

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MATHEUS MACIEL ALCANTARA SALLES

REVISÃO DE ESTUDOS EM CALLITRICHINAE (PLATYRRHINI: CEBIDAE),
COM ÊNFASE EM SEU COMPORTAMENTO E SOCIALIDADE

CURITIBA

2021

MATHEUS MACIEL ALCANTARA SALLES

REVISÃO DE ESTUDOS EM CALLITRICHINAE (PLATYRRHINI: CEBIDAE),
COM ÊNFASE EM SEU COMPORTAMENTO E SOCIALIDADE

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Zoologia, Área de Concentração em Biologia Animal, departamento de Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas na Área de Zoologia.

Orientador: Prof. Dr^o Emygdio Leite de Araujo Monteiro-Filho

CURITIBA

2021

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas
(Giana Mara Seniski Silva – CRB/9 1406)

Salles, Matheus Maciel Alcantara

Revisão de estudos em Callitrichinae (Platyrrhini: cebidae), com ênfase em seu comportamento e socialidade. / Matheus Maciel Alcantara Salles. – Curitiba, 2021.

173 p.: il.

Orientador: Emygdio Leite de Araujo MonteiroFilho.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Primatas. 2. Animais – Comportamento. 3. Zoologia. I. Título. II. Monteiro Filho, Emygdio Leite de Araujo, 1957 -. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

CDD (22. ed.) 599.85



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ZOOLOGIA -
40001016008P4

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de **MATHEUS MACIEL ALCANTARA SALLES** intitulada: **REVISÃO DE ESTUDOS EM CALLITRICHINAE (PLATYRRHINI: CEBIDAE), COM ÊNFASE EM SEU COMPORTAMENTO E SOCIALIDADE**, sob orientação do Prof. Dr. EMYGDIO LEITE DE ARAUJO MONTEIRO FILHO, que após terem inquirido o aluno e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 29 de Março de 2021.

Assinatura Eletrônica

31/03/2021 12:19:24.0

EMYGDIO LEITE DE ARAUJO MONTEIRO FILHO

Presidente da Banca Examinadora (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica

30/03/2021 10:13:58.0

BIANCA INGBERMAN

Avaliador Externo (INSTITUTO DE PESQUISAS CANANÉIA)

Assinatura Eletrônica

06/04/2021 12:01:23.0

FLÁVIO JOSÉ DE LIMA SILVA

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE DO ESTADO DO RIO GRANDE DO NORTE)

Avenida Cel Francisco H Santos, s/n - CURITIBA - Paraná - Brasil

CEP 81531-980 - Tel: (41) 3361-1641 - E-mail: pgzoo@ufpr.br

Documento assinado eletronicamente de acordo com o disposto na legislação federal Decreto 8539 de 08 de outubro de 2015.

Gerado e autenticado pelo SIGA-UFPR, com a seguinte identificação única: 85945

Para autenticar este documento/assinatura, acesse <https://www.prppg.ufpr.br/siga/visitante/autenticacaoassinaturas.jsp>
e insira o código 85945

A todos os colegas, amigos e familiares que contribuíram para a realização deste trabalho.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof^o Emygdio, que além de ser um orientador fantástico é sem dúvidas uma das minhas principais referências profissionais. Levarei para toda a minha vida os vários bons momentos de aprendizado, descontração e as sempre divertidas histórias sobre Zoologia, História Natural e Etologia. Não tenho como mensurar a importância do Emygdio em toda a minha formação como Biólogo e, agora como Mestre em Zoologia. Aqui fica apenas a tentativa de agradecer por tamanha contribuição, pois faltam palavras para expressar tamanha gratidão que tenho por tudo o que o Emygdio proporcionou a mim nestes últimos anos.

A todos os colegas do Laboratório de Biologia e Ecologia de Vertebrados, cujo suporte foi imprescindível para a elaboração deste estudo. Em especial a Priscila, Lucas e Marina, queridos amigos que me acompanharam de perto durante estes dois (intensos) anos de Mestrado. Contem comigo para toda a vida.

Aos membros da banca, Bianca Ingberman e Flávio José de Lima Silva, pela gentileza de aceitarem o convite e dedicarem parte de seu tempo à avaliação deste estudo. Tenho certeza de que todas as suas contribuições serão vitais para o aprimoramento do trabalho aqui desenvolvido.

Não posso deixar de agradecer também a todos os bons professores que contribuíram para minha formação, desde a infância. Muito eu devo a vocês o fato de eu agora estar complementando minha formação como Biólogo e Mestre em Zoologia. Até mesmo com uma futura carreira de professor pela frente, quem sabe..

À minha amada companheira Laura. Só você sabe o quão importante foi para mim durante o desenvolvimento desta dissertação e como é parte essencial da minha vida.

À toda a minha família, especialmente minha mãe Marledes e meu padrasto Ricardo, por tudo. Sem vocês eu não teria chegado até aqui. E com maior carinho ainda ao meu irmão Lucas, sem o qual eu dificilmente teria encontrado forças para continuar trabalhando em um ano tão difícil como foi o interminável 2020.

A todos os macacos que eu já estudei, escutei, observei ou tive a oportunidade de contemplar. Fundamentalmente foi a minha paixão por estes animais que motivou o desenvolvimento desta dissertação. Minha admiração por eles não pode ser transmitida por nenhuma palavra.

“Parece-me que o mundo natural é a maior fonte de entusiasmo.

A maior fonte de beleza visual.

A maior fonte de interesse intelectual.

É a maior fonte de tanto na vida, que faz a vida valer a pena.”

David Attenborough

RESUMO

Ocupando uma variedade de ambientes e tendo passado por um rápido processo de diversificação, os Callitrichinae (Platyrrhini: Cebidae) apresentam um conjunto de características sociais e reprodutivas que parece ser único entre os primatas atualmente viventes. Assim sendo, estes primatas representam um ótimo objeto de estudo para se testar hipóteses acerca de diversificação de estratégias reprodutivas e sociais. Questões estas que são apontadas como algumas das mais importantes da Primatologia. Ainda assim, espécies de Callitrichinae não constam entre as espécies de primatas mais estudadas. Dado este contexto, a presente dissertação tem como objetivo quantificar, comparar e revisar estudos que envolvam espécies de Callitrichinae, com atenção especial à relação dos seus aspectos reprodutivos com seu comportamento social. Para tanto, o texto se divide em três capítulos. O primeiro deles é destinado a levantar, quantificar e compreender como têm sido feitas as pesquisas sobre espécies da subfamília. A partir de abordagens quantitativas buscamos detectar tendências e vulnerabilidades no estudo destes animais. Detectamos um crescimento do número de publicações ao longo dos anos e, assim como ocorre na ordem como um todo, foi verificado que apenas algumas espécies de Callitrichinae estão atreladas a maior parte do esforço científico destinado a estes primatas. Isso ocorre em um contexto em que a maioria das pesquisas é conduzida em cativeiro e com enfoque majoritariamente direcionado para questões de ciência aplicada. Por outro lado, os resultados indicam que cada nível taxonômico traz consigo importantes particularidades. Através do capítulo seguinte objetivamos construir uma síntese do comportamento de *Leontopithecus*, um dos gêneros de Callitrichinae. Partindo de um conjunto de descrições em que *Leontopithecus rosalia* se mostrou a espécie mais frequente e que a maioria destas descrições foi baseada em observações de espécimes cativos, testamos a possibilidade de criar um texto unificado para as descrições de seus comportamentos que pudesse ser utilizado para os demais representantes da subfamília. Para ao menos 85% dos eventos presentes no etograma final foram encontradas descrições comportamentais similares feitas a partir da observação de representantes de outras linhagens de Callitrichinae, o que indica que a presente proposta de redescrição, desde que continue sendo retrabalhada e aprimorada, tem o potencial de ser usada como uma base comparável para futuros estudos. Por fim, através do terceiro capítulo buscamos compreender como se deu a história evolutiva da diversificação social e reprodutiva dos Callitrichinae. Quatro dos seis traços analisados se mostraram filogeneticamente conservados em Platyrrhini, havendo uma forte contribuição de Callitrichinae para tal padrão. Ao adotar abordagens integrativas e que consideram a variação existente entre as diferentes linhagens de um mesmo clado, ao final do capítulo pudemos entender melhor como suas características se relacionam e influenciaram umas às outras ao longo da evolução do grupo. Ao final do estudo nos tornamos capazes de compreender como processos desta natureza foram e têm sido estudados nos últimos anos, dissertar acerca de alguns dos tópicos que podem ser considerados como prioritários daqui para frente nas pesquisas sobre Callitrichinae e discutir sobre a importância de fatores filogenéticos e aspectos reprodutivos na socialidade destes primatas.

Palavras-chave: Primatas Neotropicais. Comportamento Social. Biologia Comparada. Zoologia.

ABSTRACT

Occupying a variety of environments and having gone through a rapid process of diversification, the Callitrichinae (Platyrrhini: Cebidae) present a set of social and reproductive characteristics that seems to be unique among the primates currently living. Therefore, these primates represent an excellent object of study to test hypotheses about the diversification of reproductive and social strategies. Questions that are pointed out as some of the most important in Primatology. Even so, species of Callitrichinae are not among the most studied primate species. Given this context, the present dissertation aims to quantify, compare, and review studies involving species of Callitrichinae, with special attention to the relationship of their reproductive aspects with their social behavior. To this end, the text is divided into three chapters. The first one is designed to survey, quantify, and understand how research on subfamily species has been carried out over the past few decades. From quantitative approaches, we seek to detect trends and vulnerabilities in the study of these animals. We have detected an increase in the number of publications over the years and, as with the order, it was found that only a few species of Callitrichinae are linked to most of the scientific effort aimed at these primates. This occurs in a context in which most of the research is conducted in captivity and with a focus mainly on issues of applied science. On the other hand, the results indicate that each taxonomic level brings with it important particularities. Through the following chapter, we aim to build a synthesis of the behavior of *Leontopithecus*, one of the Callitrichinae genera. Starting from a set of descriptions in which *Leontopithecus rosalia* proved to be the most frequent species and most of these descriptions were based on observations of captive specimens, we tested the possibility of creating a unified text for the descriptions of their behaviors that could be used for the other representatives of the subfamily. For at least 85% of the events present in the final ethogram, similar behavioral descriptions were found based on the observation of representatives of other Callitrichinae lineages, which indicates that the present redescription proposal, if it continues to be reworked and improved, has the potential to be used as a comparable basis for future studies. Finally, through the third chapter we seek to understand how the evolutionary history of social and reproductive diversification of the Callitrichinae took place. Four of the six traits analyzed were shown to be phylogenetically conserved in Platyrrhini, with a strong contribution by Callitrichinae to this pattern. By adopting integrative approaches that consider the variation that exists between the different lineages of the same clade, at the end of the chapter we were able to better understand how their characteristics are related and influenced each other throughout the evolution of the group. At the end of the study, we became able to understand how processes of this nature have been and have been studied in recent years, talk about some of the topics that can be considered as priorities from now on in research on Callitrichinae and discuss the importance of phylogenetic factors and reproductive aspects in the sociality of these primates.

Keywords: Neotropical primates. Social Behavior. Comparative Biology. Zoology.

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO GERAL.....	12
1	CAPÍTULO 1 - UMA PERSPECTIVA CIENCIOMÉTRICA DAS PRINCIPAIS TENDÊNCIAS E VIÉSES NAS PESQUISAS FEITAS COM CALLITRICHINAE (PLATYRRHINI: CEBIDAE).....	13
1.1	INTRODUÇÃO.....	20
1.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	23
1.2.1	Análises gráficas e testes estatísticos.....	28
1.3	RESULTADOS.....	28
1.3.1	Abrangência taxonômica, alvo dos estudos e especificidade.....	32
1.3.2	Áreas do conhecimento e temas abordados nos artigos.....	36
1.4	DISCUSSÃO.....	38
1.5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	46
	REFERÊNCIAS.....	47
2	CAPÍTULO 2 - REDESCRIÇÃO UNIFICADA PARA OS COMPORTAMENTOS DE <i>LEONTOPITHECUS</i> (CEBIDAE: CALLITRICHINAE): UMA PROPOSTA DE PADRONIZAÇÃO PARA A REDAÇÃO DOS SEUS COMPORTAMENTOS.....	52
2.1	INTRODUÇÃO.....	55
2.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	57
2.2.1	Registro dos comportamentos.....	59
2.2.2	Construção da redescrição unificada.....	60
2.3	RESULTADOS.....	62
2.3.1	Revisão da literatura.....	62
2.3.2	Proposta de etograma padronizado.....	63
2.3.3	Redescrição dos eventos comportamentais “multiestado” de <i>Leontopithecus</i>	65
2.3.4	Proposta de redescrição comportamental padronizada para <i>Leontopithecus</i>	67
2.4	DISCUSSÃO.....	82
2.5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	90
	REFERÊNCIAS.....	90
3	CAPÍTULO 3 – SINAL FILOGENÉTICO, RECONSTRUÇÃO DE ESTADOS ANCESTRAIS E EVOLUÇÃO CORRELACIONADA DE TRAÇOS SOCIAIS E REPRODUTIVOS DE CALLITRICHINAE (PLATYRRHINI: CEBIDAE).....	97
3.1	INTRODUÇÃO.....	100

3.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	102
3.2.1	Caracteres analisados.....	102
3.2.2	Coleta de dados e tabulação.....	103
3.2.3	Escolha das árvores filogenéticas.....	103
3.2.4	Sinal filogenético.....	104
3.2.5	Reconstrução de estados ancestrais e evolução correlacionada de caracteres.....	105
3.3	RESULTADOS.....	107
3.3.1	Sinal filogenético.....	107
3.3.2	Mapeamento e reconstrução dos estados ancestrais para caracteres contínuos.....	108
3.3.3	Mapeamento e reconstrução dos estados ancestrais para características discretas.....	114
3.3.4	Evolução correlacionada de características comportamentais.....	116
3.4	DISCUSSÃO.....	117
3.5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	133
	REFERÊNCIAS.....	134
	EPÍLOGO.....	142
	APÊNDICE I – LISTA DE REVISTAS CIENTÍFICAS CONSULTADAS DURANTE O LEVANTAMENTO DE ARTIGOS DO CAPÍTULO 1.....	143
	APÊNDICE II – CODIFICAÇÃO PARA OS TRAÇOS FENOTÍPICOS ANALISADOS NO CAPÍTULO 3 E SUAS RESPECTIVAS REFERÊNCIAS.....	144

INTRODUÇÃO GERAL

Representantes de Calitrichinae (Platyrrhini: Cebidae) estão entre os menores primatas da região Neotropical, com amplitude de peso entre 120 e 650 g. Estes animais ocupam uma variedade de ambientes, desde o semiárido da Caatinga ao extremo chuvoso da Amazônia (RYLANDS et al. 2009; BUCKNER et al. 2015). Seguindo a taxonomia apresentada na revisão de Schneider & Sampaio (2015), o grupo abrange seis gêneros e aproximadamente 40 espécies, incluindo os saguis (*Callithrix*, *Cebuella* e *Mico*), os micos e micos-leões (*Saguinus* e *Leontopithecus*) e *Callimico* (representado por uma única espécie, *Callimico goeldii*). O grupo inclui algumas espécies seriamente ameaçadas de extinção, como *Leontopithecus caissara*, *Callithrix aurita* e *C. flaviceps* (IUCN, 2021), bem como outras consideravelmente resilientes, como *C. jacchus*, que prosperam mesmo em condições ambientais de elevada perturbação e alterações antrópicas (ver DIGBY et al. 2010).

Como padrão geral são primatas de cores vivas, com pouco ou nenhum dimorfismo sexual (GARBER, 2016). Além disso, algumas características morfológicas os distinguem dos demais Platyrrhini como, por exemplo, simplificações dos dentes molares, a presença de garras em vez de unhas em todos os dígitos (exceto no hálux) e o tamanho corporal pequeno (FORD, 1980; SUSSMAN; KINZEY, 1984; TARDIF; ROSS, 2009; MARTIN, 2012). Além disso, é importante também considerarmos que foi a ocupação de ambientes ecologicamente tão distintos como os mencionada anteriormente que, mesmo em um processo de diversificação relativamente rápido como foi o dessa subfamília, provavelmente levou ao surgimento dessa riqueza de características morfológicas na história evolutiva do grupo. A este respeito talvez o melhor exemplo seja o dos dentes especializados à gominivoria, presentes em *Callithrix*, *Mico* e *Cebuella* e ausente nos demais (FERRARI; FERRARI, 1989; RYLANDS, 1996).

Micos-leões (*Leontopithecus spp.*), que representam o foco do segundo capítulo da presente dissertação, são primatas endêmicos da Mata Atlântica, sendo a destruição de habitats, associada à fragmentação e ao desmatamento, uma das principais ameaças à sua conservação (ver KLEIMAN; RYLANDS et al. 2008). São os animais de maiores dimensões corporais dentre os Calitrichinae (ROSENBERGER; COIMBRA-FILHO, 1984; KLEIMAN; RYLANDS et al. 2008), contando com quatro espécies: *Leontopithecus chrysomelas* (mico-leão-dacara-dourada), *L. chrysopygus* (mico-leão-preto), *L. rosalia* (mico-leão-dourado) e *L. caissara* (mico-leão-da-cara-preta). Exceto por *Leontopithecus caissara*, espécie naturalmente rara e de curta

história do ponto de vista científico, pois só foi descrita em 1990 (KLEIMAN; RYLANDS et al. 2008), todos os micos-leões compartilham de uma história semelhante de perda de habitat e relação com o comércio de animais de estimação. Fatos que levaram, em conjunto com outros fatores, a vários e sucessivos declínios em suas populações (KLEIMAN; RYLANDS et al. 2008). *Leontopithecus rosalia* e *L. chrysomelas* chegaram, até mesmo, a ficar muito próximos da extinção, sendo a última considerada extinta por muitos anos (KLEIMAN; RYLANDS et al. 2008). Todavia, constantes e intensos esforços (direcionados em sua maioria para *Leontopithecus rosalia*) conseguiram restaurar algumas das populações destes animais (KLEIMAN; RYLANDS et al. 2008; KIERULFF et al. 2012). Ainda assim, segundo as categorias da IUCN (2021), todos os micos-leões ainda são classificados como “Ameaçados” - exceto por *Leontopithecus caissara*, que é classificado como “Criticamente Ameaçado”.

Sendo a ênfase da presente dissertação direcionada sobretudo para o estudo do comportamento, da socialidade e reprodução dos Callitrichinae, vale ser também ressaltado que, a despeito das suas especificidades morfológicas e ecológicas, o que realmente os coloca em uma posição de “destaque” entre os primatas, por assim dizer, é o seu conjunto de características reprodutivas e sociais. Conjunto este que parece ser único entre os primatas atualmente viventes (SUSSMAN; KINZEY, 1984) e que estaria intimamente relacionado ao contexto ecológico nas quais as atuais espécies da subfamília evoluíram e estão inseridas. Os melhores exemplos neste sentido são o frequente nascimento de gêmeos, supressão social da reprodução, a ovulação pós-parto, o cuidado cooperativo da prole e a flexibilidade nos seus sistemas de acasalamento (ver DIGBY et al. 2010).

Além disso, também é importante levar em consideração que, como bem apontam Harris et al. (2014), o cenário evolutivo mais provável para esse conjunto de características é o de uma modificação interdependente e integrada ao longo da filogenia do grupo. Ou seja, estas são todas características que surgiram e influenciaram umas na história evolutiva das outras ao longo do tempo e que só em conjunto permitem que os Callitrichinae sobrevivam em seus variados habitats. Dentro deste contexto, os Callitrichinae representam um ótimo objeto de estudo para, à luz de metodologias de Biologia Comparada, por exemplo, se testar hipóteses sobre a história evolutiva da diversificação de estratégias reprodutivas e variantes sociais. Problemas estes que, dentro da Primatologia, chegaram a ser até mesmo apontados como alguns dos mais importantes desta vasta e diversa área do conhecimento (SETCHELL, 2013).

Ainda assim, apresentando todas essas particularidades, bem como potencialidades para se estudar processos evolutivos intrigantes e complexos, espécies de Callitrichinae não constam entre as espécies de primatas mais estudadas em contexto selvagem (BEZANZON; MCNAMARA, 2019). O que possivelmente acaba refletindo, de maneira geral, também na quantidade (e qualidade) de conhecimento disponível na literatura sobre elas. Sequer temos conhecimento de eventuais tendências e vieses na literatura científica existente sobre estes animais, exceto para *Callithrix* (Hannibal et al. 2019), o que compromete não apenas um melhor entendimento a respeito de diversas e importantes questões ainda existentes sobre a biologia dos animais, mas também torna mais difícil a incorporação de dados científicos na tomada de decisões e políticas públicas de conservação (SETCHELL, 2013; HANNIBAL et al. 2019). Estudos de revisão, portanto, mostram-se extremamente úteis na medida em que podem colaborar em ambos os sentidos, seja ao apontar para aquilo que mais falta no campo de conhecimento sobre um determinado táxon, ou mesmo ao aprimorá-lo a partir de abordagens sistematizadas.

Através do presente estudo buscamos comparar e revisar estudos que envolvam espécies de Callitrichinae, com atenção especial à relação dos seus aspectos reprodutivos com seu comportamento social. Para tanto, a dissertação é dividida em três capítulos. O primeiro deles é destinado a levantar, quantificar e compreender como têm sido feitas as pesquisas sobre Callitrichinae (não somente de comportamento social, mas sim como um todo). A partir de abordagens quantitativas almejamos detectar, por exemplo, certas tendências e vulnerabilidades no estudo destes animais no que diz respeito a temas em específico, ao perfil dos seus pesquisadores, à evolução de suas publicações ao longo dos anos, entre outros aspectos. O capítulo seguinte tem como objetivo construir uma síntese do comportamento de *Leontopithecus*, um dos gêneros cujas características socioecológicas mais estão disponíveis na literatura. Por fim, o terceiro capítulo visa a compreender como se deu a história evolutiva da diversificação social e reprodutiva de Callitrichinae, seja através do surgimento, da modificação ou da exclusão de algumas das suas características. Dessa forma, ao final deste estudo esperamos: (i) compreender e discutir como tais processos foram e têm sido estudados nos últimos anos, (ii) dissertar sobre a riqueza de comportamentos e estratégias sócio-reprodutivas da subfamília em questão e (iii) propor novas perspectivas a respeito de pelo menos alguns dos processos envolvidos no surgimento (e estabelecimento) de algumas das adaptações sócio-reprodutivas observadas para os atuais representantes deste grupo.

REFERÊNCIAS

- BEZANSON, M.; MCNAMARA, A. The what and where of primate field research may be failing primate conservation. **Evolutionary Anthropology**, v. 28, n. 4, p. 166–178, 2019.
- BUCKNER, J. C.; LYNCH ALFARO, J. W.; RYLANDS, A. B.; ALFARO, M. E. Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 82, n. PB, p. 413–425, 2015. Elsevier Inc. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2014.04.031>>. .
- DIGBY, L. J.; FERRARI, S. F.; SALTZMAN, W. Callitrichines: The Role of Competition in Cooperatively Breeding Species. **Primates in Perspective**. p.91–107, 2010.
- FERRARI, S. F.; FERRARI, M. A. L. A re-evaluation of the social organisation of the callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. **Folia Primatologica**, 1989.
- FORD, S. M. Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the callitrichidae in platyrrhini. **Primates**, v. 21, n. 1, p. 31–43, 1980.
- GARBER, Paul A. Callitrichines (Tamarins, Marmosets, and Callimicos). The International Encyclopedia of Primatology, 2016, 1-4.
- HANNIBAL, W.; RENON, P.; FIGUEIREDO, V. V.; et al. Trends and biases in scientific literature about marmosets, genus callithrix (Primates, callitrichidae): Biodiversity and conservation perspectives. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 14, n. 4, p. 529–538, 2019.
- HARRIS, R. A.; TARDIF, S. D.; VINAR, T.; et al. Evolutionary genetics and implications of small size and twinning in callitrichine primates. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 4, p. 1467–1472, 2014.
- IUCN. **The IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2020-3. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 21/04/2021.
- KIERULFF, M. C. M.; RUIZ-MIRANDA, C. R.; DE OLIVEIRA, P. P.; et al. The Golden lion tamarin *Leontopithecus rosalia*: A conservation success story. **International Zoo Yearbook**, v. 46, n. 1, p. 36–45, 2012.
- KLEIMAN, D. G.; RYLANDS, Antony B. **Micos leões: biologia e conservação**. Smithsonian Institution, 2008.
- MARTIN, R. D. Reproductive characteristics of New World monkeys. **International Zoo Yearbook**, v. 46, n. 1, p. 95–108, 2012.
- ROSENBERGER, Alfred L.; COIMBRA-FILHO, Ademar F. Morphology, taxonomic status and affinities of the lion tamarins, *Leontopithecus* (Callitrichinae, Cebidae). **Folia Primatologica**, 42.3-4: 149-179, 1984.

