey in its own branch? *Chromosoma* 109: 515-523.
- Schneider, H., Sampaio, I., Harada, M.L., Barroso, C.M.L., Schneider, M.P.C., Czelusniak, J., Goodman, M. 1996. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates) based on two unlinked nuclear genes: IRBP intron 1 and ϵ -globin sequences. *American Journal of Physical Anthropology* 100: 153-179.
- Schneider, H., Schneider, M.P.C., Sampaio, I., Harada, M.L., Stanhope, M., Czelusniak, J., Goodman, M. 1993. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2(3), 225-242.
- Setoguchi, T., Rosenberger, A.L. 1985. Miocene marmosets: First fossil evidence. *International Journal of Primatology* 6(6): 615-625.
- Silva, J.M.C., Casteleti, C.H.M. 2005. Estado da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira. In: Galindo-Leal, C., Câmara, I.G. (eds.), *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo e Conservação Internacional, Belo Horizonte, pp. 43-59.
- Snowdon, C.T., Hodun, A., Rosenberger, A.L., Coimbra-Filho, A.F. 1986. Long-call structure and its relation to taxonomy in lion tamarins. *American Journal of Primatology* 11: 253-261.
- Soares, E.A., Menezes, A.N., Schrago, C.G., Moreira, M.A.M., Bonvicino, C.R., Soares, M.A., Seuánez, H.N. 2010. Evolution of TRIM5 α B30.2 (SPRY) domain in New World Primates. *Infection, Genetics and Evolution* 10: 246-253.

- Szalay, F., Delson, E. 1979. Evolutionary history of the primates, Academic Press, New York.
- Suguio, K., Angulo, R.J., Carvalho, A.M., Corrêa, I.C.S., Tomazelli, L.J., Willwock, J.A., Vital, H. 2005. Paleoníveis do mar e paleolinhas de costa. In: Souza, C.R.G., Suguio, K., Oliveira, A.M.S., Oliveira, P.E. (eds.), Quaternário do Brasil. Holos, Ribeirão Preto, pp. 114-129.
- Taanman, J.W. 1999. The mitochondrial genome: structure, transcription translation, and replication. *Biochimica et Biophysica Acta* 1410: 103-123.
- Takai, M. 1994. New specimens of *Neosaimiri fieldsi* from La Venta, Colombia: A middle Miocene ancestor of the living squirrel monkeys. *Journal of Human Evolution*, 27, 329-360.
- Tamura, K., Nei, M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of the mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10(3): 512-526.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., Kumar, S. 2011. MEGA: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28(10): 2731-2739.
- Tejedor, M.F., Tauber, A.A., Rosenberger, A.L., Swisher, C.C., Palacios, M.E., 2006. New primate genus from the Miocene of Argentina. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(14): 5437-5441.
- Von Dornum, M., Ruvolo, M. 1999. Phylogenetic relationships of the New World monkeys (Primates, Platyrrhini) based on nuclear G6PD DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11(3): 459-476.

- Yu, Y., Harris, A.J., He, X. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): A tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56, 848-850.
- Weir, J.T., Price, M. 2011. Andean uplift promotes lowland speciation through vicariance and dispersal in *Dendrocincla* woodcreepers. *Molecular Ecology* 20, 4550-4563.
- Wesselingh, F.P., Salo, J.A. 2006. Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica* 133, 439-458.
- Wildman, D.E., Jameson, N.M., Opazo, J.C., Yi, S.V. 2009. A fully resolved genus level phylogeny of neotropical primates (Platyrrhini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 694-702.
- Zardoya, R., Meyer, A. 1996. The phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates. *Molecular Biology and Evolution* 13(7): 933-942.

ANEXOS

Tabela A1. Número de acesso (Genbank) das sequências de DNA utilizadas neste estudo.