RYLANDS, A. B. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. **American Journal of Primatology**, v. 38, p. 5–18, 1996. Disponível em: <[http://doi.wiley.com/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1996\)38:1%3C5::AID-AJP2%3E3.0.CO;2-2](http://doi.wiley.com/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)38:1%3C5::AID-AJP2%3E3.0.CO;2-2)>. .

RYLANDS, Anthony B.; COIMBRA-FILHO, Ademar F.; MITTERMEIER, Russell A. The systematics and distributions of the marmosets (Callithrix, Callibella, Cebuella, and Mico) and callimico (Callimico) (Callitrichidae, Primates). In: **The smallest anthropoids**. Springer, Boston, MA, 2009.

SCHNEIDER, H.; SAMPAIO, I. The systematics and evolution of New World primates – A review. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 82, 348-357, 2015.

SETCHELL, J. M. Editorial: The Top 10 Questions in Primatology. **International Journal of Primatology**, v. 34, n. 4, p. 647–661, 2013.

SUSSMAN, R. W.; KINZEY, W. G. The ecological role of the callitrichidae: A review. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 64, n. 4, p. 419–449, 1984.

TARDIF, S. D.; ROSS, C. N. Integration of proximate and evolutionary explanation of reproductive strategy: The case of callitrichid primates and implications for human biology. **American Journal of Human Biology**, v. 21, n. 6, p. 731–738, 2009.

**CAPÍTULO 1 – UMA PERSPECTIVA CIENCIOMÉTRICA DAS PRINCIPAIS TENDÊNCIAS E VIÉSES
NAS PESQUISAS FEITAS COM CALLITRICHINAE (PLATYRRHINI: CEBIDAE)**

RESUMO

Em comparação a outros grupos, primatas estão envolvidos como uma quantidade desproporcionalmente maior de pesquisas científicas, principalmente devido ao seu próximo parentesco com os seres humanos. Ao mesmo tempo, muitos campos de pesquisa da Primatologia, bem como diversos táxons de Primates, apenas recentemente passaram a receber mais atenção. Dentro deste contexto, através do presente capítulo buscamos quantificar e compreender, sob uma perspectiva cientométrica, como foram e têm sido feitas as pesquisas sobre um grupo de primatas neotropicais, os Callitrichinae (Platyrrhini: Cebidae). Sobretudo a fim de detectar possíveis tendências e vulnerabilidades no que diz respeito a temas em específico, ao perfil dos seus pesquisadores, à evolução de suas publicações ao longo dos anos e à predominância de determinados táxons. A metodologia caracterizou-se por possuir uma abordagem quantitativa, aplicada a partir de um levantamento da literatura envolvendo espécies de Callitrichinae presente em periódicos científicos entre 1975 e 2020. Doze variáveis foram coletadas para cada um dos artigos buscados, sendo elas: ano de publicação, abrangência taxonômica, táxon-alvo, espécies analisadas, a condição dos animais utilizados, local de estudo, palavras-chave, gênero do autor correspondente, residência profissional do autor correspondente, residência profissional dos autores colaboradores, tema e assuntos das pesquisas. Todos os dados coletados foram analisados e comparados sobretudo por meio de análises gráficas e estatísticas descritivas, como testes de qui-quadrado. Combinando-se os resultados obtidos para cada uma das variáveis, obteve-se uma visão inédita a respeito dos vieses e lacunas existentes no desenvolvimento das pesquisas envolvendo representantes desta subfamília. Há uma tendência de crescimento no que diz respeito ao número de publicações ao longo dos anos, mas não é possível afirmar a razão disso ocorrer. Assim como ocorre na ordem como um todo, apenas algumas espécies de Callitrichinae estão atreladas a maior parte do esforço científico que é destinado a estes primatas. A este respeito destacam-se representantes dos gêneros *Callithrix* e *Saguinus*, sobretudo através das espécies *C. jacchus* e *S. oedipus*. Isso ocorre em um contexto em que a maioria das pesquisas é conduzida com espécimes cativos e com enfoque majoritariamente direcionado para questões de ciência aplicada, ou mesmo para aspectos da evolução destes primatas que podem contribuir para um melhor entendimento a respeito de nossa própria biologia e evolução. Além disso, pudemos observar que o perfil dos pesquisadores que estudam Callitrichinae se assemelha ao de primatologistas de forma geral. Em relação ao local de residência profissional dos pesquisadores, países do Hemisfério Norte são os que mais se destacam. Por outro lado, os resultados indicam que cada nível taxonômico traz consigo importantes particularidades. Tendo todos estes dados em vista, ao final do capítulo pudemos dissertar acerca de alguns dos tópicos que podem ser considerados como prioritários daqui para frente nas pesquisas sobre Callitrichinae, bem como sobre a maneira pela qual alguns de seus táxons permanecem sub estudados, sobretudo considerando a relevância destes dados para a conservação das espécies do grupo.

Palavras-chave: Revisão. Primatas. Levantamento bibliográfico. Temas das pesquisas.
Lacuna de conhecimento.

ABSTRACT

Compared to other groups, primates are involved in disproportionately more extensive scientific research, mainly due to their close relationship with humans. Simultaneously, many fields of study in Primatology and several taxa of Primates have only recently received more attention. Within this context, through this chapter, we seek to quantify and understand, from a scientometric perspective, how research on a group of neotropical primates, the Callitrichinae (Platyrrhini: Cebidae), has been and has been carried out. This was made mainly to detect possible trends and vulnerabilities about specific topics, the profile of its researchers, the evolution of its publications over the years, and the predominance of particular *taxa*. The methodology is characterized by having a quantitative approach, applied from a survey of the literature involving species of Callitrichinae present in scientific journals between 1975 and 2020. We collected twelve variables for each of the searched articles, namely: year of publication, taxonomic scope, target taxon, analyzed species, the condition of the animals used, place of study, keywords, gender of the corresponding author, the professional residence of the corresponding author, the professional residence of the collaborating authors, theme, and research subjects. All data collected were analyzed and compared mainly employing graphical analysis and descriptive statistics, such as chi-square tests. We obtained an unprecedented view regarding the biases and gaps in the development of research involving representatives of this subfamily. There is a growing trend concerning the number of publications over the years, but we cannot state the reason for this to occur. As in the whole order, only a few species of Callitrichinae are linked to most of the scientific efforts aimed at these primates. In this regard, representatives of the genera *Callithrix* and *Saguinus* stand out, primarily through *C. jacchus* and *S. oedipus*. This occurs in a context where most research is conducted with captive specimens and focuses mainly on questions of applied science. Also, aspects of these primates' evolution can contribute to a better understanding of our biology and evolution. Besides, we observed that the profile of researchers who study Callitrichinae is like that of primatologists in general. About the researchers' place of professional residence, countries in the Northern Hemisphere are the ones that stand out the most. On the other hand, the results indicate that each taxonomic level brings important particularities. With all these data in mind, at the end of the chapter, we were able to talk about some of the topics that can be considered as priorities from now on in research on Callitrichinae, as well as on how some of their taxa remain under-studied, especially considering the relevance of these data for the conservation of species in the group.

Keywords: Review. Primates. Bibliographic survey. Research topics. Knowledge gap.

1.1 INTRODUÇÃO

Avanços tecnológicos, bem como em métodos computacionais, genômicos e estatísticos tem cada vez mais fornecido aos biólogos um conjunto de ferramentas sem precedentes para investigar a natureza. Este também é, particularmente, o caso da Primatologia, que a despeito de sua origem antropológica e íntima conexão com outras ciências sociais (HARAWAY, 1989; STRUM; FEDIGAN, 2000; REES, 2007; WRANGHAM, 2008), tem se valido e evoluiu com o viés das ciências naturais. Especialmente na Europa e na América do Norte, por muito tempo, os estudos envolvendo primatas foram realizados principalmente por antropólogos, mais interessados nestes organismos como um modelo para questões específicas da evolução humana (como cognição e socialidade) do que nos aspectos da biologia dos animais propriamente dita (WRANGHAM, 2008). Além disso, estes estudos utilizaram poucas espécies de primatas, sobretudo africanos ou asiáticos, como modelos, o que traz determinadas consequências até os dias de hoje (HARAWAY, 1989; STRUM; FEDIGAN, 2000; BEZANSON; MCNAMARA, 2019). Uma delas é que não temos, por exemplo, um quadro completo da variação existente nos sistemas sociais e padrões de parentesco evolutivo de boa parte das espécies de primatas (STRIER, 1994).

É interessante também perceber que este fenômeno acaba funcionando como uma espécie de paradoxo dentro da Primatologia. Em comparação a outros animais, alguns primatas estão envolvidos como uma quantidade desproporcionalmente maior de pesquisas (e, portanto, com financiamento, oportunidades de emprego etc.). Ao mesmo tempo, muitas áreas de pesquisa na Primatologia apenas recentemente passaram a receber mais atenção, sobretudo devido à sua falta de relevância para a Antropologia (ver REES, 2007; STRIER 2011). Tal desproporcionalidade ainda persiste (BEZANSON; MCNAMARA, 2019), mas a partir da virada do milênio é possível dizer que ao menos alguns dos principais desafios desta área do conhecimento passaram a ser outros (TUTTLE, 1998). Sendo um dos mais importantes a construção de uma primatologia verdadeiramente global e cujo papel de liderança se concentre entre os cientistas de países de distribuição natural dos primatas.

Sob outra perspectiva, é válido destacar também que, em especial a partir da última parte do século XX, métodos quantitativos e análises comparativas também se tornaram cada vez mais presentes nos estudos com primatas. Principalmente a partir da publicação de estudos clássicos mais focados em descrições de métodos por autores com formação

primatológica (p. ex. ALTMANN, 1974). Ainda assim, em determinados aspectos, os campos de pesquisa envolvendo primatas permanecem sendo no mínimo peculiares quando a comparamos a outras áreas da Mastozoologia. Sobretudo pelo fato de os humanos também serem primatas.

Nesse sentido a Primatologia foi e continua sendo um campo que desafiou a excepcionalidade das habilidades humanas (ver MORRIS, 1967; KINZEY, 1987; KAPPELER; VAN SCHAIK, 2006), ao mostrar que muitas de nossas capacidades também podem ser observadas em nossos parentes evolutivos mais próximos. Por outro lado, isso também faz com que uma parte razoável da pesquisa feita com primatas seja enviesada justamente por seu íntimo parentesco com os seres humanos. Seja ao se destinar com mais frequência para questões de ciência aplicada (genética, fisiologia, biotecnologia, entre outros) e que muitas vezes são de interesse socioeconômico ou de saúde, ou porque ao estudar os primatas conseguimos entender mais de perto questões fundamentais da nossa própria biologia e evolução (ou quaisquer outros motivos). De um jeito ou de outro, é incontestável o fato que o campo de estudos sobre primatas é fortemente influenciado por nosso próximo parentesco com eles.

Assim mesmo, é necessário também destacar que esforços são feitos no sentido de superar questões como essas. Primatólogos, principalmente a partir do final do séc. XX e início do séc. XXI, notavelmente passaram a se mostrar cada vez mais preocupados com a conservação das espécies que estudam, fossem elas proximamente relacionadas aos seres humanos ou não (CHAPMAN; PERES, 2001; BEHIE; TEICHROEB; MALONE, 2019; GARBER, 2019). O que provavelmente também tem relação com o fato de, em todo o mundo, os primatas não-humanos estarem passando por um rápido e intenso declínio populacional, levando a cerca de 60% das espécies de primatas a serem categorizadas como ameaçadas de extinção (ESTRADA et al., 2017).

Nesse sentido, é possível afirmar que promover a conservação das espécies deste grupo requer não somente uma compreensão de sua biologia, ecologia, história de vida, comportamento, necessidades de habitat, flexibilidade evolutiva e plasticidade fenotípica, mas também sobre a maneira pela qual esses diferentes aspectos foram e têm sido estudados pelos primatólogos. Em outras palavras, estas questões importam porque o padrão de pesquisas, especialmente daquelas conduzidas a partir de trabalhos de campo, além de definir estruturas teóricas dentro da área de pesquisa, também influenciam potenciais trabalhos de conservação a serem feitos com as espécies, como bem apontam Bezanson & McNamara

(2019). Ou seja, se é difícil conservar as populações de primatas cuja história natural, comportamento e ecologia são desconhecidos, sem dúvidas é ainda mais no caso daquelas que sequer temos conhecimento de quais são as principais lacunas de conhecimento científico.

Dentro deste contexto, mais uma vez é importante ser destacado que já se sabe que publicações com primatas, principalmente aquelas a partir de trabalhos de campo, são focadas em um número relativamente pequeno de espécies e em algumas poucas estações de campo de longo prazo (BEZANSON; MCNAMARA, 2019). Espécies de Callitrichinae, principal objeto de estudo da presente dissertação, não fazem parte do grupo das espécies mais estudadas. Entre 2011 e 2015, das 10 espécies de primatas mais estudadas em contexto selvagem nenhuma pertencia à Callitrichinae (BEZANSON; MCNAMARA, 2019). Não bastando, é notória a falta informações acerca das tendências e vieses da literatura científica sobre estes animais. Um dos poucos estudos que avalia mais profundamente essa questão é o de Hannibal et al. (2019), cujo enfoque é direcionado para um único gênero (*Callithrix*).

Conforme dito anteriormente, estes fenômenos comprometem não somente um melhor direcionamento para futuros esforços de pesquisa, mas também torna mais difícil a incorporação de dados científicos na tomada de decisões e políticas públicas de conservação de espécies ameaçadas, bem como para o manejo de espécies invasoras (SETCHELL, 2013; HANNIBAL et al., 2019). Revisões sistematizadas, portanto, mostram-se extremamente úteis na medida em que podem colaborar em ambos os sentidos. Assim, neste capítulo nos propomos a realizar justamente isso, especificamente no contexto de Callitrichinae.

De modo geral, foi feito um levantamento que permitisse quantificar e compreender como têm sido feitos os estudos sobre estes animais, a fim de detectar possíveis tendências e vulnerabilidades no que diz respeito a temas em específico, ao perfil dos seus pesquisadores, à evolução de suas publicações ao longo dos anos, entre outros aspectos. Naturalmente, por meio da metodologia apresentada a seguir não temos a intenção de fornecer uma história definitiva ou exaustiva das pesquisas feitas com Callitrichinae, uma vez que as limitações de tempo e espaço presentes em um projeto de mestrado impedem um tratamento tão abrangente. Além disso, acreditamos que este histórico de pesquisa, especialmente nos países cuja fauna nativa envolve a subfamília em questão, merece seu próprio trabalho científico. Dessa forma, o objetivo do presente capítulo é apresentar uma introdução preliminar, mas

ainda inédita até o presente momento, sobre como as pesquisas acerca deste peculiar grupo de primatas neotropicais evoluiu e se desenvolveu ao longo dos últimos 45 anos.

1.2 MATERIAL E MÉTODOS

Os procedimentos adotados durante a coleta de dados para o presente estudo foram baseados, de forma geral, no PRISMA *Statement: Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses* (MOHER et al., 2009). A coleta de dados consistiu em uma busca minuciosa por artigos sobre Callitrichinae em 27 revistas científicas especializadas em Primatologia, ou de temas diversos com os quais esta área do conhecimento se relaciona (lista completa no APÊNDICE I). Foram considerados apenas estudos em que Callitrichinae eram os principais objetos de estudo, seja de maneira isolada (uma única espécie), comparando diferentes espécies de Callitrichinae entre si ou, em condições específicas, espécies desta subfamília com outros Platyrrhini, ou mesmo de primatas em geral (apenas nos casos em que havia a comparação entre uma única espécie de Callitrichinae com uma espécie de primata não pertencente a este grupo).

No caso das revistas de Primatologia, em cada uma delas todos os seus volumes eram consultados individual e manualmente, buscando-se encontrar os artigos de interesse para o presente estudo. Acessando-se os volumes, eram coletados os artigos que a partir da visualização de seus títulos e resumo julgamos atender aos critérios dissertados acima. Nas demais revistas, pesquisas a partir de palavras-chave foram conduzidas para todas as séries temporais disponíveis em cada um banco de dados. Nestes casos, os seguintes termos foram utilizados (limitando a busca aos títulos dos artigos): “*Callithrix*”, “marmosets”, “*Saguinus*”, “tamarins”, “*Leontopithecus*”, “lion tamarins”, “*Callimico*”, “*Cebuella*” e “*Callitrichidae*”. Acreditamos que tais fontes de artigos, abrangendo periódicos de diferentes áreas do conhecimento ligadas à Primatologia, são capazes de fornecer uma boa perspectiva acerca da produção científica envolvendo Callitrichinae.

Em ambas as categorias de revistas, a busca se limitou dentro do intervalo de tempo de 1975 a 2020, sendo escolhida essa data de início pelo fato dela representar um marco quando se trata da pesquisa com primatas neotropicais: a fundação do Centro de Primatologia do Rio de Janeiro. Para cada um dos artigos obtidos através de todos estes mecanismos de busca, 12 variáveis foram coletadas. Dez delas podem ser observadas TABELA 1, enquanto as

últimas duas (“Temas” e “Assuntos”) estão listadas detalhadamente na TABELA 2. Em todos os casos, a coleta foi feita manualmente, variável por variável, sendo os dados tabulados em planilhas do Microsoft Excel. Destaca-se que no caso das variáveis *Espécies*, *Temas* e *Assuntos*, mais de uma codificação para cada artigo era possível. Isto é, para artigos que consideravam mais de uma espécie todas elas eram inseridas na tabulação, bem como no caso de artigos cujos conteúdos pertenciam a mais de um *Tema* e/ou *Assunto*, todas as categorias eram igualmente anotadas. Uma representação gráfica de todo este processo metodológico pode ser observada na FIGURA 1.

TABELA 1 – Lista de 10 das 12 variáveis coletadas em cada um dos artigos considerados nas análises do presente capítulo e suas respectivas codificações.

Variável	Definição e possíveis codificações
Ano	Ano de publicação do artigo
Abrangência taxonômica	Estado A = uma única espécie de Callitrichinae Estado B = duas ou mais espécies do mesmo gênero de Callitrichinae Estado C = espécies de gêneros diferentes
Táxon-alvo	Qual era a unidade taxonômica fundamentalmente avaliada no artigo. Ou seja, sobre qual(is) espécie(s), gênero, ou outro nível taxonômico foco do artigo era direcionado
Espécies	Espécies consideradas nas análises do artigo
Condição dos animais	Condição dos animais avaliados em cada artigo: Estado A = animais de vida-livre Estado B = animais cativos Estado C = vida-livre e cativo Estado D = estudos teóricos
Local de estudo	País em que os estudos (somente com animais de vida-livre e/ou cativos) foram desenvolvidos, assim excluindo estudos teóricos e/ou laboratoriais
Palavras-chave	Dados limitados a cinco palavras-chave por artigo
Gênero do autor correspondente*	Feminino ou masculino
Residência profissional do autor correspondente**	País de residência profissional do autor correspondente na data de publicação do artigo
Residência profissional dos autores colaboradores	País de residência profissional dos demais autores do artigo, na data de publicação

FONTE: o autor (2021).

* Assim como nos estudos de Fedigan (1994) e Adessi et al. (2012), o gênero dos autores foram classificados em masculino ou feminino com base em seus primeiros nomes. Para nomes de autores africanos e asiáticos, foram consultados colegas que estavam familiarizados com os idiomas. Autores com nomes ambíguos, bem como artigos que contavam com mais de um autor correspondente, foram omitidos desta análise em particular.

** Artigos que contavam com mais de um autor correspondente e de países diferentes, que não indicavam o autor correspondente foram omitidos das análises. Nos casos em que o artigo contava com mais de um autor correspondente, mas ambos eram de um mesmo país, este era codificado como aquele de residência profissional.

TABELA 2 - Lista dos “Temas” e “Assuntos” dos artigos considerados nas análises do presente capítulo. Esta categorização foi construída, sempre que possível, seguindo a terminologia de Setchell (2013), em seu artigo sobre as “10 principais perguntas da Primatologia”.

1. Conservação

- 1.1. Mudanças globais: como mudanças globais afetam os primatas
- 1.2. Mudanças no habitat e fragmentação: como mudanças no habitat e fragmentação afetam os primatas
- 1.3. Coexistência e/ou turismo
- 1.4. Prioridades e estratégias de conservação: como podemos identificar prioridades e quais estratégias podemos usar para conservar os primatas
- 1.5. Interação entre conservação e desenvolvimento sustentável
- 1.6. O que primatas precisam para sobreviver: quanta variação (ecológica, genética, etc.) é necessária para manter uma população sustentável de primatas; tendo em vista os impactos antropogênicos, quais são os requisitos de cada espécie para viver em um determinado ambiente
- 1.7. Atitudes para mudar panorama da conservação
- 1.8. Políticas públicas e fiscalização da conservação
- 1.9. Reabilitação, reintrodução e restauração
- 1.10. Outras questões de conservação

2. Socialidade e Comportamento Social

- 2.1. História evolutiva da socialidade e socioecologia
- 2.2. Variabilidade intraespecífica da socialidade e comportamento social
- 2.3. Conceitos e definições acerca de socialidade e comportamento social
- 2.4. Dinâmicas de composição da sociedade*: fissão-fusão, unidades familiares, clans, coesão dos grupos
- 2.5. Comportamento social e valor adaptativo
- 2.6. Fisiologia relacionada a socialidade e ao comportamento social*: endocrinologia e comportamento social
- 2.7. Base genética da socialidade e do comportamento social*
- 2.8. Componentes do comportamento social*: composição dos grupos e sistema reprodutivo, comportamento sexual, par reprodutivo, cuidado parental, infanticídio e outras formas de agressão à prole, interações sociais diversas, agonismo e hierarquia, comportamento lúdico, relação entre grupos e/ou vigilância, comunicação e aprendizado social
- 2.9. Ontogenia do comportamento social

3. Cérebro e cognição

- 3.1. História evolutiva do tamanho do cérebro
- 3.2. História evolutiva da cultura
- 3.3. Capacidades cognitivas e/ou indicadores de especialização cerebral: memória, reconhecimento de outros indivíduos, uso de ferramentas, lateralidade, linguagem, aprendizado e resposta a estímulos específicos, distinção de cores
- 3.4. Metodologia para estudar cérebro e cognição: propostas de experimentos, descrições metodológicas
- 3.5. Arquitetura neural
- 3.6. Patologias neurológicas*
- 3.7. Cognição geral de primatas (outros)

4. Biologia Evolutiva

- 4.1. Biologia comparada
- 4.2. Biogeografia
- 4.3. Genótipo, meio-ambiente e fenótipo: interações “Genótipo x ambiente” e a relação entre genótipo e fenótipo
- 4.4. Sistemática filogenética*
- 4.5. Filogenômica e mitogenômica*
- 4.6. Híbridação

- 4.7. Plasticidade fenotípica
- 4.8. Seleção sexual
- 4.9. Outras questões de biologia evolutiva: comparação de frequências alélicas entre populações, comparação de caracteres entre populações ou subespécies, efeitos gargalo e fundador, genética de populações

5. Interações com primatas e ética

- 5.1. Interações entre seres humanos e primatas não-humanos*: como nós interagimos com outros primatas; como nós podemos interagir com outros primatas; como nós deveríamos interagir com outros primatas
- 5.2. Necessidade de usar primatas na pesquisa médica
- 5.3. Qualidade de vida e animais cativos: enriquecimento ambiental
- 5.4. Tráfico de primatas
- 5.5. Tratamento de espécies não-ameaçadas de extinção

6. Alimentação

- 6.1. Composição da dieta*
- 6.2. Composição bioquímica e/ou compostos secundários*

7. Ecologia Geral

- 7.1. Poluição e Ecotoxicologia*
- 7.2. Funcionamento e serviços do ecossistema*
- 7.3. Padrões de diversidade e estrutura de comunidades*
- 7.4. Dinâmicas espaço-temporais nas populações e nas interações ecológicas*: efeitos do espaço na dinâmica de espécies individuais e na estrutura, diversidade e estabilidade de comunidades ou de metapopulações, ecologia de paisagem, ecologia do movimento e do uso do espaço, densidade e/ou distribuição geográfica/espacial, ecologia alimentar, relações tróficas, interações intra e interespecíficas
- 7.5. História evolutiva e processos ecológicos*

8. História de vida

- 8.1. Correlatos ecológicos e fisiológicos de características de história de vida e demografia (p. ex. forrageamento e teorias de forrageio)
- 8.2. Biologia do envelhecimento e longevidade
- 8.3. Mortalidade*
- 8.4. Padrão de crescimento e tamanho corporal*
- 8.5. Tamanho do grupo*
- 8.6. Ontogenia das características reprodutivas (p. ex. idade e tamanho na maturidade e maturação das gônadas e órgãos sexuais)
- 8.7. Reprodução (p. ex. número da prole, tamanho da prole no nascimento, proporção sexual da prole, intervalo entre gestações)

9. Ecologia de doenças

- 9.1. Zoonoses
- 9.2. Parasitismo em primatas

10. Tratamento e manipulação experimental

- 10.1. Genética aplicada e Biotecnologia*
- 10.2. Fisiologia aplicada*: testes e experimentações farmacológicas, validação experimental
- 10.3. Medicina veterinária*: clínica (doenças, contenção farmacológica e/ou processos de translocação de fauna), produção animal

11. Pesquisa laboratorial básica

- 11.1. Morfologia, anatomia e histologia
- 11.2. Fisiologia de sistemas*
- 11.3. Endocrinologia geral*
- 11.4. Genética geral* (p. ex. análise de parentesco; análises cromossômicas)
- 11.5. Biologia celular e Imunologia*
- 11.6. Bioquímica e Biologia Molecular*

12. Promoção da primatologia

12.1. Como a primatologia é promovida: agências de financiamento, países sem primatas nativos, países com primatas nativos

12.2. Formação de primatólogos em países em desenvolvimento

13. Outros

13.1. Comportamentos diversos e/ou descrições comportamentais* (p. ex. locomoção e/ou comportamento locomotor, comportamento antipredatório, comportamento de marcação de cheiro, padrão de atividades, brincadeiras não-sociais)

13.2. Taxonomia*

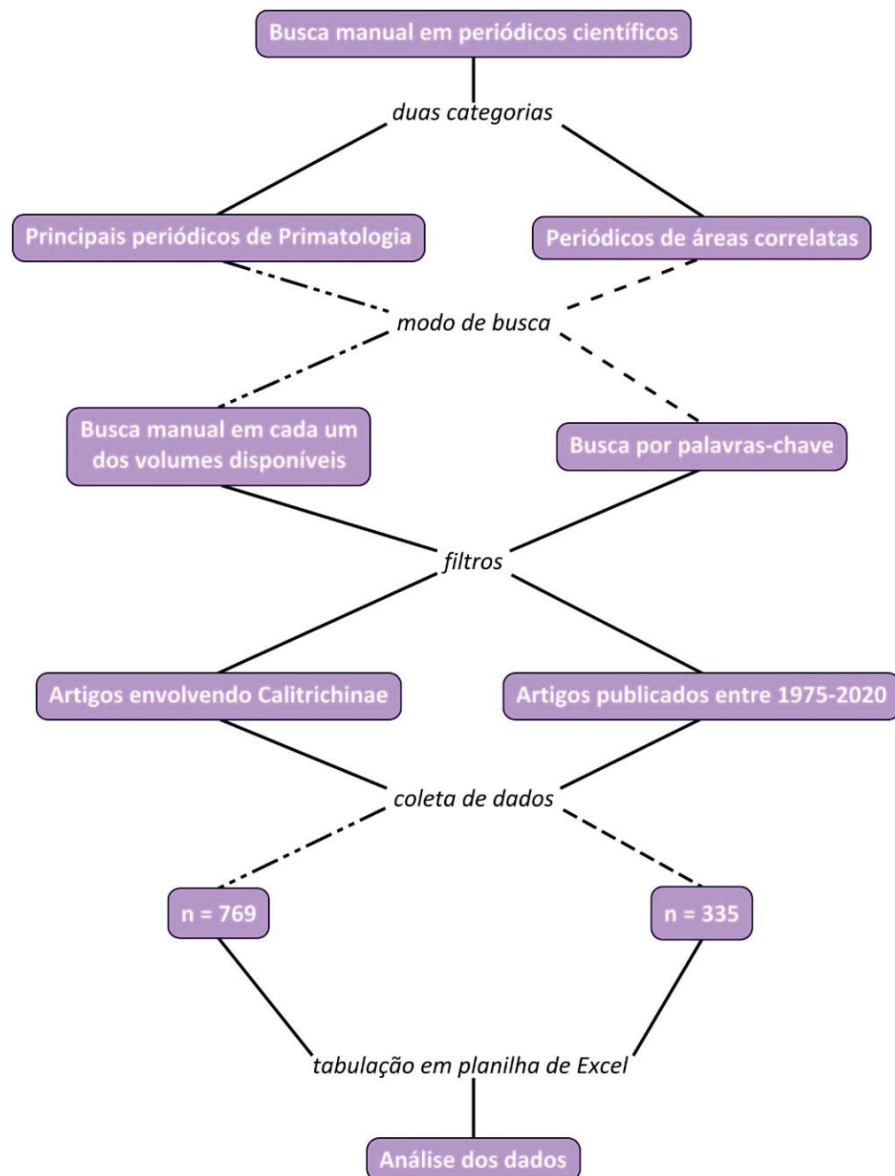
13.3. Bioacústica*

13.4. Biofísica e biomecânica*

FONTE: o autor (2021).

*Novas proposições ou modificações das categorias propostas por Setchell (2013).

FIGURA 1 - Representação gráfica dos procedimentos metodológicos adotados durante o trabalho de coleta de dados. Linhas cheias representam etapas e/ou procedimentos comuns a ambas as categorias de revistas, enquanto os outros dois tipos de linhas tracejadas representam especificidades a cada uma delas.



FONTE: o autor (2021).

1.2.1 Análises gráficas e testes estatísticos

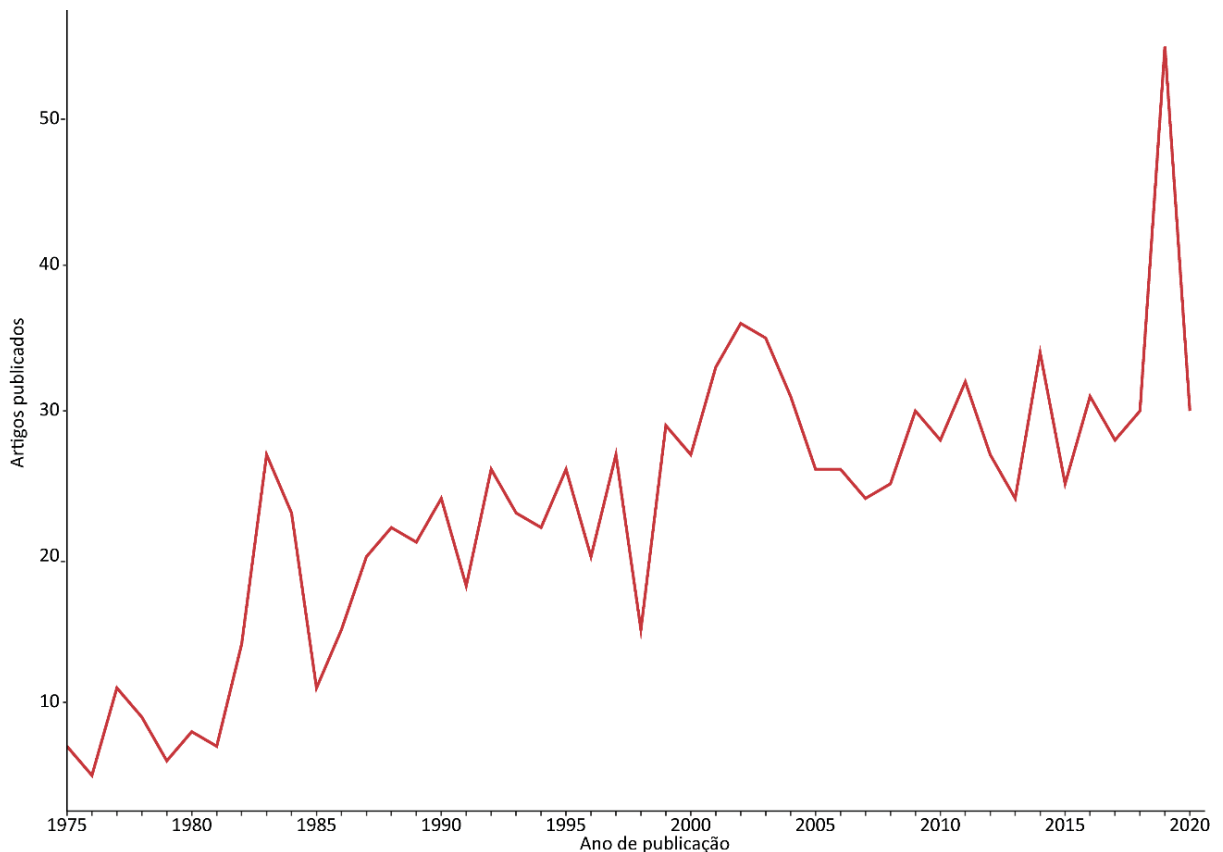
A fim de verificar eventuais tendências e vieses em meio aos estudos levantados, diversos testes estatísticos foram conduzidos. Sempre que possível, em uma abordagem primária, as variáveis coletadas foram analisadas e comparadas em termos de sua frequência e com o auxílio de análises gráficas – todas através do *R Software*. Testes de qui-quadrado, por exemplo, foram realizados para se comparar variáveis como *abrangência taxonômica*, *táxon-alvo*, *espécies*, *condição dos animais*, *local de estudo* e *gênero do autor correspondente*. O número de publicações envolvendo cada uma das espécies também foi comparado ao seu respectivo grau de ameaça de extinção (IUCN, 2021).

Para analisar tendências em relação às pesquisas com táxons em particular, bem como sobre determinados temas, uma nuvem de palavras foi gerada a partir das palavras-chave de cada um dos artigos, por meio da função *wordcloud*, do pacote do R de mesmo nome (FELLOWS, 2018). Também no sentido de conferir aos resultados uma maior clareza, por meio de figuras, foram gerados mapas para representar a distribuição dos estudos conduzidos com espécimes de vida-livre e/ou cativos, com o auxílio do software *Adobe Illustrator*.

1.3 RESULTADOS

Foram levantados 1104 artigos publicados entre 1975 e 2020 envolvendo espécies de Callitrichinae. O número de artigos coletado em cada uma das revistas pode ser observado no APÊNDICE I. Através da FIGURA 2 podemos observar evolução do número de publicações ao longo deste intervalo de tempo, em que há uma clara tendência de crescimento e cujo maior pico de publicações ocorreu em 2019 (> 50).

FIGURA 2 - Evolução temporal na quantidade de publicações envolvendo Callitrichinae entre 1975 e 2020.



FONTE: o autor (2021)

A maioria dos artigos tinha como objeto de estudo espécimes cativos, chegando a quase o dobro de estudos com espécimes de vida livre (cativos = 56.3%; vida livre = 28.9%). Os demais estudos eram de natureza laboratorial ou lidavam com dados teóricos (14.2%), ou com um misto de animais selvagens e cativos (<1%). Levando-se em conta todos os estudos, 38.7% dos artigos eram de autoria correspondente feminina e 41.6% masculina. Conforme dissertado brevemente na seção anterior, o total não corresponde a 100% por dois motivos. Primeiramente, porque o gênero foi inferido sobretudo com base no nome dos pesquisadores e, nesse sentido, nomes que nos pareciam ambíguos não foram contabilizados. Além disso, artigos com mais de um autor correspondente, mas de gêneros diferentes, também não foram contabilizados dentro dessa análise em específico. Na comparação do gênero dos autores correspondentes com o tipo dos estudos (se eram feitos em cativeiro, com animais de vida livre, um misto de ambas ou estudos teóricos e/ou laboratoriais), não foi encontrada uma diferença significativa (TABELA 3, $\chi^2 = 7.04$; g.l. = 3; $p \geq 0.05$).

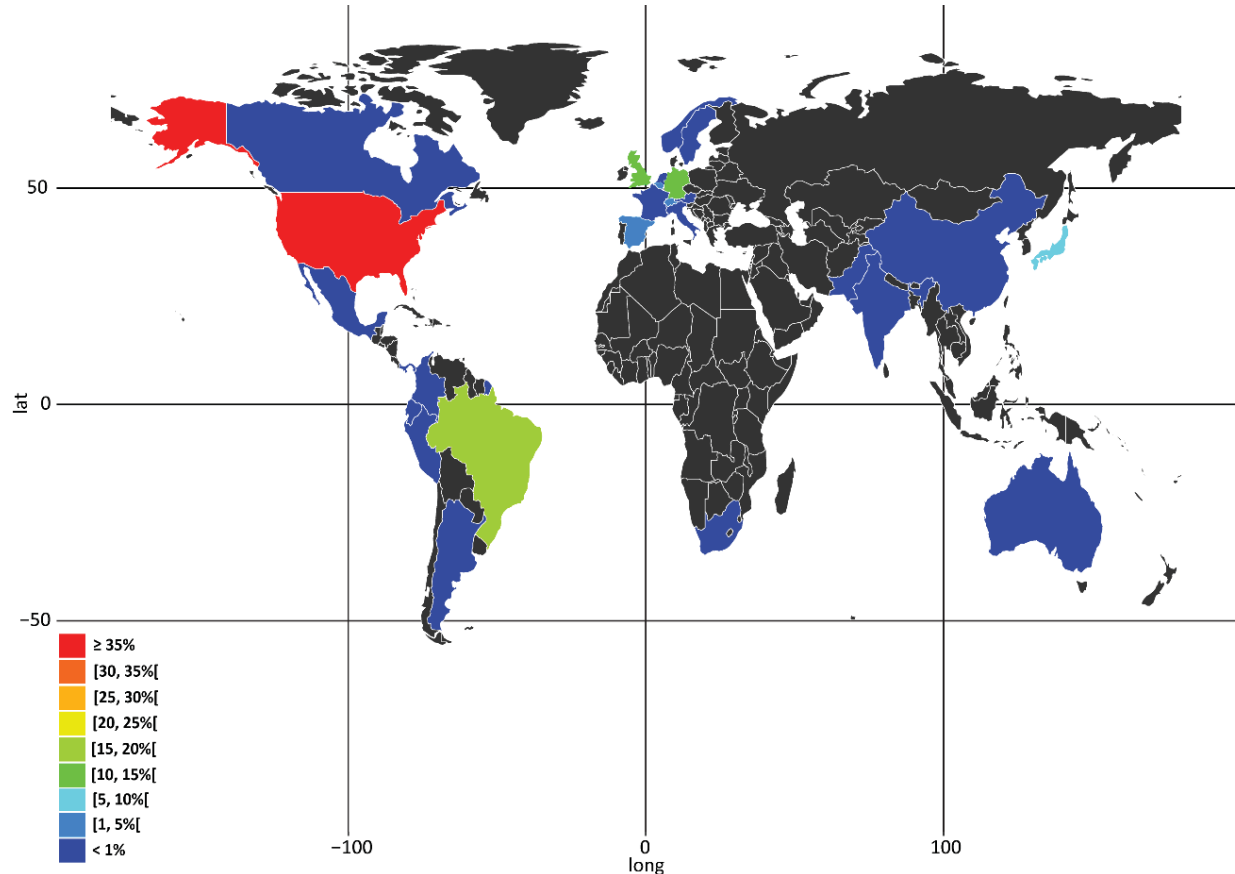
TABELA 3 – Frequência relativa de diferentes categorias de estudos publicados entre 1975 e 2020 envolvendo Callitrichinae (com animais cativos, de vida-livre ou ambos) de acordo com o gênero dos autores correspondentes.

Gênero dos autores	Tipo do estudo			
	Cativos	Vida-livre	Misto	Outros
Feminino	22.4%	11.5%	0.27%	4.43%
Masculino	20.8%	13.9%	0.18%	6.70%

FONTE: o autor (2021)

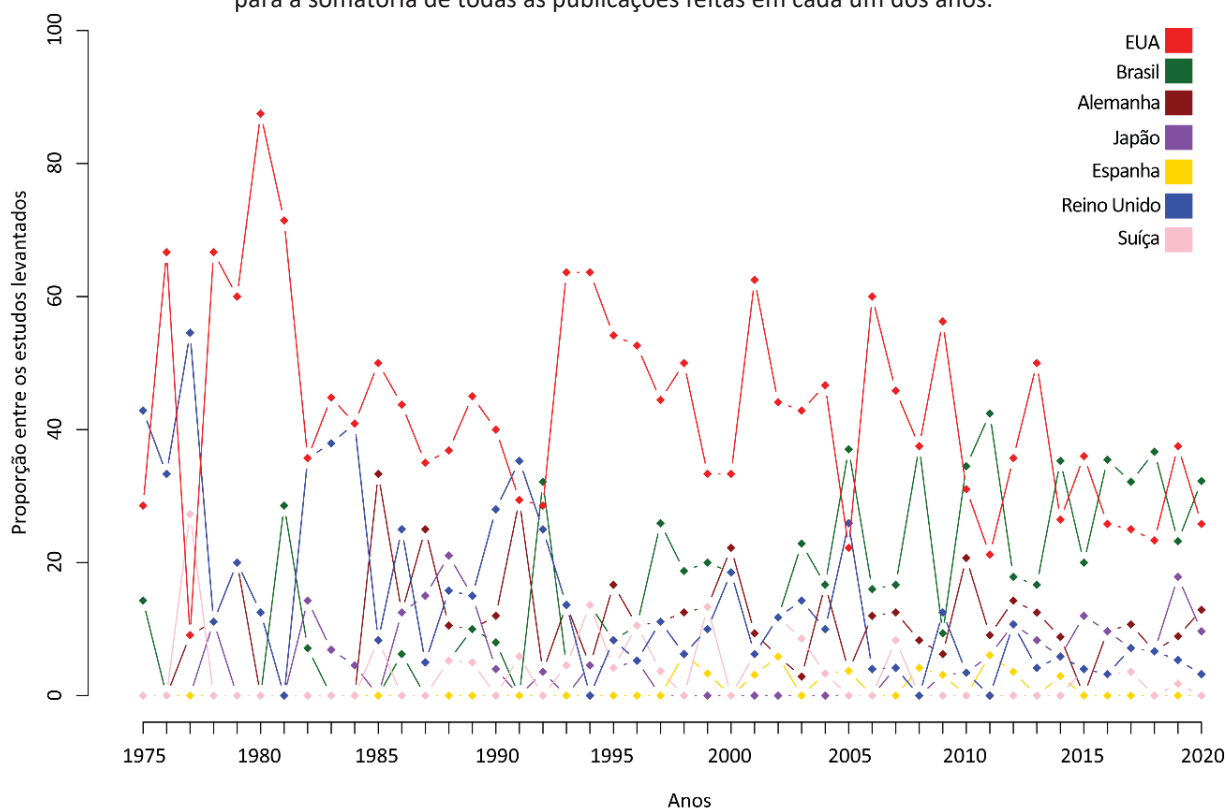
Quanto à proveniência dos autores correspondentes, 7 países foram os que mais se destacaram: 39.27% para o Estados Unidos, 18.27% para o Brasil, 12% para o Reino Unido, 10% para o Alemanha, 5.27% para o Japão, 3.18% para a Suíça e 1.18% para a Espanha. Dentre os outros 18 países de residência profissional detectados, nenhum alcançou 1% dos estudos. A distribuição dessa variável ao redor do mundo pode ser observada na FIGURA 3. Já a sua evolução ao longo dos anos para os sete países destacados acima pode ser visualizada na FIGURA 4.

FIGURA 3 - Mapa mundial (excluindo-se Antártica) colorido de acordo com a frequência de residência profissional de autores correspondentes de artigos publicados envolvendo Callitrichinae entre 1975 e 2020.



FONTE: o autor (2021)

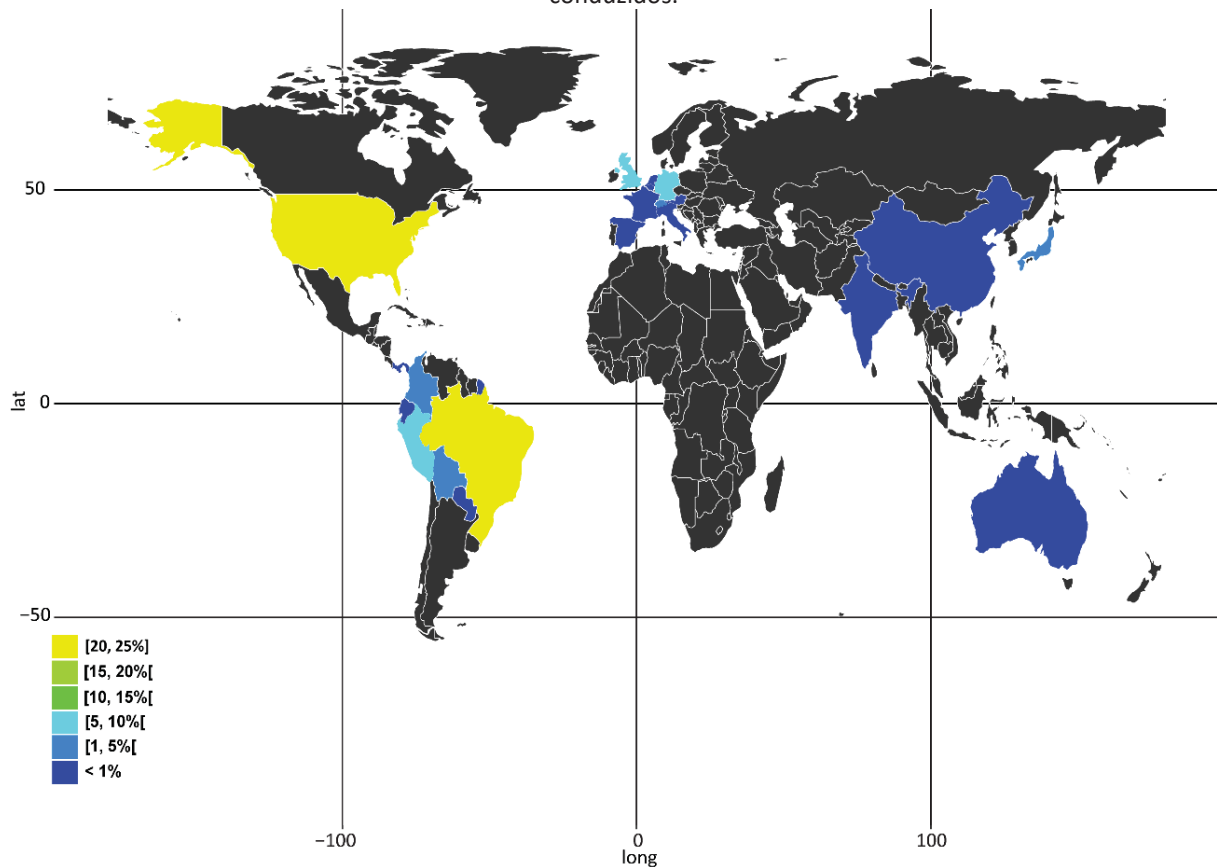
FIGURA 4 - Evolução das publicações envolvendo Callitrichinae feitas em cada um dos países de maior prevalência (ver legenda) de autores correspondentes entre 1975 e 2020. O eixo horizontal a série temporal aqui considerada, enquanto o eixo vertical representa a porcentagem de contribuição de cada um dos países para a somatória de todas as publicações feitas em cada um dos anos.