	ABCA1	AFF2	AXIN1	BRCA2	CNR1	DMRT1	EDG1
<i>Alouatta belzebul</i>	HM765256	HM764893	HM764313	HM763718	HM763257	HM762501	HM762423
<i>Alouatta caraya</i>	-	HM764895	HM764314	HM763719	HM763258	HM762503	HM762424
<i>Alouatta palliata</i>	HM765267	HM764906	HM764315	HM763720	HM763259	HM762514	HM762425
<i>Alouatta sara</i>	HM765268	HM764907	HM764316	HM763721	HM763260	HM762515	HM762426
<i>Aotus azarae</i>	HM765269	HM764909	HM764317	HM763722	HM763261	HM762517	HM762427
<i>Aotus boliviensis</i>	HM765270	HM764910	HM764318	HM763723	HM763262	-	HM762428
<i>Aotus griseimembra</i>	-	HM764901	HM764320	HM763725	HM763264	HM762509	HM762430
<i>Aotus infulatus</i>	HM765414	HM765068	HM764319	HM763724	HM763263	HM762674	HM762429
<i>Aotus nancymaae</i>	HM765264	HM764903	HM764321	HM763726	HM763265	HM762511	HM762431
<i>Aotus trivirgatus</i>	-	HM764908	HM764322	HM763727	HM763266	HM762516	HM762432
<i>Ateles belzebuth</i>	HM765257	HM764894	HM764323	HM763728	HM763267	HM762502	HM762433
<i>Ateles chamek</i>	HM765260	HM764897	HM764324	HM763729	HM763268	HM762505	HM762434
<i>Ateles fusciceps</i>	HM765261	HM764898	HM764325	HM763730	HM763269	HM762506	HM762435
<i>Ateles geoffroyi</i>	-	HM764899	HM764326	HM763731	HM763270	HM762507	HM762436
<i>Ateles hybridus</i>	HM765262	HM764900	HM764327	HM763732	HM763271	HM762508	HM762437
<i>Ateles paniscus</i>	HM765266	HM764905	-	-	HM763272	HM762513	HM762438
<i>Brachyteles arachnoides</i>	HM765271	HM764911	HM764298	HM763704	HM763241	HM762518	HM762409
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	HM765272	HM764912	HM764299	HM763705	HM763242	HM762519	HM762410
<i>Cacajao calvus</i>	HM765283	HM764926	HM764328	HM763733	HM763273	HM762530	HM762439
<i>Cacajao melanocephalus</i>	HM765276	HM764918	HM764329	HM763734	HM763274	-	HM762440
<i>Callicebus caligatus</i>	HM765282	HM764925	-	-	HM763294	HM762529	HM765282
<i>Callicebus coimbrai</i>	HM765284	HM764927	HM764349	HM763750	HM763295	HM762531	HM762461
<i>Callicebus cupreus</i>	HM765286	HM764929	HM764350	-	HM763296	HM762533	HM765286
<i>Callicebus donacophilus</i>	HM765289	HM764932	HM764351	HM763751	HM763297	HM762536	HM765289
<i>Callicebus moloch</i>	HM765300	HM764943	HM764352	-	HM763298	HM762546	HM762462
<i>Callicebus nigrifrons</i>	-	HM764947	HM764353	HM763752	HM763299	HM762550	HM762463
<i>Callicebus personatus</i>	HM765298	HM764941	HM764354	HM763753	HM763300	HM762544	HM762464
<i>Callimico goeldii</i>	-	HM764934	HM764302	HM763708	HM763245	HM762538	HM762413
<i>Callithrix aurita</i>	-	HM764917	HM764304	HM763710	HM763247	-	HM762415

<i>Callithrix geoffroyi</i>	HM765290	HM764933	HM764305	-	HM763248	HM762537	HM762416
<i>Callithrix jacchus</i>	HM765296	HM764939	HM764306	HM763711	HM763249	HM762543	HM762417
<i>Callithrix kuhlii</i>	HM765297	HM764940	HM764307	HM763712	HM763250	-	HM762418
<i>Callithrix penicillata</i>	HM765304	HM764949	HM764308	HM763713	HM763252	HM762552	HM762419
<i>Cebuella pygmaea</i>	HM765307	HM764952	HM764309	HM763714	HM763253	HM762555	HM762420
<i>Cebus albifrons</i>	HM765415	HM765069	-	-	-	HM762675	HM762441
<i>Sapajus apella</i>	HM765278	HM764920	HM764330	HM763735	HM763275	HM762524	HM762442
<i>Cebus capucinus</i>	HM765285	HM764928	HM764331	-	HM763276	HM762532	HM762443
<i>Cebus olivaceus</i>	HM765303	HM764948	HM764332	HM763736	HM763277	HM762551	HM762444
<i>Chiropotes israelita</i>	HM765295	HM764938	HM764335	-	HM763280	HM762542	HM762447
<i>Chiropotes satanas</i>	HM765417	HM765071	-	-	-	-	-
<i>Lagothrix cana</i>	HM765329	HM764978	HM764300	HM763706	HM763243	HM762582	HM762411
<i>Lagothrix lagotricha</i>	HM765336	HM764984	HM764301	HM763707	HM763244	HM762589	HM762412
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	-	HM764980	HM764310	HM763715	HM763254	HM762585	-
<i>Leontopithecus rosalia</i>	-	HM764985	HM764311	HM763716	HM763255	HM762590	HM762421
<i>Mico humeralifer</i>	HM765345	HM764994	HM764312	HM763717	HM763256	-	HM762422
<i>Mico argentatus</i>	HM765279	HM764921	HM764303	HM763709	HM763246	HM762525	HM762414
<i>Pithecia irrorata</i>	HM765374	HM765023	HM764355	-	-	HM762628	HM762465
<i>Saguinus bicolor</i>	HM765388	HM765039	HM764337	HM763740	HM763282	HM762644	HM762449
<i>Saguinus fuscicollis</i>	HM765391	HM765043	HM764338	HM763741	HM763283	HM762648	HM762450
<i>Saguinus geoffroyi</i>	HM765392	HM765044	HM764339	HM763742	HM763284	HM762649	HM762451
<i>Saguinus imperator</i>	HM765394	HM765046	-	HM763743	-	HM762651	HM762452
<i>Saguinus labiatus</i>	HM765395	HM765047	HM764340	HM763744	HM763285	HM762652	HM762453
<i>Saguinus martinsi</i>	HM765402	HM765054	HM764341	-	HM763286	HM762659	HM762454
<i>Saguinus midas</i>	HM765396	HM765048	HM764343	HM763745	HM763287	HM762653	HM762455
<i>Saguinus mystax</i>	HM765398	HM765050	HM764344	HM763746	HM763289	HM762655	HM762456
<i>Saguinus oedipus</i>	HM765399	HM765051	HM764345	-	HM763290	HM762656	HM762457
<i>Saimiri boliviensis</i>	-	HM765040	HM764346	HM763747	HM763291	HM762645	HM762458
<i>Saimiri oerstedii</i>	HM765400	HM765052	HM764347	HM763748	HM763292	HM762657	HM762459
<i>Saimiri sciureus</i>	HM765401	HM765053	HM764348	HM763749	HM763293	HM762658	HM762460
<i>Sapajus robustus</i>	HM765308	HM764953	HM764333	HM763737	HM763278	-	HM762445
<i>Sapajus xanthosternos</i>	HM765312	HM764959	HM764334	HM763738	HM763279	HM762561	HM762446
<i>Hylobates lar</i>	HM765324	HM764973	HM764286	HM763692	HM763229	HM762577	HM765324

<i>Macaca fuscata</i>	HM765344	HM764993	HM764249	HM763658	HM763191	HM762598	HM762361
<i>Nasalis larvatus</i>	HM765362	HM765012	HM764263	HM763671	HM763205	HM762616	HM765362
<i>Pan troglodytes</i>	HM765385	HM765034	HM764294	HM763701	HM763238	HM762639	HM765385
<i>Papio papio</i>	HM765379	HM765028	HM764266	HM763674	HM763208	HM762633	HM765379

Tabela A1. Continuação

	NEGR1	RAG1	RPGRIP1	SGMS1	SIM1	TYR	USH2A
<i>Alouatta belzebul</i>	HM760246	HM759097	HM758639	HM758460	HM758288	HM757550	HM757375
<i>Alouatta caraya</i>	HM760248	HM759098	HM758642	HM758489	HM758290	HM757551	HM757376
<i>Alouatta palliata</i>	HM760259	HM759099	HM758653	HM758461	HM758300	HM757552	HM757377
<i>Alouatta sara</i>	HM760260	HM759100	HM758654	HM758462	HM758301	HM757553	HM757378
<i>Aotus azarae</i>	HM760262	HM759102	HM758656	HM758463	HM758303	HM757554	HM757379
<i>Aotus boliviensis</i>	HM760263	HM759103	HM758657	HM758475	HM758304	HM757556	HM757381
<i>Aotus griseimembra</i>	HM760254	HM759104	HM758648	HM758464	HM758295	HM757557	HM757382
<i>Aotus infulatus</i>	HM760421	HM759101	HM758659	HM758476	HM758450	HM757555	HM757380
<i>Aotus nancymae</i>	HM760256	HM759105	HM758650	HM758465	HM758297	HM757558	HM757383
<i>Aotus trivirgatus</i>	HM760261	HM759106	HM758655	HM758466	HM758302	HM757559	HM757384
<i>Ateles belzebuth</i>	HM760247	HM759107	HM758640	HM758468	HM758289	HM757560	HM757385
<i>Ateles chamek</i>	HM760250	HM759108	HM758644	HM758469	HM758292	HM757561	HM757386
<i>Ateles fusciceps</i>	HM760251	-	HM758645	HM758470	HM758293	HM757562	HM757387
<i>Ateles geoffroyi</i>	HM760252	HM759110	HM758646	HM758471	HM758294	HM757563	HM757388
<i>Ateles hybridus</i>	HM760253	HM759111	HM758647	HM758472	-	HM757564	HM757389
<i>Ateles paniscus</i>	HM760258	HM759112	HM758652	HM758473	HM758299	-	HM757390
<i>Brachyteles arachnoides</i>	HM760264	HM759083	HM758661	HM758477	HM758305	HM757535	HM757360
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	HM760265	HM759084	HM758663	HM758535	HM758306	HM757536	HM757361
<i>Cacajao calvus</i>	HM760278	HM759113	HM758678	HM758478	HM758318	HM757565	HM757391
<i>Cacajao melanocephalus</i>	HM760271	HM759114	HM758670	HM758569	HM758311	HM757566	HM757392
<i>Callicebus caligatus</i>	HM760277	HM759133	HM758677	HM758479	HM758317	HM757586	-
<i>Callicebus coimbrai</i>	HM760279	HM759134	HM758679	HM758518	HM758319	HM757587	HM757410
<i>Callicebus cupreus</i>	HM760281	-	HM758682	-	HM758320	HM757588	-
<i>Callicebus donacophilus</i>	HM760284	HM759135	HM758685	HM758480	HM758323	HM757589	-
<i>Callicebus moloch</i>	HM760295	HM759136	HM758701	HM758570	HM758334	HM757590	HM757411
<i>Callicebus nigrifrons</i>	HM760298	HM759137	HM758705	HM758576	HM758335	HM757591	HM757412