FONTE: o autor (2021)

Já no que diz respeito ao local em que os estudos com animais cativos ou de vida-livre foram conduzidos (não levando em consideração, portanto, estudos teóricos e/ou laboratoriais), apenas dois países são responsáveis por concentrar aproximadamente metade da produção científica: Estados Unidos com 23.5% e Brasil com 22.1%. Além destes, apenas outros três países alcançaram a marca de mais que 5% no que diz respeito a localidade em que os estudos foram conduzidos: Alemanha com 6.7%, Peru com 6.9% e Reino Unido com 8.7%. A distribuição dessa variável ao redor do mundo pode ser observada na FIGURA 5. Além disso, destaca-se o fato de nos países de distribuição natural dos Callitrichinae considerados no presente levantamento haver um predomínio significativo de estudos feitos com animais de vida livre (TABELA 4, $\chi^2 = 29.071$; g.l. = 12; $p \leq 0.05$).

FIGURA 5 - Mapa mundial (excluindo-se Antártica) colorido de acordo com a frequência dos locais em que os estudos com animais cativos ou de vida-livre, publicados entre 1975 e 2020 e envolvendo Callitrichinae, foram conduzidos.



FONTE: o autor (2021)

TABELA 4 – Proporção entre diferentes categorias de estudos publicados envolvendo Callitrichinae (com animais cativos, de vida-livre ou ambos, excluindo-se assim estudos teóricos e/ou laboratoriais) entre 1975 e 2020 de acordo com o local em que foram conduzidos, levando-se em consideração apenas os países de distribuição natural dos representantes da subfamília em questão.

País	Tipo do estudo		
	Cativos	Vida-livre	Misto
Bolívia	3.22%	96.77%	0
Brasil	24.18%	74.59%	1.22%
Colômbia	5.55%	94.44%	0
Equador	20%	80%	0
Panamá	0	100%	0
Paraguai	0	100%	0
Peru	5.19%	94.80%	0

1.3.1 Abrangência taxonômica, alvo dos estudos e especificidade

Dentre todos os artigos consultados, 81.2% tratavam de uma única espécie de Callitrichinae, 9.4% de duas ou mais espécies de um mesmo gênero da subfamília e 9.3% de espécies de diferentes gêneros. Callitrichinae (8.16%), *Callithrix jacchus* (33.12%),

Leontopithecus rosalia (5.17%), *Saguinus* (5.08%) e *Saguinus oedipus* (11.61%) representaram os táxons-alvo (os objetos de estudo) mais frequentes dentre os estudos aqui levantados. A frequência de todos os táxons-alvo dos artigos consultados no presente estudo pode ser observada na FIGURA 6, cuja predominância de *Callithrix jacchus* é o principal elemento a ser destacado. Já a frequência de cada táxon utilizado como principal objeto de estudo de acordo com a categoria (com animais cativos, de vida livre ou outros) pode ser consultada na TABELA 5. Ela mostra que enquanto *Callimico*, *Callithrix*, *Cebuella* e *Saguinus* são gêneros que quando colocados como o principal objeto de estudo de um determinado artigo são predominantemente estudados em cativeiro, representantes de *Leontopithecus* e *Mico* tomados como o principal objeto de estudo dos artigos são predominantemente pesquisados em contexto selvagem. Já estudos feitos considerando espécies de diferentes gêneros da subfamília, bem como comparando-as com espécies de outros grupos de Platyrrhini são feitos sobretudo em contexto teórico e/ou laboratorial.

FIGURA 6 - Frequência dos principais objetos de estudo dos artigos levantados no presente capítulo. As cores agrupam espécies de mesmo gênero, exceto a cor marrom que corresponde a Platyrrhini e a cor cinza que corresponde a Callitrichinae.

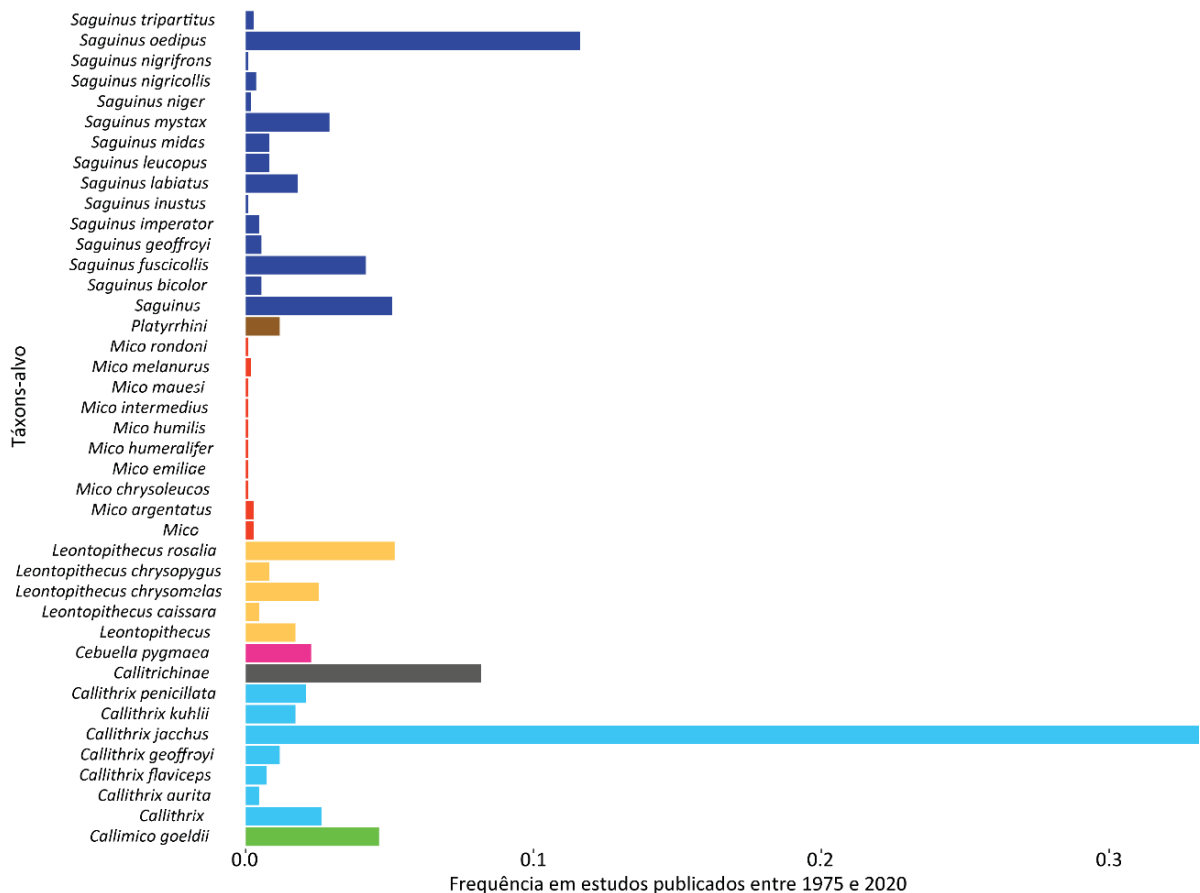


TABELA 5 – Frequência de táxons de Callitrichinae como táxon-alvo (uma única espécie ou mais de uma do mesmo gênero como principal objeto de estudo) de acordo com os tipos de estudo categorizados no presente capítulo. “Outros” corresponde a estudos teóricos e/ou laboratoriais.

Gênero	Cativos	Vida-livre	Misto	Outros
<i>Callimico</i>	47.05%	33.3%	0	19.6%
Callitrichinae	34.4%	16%	0	47.7%
<i>Callithrix</i>	71.86%	18.18%	0.21%	9.74%
<i>Cebuella</i>	56%	32%	0	12%
<i>Leontopithecus</i>	37.28%	47.45%	1.69%	13.55%
<i>Mico</i>	0	73.3%	0	26.6%
Platyrrhini	23.07%	61.53%	0	15.38%
<i>Saguinus</i>	53.2%	35.7%	0.91%	10.09%

A FIGURA 7, por sua vez, mostra a frequência das espécies de Callitrichinae agrupadas de acordo com as suas categorias de vulnerabilidade propostas pela IUCN (2020), com e sem a presença de *Callithrix jacchus*. Essa divisão foi feita pois, como podemos observar na FIGURA 8, há uma considerável desproporcionalidade na frequência de estudos com essa espécie em relação às demais do grupo. Além dela, *Saguinus oedipus*, *S. fuscicollis*, *Leontopithecus rosalia* e *Saguinus mystax* foram aquelas de maior predominância, respectivamente. Também vale ser ressaltado que o somatório das frequências ultrapassa 100% pois mais de uma espécie pode se fazer presente em um mesmo artigo (FIGURA 8).

FIGURA 7 – Frequência de espécies de Callitrichinae no conjunto de artigos levantados no presente trabalho, de acordo com o seu grau de ameaça de extinção (IUCN, 2020). Cada ponto representa uma categoria diferente da IUCN, tendo sido calculado a partir do somatório da frequência das espécies pertencentes a cada uma delas em meio aos artigos aqui levantados. (A) Gráfico com a presença de *Callithrix jacchus*. (B) Gráfico sem a presença de *Callithrix jacchus*.

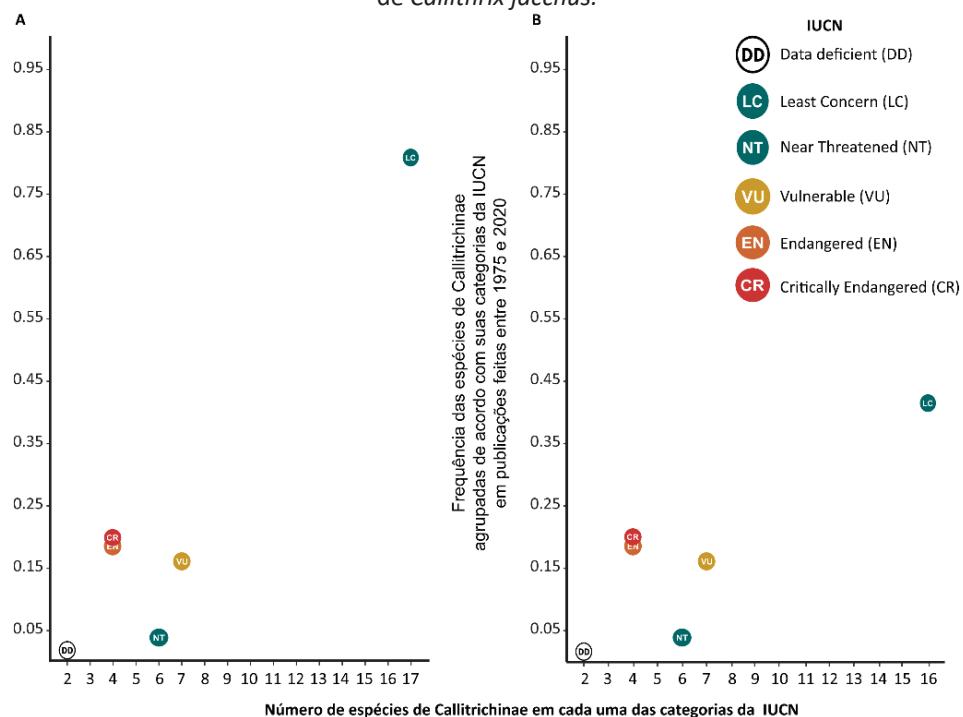
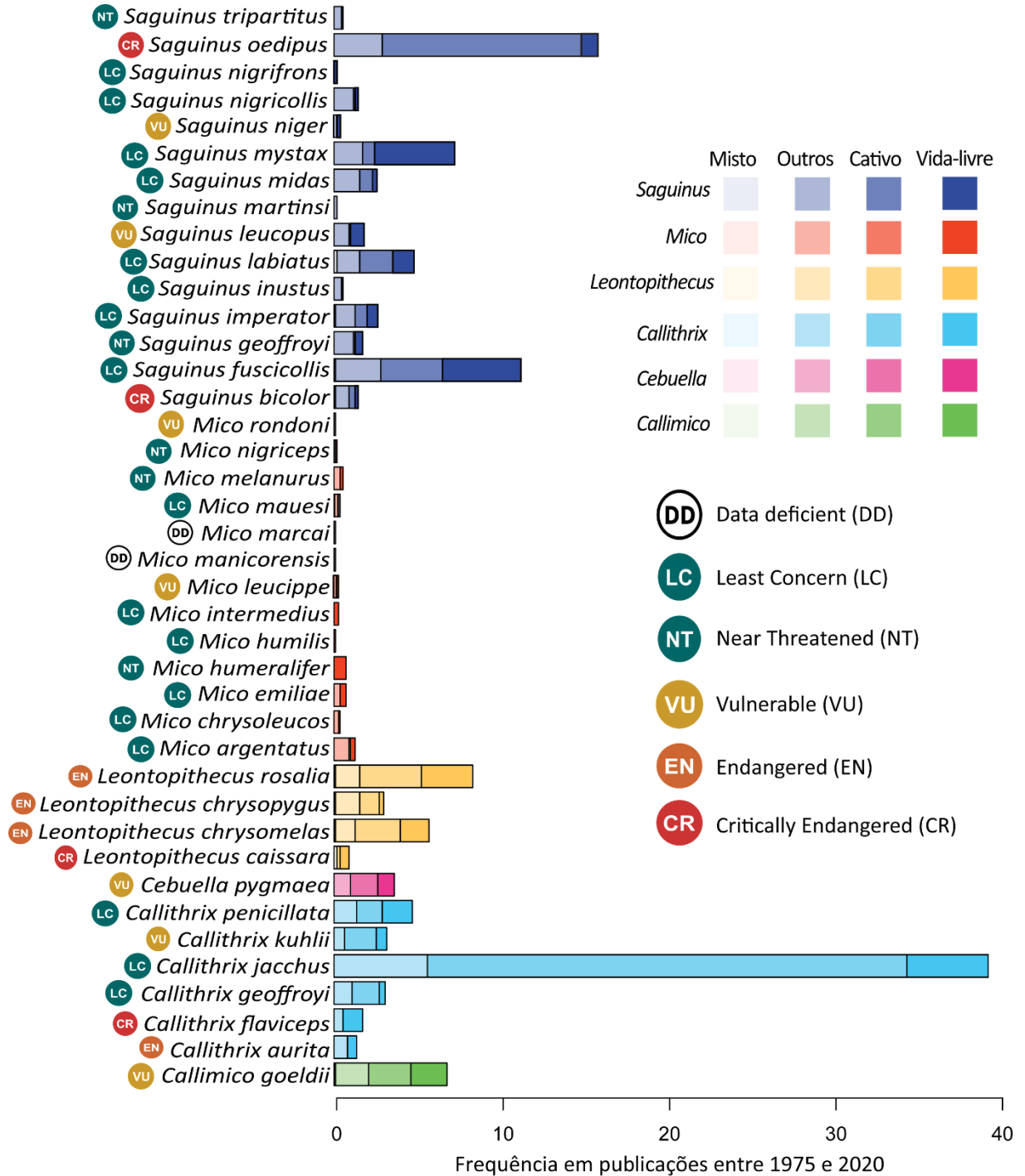


FIGURA 8 – Frequência (em porcentagem) das espécies de Callitrichinae no conjunto de artigos levantados no presente trabalho, de acordo com o tipo dos seus objetos de estudo (se lidavam com animais em vida-livre, cativo, um misto de ambos ou apenas com dados teóricos e/ou laboratoriais, aqui categorizados como “Outros”). Ao lado do nome de cada espécie consta também o símbolo referente ao seu respectivo grau de ameaça de extinção (IUCN, 2020).



FONTE: o autor (2021).

1.3.2 Áreas do conhecimento e temas abordados nos artigos

Elaborada a partir das palavras-chave de todos os artigos aqui levantados, a FIGURA 9 mostra de forma bem clara alguns dos tópicos e táxons que mais se destacam em termos de sua frequência. Destaca-se também o fato de uma única espécie (*Callithrix jacchus*, ou “common marmoset”) da família se mostrar tão frequente em detrimento das demais.

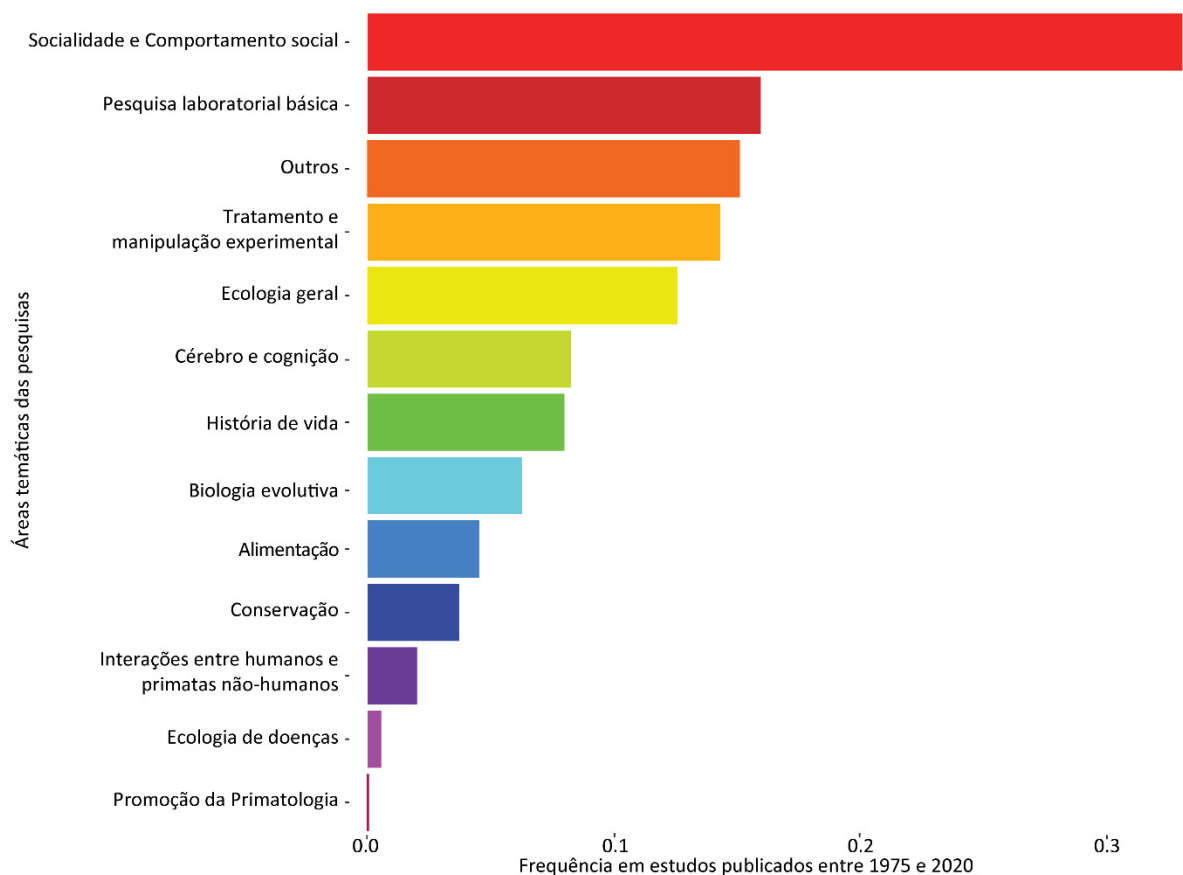
FIGURA 9 - Nuvem de palavras comparando a proporção das palavras-chave mais utilizadas em artigos publicados entre 1975 e 2020 envolvendo espécies de Callitrichinae.



FONTE: o autor (2021).

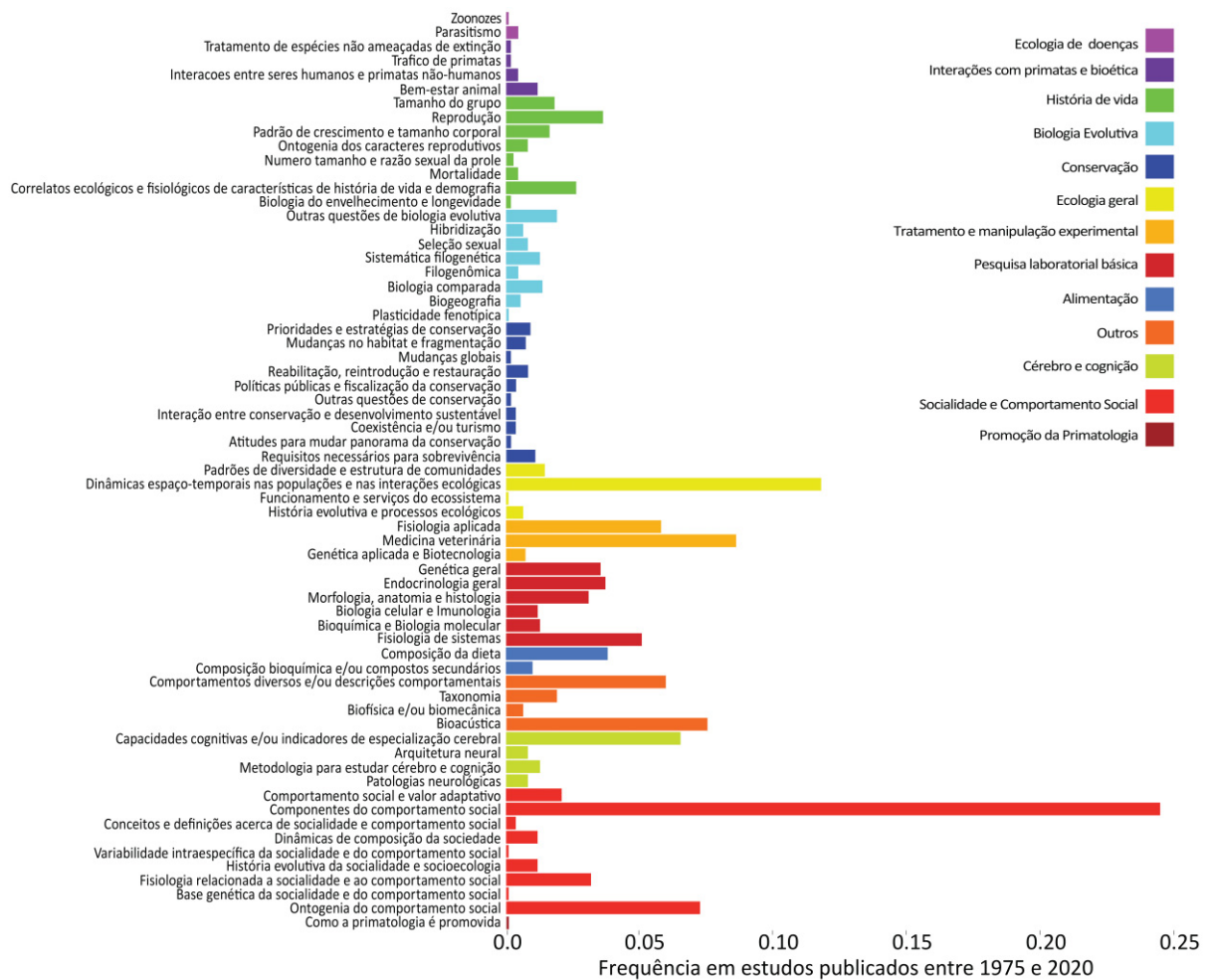
De acordo com a proposta de classificação adotada neste estudo, os temas mais frequentes em meio ao presente levantamento foram: *Socialidade e Comportamento Social*, *Pesquisa Laboratorial Básica*, *Tratamento e manipulação experimental* e *Ecologia Geral* (FIGURA 10). Em conjunto a estes, outra categoria que mostrou alta frequência é aquela denominada como *Outros*. Neste caso em específico, faz-se necessário observar a FIGURA 11, que evidencia a proporção entre os assuntos pesquisados dentro de cada um dos temas. Para a categoria em questão fica claro que assuntos como *Bioacústica* e *Comportamentos diversos e/ou descrições comportamentais* são aqueles de maior relevância. Vale ser destacado que no caso de ambas as variáveis (*Temas* e *Assuntos*), o somatório das frequências não é 100% uma vez que o conteúdo de um mesmo artigo pode pertencer a mais de uma categoria ao mesmo tempo.