<i>Callicebus personatus</i>	HM760293	HM759138	HM758697	HM758591	HM758332	HM757592	HM757413
<i>Callimico goeldii</i>	HM760286	HM759087	HM758688	HM758481	HM758325	HM757539	HM757364
<i>Callithrix aurita</i>	HM760270	-	HM758669	HM758483	HM758310	HM757541	HM757366
<i>Callithrix geoffroyi</i>	HM760285	HM759089	HM758687	HM758484	HM758324	HM757542	HM757367
<i>Callithrix jacchus</i>	HM760291	HM759090	HM758694	HM758485	HM758330	HM757543	HM757368
<i>Callithrix kuhlii</i>	HM760292	HM759091	HM758695	HM758486	HM758331	HM757544	HM757369
<i>Callithrix penicillata</i>	HM760300	HM759092	HM758708	HM758488	HM758337	HM757545	HM757370
<i>Cebuella pygmaea</i>	HM760303	HM759093	HM758711	HM758490	HM758339	HM757546	HM757371
<i>Cebus albifrons</i>	HM760422	HM759115	HM758686	HM758491	HM758451	HM757567	-
<i>Sapajus apella</i>	HM760273	HM759116	HM758673	HM758492	HM758313	HM757568	HM757393
<i>Cebus capucinus</i>	HM760280	-	HM758681	HM758493	-	HM757569	HM757394
<i>Cebus olivaceus</i>	HM760299	HM759117	HM758707	HM758494	HM758336	HM757570	HM757395
<i>Chiropotes israelita</i>	HM760290	HM759120	HM758692	HM758540	HM758329	-	-
<i>Chiropotes satanas</i>	HM760424	HM759121	HM758713	HM758511	HM758453	HM757573	HM757397
<i>Lagothrix cana</i>	HM760330	HM759085	HM758738	HM758541	HM758364	HM757537	HM757362
<i>Lagothrix lagotricha</i>	HM760337	HM759086	HM758745	HM758542	HM758370	HM757538	HM757363
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	HM760333	HM759094	HM758741	HM758544	HM758367	HM757547	HM757372
<i>Leontopithecus rosalia</i>	HM760338	HM759095	HM758746	HM758545	HM758371	HM757548	HM757373
<i>Mico humeralifer</i>	HM760347	HM759096	HM758755	HM758571	HM758379	HM757549	HM757374
<i>Mico argentatus</i>	HM760274	HM759088	HM758674	HM758482	HM758314	HM757540	HM757365
<i>Pithecia irrorata</i>	HM760376	HM759139	HM758785	HM758593	HM758408	HM757593	-
<i>Saguinus bicolor</i>	HM760391	HM759122	HM758801	HM758609	HM758423	HM757574	HM757398
<i>Saguinus fuscicollis</i>	HM760395	HM759123	HM758805	HM758610	HM758427	HM757575	HM757399
<i>Saguinus geoffroyi</i>	HM760396	HM759124	HM758806	HM758611	HM758428	HM757576	HM757400
<i>Saguinus imperator</i>	HM760398	-	HM758808	HM758612	HM758430	-	HM757401
<i>Saguinus labiatus</i>	HM760399	HM759125	HM758810	HM758613	HM758431	HM757577	HM757402
<i>Saguinus martinsi</i>	HM760406	-	HM758817	HM758614	HM758438	HM757578	-
<i>Saguinus midas</i>	HM760400	HM759126	HM758811	HM758616	HM758432	HM757579	HM757403
<i>Saguinus mystax</i>	HM760402	HM759127	HM758813	HM758617	HM758434	HM757581	HM757405
<i>Saguinus oedipus</i>	HM760403	HM759128	HM758814	HM758618	HM758435	HM757582	HM757406
<i>Saimiri boliviensis</i>	HM760392	HM759129	HM758802	HM758619	HM758424	HM757583	HM757407
<i>Saimiri oerstedii</i>	HM760404	HM759130	HM758815	HM758620	HM758436	HM757584	HM757408
<i>Saimiri sciureus</i>	HM760405	HM759131	HM758816	HM758621	HM758437	HM757585	HM757409
<i>Sapajus robustus</i>	-	HM75911	HM758712	HM758608	HM758340	HM757571	-

<i>Sapajus xanthosternos</i>	HM760309	HM759119	HM758719	HM758495	HM758346	HM757572	HM757396
<i>Hylobates lar</i>	HM760325	HM759071	HM758733	HM758537	HM758360	HM757522	HM757348
<i>Macaca fuscata</i>	HM760346	HM759035	HM758754	HM758556	HM758378	HM757484	HM757310
<i>Nasalis larvatus</i>	HM760364	HM759048	HM758773	HM758575	HM758397	HM757498	HM757324
<i>Pan troglodytes</i>	HM760386	HM759079	HM758797	HM758585	HM758419	HM757531	HM757356
<i>Papio papio</i>	HM760381	HM759051	HM758791	HM758589	HM758413	HM757501	HM757327

Tabela A1. Continuação

	ZFX	ZIC3	BCHE	DCTN2	POLA1	RAB6IP1
<i>Alouatta belzebul</i>	HM757110	HM756835	-	HM762762	-	-
<i>Alouatta caraya</i>	HM757111	HM756918	HM764195	-	HM759364	HM759270
<i>Alouatta palliata</i>	HM757112	HM756836	HM764209	HM762763	HM759375	HM759271
<i>Alouatta sara</i>	HM757113	HM756837	HM764103	HM762764	HM759376	HM759272
<i>Aotus azarae</i>	HM757114	HM756838	HM764102	HM762765	HM759378	HM759273
<i>Aotus boliviensis</i>	HM757116	HM756916	HM764187	HM762767	HM759379	HM759275
<i>Aotus griseimembra</i>	HM757117	HM756839	HM764215	HM762769	HM759370	HM759277
<i>Aotus infulatus</i>	HM757115	HM756917	HM764188	HM762766	HM759535	HM759276
<i>Aotus nancymae</i>	HM757118	HM756840	HM764104	HM762768	HM759372	HM759278
<i>Aotus trivirgatus</i>	HM757119	HM756841	HM764105	HM762770	HM759377	HM759279
<i>Ateles belzebuth</i>	HM757120	HM756842	HM764109	HM762773	HM759363	HM759280
<i>Ateles chamek</i>	HM757121	HM756843	HM764108	HM762771	HM759366	HM759281
<i>Ateles fusciceps</i>	HM757122	HM756844	HM764071	HM762775	HM759367	HM759282
<i>Ateles geoffroyi</i>	-	HM756845	HM764101	HM762775	HM759368	HM759283
<i>Ateles hybridus</i>	HM757124	HM756846	HM764100	HM762775	HM759369	HM759284
<i>Ateles paniscus</i>	HM757125	HM756847	HM764219	HM762776	HM759374	HM759285
<i>Brachyteles arachnoides</i>	HM757095	HM756914	HM764186	HM762748	HM759380	HM759251
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	HM757096	HM756921	-	HM762749	HM759381	HM759253
<i>Cacajao calvus</i>	HM757126	HM756848	HM764110	HM762777	HM759394	HM759286
<i>Cacajao melanocephalus</i>	HM757127	HM756927	HM764191	HM762778	HM759387	HM759287
<i>Callicebus caligatus</i>	HM757148	HM756868	HM764114	HM762801	HM759393	HM759311
<i>Callicebus coimbrai</i>	HM757149	HM756919	HM764203	HM762802	HM759395	HM759312
<i>Callicebus cupreus</i>	HM757150	HM756869	HM764111	HM762803	HM759396	HM759314
<i>Callicebus donacophilus</i>	HM757151	HM756870	HM764112	HM762804	HM759399	HM759315
<i>Callicebus moloch</i>	HM757152	HM756928	HM764202	HM762805	HM759410	HM759317
<i>Callicebus nigrifrons</i>	-	HM756872	HM764211	HM762806	HM759414	HM759318
<i>Callicebus personatus</i>	HM757153	HM756873	HM764207	HM762807	HM759408	HM759320