FIGURA 10 - Frequência dos temas das publicações feitas entre 1975 e 2020 envolvendo Callitrichinae levantadas para o presente estudo.



FONTE: o autor (2021).

FIGURA 11 - Frequência dos assuntos (coloridos de acordo com os seus respectivos temas) das publicações feitas entre 1975 e 2020 envolvendo Callitrichinae levantadas para o presente estudo.



FONTE: o autor (2021).

1.4 DISCUSSÃO

A evolução do número de publicações ao longo dos últimos 45 anos indica uma tendência de crescimento (ver FIGURA 2). Picos de publicação, ao menos em parte, estão associados a volumes especiais exclusivamente sobre Callitrichinae em algumas das principais revistas de Primatologia. Um ótimo exemplo dentro deste contexto é o *Special Issue on Marmosets as a Translational Model for Aging Studies*, do *American Journal of Primatology* (ROSS; TARDIF, 2019). Dentro deste contexto, é interessante que futuros estudos avaliem se esse crescimento no número de artigos representa um crescimento líquido na quantidade de pesquisas feitas com estes animais, ou se é um produto do próprio crescimento no número

de cientistas formados ao longo deste mesmo intervalo de tempo (ver ABT, 2007; UNESCO, 2015; FAN; MA, 2018).

A observação de que mais de 70% dos estudos aqui levantados foram conduzidos com animais cativos, usando materiais extraídos a partir dos animais e/ou dados teóricos de espécies de Callitrichinae é semelhante ao que já havia sido relatado por Carlsson et al. (2004), que ao avaliarem a ordem Primates de forma geral já haviam detectado que mais da metade dos artigos eram produtos de pesquisas experimentais via métodos não-invasivos ou conduzidas a partir de estudos de cultivados de células de primatas *in vitro*. Isso indica que ainda hoje os esforços nos estudos de Primates derivam sobretudo de modelos e testes experimentais cuja aplicabilidade para seres humanos é mais imediata, ainda mais pelo fato por ambos serem parentes próximos sob a perspectiva evolutiva (BONTROP, 2001; SIBAL; SAMSON, 2001; GOODMAN; CHECK, 2002). Surpreendentemente, podemos dizer que a despeito do longo tempo em que naturalistas se dedicam a compreender os primatas (particularmente os africanos), a história natural de Callitrichinae, assim como de toda a ordem, ainda nos parece proporcionalmente pouco estudada. A isso provavelmente se relaciona o fato de estudos em vida livre serem mais demorados, mais dispendiosos financeiramente e em geral não serem fáceis de se publicar, diante de eventuais preferências para estudos em cativeiro, ou da maior praticidade de realização destes.

É interessante pontuar sobre a ausência de viés no que diz respeito ao gênero dos autores correspondentes dos artigos aqui levantados. Resultados anteriores, analisando esta variável na Primatologia de modo geral, indicam que a maioria dos primatologistas é identificado como mulher (ADDESSI et al., 2012). O que o presente estudo sugere é que, para isso ocorrer, outros grupos de primatas que não os Callitrichinae é que mais devem contribuir mais para a criação de tal viés. Os dados de localidade de residência profissional dos autores correspondentes, por sua vez, vão ao encontro de estudos anteriores ao apontar que a maior parte da pesquisa feita com espécies de Callitrichinae segue o mesmo padrão anteriormente detectado com Primates de modo geral, onde a maioria dos pesquisadores residem na América do Norte, Europa e no Japão (CARLSSON et al., 2004). O que provavelmente ocorre pelo fato de nestes locais haver políticas de apoio à pesquisa em estágios já mais consolidados, bem como uma forte tradição acadêmica de forma geral, inclusive nos estudos com primatas. Ambos os fatores são menos presentes, pelo menos de forma mais regular, em países ainda

em desenvolvimento, latino-americanos, como são os de distribuição natural dos *Callitrichinae*.

Por outro lado, também é necessário destacar que os presentes resultados apontam que pode não ser a forma mais adequada de dissertar esta questão enunciar que países em desenvolvimento são aqueles que apresentam a produção científica mais diversificada, extensa e regular em Primatologia (YAMAMOTO; JARRETA, 1999; CARLSSON et al., 2004). Isso até pode dar uma visão geral quando se fala das pesquisas com primatas, mas ignora o fato de que o padrão de pesquisa dos diferentes níveis taxonômicos do grupo também possui suas próprias particularidades, assim não abrangendo toda a complexidade deste fenômeno. Os próprios resultados do presente estudo corroboram isso, na medida em que o Brasil foi apontado como o segundo país no mundo com maior número de autores correspondentes das pesquisas envolvendo *Callitrichinae* (FIGURA 3). Além disso, se mesmo apresentando uma tendência de crescimento nos anos de 1990 o Brasil ainda ficava atrás de países europeus no que diz respeito à quantidade de publicações com primatas (JARRETA et al., 1997; YAMAMOTO; JARRETA, 1999), é razoável supor que já naquela época estes resultados poderiam representar pouco da perspectiva da produção científica brasileira.

Esta hipótese é respaldada pelos dados registrados a partir de 1995, quando o número de publicações com alguns primatas nativos do Brasil (como os *Callitrichinae*) já era maior do que na maioria dos outros países do mundo, sendo a mais notável exceção os EUA. Além disso, também podemos perceber que ao longo da última década o Brasil se colocou em grau de equivalência com este país no que diz respeito à proveniência dos autores correspondentes das pesquisas envolvendo *Callitrichinae* (FIGURA 4). Sugerimos, portanto, que futuros estudos que analisem o contexto de produção científica primatológica de maneira mais ampla também considerem, mesmo que de forma apenas introdutória, as especificidades que cada nível taxonômico traz consigo.

Soma-se a isto que o presente estudo também converge com registros anteriores de que pesquisas feitas com primatas em países de distribuição natural destes animais tendem a concentrar menos seus esforços de pesquisa em estudos laboratoriais, de cativeiro e/ou teóricos e mais em pesquisas feitas diretamente com os animais (TABELA 4), geralmente em contexto selvagem (FIGURA 5) e mais direcionadas para áreas como comportamento, ecologia e conservação (YAMAMOTO; JARRETA, 1999; CARLSSON et al., 2004). Da mesma forma, enquanto sugere que os animais destes países são proporcionalmente bem estudados

cientificamente, ou mesmo apresentam um razoável interesse das populações locais pela biologia dos animais que os cercam, também aponta para as dificuldades lá presentes no que diz respeito à obtenção dos fundos necessários para o estabelecimento de laboratórios mais sofisticados que são indispensáveis para algumas áreas de conhecimento mais aplicada e menos para estudos ecológicos e comportamentais (ver YAMAMOTO; JARRETA, 1999). Portanto, é possível supor que caso investimentos e políticas públicas de apoio à ciência mais constantes não sejam feitos nos países de distribuição natural dos Callitrichinae, a expansão dos temas de pesquisa em Primatologia ficará prejudicada nestes países. Assim, mesmo “possuindo” os recursos naturais, dificilmente eles serão capazes de se manter em algum grau de competitividade em relação aos laboratórios de países desenvolvidos, que avançam e muito provavelmente continuarão avançando em suas pesquisas nos diversos territórios ao redor do mundo.

O fato de táxons como *Callithrix jacchus*, *Saguinus* e *Saguinus oedipus* serem os mais frequentes objetos dos estudos aqui levantados (FIGURA 6) é outro fruto do fenômeno das pesquisas envolvendo determinados primatas se concentrarem fortemente em questões de ciência aplicada (genética, fisiologia, biotecnologia, microbiologia, entre outros), cujos resultados muitas vezes são de interesse imediato para os seres humanos. Isso fica muito claro de acordo com os resultados da FIGURA 8 e TABELA 5, que mostram o amplo predomínio de estudos teóricos e/ou laboratoriais, ou com animais cativos, em detrimento de estudos de história natural no caso destes táxons. Além disso, é razoável supor que relacionado a este predomínio o próprio fato da maioria dos estudos aqui levantados conter uma única espécie como seu principal objeto de estudo também represente outro “subproduto” deste fenômeno.

Quando se fala de Primates como um todo (e particularmente dentro do contexto das pesquisas biomédicas, fisiológicas e veterinárias), boa parte dos testes são feitos com táxons específicos que tradicionalmente respondem bem às suas questões de interesse. Por exemplo, *Chlorocebus aethiops* (uma das espécies de primatas mais estudadas do mundo; ver CARLSSON et al., 2004) historicamente foi utilizada como uma das principais fontes comerciais de células renais (RHIM et al., 1969) para investigações bioquímicas e virológicas, o que naturalmente contribuiu para sua predominância em estudos de enfoque em procedimentos realizados *in vitro* (CARLSSON et al., 2004). Outras espécies de Catarrhini largamente pesquisadas cientificamente ao redor do mundo, como *Macaca fascicularis* e *M. mulata* (ver

FRIDMAN; POPOVA, 1983), são outros bons exemplos nesse sentido, na medida em que já sabemos que são ótimos modelos principalmente para diversas questões de neurociência ou de doenças de origem zoonótica, como a AIDS (CARLSSON et al., 2004).

Em Callitrichinae, táxons como os destacados anteriormente parecem seguir este mesmo padrão. *Callithrix jacchus* e espécies de *Saguinus*, por exemplo, são modelos clássicos para uma série de questões dentro deste contexto: história de vida e biologia do envelhecimento (TARDIF, 2019), neurociência (PRINS et al., 2017), toxicologia (ZÜHLKE; WEINBAUER, 2003), bem como de uma série de doenças humanas em geral (WOLFE; DEINHARDT, 1978; CARRION; PATTERSON, 2012; CLAPP, 2018). Guardadas as devidas proporções, isso também provavelmente se aplica para outros táxons dentro da subfamília. Além disso, é possível supor que o próprio predomínio de estudos feitos com animais cativos para a maioria dos táxons (TABELA 5) também deve contribuir para este padrão de maior especificidade taxonômica dentro de cada um dos artigos. Isso porque santuários de primatas distribuídos ao redor do mundo se concentram principalmente em torno de algumas espécies em particular (ROSS; LEINWAND, 2020) e consideramos provável que o mesmo ocorra com outros ambientes de cativeiro, mesmo que em menor grau. É interessante que futuros estudos explorem esta questão a fim de confirmar ou descartar tal hipótese.

Por outro lado, há de se destacar também o predomínio de estudos feitos com animais selvagens que existe para táxons como *Leontopithecus*, *Mico* e *Platyrrhini*. O primeiro dos gêneros tem sua própria história a parte no contexto das pesquisas envolvendo Callitrichinae. Historicamente colocado com um dos principais símbolos da fauna brasileira, *Leontopithecus rosalia* chegou muito próximo da extinção na natureza na década de 1960 e sua população em cativeiro, com baixa reprodução e sobrevivência, ainda não estava bem estabelecida naquela época. A partir da década de 1970, após muitos esforços, a população cativa começou a crescer e a Reserva Biológica Poço das Antas (Rio de Janeiro, Brasil) foi criada especialmente para proteger a espécie. Dessa forma, já a partir da década de 1980 pesquisas de longo prazo sobre demografia e socioecologia dessa espécie foram iniciadas, além de esforços de educação ambiental, participação da comunidade local e programas de reintrodução de animais nascidos em cativeiro se manterem contínuos desde então. Mais detalhes a este respeito podem ser encontrados na obra de Kierulff et al. (2012). Deste modo, o que vale ser destacado aqui é que todo este contexto muito provavelmente acabou contribuindo tanto para que no gênero em questão observemos o predomínio de estudos feitos em contexto

selvagem, bem como para *Leontopithecus rosalia* ser uma das espécies mais estudadas de forma geral em toda a subfamília (FIGURAS 6 e 8).

Já no caso de *Mico*, o próprio fato de ser um gênero relativamente pouco estudado (como mostram as FIGURAS 6 e 8) e contar com muitas espécies apenas recentemente reconhecidas (VAN ROOSMALEN et al., 1998; SENA et al., 2002; RYLANDS et al., 2009; FERRARI et al., 2010; RYLANDS et al., 2012; GARBINO, 2014) deve contribuir para o predomínio de estudos em ambiente selvagem. Por pouco ainda se conhecer sobre os dados fundamentais da biologia e ecologia destes animais, expedições de campo destinadas a estudá-los ganham ainda mais importância. Isso porque consideramos que trabalhos desenvolvidos no campo desempenham um papel fundamental tanto na pesquisa, mas também no monitoramento e na conservação dos primatas, especialmente daqueles que ainda são pouco conhecidos cientificamente. Da mesma forma, com a maioria das espécies do gênero em questão se distribuindo em locais remotos, pouco populosos e de ainda difícil acesso (RYLANDS et al., 2009; BUCKNER et al., 2015; SILVA et al., 2018; SILVA et al., 2020), provavelmente não houve tempo hábil para que seres humanos as alocassem em recintos de cativeiro ao redor do mundo, o que se traduziria em um número também maior de estudos realizados com estes animais, conforme os presentes resultados também apontam.

Por fim, o fato de no caso do táxon Platyrrhini (aqui codificado como todo artigo que comparava uma espécie de Callitrichinae com outra de outros grupos de primatas neotropicais) também ter sido detectada uma predominância de estudos feitos com animais de vida livre, a mesma linha de pensamento se aplica. Na verdade, aqui o que provavelmente ocorre é exatamente o contrário. Pelo fato de muitas espécies de primatas neotropicais, incluindo as de Callitrichinae, ocorrerem em simpatria umas com as outras, constituindo assim comunidades bastante diversas e muitas vezes independentemente de existir um próximo parentesco evolutivo (ver RYLANDS, 1987; BOURLIÈRE, 1985; BUCKNER et al., 2015), é natural que estudos fazendo esse tipo de comparação sejam mais frequentes em contexto selvagem do que no cativeiro.

Ao direcionarmos nosso foco para a distribuição de estudos entre cada uma das espécies da subfamília (FIGURA 7), o mesmo padrão encontrado para grupos de primatas em geral se faz presente. Isto é, com apenas algumas poucas espécies concentrando a maioria dos estudos levantados (CARLSSON et al., 2004; BEZANSON; MCNAMARA, 2019). No caso de Callitrichinae aqui essa concentração se mostrou distribuída em torno principalmente das

espécies *Callithrix jacchus*, *Saguinus oedipus*, *S. fuscicollis*, *S. mystax* e *Leontopithecus rosalia*, todas representantes dos gêneros que são, justamente, os mais estudados também (TABELA 5). Especialmente para *Callithrix jacchus* e *Saguinus oedipus*, a mesma linha de raciocínio dissertada anteriormente (sobre o predomínio de estudos com animais cativos e/ou de ciência aplicada) provavelmente também pode explicar sua alta frequência de modo geral, principalmente ao observarmos que a maioria dos estudos conduzidos com essas duas espécies contavam com animais em cativeiro (FIGURA 8). Para *Callithrix jacchus* também deve ser ressaltado que sua forte prevalência em meio aos presentes resultados, desproporcional em relação às todas as outras espécies do grupo, pode ter criado algum tipo de viés nas em algumas das presentes interpretações. De qualquer forma, as outras três espécies (*S. fuscicollis*, *S. mystax* e *Leontopithecus rosalia*) possuem a maioria de seus estudos conduzidos com animais selvagens. No caso de *Leontopithecus rosalia* isso já foi discutido e o mesmo parece ocorrer com as duas espécies de *Saguinus* (*S. fuscicollis* e *S. mystax*). São ambas espécies que há mais de três décadas contam com contínuos estudos e monitoramentos em ambiente natural (GARBER et al., 1993; GOLDIZEN et al., 1996; SAVAGE et al., 1996), o que contribui para um acúmulo de conhecimento a seu respeito até os dias de hoje.

Proporcionalmente em relação ao número de espécies que cada gênero possui, *Callimico goeldi* e *Cebuella pygmaea* (únicas representantes atuais de seus respectivos gêneros) estão entre aquelas que mais concentram estudos em toda a subfamília. São também duas das poucas espécies que mostram um certo equilíbrio na quantidade de estudos laboratoriais e/ou teóricos, com animais de vida-livre e cativos (FIGURA 8). Isso provavelmente se relaciona ao fato de serem espécies que contam tanto com estações de estudos a longo prazo em ambiente selvagem (SOINI, 1982; 1987; FERRARI, 2009; DE LA TORRE et al., 2009; PORTER; GARBER, 2009; RYLANDS et al., 2009), como por constarem em ambientes de cativeiro em diversos países. Além disso, *Callimico goeldii* ainda conta com algumas particularidades reprodutivas em relação aos demais Callitrichinae (ver MARTIN, 2012) que a transforma não somente em uma das espécies mais estudadas, mas também em um dos táxons mais visados como principal objeto de estudo de cada um dos artigos (FIGURA 6).

Através dos presentes resultados também pudemos obter uma noção a respeito da relação entre a quantidade de pesquisas de cada uma das espécies com o seu respectivo grau de ameaça de extinção (FIGURA 7). Nos parece evidente que não existe aí uma causalidade

imediate, sobretudo pelo fato das espécies mais pesquisadas pertencerem diferentes categorias de extinção (por exemplo *Callithrix jacchus* como “LC”, *Leontopithecus rosalia* como “EN” e *Saguinus oedipus* como “CR”). Por outro lado, os presentes resultados também deixam bem claro que a maioria das espécies aqui levantadas que se encontram criticamente ameaçadas de extinção (três das quatro, *Callithrix flaviceps*, *Leontopithecus caissara* e *Saguinus bicolor*) constam entre as menos estudadas de seus respectivos gêneros. O que demonstra que, por mais que esforços sejam feitos e possam ter crescido nos últimos anos para cada uma dessas espécies, muito ainda precisa ser feito, em termos de contribuição científica, a fim de melhor possibilitarmos a conservação das mesmas.

Isso talvez se relacione também com a frequência relativamente baixa de *assuntos* relacionados à *Conservação* detectada em meio ao presente levantamento. A propósito, os resultados a respeito dos *temas* e *assuntos* (FIGURAS 9, 10 e 11) acabam corroborando muito do que já foi dissertado anteriormente. Por exemplo, apresentando uma série de características sócio-reprodutivas que se destacam em meio aos demais primatas (ver MARTIN, 2012), não é surpreendente que entre as pesquisas envolvendo espécies de Callitrichinae este tema e seus assuntos correlatos estejam entre os mais frequentes. Da mesma forma, o próprio fato de muitas espécies da subfamília serem estudadas principalmente em cativeiro pode favorecer este e outros temas. Neste caso em específico, destaca-se o fato de as condições do cativeiro favorecerem a observação e o registro do comportamento animal, possibilitando que estudos a este respeito se tornem mais frequentes na literatura especializada, refletindo também na maior frequência de assuntos como *Comportamentos diversos e/ou descrições comportamentais*. *Pesquisa Laboratorial Básica*, *Tratamento e manipulação experimental* e *Cérebro e Cognição* são todos outros bons exemplos de temas em que uma parcela considerável dos estudos está associada ao fato de Callitrichinae serem principalmente estudados em cativeiro. Da mesma forma, não é de todo modo surpreendente que assuntos pertencentes a cada um destes temas constam também entre os mais estudados em Primates (CARLSSON et al., 2004). A FIGURA 11 nos mostra outros bons exemplos para cada um destes casos, em que a associação entre condição de cativeiro e assunto da pesquisa se torna muito clara.

Por outro lado, é válido destacar que alguns temas têm um maior potencial de se dividir entre estudos teóricos, feitos em cativeiro ou em contexto selvagem, o que deve ter contribuído para sua maior frequência no presente levantamento. Novamente o próprio tema

de *Socialidade e Comportamento Social* acaba servindo como um ótimo exemplo, sobretudo ao analisarmos que seus assuntos podem ser explorados sob diversas perspectivas, quase que independentemente do formato do estudo (considerando as categorias mencionadas anteriormente). Já assuntos dentro de *Alimentação, Ecologia Geral e História de vida* são todos em que uma relação mais clara com estudos em ambientes naturais pode ser imaginada, mas que também podem ser explorados em ambientes de cativeiro. Dentro deste contexto, relacionando estes resultados ao texto de Setchell (2013), principal referência utilizada na presente categorização de *temas* e *assuntos*, fica claro que nem todas as “10 grandes questões” da Primatologia têm sido pesquisadas sob o mesmo esforço em Callitrichinae. É claro que, se tratando apenas de uma subfamília de primatas, os presentes achados não se aplicam totalmente ao nível de toda a ordem.

Da mesma forma, há de se considerar a possibilidade de que a metodologia aqui utilizada para efetuar o levantamento dos artigos pode ter criado alguns vieses na distribuição de frequência da categoria dos estudos, bem como na frequência dos tópicos mais pesquisados. Se somarmos a isso a observação pessoal de que a classificação dos temas e assuntos de cada artigo ter se mostrado no mínimo mais difícil do que se imaginava inicialmente, torna-se ainda mais evidente a importância de se considerar tais ressalvas. De qualquer modo, consideramos que os presentes resultados representam primeiros bons indícios a fim de compreendermos de que modo ocorre o uso de espécies de Callitrichinae em pesquisas científicas e até que ponto eles se relacionam aos padrões de pesquisa associados a primatas como um todo.

1.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo delineamos de forma inédita a maneira pela qual espécies de Callitrichinae são estudadas atualmente e como elas foram pesquisadas ao longo dos últimos 45 anos. Partindo daí, uma de nossas principais sugestões é que descrições pormenorizadas deste histórico de pesquisa sejam feitas especificamente para cada um dos países em que espécies de Callitrichinae estão distribuídas, especialmente naqueles em que elas são nativas. Além disso, tomando como premissa que para conservar uma espécie é necessário conhecê-la, fica evidente que no caso de determinados táxons desta subfamília ainda falhamos em ambos os aspectos. Nesse sentido, esperamos que os resultados e procedimentos aqui

adotados possam ser usados como base para futuros avanços em pesquisas envolvendo primatas, bem como para aplicações de cunho conservacionista. Acreditamos que isso representaria um sinal de que tanto a nossa provocação foi concretizada e que os resultados, por mais que ainda caibam melhorias, já são suficientemente claros, objetivos e prontamente aplicáveis aos contextos anteriormente dissertados.

REFERÊNCIAS

- ABT, H. A. The publication rate of scientific papers depends only on the number of scientists. **Scientometrics**, v. 73, n. 3, p. 281–288, 2007.
- ADDESSI, E.; BORGI, M.; PALAGI, E. Is primatology an equal-opportunity discipline? **PLoS ONE**, v. 7, n. 1, p. 1–6, 2012.
- ALTMANN, J. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. **Behaviour**, v. 49, n. 3, p. 227–267, 1974. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/4533591>>.
- BEHIE, Alison M.; TEICHROEB, Julie A.; MALONE, Nicholas (Ed.). **Primate Research and Conservation in the Anthropocene**. Cambridge University Press, 2019..
- BEZANSON, M.; MCNAMARA, A. The what and where of primate field research may be failing primate conservation. **Evolutionary Anthropology**, v. 28, n. 4, p. 166–178, 2019.
- BONTROP, R. E. Non-human primates: Essential partners in biomedical research. **Immunological Reviews**, v. 183, p. 5–9, 2001.
- BOURLIÈRE, F. Ç. Primate communities: Their structure and role in tropical ecosystems. **International Journal of Primatology**, v. 6, n. 1, p. 1–26, 1985.
- BUCKNER, J. C.; LYNCH ALFARO, J. W.; RYLANDS, A. B.; ALFARO, M. E. Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 82, n. PB, p. 413–425, 2015. Elsevier Inc. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2014.04.031>>. .
- CARRION JR, Ricardo; PATTERSON, Jean L. An animal model that reflects human disease: the common marmoset (*Callithrix jacchus*). **Current opinion in virology**, v. 2, n. 3, p. 357-362, 2012.
- CARLSSON, H. E.; SCHAPIRO, S. J.; FARAH, I.; HAU, J. Use of primates in research: A global overview. **American Journal of Primatology**, v. 63, n. 4, p. 225–237, 2004.
- CHAPMAN, C. A.; PERES, C. A. Primate conservation in the new millennium: The role of scientists. **Evolutionary Anthropology**, v. 10, n. 1, p. 16–33, 2001.