<i>Callimico goeldii</i>	HM757099	HM756825	HM764218	HM762752	HM759401	HM759257
<i>Callithrix aurita</i>	HM757101	HM756915	HM764185	HM762755	HM759386	HM759259
<i>Callithrix geoffroyi</i>	HM757102	HM756827	HM764208	HM762756	HM759400	HM759260
<i>Callithrix jacchus</i>	HM757103	HM756828	HM764113	HM762757	HM759406	HM759261
<i>Callithrix kuhlii</i>	HM757104	HM756829	-	HM762758	HM759407	HM759262
<i>Callithrix penicillata</i>	HM757105	HM756830	HM764090	HM762759	HM759416	HM759264
<i>Cebuella pygmaea</i>	HM757106	HM756831	HM764122	HM762760	HM759419	HM759265
<i>Cebus albifrons</i>	HM757128	HM756913	HM764181	HM762779	HM759536	HM759289
<i>Sapajus apella</i>	-	HM756849	HM764118	HM762780	HM759389	HM759290
<i>Cebus capucinus</i>	HM757129	HM756850	HM764116	HM762781	-	HM759291
<i>Cebus olivaceus</i>	HM757130	HM756851	HM764117	HM762782	HM759415	HM759292
<i>Chiropotes israelita</i>	HM757133	HM756853	HM764183	HM762785	HM759405	HM759295
<i>Chiropotes satanas</i>	HM757134	HM756854	HM764217	HM762786	HM759538	HM759296
<i>Lagothrix cana</i>	HM757097	HM756823	HM764068	HM762750	HM759446	HM759255
<i>Lagothrix lagotricha</i>	HM757098	HM756824	HM764106	HM762751	HM759453	HM759256
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	HM757107	HM756832	HM764075	-	HM759449	HM759266
<i>Leontopithecus rosalia</i>	HM757108	HM756833	HM764086	HM762761	HM759454	HM759267
<i>Mico humeralifer</i>	HM757109	HM756834	HM764180	HM762753	HM759463	HM759268
<i>Mico argentatus</i>	HM757100	HM756826	HM764216	HM762754	HM759390	HM759258
<i>Pithecia irrorata</i>	HM757154	HM756874	-	HM762808	HM759492	HM759267
<i>Saguinus bicolor</i>	HM757135	HM756855	-	HM762787	HM759506	HM759297
<i>Saguinus fuscicollis</i>	HM757136	HM756856	HM764074	HM762788	HM759510	HM759298
<i>Saguinus geoffroyi</i>	HM757137	HM756857	HM764087	HM762789	HM759511	HM759299
<i>Saguinus imperator</i>	HM757138	HM756858	HM764184	HM762790	HM759513	HM759300
<i>Saguinus labiatus</i>	HM757139	HM756859	HM764120	HM762791	HM759514	HM759301
<i>Saguinus martinsi</i>	HM757140	HM756860	-	-	HM759521	HM759302
<i>Saguinus midas</i>	HM757142	HM756861	HM764089	HM762793	HM759515	HM759304
<i>Saguinus mystax</i>	HM757143	HM756863	HM764171	HM762794	HM759517	HM759305
<i>Saguinus oedipus</i>	HM757144	HM756864	HM764067	HM762795	HM759518	HM759306
<i>Saimiri boliviensis</i>	HM757145	HM756865	-	HM762796	HM759507	HM759307
<i>Saimiri oerstedii</i>	HM757146	HM756866	HM764205	HM762797	HM759519	HM759308
<i>Saimiri sciureus</i>	HM757147	HM756867	HM764132	HM762798	HM759520	HM759309
<i>Sapajus robustus</i>	HM757131	HM756931	HM764182	HM762783	HM759420	HM759293
<i>Sapajus xanthosternos</i>	HM757132	HM756852	HM764119	HM762784	HM759426	HM759294
<i>Hylobates lar</i>	HM757082	HM756810	HM764136	HM762735	HM759441	HM759239

<i>Macaca fuscata</i>	HM757046	HM756772	HM764140	HM762714	HM759462	HM759200
<i>Nasalis larvatus</i>	HM757060	HM756786	HM764154	-	HM759480	HM759214
<i>Pan troglodytes</i>	HM757091	HM756820	HM764133	HM762745	HM759502	HM759248
<i>Papio papio</i>	HM757063	HM756789	HM764093	HM762730	-	HM759217

Tabela A2. Taxonomia dos táxons terminais utilizados neste estudo. *Indica nomes reconhecidos em Groves (2005). Os demais táxons foram escritos de acordo com Rylands & Mittermeier (2009) e Rylands et al. (2012).