CLAPP, Neal K. **A Primate Model for the Study of Colitis and Colonic Carcinoma The Cotton-Top Tamarin (*Saguinus oedipus*)**. CRC Press, 2018.

DE LA TORRE, Stella; YÉPEZ, Pablo; SNOWDON, Charles T. Conservation status of pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*) in Ecuador. In: **The Smallest Anthropoids**. Springer, Boston, MA, 2009.

ESTRADA, A.; GARBER, P. A.; RYLANDS, A. B.; et al. Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. **Science Advances**, v. 3, n. 1, 2017.

FAN, P. F.; MA, C. Extant primates and development of primatology in China: Publications, student training, and funding. **Zoological research**, v. 39, n. 4, p. 249–254, 2018.

FEDIGAN, L. M. Science and the Successful Female: Why There Are So Many Women Primatologists. **American Anthropologist**, v. 96, n. 3, p. 529–540, 1994.

FELLOWS, Ian et al. Package 'wordcloud'. 2018.

FERRARI, Stephen F. Conservation of the Marmosets and Callimicos. In: **The Smallest Anthropoids**. Springer, Boston, MA, 2009. p. 465-477.

FERRARI, Stephen F. et al. Rondon's marmoset, *Mico rondoni* sp. n., from southwestern Brazilian Amazonia. **International Journal of Primatology**, v. 31, n. 5, p. 693-714, 2010.

FRIDMAN, E. P.; POPOVA, V. N. Species of the genus *Macaca* (Cercopithecidea, primates) as research subjects in modern biology and medicine. **Journal of medical primatology**, v. 12, n. 6, p. 287-303, 1983.

GARBER, Paul A. et al. Demographic and reproductive patterns in moustached tamarin monkeys (*Saguinus mystax*): implications for reconstructing platyrrhine mating systems. **American Journal of Primatology**, v. 29, n. 4, p. 235-254, 1993.

GARBER, Paul A. Distinguished primatologist address—moving from advocacy to activism: Changing views of primate field research and conservation over the past 40 years. **American journal of primatology**, v. 81, n. 9, p. e23052, 2019.

GARBINO, G. S. T. The taxonomic status of *Mico marcai* (Alperin 1993) and *Mico manicorensis* (van Roosmalen et al. 2000)(Cebidae, Callitrichinae) from southwestern Brazilian Amazonia. **International Journal of Primatology**, v. 35, n. 2, p. 529-546, 2014.

GOLDIZEN, A. W. et al. Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: Evidence from a thirteen-year study of a marked population. **American Journal of Primatology**, v. 38, n. 1, p. 57-83, 1996.

GOODMAN, S.; CHECK, E. The great primate debate. **Nature**, v. 417, n. 6890, p. 684–687, 2002.

HANNIBAL, W.; RENON, P.; FIGUEIREDO, V. V.; et al. Trends and biases in scientific literature

about marmosets, genus *Callithrix* (Primates, Callitrichidae): Biodiversity and conservation perspectives. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 14, n. 4, p. 529–538, 2019.

HARAWAY, Donna Jeanne. **Primate visions: Gender, race, and nature in the world of modern science**. Psychology Press, 1989.

IUCN. **The IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2020-3.
<https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 07/01/2020.

KAPPELER, Peter M.; VAN SCHAIK, Carel P. **Cooperation in primates and humans**. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2006.

KIERULFF, M. C. M.; RUIZ-MIRANDA, C. R.; DE OLIVEIRA, P. P.; et al. The Golden lion tamarin *Leontopithecus rosalia*: A conservation success story. **International Zoo Yearbook**, v. 46, n. 1, p. 36–45, 2012.

KINZEY, Warren G. **Evolution of human behavior: primate models**. Suny Press, 1987.

MARTIN, R. D. Reproductive characteristics of New World monkeys. **International Zoo Yearbook**, v. 46, n. 1, p. 95–108, 2012.

MOHER, D.; LIBERATI, A.; TETZLAFF, J.; et al. Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. **PLoS Medicine**, v. 6, n. 7, 2009.

MORRIS, Desmond. **The naked ape: A zoologist's study of the human animal**. Random House, 1967.

PORTER, Leila M.; GARBER, Paul A. Social behavior of callimicos: mating strategies and infant care. In: **The Smallest Anthropoids**. Springer, Boston, MA, 2009. p. 87–101.

PRINS, Noeline W. et al. Common marmoset (*Callithrix jacchus*) as a primate model for behavioral neuroscience studies. **Journal of neuroscience methods**, v. 284, p. 35–46, 2017.

REES, A. Reflections on the field: Primatology, Popular Science and the Politics of Personhood. **Social Studies of Science**, v. 37, n. 6, 2007.

RHIM, John S. et al. Biological characteristics and viral susceptibility of an African green monkey kidney cell line (Vero). **Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine**, v. 132, n. 2, p. 670–678, 1969.

ROSS, C. N.; TARDIF, S. D. (EDS.). Special Issue on Marmosets as a Translational Model for Aging Studies, do American Journal of Primatology. **American Journal of Primatology**. v. 81, p.e22884, 2019.

ROSS, S. R.; LEINWAND, J. G. A review of research in primate sanctuaries. **Biology Letters**, v. 16, n. 4, 2020.

RYLANDS, A. B. Primate communities in Amazonian forests: their habitats and food resources. **Experientia**, v. 43, n. 3, p. 265–279, 1987.

RYLANDS, Anthony B.; COIMBRA-FILHO, Ademar F.; MITTERMEIER, Russell A. The systematics and distributions of the marmosets (*Callithrix*, *Callibella*, *Cebuella*, and *Mico*) and callimico (*Callimico*) (*Callitrichidae*, *Primates*). In: **The smallest anthropoids**. Springer, Boston, MA, 2009.

RYLANDS, A. B.; MITTERMEIER, R. A.; SILVA JR, J. S. Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. **International Zoo Yearbook**, v. 46, n. 1, p. 11-24, 2012.

SAVAGE, Anne et al. Demography, group composition, and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. **American Journal of Primatology**, v. 38, n. 1, p. 85-100, 1996.

SENA, Leonardo et al. Mitochondrial COII gene sequences provide new insights into the phylogeny of marmoset species groups (*Callitrichidae*, *Primates*). **Folia Primatologica**, v. 73, n. 5, p. 240-251, 2002.

SETCHELL, J. M. Editorial: The Top 10 Questions in Primatology. **International Journal of Primatology**, v. 34, n. 4, p. 647–661, 2013.

SIBAL, L. R.; SAMSON, K. J. Nonhuman primates: A critical role in current disease research. **ILAR Journal**, v. 42, n. 2, p. 74–84, 2001.

SILVA, Felipe Ennes et al. New insights into the distribution and conservation status of the Golden-White Tassel-Ear Marmoset *Mico chrysoleucos* (*Primates*, *Callitrichidae*). **Primates**, v. 59, n. 4, p. 347-353, 2018.

SILVA, Felipe Ennes et al. The Roosevelt–Rondon expedition marmoset *Mico marcai*: unveiling the conservation status of a Data Deficient species. **Oryx**, v. 54, n. 4, p. 539-545, 2020.

SOINI, Pekka. Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. **Folia Primatologica**, v. 39, n. 1-2, p. 1-21, 1982.

SOINI, P. Sociosexual behavior of a free-ranging *Cebuella pygmaea* (*Callitrichidae*, *platyrrhini*) troop during postpartum estrus of its reproductive female. **American Journal of Primatology**, v. 13, n. 3, p. 223-230, 1987.

STRIER, Karen B. Myth of the typical primate. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 37, n. S19, p. 233-271, 1994.

STRIER, K. B. Why Anthropology Needs Primatology. **General Anthropology**, v. 18, n. 1, 2011.
STRUM, Shirley C.; FEDIGAN, Linda Marie (Ed.). **Primate encounters: models of science, gender, and society**. University of Chicago Press, 2000.

TARDIF, S. D. Marmosets as a translational aging model—Introduction. **American Journal of Primatology**, v. 81, n. 2, p. 2018–2020, 2019.

TUTTLE, R. Global Primatology in a New Millennium. **International Journal of Primatology**, v. 19, n. 1, p. 1–12, 1998.

UNESCO. **UNESCO Science Report: towards 2030**. 2015.

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

WOLFE, L. G.; DEINHARDT, F. Overview of viral oncology studies in Saguinus and Callithrix species. **Primates in Medicine**, v. 10, p. 96-118, 1978.

WRANGHAM, R. The international primatological society as a coalition: Primatologists and the future of primates. **International Journal of Primatology**, v. 29, n. 1, p. 3–11, 2008.

YAMAMOTO, M. E.; JARRETA, I. T. D. Comparison of primatological literature in Latin American, European and African countries. **International Journal of Primatology**, v. 20, n. 2, p. 281–290, 1999.

ZÜHLKE, U.; WEINBAUER, G. The common marmoset (*Callithrix jacchus*) as a model in toxicology. **Toxicologic pathology**, v. 31, n. 1_suppl, p. 123-127, 2003.

**CAPÍTULO 2 - REDESCRIÇÃO UNIFICADA PARA OS COMPORTAMENTOS DE
LEONTOPITHECUS (CEBIDAE: CALLITRICHINAE): UMA PROPOSTA DE PADRONIZAÇÃO PARA
A REDAÇÃO DOS SEUS COMPORTAMENTOS**

RESUMO

Embora seja uma ferramenta de pesquisa historicamente consolidada, variações entre etogramas de um mesmo táxon, bem como nas definições de seus comportamentos, ainda se fazem presentes e dificultam as comparações entre diferentes estudos, atrapalhando o aprimoramento da nossa compreensão acerca do comportamento animal. Consequentemente, em vez de agregarem uns aos outros, o que representaria um real incremento de conhecimento proporcionado por cada pesquisa, muitos estudos descritivos comportamentais acabam permanecendo desconectados. Uma possibilidade que se apresenta como uma solução dentro deste contexto é a padronização da redação e terminologia comportamental utilizada em etogramas e outras categorias de listas de comportamentos. *Leontopithecus* (Cebidae: Callitrichinae), é um dos representantes de um grupo que parece representar o objeto ideal para este tipo de abordagem, sobretudo por apresentar poucas propostas de etogramas abrangentes para as suas espécies, ao mesmo tempo que conta com diversas propostas descritivas de maneira isolada. Dentro deste contexto, o objetivo deste capítulo consiste em realizar uma revisão da literatura comportamental usando o gênero *Leontopithecus* como modelo, testando-se a possibilidade de criar um texto unificado para as descrições de seus comportamentos que possa ser utilizado para os demais representantes de Callitrichinae. Partindo de um conjunto de descrições em que *Leontopithecus rosalia* se mostrou a espécie mais frequente e que a maioria destas descrições foi baseada em observações de espécimes cativos, um total de 66 eventos comportamentais foi inicialmente coletado, até então categorizados sob 82 títulos diferentes. Após a combinação entre estas descrições, tanto o número total de eventos comportamentais como de suas respectivas titulações, diminuiu para 44, distribuídos em 11 estados. Desta quantidade de eventos presente na lista final de comportamentos, 52% contaram com descrições feitas a partir de pelo menos duas espécies diferentes de *Leontopithecus* e, para pelo menos 85%, foram encontradas descrições comportamentais similares feitas a partir da observação de representantes de outras linhagens de Callitrichinae. Isso indica que a presente proposta de redescrição, desde que continue sendo retrabalhada e aprimorada, tem o potencial de ser usada como uma base comparável para futuros estudos que venham a analisar os comportamentos das espécies dessa subfamília. Da mesma forma, concluímos que descrições mais completas como as que foram propostas neste capítulo, podem nos auxiliar a melhor avaliar como os comportamentos se distribuem no grupo e foram moldados ao longo da evolução, bem como permitem que pesquisadores de diferentes especialidades possam trabalhar em conjunto no sentido de construir descrições mais completas do comportamento destes animais.

Palavras-chave: Etologia. Etograma. Primatas Neotropicais. Metodologia comportamental.

ABSTRACT

Although it is a historically consolidated research tool, variations between ethograms of the same taxon and the definitions of its behaviors are still present and make comparisons between different studies complex, hindering the improvement of our understanding of animal behavior. Consequently, instead of aggregating each other, representing an actual increase in knowledge provided by each research, many descriptive behavioral studies end up being disconnected. One possibility that presents itself as a solution within this context is the standardization of the behavioral terminology used in ethograms and other categories of behavioral lists. *Leontopithecus* (Cebidae: Callitrichinae) represents an ideal object for this type of approach, mainly because it presents few proposals for truly comprehensive ethograms for its species, while it has several and isolated descriptive proposals. Within this context, the objective of this chapter is to conduct a review of the behavioral literature using the *Leontopithecus* genus as a model, testing the possibility of creating a unified text for the descriptions of their behaviors that one can use for the other representatives of Callitrichinae. Starting from a set of definitions in which *Leontopithecus rosalia* proved to be the most frequent species, and most of these descriptions were based on observations of captive specimens, 66 behavioral events were initially collected until then categorized under 82 different titles. After combining these descriptions, both the total number of behavioral events and their respective titles decreased to 44, distributed in 11 states. Of this number of events present in the final list of behaviors, 52% had descriptions made from at least two different species of *Leontopithecus*, and, for at least 85%, we found similar behavioral definitions based on the observation of representatives of other lineages. of Callitrichinae. This indicates that the present redescription proposal, if it continues to be reworked and improved, has the potential to be used as a comparable basis for future studies that will analyze the behaviors of species in this subfamily. Likewise, we conclude that more complete descriptions, such as those proposed in this chapter, can help us to assess better how the behaviors are distributed in the group and have been shaped over the course of evolution, as well as allowing researchers from different specialties to work together to build more complete descriptions of the behavior of these animals.

Keywords: Ethology. Ethogram. Neotropical primates. Behavioral methodology.

2.1 INTRODUÇÃO

Etogramas representam um conjunto de descrições dos padrões de comportamento característicos de um determinado táxon (LEHNER, 1996). Geralmente surgem como resultado do refinamento de um catálogo de comportamentos e após contínuos esforços de observação e descrição, assim permitindo a documentação precisa e a mensuração do comportamento animal. Dessa forma, sua construção é de fundamental importância no desenho de qualquer estudo etológico, devendo ser o ponto de partida para qualquer pesquisa nesta área (TINBERGEN, 1963; LEHNER, 1992; 1996).

Na prática, os etogramas tomam forma de uma lista de comportamentos, com as respectivas definições pautadas por textos descritivos e podendo contar, ou não, com o suporte de desenhos, fotografias ou registros em filme (LEHNER, 1996). E muito embora seja uma técnica de pesquisa relativamente comum e bem consolidada, variações entre definições de um mesmo comportamento podem tornar as informações confusas até mesmo em meio à literatura especializada, dificultando as comparações entre diferentes estudos, bem como o aprimoramento dos etogramas já existentes (STANTON et al., 2015). Isso ocorre, por exemplo, pelo fato de pesquisadores geralmente construírem descrições comportamentais apenas parciais, específicas em relação às necessidades dos seus próprios estudos.

Além disso, por mais que descrições mais abrangentes muitas vezes sejam desenvolvidas (assim tomando a forma de etogramas), seu demasiado comprimento pode, por vezes, excluí-los de muitas possibilidades de publicação, já que o espaço destinado a cada artigo vem se tornando um componente cada vez mais restritivo dentro da literatura científica. Alerta este que, curiosamente, é dado desde estudos pioneiros como o de Tinbergen (1963). Consequentemente, em vez de agregarem uns aos outros, o que representaria um real incremento de conhecimento proporcionado por cada pesquisa, muitos estudos descritivos de comportamento animal acabam permanecendo, por muitas vezes, desconectados. Nestes casos, criam um tipo de isolamento que, combinado a outros reducionismos, restringe o nosso entendimento acerca da complexidade biológica do comportamento animal (ver ZIKHA et al., 2016).

Uma possibilidade que cada vez mais se apresenta como uma possível solução dentro deste contexto é a padronização da terminologia comportamental utilizada em etogramas e outras categorias de listas de comportamentos. Naturalmente, esse tipo de abordagem não

resolve todos os problemas existentes dentro de tal contexto, mas indubitavelmente pode contribuir em muito para aliviá-los. Isto ocorre ao conferir aos pesquisadores mais confiança de que as descrições comportamentais propostas na literatura são consistentes entre si, bem como aumentando a confiabilidade das definições que surgem a partir de diferentes observadores.

Por outro lado, é importante também ressaltar que essa proposta, de criar padronizações para o comportamento de determinadas espécies, ou conjunto de espécies, historicamente encontrou oposição dentro da literatura especializada, por exemplo nos estudos de Drummond (1985) e Gordon (1985). De qualquer modo, existem diversas propostas de descrições com padronizações da terminologia comportamental, com diferentes táxons: equídeos (PIERARD et al., 2019), felídeos (STANTON et al., 2015), canídeos (MACNULTY et al., 2007), octópodes (MATHER; ALUPAY, 2016), entre outros. Além disso, como bem apontam Mather; Alupay (2016), é importante termos em mente que tais propostas de padronização para um determinado conjunto de comportamentos só se tornam possíveis após anos de observação sistemática dos comportamentos do táxon de interesse. Esforço este que geralmente acaba se materializando, no mínimo, como um inventário descritivo de padrões de comportamento, base fundamental de qualquer etograma.

Callitrichinae (Platyrrhini: Cebidae), subfamília que representa o principal objeto de estudo da presente dissertação, parecem caracterizar o objeto ideal para este tipo de abordagem. Sobretudo na medida em que consideramos que são poucas as propostas de etogramas abrangentes para as espécies do grupo, mas que são diversas as propostas descritivas existentes de maneira isolada, como no caso de estudos com *Callithrix jacchus* (STEVENSON; POOLE, 1976), *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982), *L. chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016), *Saguinus* sp. (MOYNIHAM, 1970) e *Saguinus fuscicollis* (VOGT, 1978; VOGT et al., 1978). Diversos outros estudos apresentam propostas de definições comportamentais para estes animais, mas em sua maioria o fazem focando em classes específicas de comportamento (VOLAND, 1977; SUTCLIFFE; POOLE, 1984; SOINI, 1987; KNOX; SADE, 1991; DE VLEESCHOUWER et al., 2000; OLIVEIRA, 2005; RAPAPORT, 2019).

Particularmente para o gênero *Leontopithecus*, que tem sido bem estudado principalmente desde a década de 1970, os estudos comportamentais também têm focado em diferentes aspectos como marcação de cheiro (EPPLÉ, 1972; BARRIENTO, 2013), comportamento sexual (DE VLEESCHOUWER et al., 2000), comportamento de brincadeira (DE

OLIVEIRA et al., 2003; OLIVEIRA, 2005; DE ALMEIDA ROCHA et al., 2014), comportamento alimentar (WILSON, 1976; BROWN; MACK, 1978; FEISTNER; PRICE, 2000; RAPAPORT, 2019), exibições (RATHBUN, 1979), comunicação (MORAES et al., 1994), comportamentos afiliativos (STRIBLEY et al., 1987; RUIZ, 1990), agonismo (FRENCH; INGLETT, 1989), uso de ferramentas (STOINSKI; BECK, 2001), mas tudo isso ocorre quase sempre de maneira isolada. É uma literatura já bem consolidada, em termos de quantidade de conhecimento disponível, mas relativamente pouco unificada.

Dentro deste contexto, o objetivo deste capítulo consistiu em realizar uma revisão de literatura sobre aspectos do comportamento usando o gênero *Leontopithecus* como modelo. Testamos a possibilidade de criar um etograma, composto por redescrições unificadas, que possa ser utilizado para as demais espécies de Callitrichinae. Dessa forma, mesmo nos baseando apenas na terminologia comportamental já existente, esperamos que outros pesquisadores possam utilizar o produto deste capítulo para seus próprios estudos, seja como base para suas próprias descrições comportamentais, ou como referência direta. Similarmente, também se espera que a redescrição unificada aqui proposta continue sendo testada e refinada em futuros estudos, se aproximando daquilo que realmente ocorre quando observamos o comportamento dos animais.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

A seleção de quais artigos efetivamente comporiam o presente estudo foi feita com base em uma série de critérios previamente estabelecidos (TABELA 1). Essa seleção foi conduzida a partir do conjunto de artigos selecionados com a metodologia descrita no CAPÍTULO 1. Além disso, em todos os casos em que um autor de uma determinada descrição fazia referência a outra fonte na construção do seu etograma, catálogo ou repertório, essa referência também era buscada e então avaliada na presente revisão. Todas as obras selecionadas ao final destes procedimentos estão referenciadas no próprio corpo do texto que se segue.

TABELA 1 - Critérios de inclusão e exclusão aplicados a cada artigo da pesquisa bibliográfica.

Critério	Descrição
	<u>Inclusão</u>
	O artigo deve conter um etograma ou outro tipo de lista de comportamentos bem definida, preferencialmente em forma de tabela ou destacada no corpo do texto. Artigos que não continham listas de comportamentos bem delimitadas em seu corpo somente foram incluídos quando somados a definições listadas em outras obras.
	As descrições presentes no artigo devem pertencer a pelo menos um membro de Callitrichinae e, preferencialmente, ter conexões objetivas com descrições feitas a partir de observações com <i>Leontopithecus</i>. Artigos contendo múltiplas espécies (Callitrichinae ou não) foram incluídos, desde que os comportamentos descritos claramente pudessem se aplicar à maioria dos representantes da subfamília.
	Os artigos devem ter sido, preferencialmente, publicados em uma revista revisada por pares. Estudos de conclusão de pós-graduação (mestrado ou doutorado) também foram incluídos, desde que nestes constassem: i) lista de comportamentos bem definida; ii) títulos para cada um dos comportamentos; iii) descrições para cada um dos comportamentos listados e intitulados. Descrições presentes em livros não foram incluídas na seleção inicial dos comportamentos que comporiam o etograma padronizado, porém foram consultados na etapa final de validação do da revisão.
	As descrições devem ter sido publicadas em inglês, português ou contarem com traduções disponíveis para uma dessas línguas, a partir de fontes confiáveis.
	<u>Exclusão</u>
	Não foram considerados nas primeiras etapas da redescritção estudos que apenas comparavam determinados comportamentos em meio a assuntos variados, sem o aporte de uma descrição comportamental específica elaborada para o estudo em questão. Estudos dessa natureza apenas foram incluídos em etapas posteriores, de revisão final, somados a definições devidamente listadas em outras obras.
	Materiais que faziam referência a descrições anteriores, mas que não registravam nenhuma descrição original, foram excluídos da seleção inicial e apenas consultados, eventualmente, nas etapas finais da revisão. Além disso, qualquer estudo que descrevia um comportamento, mas que ainda não fornecia um título para o mesmo, não foi considerado nas etapas iniciais da redescritção.
	Não foram considerados estudos que examinaram o comportamento dos espécimes após a aplicação de procedimentos ou medicamentos veterinários, nos quais os comportamentos registrados eram específicos em resposta ao tratamento/experimento administrado. No entanto, se alguns dos comportamentos registrados foram identificados pelo(s) autor(es) do artigo como existentes no repertório natural da espécie, esses comportamentos foram buscados em outras fontes e, caso possuísem respaldo, incluídos no presente estudo.
	No caso de vários artigos escritos pelo(s) mesmo(s) autor(es) listarem os

mesmos comportamentos, apenas um deles (preferencialmente o mais antigo) foi incluído na proposta de redescrição.

Indisponibilidade

Apenas foram consideradas descrições disponíveis em bancos de dados online, repositórios de universidades ou através de comunicação direta com o(s) autor(es). Caso uma obra que contivesse descrições comportamentais de interesse fosse encontrada em meios além destes citados acima, mesmo que aparentasse ser potencialmente útil, ela não pode ser incluída na lista final de comportamentos aqui elaborada.

FONTE: o autor (2021).

2.2.1 Registro dos comportamentos

Uma vez terminada a coleta de dados e seleção dos artigos, as seguintes informações de cada um deles foram registradas sistematicamente: ano de publicação, tipo de estudo, espécie(s) estudada(s), estados ou eventos comportamentais listados (se aplicável), títulos dos comportamentos, condição dos animais estudados (vida-livre, cativeiro ou estudos teóricos) e grau de originalidade da descrição (se os autores faziam referência a outras fontes no desenvolvimento de seus textos ou não). Na sequência, todos os comportamentos listados foram tabulados em planilhas e agrupados em grandes categorias comportamentais, bem como classificados com relação ao grau de clareza de suas definições (se ofereceriam definições claras para cada um dos comportamentos listados ou apenas definições parciais, com alguns comportamentos sendo definidos enquanto outros foram simplesmente listados, definidos “implicitamente”). Só então, com todos os comportamentos tabulados e categorizados, deu-se início ao processo de seleção de quais iriam compor o etograma final.

Em um primeiro momento, não foram incluídos em nossa amostra quaisquer comportamentos cuja frequência na revisão bibliográfica foi <2 . Isso foi feito por acreditarmos que nestes casos as evidências capazes de indicar que tais comportamentos seriam representativos em *Leontopithecus* eram insuficientes. Assim mesmo, como a frequência de certas descrições comportamentais na literatura varia em função de sua aplicabilidade (o que faz com que até mesmo descrições válidas tornem-se pouco frequentes), em um segundo momento uma nova revisão foi feita com estes comportamentos, individualmente. Nestes casos, especificamente, eram conduzidas comparações minuciosas com dados de outras espécies de Callitrichinae a fim de verificar se sua inclusão na redescrição unificada prejudicaria ou não a qualidade do material.

Comportamentos equivalentes e categorias comportamentais com títulos diferentes, mas cujas descrições eram semelhantes, foram identificados e agrupados sob um único título.

Sempre que possível, nesse sentido, optou-se por manter o nome mais antigo. Feito isso, eles foram agrupados segundo uma única descrição universal. Em caso de descrições similares, mas com nomes diferentes, o título da descrição mais antiga foi priorizado, exceto em casos cujo nome do comportamento já não fazia mais sentido perante a complementos posteriores na descrição do comportamento em questão.

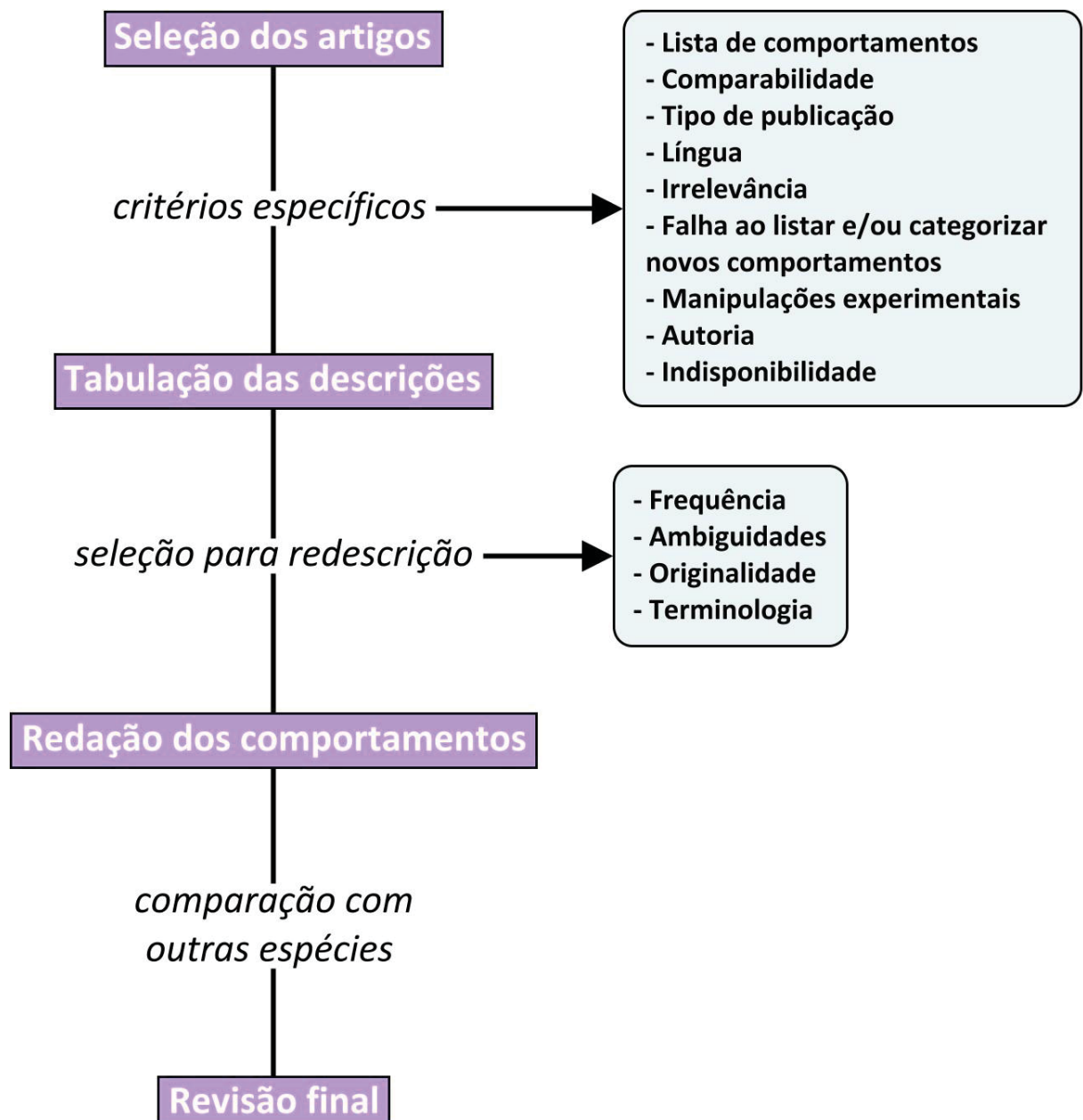
2.2.2 Construção da redescrição unificada

A proposta de redescrição levou em consideração somente os principais componentes das descrições previamente selecionadas (por exemplo separando ou retirando palavras e frases repetidas ou de mesmo sentido, observações pessoais dos autores ou demais trechos que não se aplicavam à finalidade do presente etograma). Isso foi feito para que categorias comportamentais redundantes e/ou demasiadamente simplificadas não fossem levadas em consideração e todos os comportamentos finais fossem classificados em categorias com base em seu real uso na literatura. Nos casos em que o texto do autor mais antigo foi considerado como claro e completo, buscamos manter ao máximo a descrição original, apenas realizando adequações pontuais na redação. Dessa maneira, o objetivo foi compor um documento de utilização prática e funcional para os comportamentos de *Leontopithecus*. Ao final, todos os comportamentos foram categorizados em *estados* e *eventos*, seguindo a terminologia metodológica para estudos comportamentais proposta por Altmann (1974). Em alguns eventos, variantes dos comportamentos também foram destacadas durante a descrição.

Conforme já dissertado, uma vez terminado este processo, cada um dos comportamentos que compunha o texto da redescrição unificada final foi novamente comparado com suas descrições de base quanto ao seu significado, sua clareza e capacidade de comunicar com precisão cada um dos comportamentos. Da mesma forma, neste ponto do trabalho o texto também foi comparado com descrições e terminologia utilizadas em comportamentos similares de outros gêneros de Callitrichinae. Naturalmente, fontes históricas adicionais de informações comportamentais sobre primatas também foram consultadas ao longo de todo o processo (p. ex. KLEIMAN; RYLANDS, 2008; SMUTS et al., 2008). Se necessário, de acordo com estas comparações finais o texto da redescrição foi complementado. Registros em fotografia e vídeo disponíveis na internet, de preferência em bancos de dados especializados em Primatologia, também foram consultados, sempre que

possível. Nos dois casos, isso foi feito a fim de verificar a coerência das descrições comportamentais aqui organizadas e, paralelamente, investigar eventuais tendências específicas dos comportamentos de *Leontopithecus* em meio aos demais Callitrichinae. Ao final do processo de redação também adicionamos, para cada um dos comportamentos, um conjunto de no mínimo duas palavras-chave relacionadas à descrição em questão. Um resumo de todos os procedimentos metodológicos pode ser visualizado na FIGURA 1.

FIGURA 1 - Representação gráfica sumarizada dos procedimentos metodológicos adotados no presente capítulo.



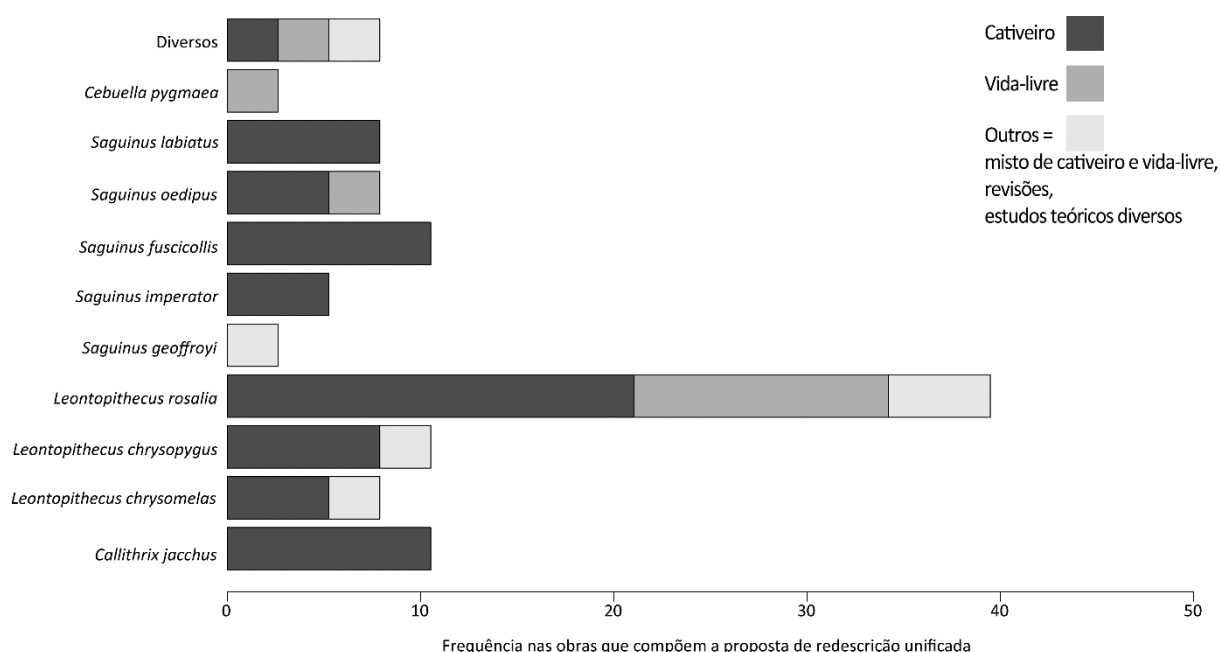
FONTE: o autor (2021).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Revisão da literatura

Foram selecionadas 39 obras para compor a presente proposta de redescrição, das quais 27 tinham como base para suas descrições estudos feitos com animais em ambiente de cativeiro. As referências podem ser consultadas ao final do capítulo, constando suas respectivas citações junto de cada uma das descrições em que foram utilizadas. O restante foi de estudos conduzidos com animais de vida-livre (N = 8), ou de outra natureza (estudos de revisão, ou misto de animais cativos com selvagens, N = 4). Tais obras abrangeram apenas três das quatro espécies de *Leontopithecus* (*L. chrysomelas*, *L. chrysopygus* e *L. rosalia*), bem como sete outras espécies de Callitrichinae (FIGURA 2). A espécie de ocorrência mais frequente foi *Leontopithecus rosalia*. (N = 15), que também foi aquela que mais contou com descrições efetuadas em contexto selvagem (N =5).

FIGURA 2 - Frequências das espécies nas 39 obras que compõem a proposta de redescrição unificada dos eventos comportamentais de *Leontopithecus* em relação a condição dos animais estudados.



FONTE: o autor (2021).

2.3.2 Proposta de etograma padronizado

Em relação à originalidade das descrições, 33.3% das obras que compõem a presente proposta de redescrição apresentavam somente suas próprias definições e/ou listas de comportamentos, enquanto o restante (aproximadamente 67%) citaram pelo menos uma outra fonte na criação da sua proposta de descrição comportamental. Em termos de definições fornecidas, 56.4% dos estudos ofereceram definições claras para cada um dos comportamentos listados, 38.4% estudos ofereceram apenas definições parciais (ou seja, com alguns comportamentos sendo definidos enquanto outros foram apenas listados, definidos implicitamente, ou ainda descritos apenas brevemente ao longo do texto) e em 2.5% dos estudos existia apenas uma lista de comportamentos, comparáveis com a de outros estudos, mas sem fornecer definições detalhadas para cada um deles.

Inicialmente, um total de 66 eventos comportamentais, categorizados sob 82 títulos diferentes, foram identificados a partir do conjunto de obras acima dissertado. Após a combinação entre diferentes descrições (de títulos comportamentais diferentes, mas descrições semelhantes ou complementares) tanto o número total de eventos comportamentais, como de suas respectivas titulações, diminuiu para 41 (redução de aproximadamente 38% em relação aos 66 inicialmente levantados). Deste conjunto final de redescrição comportamental 56% dos eventos contaram com descrições feitas a partir de pelo menos duas espécies diferentes de *Leontopithecus*. Além disso, para aproximadamente 85% destes eventos foram encontradas descrições comportamentais comparáveis para outros gêneros de Callitrichinae. Os comportamentos que compõem a proposta final de redescrição constam na TABELA 2 e seções 2.3.3 e 2.3.4, que respectivamente categorizam os estados e eventos, “uni e multiestado”, comportamentais de *Leontopithecus*. Isso porque, naturalmente, há aqueles eventos cuja codificação em um único estado é de difícil realização, principalmente no caso de comportamentos que frequentemente são executados sob diferentes contextos. Aqui eles foram tratados como comportamentos “multiestado”, constando suas respectivas descrições na TABELA 3. Em todas as tabelas, foram marcadas em negrito partes das descrições que julgamos que não contavam com o devido detalhamento necessário (por falta de informações nas descrições originais) para que os comportamentos pudessem ser plenamente compreendidos, as quais propomos que sejam cuidadosamente descritas futuramente.

TABELA 2 – Definição, própria ou adaptada de descrições prévias, dos estados comportamentais de *Leontopithecus*, abrangendo todos os eventos redescritos no presente estudo. Os asteriscos indicam definições próprias.

Estado	Descrição
1. Comportamento sexual = “comportamento sexual” (<i>sexual behavior</i>) de Ciani (2017)	Diz respeito a todos os comportamentos e conjunto de estratégias comportamentais que os indivíduos, machos ou fêmeas, adotam para reproduzir e/ou alcançar prazer.
2. Agonismo = “comportamento agonista” (<i>agonistic behavior</i>) de Hoage (1982), “comportamento agressivo” (<i>aggressive behavior</i>) de De Vleeschouwer et al. (2000)	Inclui duas possíveis etapas. Uma delas é caracterizada por comportamentos ritualizados que visam a evitar o confronto físico, como troca de olhares, franzimento da testa, exposições de dentes, postura em arco, ameaças físicas e, uma segunda etapa que visa ao confronto físico como perseguições, tapas e a briga propriamente dita. Pode ocorrer dentro de uma unidade social ou entre diferentes unidades sociais.
3. Alerta = “alerta” (<i>alertness</i>) de Brown & Bowman (2002)	Estado de atenção e prontidão cognitiva, evidenciado por sinais e/ou comportamentos de intensidade sensorial elevada (como interromper a atividade que vinha sendo feita e então permanecer estático). Coloca o animal em prontidão para enfrentar eventuais situações de perigo ou emergência, de maneira que ele rapidamente possa percebê-las e então agir.
4. Brincadeira = “comportamento de brincadeira” de Oliveira (2005)	Sequência de movimento repetitivos que podem ser exagerados, rápidos e sem objetivos aparentes, seja por meio da interação entre dois ou mais indivíduos ou envolvendo um único indivíduo. Pode envolver objetos ou não.
5. Alimentação e forrageio = “alimentação” de Oliveira (2016), “interações relacionadas à alimentação” (<i>food related interactions</i>) de Rapaport (2019)	Inclui todas as maneiras pelas quais o indivíduo adquire e faz uso de fontes de energia e nutrientes. Isso envolve a localização e o consumo de recursos, bem como a possibilidade de recuperação e armazenamento dos alimentos. No caso de animais cativos, também inclui os momentos em que recebem recursos disponibilizados pela equipe responsável pelo tratamento dos animais. O forrageio se dá sozinho, ou em grupo (coforrageamento), com os indivíduos explorando o ambiente, fazendo uso das mãos, dos dedos e até mesmo diretamente da boca, em busca de alimentos.
6. Comportamentos afiliativos = “comportamentos afiliativos” (<i>affiliative behaviors</i>) de Jasso Del Toro & Nekaris (2019)	Interações de natureza amigável e/ou pacífica trocadas entre diferentes indivíduos com a aparente função de desenvolver, manter ou fortalecer o vínculo social entre eles.
7. Cuidado parental = “cuidado parental” (<i>parental care</i>) de Stahlschmidt & DeNardo (2011)	Sob uma perspectiva mais ampla, pode ser definido como qualquer contribuição não genética de um dos parentais, ou de outros indivíduos presentes em uma dada unidade social, que visa a aumentar a aptidão dos filhotes, podendo ocorrer antes ou depois da postura, ou do nascimento. Aqui diz respeito apenas aos comportamentos executados pelos cuidadores diretamente em relação aos filhotes.
8. Automanutenção*	Inclui diferentes comportamentos, que vão desde as necessidades fisiológicas de ingestão (alimento e água), defecar, urinar sem aparente função demarcatória, até a limpeza dos próprios pelos.
9. Marcação de cheiro*	Forma de comunicação químico-olfativa usada por um animal que deposita, através de substâncias químicas, seu odor em locais específicos para transmitir diferentes sinais, com funções específicas, a membros do próprio

	grupo ou a outros grupos. São diversos os padrões de marcação, sendo que cada um pode ser realizado isoladamente, bem como de maneira sucessiva.
10. Locomoção*	Comportamento que promove o deslocamento do animal, não estando necessariamente relacionado a outro comportamento em específico. Feito majoritariamente em postura quadrúpede.
11. Estereotípias*	Comportamentos bem definidos e que se repetem continuamente, parecem não ter qualquer função aparente, geralmente são realizados em períodos de elevado estresse dos animais.

2.3.3 Redescrição dos eventos comportamentais “multiestado” de *Leontopithecus*

Arqueamento corporal

Arch display descrito para *Leontopithecus rosalia* (RATHBUN, 1979); *arch back display* descrito para *Leontopithecus rosalia* (KLEIMAN, 1981); *afugentar* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016); *costas arqueadas* descrito para *Leontopithecus chrysopygus*, OLIVEIRA (2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (STEVENSON; POOLE, 1976; SUTCLIFFE; POOLE, 1984).

Descrição: pode ocorrer com animais que estejam parados ou em deslocamento, em diferentes contextos (de alerta, exploração ou agonismo), mas geralmente em períodos de aparente tensão. É realizado geralmente por um único animal, direcionada a um coespecífico ou mesmo sem a presença de qualquer outro indivíduo. Durante a execução deste comportamento os animais executam uma curvatura da região dorsal (arqueamento dorsal) e com os pelos eriçados. Sua execução varia em intensidade, a depender do número de repetições de cada um dos componentes envolvidos. É, portanto, um comportamento seriado e que conta com variantes. Às vezes, dois indivíduos podem exibir o arqueamento, alternadamente, um em direção ao outro e/ou afastados um do outro, bem como podem variar na utilização de alguns dos seus componentes posturais. Diferencia-se de agonismo por não haver expressões de confronto, vocalizações e nem aparente intensão de confronto. Cada exibição do arqueamento é geralmente precedida pela abordagem de um espectador ao indivíduo que executa o comportamento, ou vice-versa. Seus vários componentes nem sempre ocorrem todos em conjunto. O arqueamento corporal sentado ocorre com o animal mantendo o dorso arqueado (com um ápice na região mediana das costas) e sua região coccígea (“garupa”) abaixada. Seus membros anteriores permanecem imóveis e com os cotovelos afastados do corpo. Os membros posteriores são mantidos flexionados. A parte ventral da cauda é mantida em contato com o substrato, podendo estar estendida horizontalmente para trás, ou posicionada ao lado do corpo e direcionada para frente, formando um laço na porção distal. Se indivíduos de outro(s) grupo(s) estão nas redondezas,

este comportamento pode ser acompanhado por emissões vocais (coro) executadas pelos indivíduos presentes nestes grupos vizinhos. Na postura de arqueamento, os ombros são elevados em direção à cabeça, reduzindo a exposição do pescoço. A boca permanece fechada e o olhar é frontal. Conforme já dissertado, o arqueamento corporal em deslocamento é executado em diferentes contextos, geralmente por um único animal, direcionada a um coespecífico ou sem a presença de qualquer outro indivíduo. Durante este comportamento a postura básica é a mesma, mas os membros que estavam parados passam a se deslocar e a cauda fica encurvada por entre as pernas. Durante toda a sua execução **diversos sons característicos** a este comportamento podem ser emitidos.

Palavras-chave: eixo longitudinal do corpo em arco; comportamento ritualizado; tensão.

Protusão da língua

Protrusion of the tongue descrito por *Leontopithecus rosalia* (SNYDER, 1974); *tongue-flicking* descrito por *Leontopithecus chrysomelas* (DE VLEESCHOUWER et al., 2000); *protusão da língua* descrito por *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; COATES; POOLE, 1983; VOGT, 1978; SOINI, 1987; KNOX; SADE, 1991).

Descrição: pode ocorrer em diferentes contextos, por exemplo durante contatos de natureza sexual ou agonística, bem como a momentos de alimentação ou formas de comunicação e vocalizações. Mais recorrentemente, acompanha componentes de outros comportamentos ritualizados, como o *compartilhamento de alimentos* ou o *arqueamento corporal*. É caracterizado pela exposição intermitente da língua para fora da boca (protusão). A protusão da língua pode ocorrer em velocidades e extensões variadas. Normalmente, a ponta da língua fica pouco curvada para cima. I - Às vezes ela é mantida estirada e imóvel por vários segundos. II - Expressões faciais podem acompanhar esta protusão, por exemplo com o indivíduo contraindo suas narinas e deixando os olhos semicerrados. III - Além disso, o indivíduo que está executando o comportamento de *protrusão da língua* por muitas vezes também faz movimentos de cabeça. IV - Quando a língua é protusida regularmente, pode haver movimentos rápidos da cabeça entre cada protusão. V - De qualquer forma, este comportamento pode ser repetido várias vezes, de maneira sucessiva.

Palavras-chave: expressão facial; comunicação; comportamento ritualizado.

Interação com seres humanos

Human beings, noises, and interspecific interactions descrito para *Leontopithecus rosalia* (SNYDER, 1974); *interação com seres humanos* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (STEVENSON; POOLE, 1976).

Descrição: comportamento descrito para contextos de cativeiro em que o indivíduo permanece junto à tela/grade e estira o braço para alcançar a mão da pessoa que esteja ali. De forma geral, a maioria dos comportamentos são interrompidos facilmente por quaisquer movimentos repentinos de seres humanos, ruídos provocados pelos mesmos ou quaisquer outros tipos de interações interespecíficas. A depender do tipo de abordagem da pessoa que está interagindo com o animal, este pode responder exibindo um olhar fixo e direto sobre o humano, ou mesmo tentar arranhar e morder as mãos e o rosto do observador.