Subordem Haplorrhini Pocock, 1918*

 Infraordem Tarsiiformes Gregory, 1915*

 Família Tarsiidae Gray, 1825*

Tarsius bancanus Horsfield, 1821*

 Infraordem Simiiformes Haeckel, 1866*

 Parvordem Catarrhini

 Família Hominidae Gray, 1825*

Pan troglodytes (Blumenbach, 1775)*

 Família Hylobatidae Gray, 1871*

Hylobates lar (Linnaeus, 1771)*

 Família Cercopithecidae Gray, 1821*

Nasalis larvatus (Wurmb, 1787)*

Papio papio (Desmarest, 1820)*

Macaca fuscata (Blyth, 1875)*

 Parvordem Platyrrhini

 Família Callitrichidae Thomas, 1903

Callithrix jacchus (Linnaeus, 1758)

Callithrix penicillata (Geoffroy, 1812)

Callithrix geoffroyi (Humboldt, 1812)

Callithrix kuhlii Coimbra-Filho, 1995

Callithrix aurita (Humboldt, 1812)

Mico argentatus (Linnaeus, 1766)

Mico humeralifer (Humboldt, 1812)

Cebuella pygmaea (Spix, 1823)

Callimico goeldii (Thomas, 1904)

Leontopithecus chrysomelas (Kuhl, 1820)

Leontopithecus rosalia (Linnaeus, 1766)

Saguinus bicolor (Spix, 1823)

Saguinus martinsi (Thomas, 1912)

Saguinus midas (Linnaeus, 1758)

Saguinus geoffroyi (Pucheran, 1825)

Saguinus oedipus (Linnaeus, 1758)

Saguinus labiatus (Humboldt, 1812)

Saguinus mystax (Spix, 1823)

Saguinus imperator (Goeldi, 1907)

Saguinus fuscicollis (Spix, 1823)

 Família Aotidae Elliot, 1913

Aotus azarai boliviensis Elliot, 1907

Aotus azarai infulatus (Kuhl, 1820)

Aotus azarai azarai (Humboldt, 1812)

Aotus lemurinus griseimembra Elliot, 1912

Aotus trivirgatus (Humboldt, 1812)

Aotus nancymae Hershkovitz, 1983

 Família Cebidae Gray, 1830

Sapajus robustus (Kuhl, 1820)

Sapajus xanthosternos (Wied-Neuwied, 1826)

Cebus apella (Linnaeus, 1758)

Cebus capucinus (Linnaeus, 1758)

Cebus albifrons (Humboldt, 1812)
Cebus olivaceus Schomburgk, 1848
Saimiri oerstedii oerstedii (Reinhart, 1872)
Saimiri sciureus (Linnaeus, 1758)
Saimiri boliviensis (Geoffroy & de Blainville, 1834)

Família Atelidae Gray, 1825

Ateles belzebuth (Geoffroy, 1806)
Ateles geoffroyi Kuhl, 1820
Ateles hybridus (Geoffroy, 1829)
Ateles fusciceps Gray, 1866
Ateles chamek (Humboldt, 1812)
Ateles paniscus (Linnaeus, 1758)
Brachyteles arachnoides (Geoffroy, 1806)
Brachyteles hypoxanthus (Kuhl, 1820)
Lagothrix cana (Geoffroy in Humboldt, 1812)
Lagothrix lagotricha (Humboldt, 1812)
Alouatta belzebul (Linnaeus, 1766)
Alouatta caraya (Humboldt, 1812)
Alouatta sara Elliot, 1910
Allouatta palliata (Gray, 1849)

Família Pitheciidae Mirvart, 1865

Callicebus moloch (Hoffmannsegg, 1807)
Callicebus cupreus (Spix, 1823)
Callicebus caligatus Wagner, 1842*
Callicebus donacophilus (D'Orbigny, 1836)
Callicebus coimbrai Kobayashi and Langguth, 1999
Callicebus personatus (Geoffroy, 1812)
Callicebus nigrifrons (Spix, 1823)
Cacajao melanocephalus (Humboldt, 1811)
Cacajao calvus (Geoffroy, 1847)
Chiropotes israelita Spix, 1823*
Chiropotes satanas (Hoffmannsegg, 1807)
Pithecia irrorata Gray, 1842

Tabela A3. Distribuição geográfica dos terminais analisados. **Alouatta belzebul* apresenta populações disjuntas no Nordeste do Brasil.

<i>Alouatta belzebul</i>	Amazônia*
<i>Alouatta caraya</i>	Cerrado/Chaco
<i>Alouatta palliata</i>	América Central/Transandina
<i>Alouatta sara</i>	Amazônia + Cerrado/Chaco
<i>Aotus azarai azarai</i>	Amazônia + Cerrado/Chaco
<i>Aotus azarai boliviensis</i>	Amazônia + Cerrado/Chaco
<i>Aotus azarai infulatus</i>	Amazônia + Cerrado/Chaco
<i>Aotus griseimembra</i>	América Central/Transandina
<i>Aotus nancymae</i>	Amazônia + Escudo das Guianas/Lhanos
<i>Aotus trivirgatus</i>	Amazônia
<i>Ateles belzebuth</i>	Amazônia
<i>Ateles chamek</i>	Amazônia
<i>Ateles fusciceps</i>	América Central/Transandina
<i>Ateles geoffroyi</i>	América Central/Transandina
<i>Ateles hybridus</i>	América Central/Transandina + Escudo das Guianas/Lhanos
<i>Ateles paniscus</i>	Amazônia + Escudo das Guianas/Lhanos
<i>Brachyteles arachnoides</i>	Mata Atlântica
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	Mata Atlântica
<i>Cacajao calvus</i>	Amazônia
<i>Cacajao melanocephalus</i>	Amazônia
<i>Callicebus caligatus</i>	Amazônia
<i>Callicebus coimbrai</i>	Caatinga + Mata Atlântica
<i>Callicebus cupreus</i>	Amazônia
<i>Callicebus donacophilus</i>	Amazônia + Cerrado/Chaco
<i>Callicebus moloch</i>	Amazônia + Cerrado/Chaco
<i>Callicebus nigrifrons</i>	Cerrado/Chaco + Mata Atlântica
<i>Callicebus personatus</i>	Mata Atlântica
<i>Callimico goeldii</i>	Amazônia
<i>Callithrix aurita</i>	Mata Atlântica
<i>Callithrix geoffroyi</i>	Mata Atlântica
<i>Callithrix jacchus</i>	Caatinga + Cerrado/Chaco
<i>Callithrix kuhlii</i>	Mata Atlântica
<i>Callithrix penicillata</i>	Cerrado/Chaco
<i>Cebuella pygmaea</i>	Amazônia
<i>Cebus albifrons</i>	Amazônia
<i>Cebus capucinus</i>	América Central/Transandina
<i>Cebus olivaceus</i>	Amazônia + Escudo das Guianas/Lhanos
<i>Chiropotes israelita</i>	Amazônia + Escudo das Guianas/Lhanos
<i>Chiropotes satanas</i>	Amazônia
<i>Lagothrix cana</i>	Amazônia
<i>Lagothrix lagotricha</i>	Amazônia
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	Mata Atlântica
<i>Leontopithecus rosalia</i>	Mata Atlântica
<i>Mico argentatus</i>	Amazônia
<i>Mico humeralifer</i>	Amazônia
<i>Pithecia irrorata</i>	Amazônia
<i>Saguinus bicolor</i>	Amazônia
<i>Saguinus fuscicollis</i>	Amazônia + Andes
<i>Saguinus geoffroyi</i>	América Central/Transandina
<i>Saguinus imperator</i>	Amazônia
<i>Saguinus labiatus</i>	Amazônia
<i>Saguinus martinsi</i>	Amazônia
<i>Saguinus midas</i>	Amazônia + Escudo das Guianas/Lhanos
<i>Saguinus mystax</i>	Amazônia
<i>Saguinus oedipus</i>	América Central/Transandina
<i>Saimiri boliviensis</i>	Amazônia
<i>Saimiri oerstedii</i>	América Central/Transandina

Tabela A3. Continuação

<i>Saimiri sciureus</i>	Amazônia + Escudo das Guianas/Lhanos
<i>Sapajus apella</i>	Amazônia + Escudo das Guianas/Lhanos
<i>Sapajus robustus</i>	Mata Atlântica
<i>Sapajus xanthosternus</i>	Caatinga + Mata Atlântica