Palavras-chave: ação antrópica; cativeiro.

2.3.4 Proposta de redescrição comportamental padronizada para *Leontopithecus*

O texto abaixo inclui definições para todos os eventos comportamentais básicos já descritos para *Leontopithecus*. Para os comportamentos em que foram encontrados paralelos em outros gêneros de Callitrichinae, fez-se a indicação logo acima da descrição.

1. Comportamento sexual

Apresentação sexual feminina

Rump descrito para *Leontopithecus* sp. (KLEIMAN et al., 1988); *female sexual presenting* descrito para *Leontopithecus chrysomelas* (DE VLEESCHOUWER et al., 2000).

Menção feita também para outros Callitrichinae (SOINI, 1987).

Descrição: uma fêmea coloca-se em postura quadrúpede, virando a região posterior de seu corpo (particularmente a porção anogenital) para um macho, podendo ainda arquear ligeiramente a base da sua cauda.

Palavras-chave: relações sexuais; fêmeas.

Investigação genital

Genital investigation descrito para *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982); *anogenital sniffing* descrito para *Leontopithecus chrysomelas* (DE VLEESCHOUWER et al., 2000); *cheirar genitália* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016); *segurar cauda* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (SOINI, 1987).

Descrição: Comportamentos geralmente executados entre adultos, correspondendo aos atos de cheirar, tocar, manipular ou lambe a região ano genital de um determinado indivíduo. O

ato de cheirar é geralmente dirigido por um indivíduo de um sexo em direção a outro do sexo oposto (especialmente de machos para fêmeas) e, supostamente, tem uma função de atração sexual do parceiro ou de avaliação do status sexual do mesmo. Quando não há a *apresentação sexual* previamente à execução da *investigação genital*, o indivíduo pode segurar a cauda de outro indivíduo, assegurando o acesso à região genital. Não inclui, todavia, os momentos em que a mãe lambe a área anal de um recém-nascido para estimular a evacuação.

Palavras-chave: percepção; relação sexual; aproximação.

Monta

Mounting descrito para *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982); *simulação de cópula e segurar por trás* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (GLATSTON et al., 1984; SOINI, 1987)

Descrição: ocorre quando um indivíduo (montador) se aproxima da extremidade posterior de outro e então o abraça em torno da região do quadril, de modo que um breve contato físico é feito entre a área abdominal do montador e a região glútea ou genital do indivíduo que foi montado. Os pés do animal que é montado, bem como do montador, permanecem juntos ao substrato. Pode haver também, neste contexto, uma simulação de cópula, em que o macho adota uma postura de cópula sobre a fêmea, com o pênis ereto, porém sem haver a penetração.

Palavras-chave: simulação de cópula; relação sexual.

Cópula

Copulation ou *Copulatory behavior* descrito para *Leontopithecus rosalia* (SNYDER, 1974); *copulatory behavior* descrito para *Leontopithecus rosalia* (KLEIMAN, 1977; 1981); *male mounting* descrito para *Leontopithecus chrysomelas* (DE VLEESCHOUWER et al., 2000); cópula descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016)

Menção também feita para outros Callitrichinae (GLATSTON et al., 1984; SOINI, 1987; EPPLE, 1990)

Descrição: macho, enquanto mantém seus pés fixos sobre a superfície, monta sobre a fêmea e a partir desta postura, são iniciados movimentos de aproximação e afastamento entre o pênis ereto e a vulva mesmo antes da introdução peniana propriamente dita. A introdução peniana pode ser inferida por uma mudança no prosseguimento dos movimentos masculinos. Neste momento a fêmea geralmente direciona sua cabeça para o macho. Múltiplas introduções penianas são necessárias antes da ejaculação, que é de difícil identificação, mas que pode ser reconhecida pela combinação de alguns sinais específicos, tais como: (a) fêmea

emitindo uma **vocalização característica** e/ou olhando diretamente para o macho; (b) um movimento de impulso prolongado do macho durante a intromissão; (c) macho e fêmea lambendo seus genitais logo após a separação; (d) um período de repouso sem tentativas de monta após a separação; (e) estremecimento conspícuo do corpo do macho.

Palavras-chave: coito; ato sexual.

2. Agonismo

Desviar o olhar

Look away descrito para *Leontopithecus rosalia* (FRENCH; INGLETT, 1989).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; KOENIG, 1998)

Descrição: no caso de *Leontopithecus*, comportamento típico de situações de cativeiro e descrito sob contexto experimental. O indivíduo fica posicionado de costas para um possível intruso (ou indivíduo de outra gaiola), repetidamente direcionando a sua cabeça para o lado oposto ao intruso. Geralmente observado durante eventuais períodos de ruptura dos grupos, bem como imediatamente antes das alterações agressivas de comportamento intrafamiliares.

Palavras-chave: visão; tensão; cativeiro.

Expressões faciais agonísticas

Frontal stare descrito para *Leontopithecus rosalia* (FRENCH; INGLETT, 1989); *agonistic facial expressions* descrito para *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982)

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM; 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; COATES; POOLE, 1983; SUTCLIFFE; POOLE, 1984; KOENIG, 1998)

Descrição: comportamentos típicos de situações de cativeiro e descrito para *Leontopithecus* sob contexto experimental. Estas expressões são iniciadas a partir do comportamento de encarar que ocorre quando dois indivíduos permanecem um olhando diretamente para o outro se mantendo separados de 3 a 10 cm. Assim como no caso de *desviar o olhar*, este comportamento pode ser observado durante eventuais períodos de ruptura dos grupos, bem como antes ou após outras interações e comportamentos intrafamiliares de natureza agressivas. Após se encararem, iniciam repetidos balanços de cabeça. Pode ocorrer o estiramento dos músculos faciais de tal forma que os lábios sejam projetados para frente expondo os dentes.

Palavras-chave: encarar; conflito; músculos faciais.

Perseguição

Charge descrito para *Leontopithecus rosalia* (FRENCH; INGLETT, 1989); *aggressive chasing and non-injurious fighting/chase* descrito para *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982; FRENCH; INGLETT; 1989); *perseguir e fugir* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016)

Menção também feita para outros Callitrichinae (STEVENSON; POOLE, 1976; SUTCLIFFE; POOLE, 1984; KNOX; SADE, 1991).

Descrição: um indivíduo segue rapidamente outro, por pelo menos alguns segundos, com a aparente intenção de afastá-lo ou afugentá-lo. Uma de suas variantes é o comportamento chamado de carga, cuja descrição no caso de *Leontopithecus* foi feita especificamente em contexto de cativeiro e experimental. Neste comportamento, um indivíduo corre até aproximadamente 10 a 30 cm de um coespecífico, parando de correr antes de entrar em contato ou chegar ainda mais perto do seu alvo (geralmente uma perseguição é desencadeada logo em seguida).

Palavras-chave: comportamento ritualizado; corrida; interação.

Ataque

Attack descrito para *Leontopithecus rosalia* (FRENCH; INGLETT, 1989); *aggressive behavior* descrito para *Leontopithecus chrysomelas* (DE VLEESCHOUWER et al. (2000).

Menção também feita para outros Callitrichinae (COATES; POOLE, 1983; SUTCLIFFE; POOLE, 1984; KNOX; SADE, 1991).

Descrição: um indivíduo tenta agarrar, dar tapas ou até mesmo morder o outro. As mordidas aparentam ter intensidades diferentes, indo desde mordidas rápidas aparentando pouca força de pressão, até as que aparentam muita força de pressão podendo resultar em lesões.

Palavras-chave: conflito; agressão.

3. Alerta

Vigilância

Vigilance descrito para *Leontopithecus rosalia* (DE OLIVEIRA et al., 2003).

Menção também feita para outros Callitrichinae (CAINE, 1984; PERES, 1991; SAVAGE et al., 1996; HARDIE; BUCHANAN-SMITH, 1997)

Descrição: consiste em uma exploração visual do ambiente, onde o animal permanece estacionário e alerta (em postura de esfinge), geralmente na periferia do grupo. O indivíduo fica orientado em direção ao seu grupo (com a cabeça inclinada para baixo em um ângulo de até 45° em relação ao eixo vertical do corpo), ou para longe (a cabeça em um ângulo superior

a 45° também em relação ao eixo vertical). Independente da orientação, a cabeça pode se manter estática, com o indivíduo olhando para um ponto fixo, ou ser movida de um lado para o outro, de cima para baixo, assim realizando de varredura do ambiente.

Palavras-chave: atenção; vigia; varredura.

4. Brincadeira

Manipulação de objetos

Solitary play descrito para *Leontopithecus rosalia* (DE OLIVEIRA et al., 2003); *brincadeira solitária com manipulação de objetos* descrito para *Leontopithecus rosalia* (OLIVEIRA, 2005).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976)

Descrição: ocorre quando folhas ou galhos são apreendidos repetidas vezes com as mãos (manipulação), podendo também ser quebrados sem aparente propósito, mordiscado ou jogados de cima do substrato. É comum também que o animal bata repetidamente a mão em folhas verdes, então observando o balançar destas.

Palavras-chave: membros anteriores; instrumentos; boca.

Salto, corrida e balanço

Solitary play descrito para *Leontopithecus rosalia* (DE OLIVEIRA et al., 2003); *brincadeira solitária motora* descrito para *Leontopithecus rosalia* (OLIVEIRA, 2005).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976)

Descrição: corresponde aos comportamentos lúdicos que se relacionam com a aptidão motora. Envolve deslocamentos entre galhos de tal forma que o corpo seja arremessado a partir de um substrato (galho, poleiro, solo) projetando-se no espaço (salto) até alcançar outro substrato, ou deslocamentos em velocidade sobre diferentes substratos (corrida), podendo ser linear ou em círculos. O indivíduo pode também se segurar com ambas as mãos em um galho flexível, então flexionando e distendendo os membros posteriores de tal forma que seu corpo seja deslocado para cima e para baixo (balanço vertical). O balanço também pode ocorrer no sentido horizontal, ocasião em que o indivíduo se fixa a um galho com os pés, projeta o corpo em direção ao solo (pendurado) e posteriormente se desloca de um lado para outro (balanço). Além disso, o indivíduo pode também se pendurar de cabeça para baixo, flexionando os joelhos repetidamente então balançando verticalmente.

Palavras-chave: comportamento motor; interação; movimentação corpora; deslocamento.

Perseguição lúdica

Social play descrito para *Leontopithecus rosalia* (DE OLIVEIRA et al., 2003); *brincadeira social de perseguição* descrito para *Leontopithecus rosalia* (OLIVEIRA, 2005).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; VOLAND, 1977).

Descrição: interação recíproca entre dois ou mais indivíduos, caracterizada por comportamentos de saltos corridas e balanços estando um atrás do outro. Nestes casos as corridas tendem a ser persistentes.

Palavras-chave: corrida; deslocamento; interação amigável.

Luta

Social play descrito para *Leontopithecus rosalia* (DE OLIVEIRA et al., 2003); *brincadeira social de luta* descrito para *Leontopithecus rosalia* (OLIVEIRA, 2005).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; VOLAND, 1977).

Descrição: Comportamento de empurrar, agarrar, puxar e rolar, executados em baixa intensidade com outro indivíduo, podendo utilizar os quatro membros durante a sua execução. Podem ocorrer após episódios de perseguições e após alguns segundos os indivíduos se separam, correm para direções opostas ou iniciam nova perseguição.

Palavras-chave: simulação de conflito; interação amigável; intensidade.

5. Alimentação e forrageio

Autoalimentação

Feeding descrito para *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982); *self feed* descrito para *Leontopithecus chrysomelas*, *L. chrysopygus*, *L. rosalia* (PRICE; FEISTNER, 1993); *ingerir e ingerir água* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; VOLAND, 1977)

Descrição: este comportamento ocorre durante os períodos em que um indivíduo conduz com algum de seus membros o item alimentar diretamente até a boca ou, pela aproximação de um galho contendo o alimento (por exemplo frutos), para então iniciar a mastigação. Em ambos os casos, o alimento também pode ser lambido antes de ser ingerido. Além disso, quando a alimentação é feita com o indivíduo aproximando a sua boca da fonte de alimento,

o indivíduo pode fazer uso dos seus dentes incisivos para raspar o substrato, liberando resinas vegetais que posteriormente são lambidas (gomivoria).

Palavras-chave: alimentação; comida; manipulação.

Abordagem

Approach descrito para *Leontopithecus rosalia* (RAPAPORT; RUIZ-MIRANDA, 2006; RAPAPORT, 2019).

Descrição: realizada no contexto em que diferentes indivíduos coforrageiam em uma mesma área, ou mesmo de transferência de comida. Ocorre quando um indivíduo se aproxima a cerca de 1 metro de outro que está procurando por comida, tem alimento(s) em sua posse, ou que já está comendo.

Palavras-chave: aproximação; investigação.

Solicitar

Beg descrito para *Leontopithecus chrysomelas*, *L. chrysopygus*, *L. rosalia* (PRICE; FEISTNER, 1993; FEISTNER; PRICE, 2000; RAPAPORT; RUIZ-MIRANDA, 2006; RAPAPORT, 2019)

Menção também feita para outros Callitrichinae (FEISTNER; PRICE, 1990; RAPAPORT; BROWN, 2008).

Descrição: um indivíduo vocalizando, geralmente um infante, se aproxima de outro que tenha comida ou que esteja forrageando, até o comprimento de um corpo de distância. O indivíduo que se aproximou pode então alcançar o item alimentar e/ou encarar o possuidor de alimentos com a boca parcialmente aberta, formando uma **expressão facial particular a este comportamento**. Então estende a sua mão, ou direciona a boca para o item alimentar, com ou sem vocalizações. Assim como na *abordagem*, este comportamento é realizado no contexto de coforrageamento ou de transferência de alimentos. Não é, necessariamente, precedido por uma *oferta* (ver abaixo) por parte do possuidor de alimentos.

Palavras-chave: implorar; proximidade; recepção.

Resistência

Refuse descrito para *Leontopithecus chrysomelas*, *L. chrysopygus*, *L. rosalia* (PRICE; FEISTNER, 1993; FEISTNER; PRICE, 2000); *resist* descrito para *Leontopithecus rosalia* (BROWN; MACK, 1978; RAPAPORT; RUIZ-MIRANDA, 2006; RAPAPORT, 2019); *leave* descrito para *Leontopithecus rosalia* (RAPAPORT, 2019); *quase-food stealing* descrito para *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982).

Menção também feita para outros Callitrichinae (STEVENSON; POOLE, 1976; FEISTNER; PRICE, 1990; RAPAPORT; BROWN, 2008).

Descrição: comportamento executado quando um indivíduo detentor de alimentos não os transfere para outro (geralmente um filhote) que está *solicitando*. Nestas ocasiões o detentor do alimento afasta-se, podendo segurar firme o pulso do solicitante, ou ainda largando o seu item alimentar. Especialmente quando envolve indivíduos que não os filhotes, o possuidor do alimento se afasta, empurra, golpeia, investe contra ou, de algum outro modo, é agressivo contra aquele que está solicitando o alimento, ou tentando se apossar dele. Também pode ocorrer quando um indivíduo deixa o substrato no qual estava até então forrageando ativamente, no intervalo de alguns segundos depois da chegada de outro indivíduo. Neste caso, o indivíduo que previamente estava forrageando se afasta com pelo menos o comprimento de um corpo de distância do substrato e então interrompe o seu próprio forrageamento. As *resistências* geralmente não resultam no *compartilhamento de alimento* (ver abaixo).

Palavras-chave: negar; afastar; recusar.

Compartilhamento de alimento

Active, passive and overt food-sharing descrito para *Leontopithecus rosalia* (WILSON, 1976; HOAGE, 1982); *food transfer* descrito para *Leontopithecus rosalia* (BROWN; MACK, 1978; HOAGE, 1982; RUIZ-MIRANDA et al., 1999); *offer* descrito para *Leontopithecus chrysomelas*, *L. chrysopygus*, *L. rosalia* (FEISTNER; PRICE, 1993; 2000; RUIZ-MIRANDA et al., 1999); *share/share food with others* descrito para *Leontopithecus chrysomelas*, *L. chrysopygus*, *L. rosalia* (HOAGE, 1982; FEISTNER; PRICE, 1993; 2000); *offering food* descrito para *Leontopithecus rosalia* (RUIZ-MIRANDA et al., 1999).

Menção também feita para outros Callitrichinae (FEISTNER; PRICE, 1990; WALLANDER, 2000; RAPAPORT; BROWN, 2008).

Descrição: pode iniciar como um movimento simples, do detentor do alimento em direção a outro indivíduo, atraindo a sua atenção. Sinais mais complexos, todavia, também são possíveis. Pode ocorrer, por exemplo, uma vocalização estridente e um olhar fixo do detentor para o destinatário pretendido, seguido pelo possuidor do alimento sentando-se, com os cotovelos dobrados, enquanto mantém a comida longe do seu corpo. Neste caso, o detentor do alimento posiciona a sua cabeça de maneira ereta e não olhando diretamente para o destinatário, que então leva o alimento. Embora vários sinais de solicitação possam ser usados, apenas dois ou três ocorrem na maioria dos casos. O indivíduo que está compartilhando o alimento, o ofertando para um destinatário, quase sempre é um adulto e o que recebe geralmente um filhote. Neste cenário, o indivíduo que inicia a oferta quase nunca

recusa dar comida para o filhote, ou outro indivíduo, depois de já ter a oferecido (ou seja, ele não “desiste” de entregar o alimento depois de já ter oferecido para outro indivíduo). Compartilhamento precedidos por esse tipo de oferta são eventos relativamente raros, ainda mais quando envolve a interação entre dois adultos. Contudo, ocorrem quando um indivíduo que detém o alimento, o abandona em resposta ao evento de *implorar* feito por outro indivíduo (geralmente filhotes). O *compartilhamento* também pode ser feito de maneira passiva, em que o detentor de um item alimentar não solicita, oferta nem resiste à uma eventual tentativa (que pode ser diferente do evento de *solicitar*) de outro em levar seu alimento, entregando o alimento sem qualquer tipo de solicitação executada por ambas as partes.

Palavras-chave: partilha; comida; comportamento seriado.

Roubo de alimento

Food stealing descrito para *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982; RUIZ-MIRANDA et al., 1999).

Menção também feita para outros Callitrichinae (STEVENSON; POOLE, 1976; VOGT, 1978; SUTCLIFFE; POOLE, 1984).

Descrição: o detentor do item alimentar, sem solicitar a aproximação de outro indivíduo, resiste, mas sem sucesso a uma tentativa do solicitante em pegar o alimento.

Palavras-chave: tensão; proximidade.

6. Comportamentos afiliativos

Abordagem afiliativa e toque

Affiliative behavior descrito para *Leontopithecus chrysomelas* (DE VLEESCHOUWER et al., 2000); *leave* descrito para *Leontopithecus chrysomelas* (DE VLEESCHOUWER et al., 2000); *comportamentos afiliativos (interação)* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (STEVENSON; POOLE, 1976; VOGT, 1978; COATES; POOLE, 1983).

Descrição: deslocamento executado por qualquer indivíduo, *aproximador*, para 30 cm ou menos de distância de outro, o *indivíduo-alvo*. Ao fim do deslocamento, há a possibilidade do *aproximador* entrar em contato físico com o *indivíduo-alvo*. Quando há este contato, ou ao menos uma tentativa, ele pode ser precedido pelo comportamento, executado por qualquer um dos indivíduos envolvidos na interação, de se deitar com o dorso no substrato e de

empurrar o seu companheiro com os membros ou o focinho. O contato físico pode ser feito através de qualquer parte do corpo, em especial por membros e face. De qualquer modo, vale ser ressaltado que nem sempre a tentativa de abordagem é concluída com sucesso. **Não é especificado o contexto e nem se tal comportamento vale tanto para adultos como para filhotes.**

Palavras-chave: afiliação; proximidade; contato.

Alo-catação

Realizar/receber catação descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016); *allogrooming* descrito para *Leontopithecus chrysomelas*, *L. rosalia* (HOAGE, 1982; DE VLEESCHOUWER et al., 2000).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; VOGT, 1978; COATES; POOLE, 1983; KNOX; SADE, 1991).

Descrição: consiste no ato de realizar uma inspeção na pelagem de outro indivíduo fazendo uso da boca e/ou dos dedos da mão. Durante este comportamento há a separação dos pelos e remoção de partículas lá inseridas (como detritos) e ectoparasitas. O ato de lambar outro indivíduo não é, por si só, considerado um elemento do comportamento de catação, pois também aparece com frequência em associação com outros comportamentos.

Palavras-chave: catação; socialidade; pelagem.

Aconchegar-se

Huddling descrito para *Leontopithecus rosalia*, *L. chrysomelas* (HOAGE, 1982; DE VLEESCHOUWER et al., 2000); *comportamentos afiliativos (deitar-se sobre o outro)* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (EPPLÉ; KATZ, 1980; COATES; POOLE, 1983; SOINI, 1987).

Descrição: caracterizado pelo comportamento de sentar-se ou se deitar em contato tátil próximo com outro indivíduo. Pode ser o caso também do indivíduo #1 que se aproxima de outro que já está deitado (indivíduo #2). O *indivíduo #1* então se posiciona sobre o #2, ou muito próximo dele, para repousar ou dormir.

Palavras-chave: repouso; proximidade; intimidade.

7. Cuidado parental

Transporte de filhotes

Carregar filhote descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016); *infant carrying* descrito para *Leontopithecus rosalia* (SNYDER, 1974; HOAGE, 1982).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; VOGT, 1978; SOINI, 1987; KNOX; SADE, 1991).

Descrição: ocorre quando em períodos de deslocamento, de alimentação e até mesmo de descanso, um infante permanece agarrado ao dorso ou ventre de um adulto. Nestas ocasiões o infante pode permanecer apenas agarrado, pode tentar se deslocar sobre o adulto, mamar, descansar ou dormir.

Palavras-chave: carregar; deslocamento; carga.

Amamentação

Infant carrying descrito para *Leontopithecus rosalia* (SNYDER, 1974; HOAGE, 1982); *amamentar* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Descrição: ocasião em que a mãe segura o filhote, junto ao seu ventre, o qual permanece succionando os mamilos dela.

Palavras-chave: mãe; lactação; filhote.

Lamber o filhote

Licking young descrito para *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982).

Menção também feita para outros Callitrichinae (KAPLAN; ROGERS, 1999).

Descrição: ato de um cuidador, particularmente a mãe, lambar diferentes partes do corpo do filhote. Quando uma mãe lambe a área anogenital do seu filhote, isso parece se dar no sentido de estimular a evacuação por parte dele. **Não é especificado se o comportamento ocorre em algum contexto em especial (p. ex. limpeza, carinho, etc.).**

Palavras-chave: cuidado; boca; mãe.

8. Automanutenção

Repouso

Resting descrito para *Leontopithecus rosalia* (SNYDER, 1974); *parado ativo e inativo* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; VOGT, 1978; COATES; POOLE, 1983).

Descrição: ocorre com o indivíduo deitado, relaxado, em postura de descanso (**não definida**), sem demonstrar estar *vigilante*, ou mesmo dormindo. Quando deitado, sua cauda pode ficar ao redor do corpo, ou entre as pernas. Pode também estar sentado ou em pé, mas sem executar qualquer outra ação. Os indivíduos podem repousar em contato com companheiros de grupo, ou isoladamente.

Palavras-chave: descanso; relaxamento; deitar-se.

Bocejar

Bocejar descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (STEVENSON; POOLE, 1976).

Descrição: ato de abrir a boca mais que o habitual, inspirando o ar em processo aparentemente involuntário, nos períodos em que aparenta estar com sono ou cansaço. Enquanto a boca é aberta, a língua é inicialmente projetada para frente e depois curvada em direção à cavidade bucal enquanto a boca vai sendo fechada.

Palavras-chave: boca; estiramento; face.

Masturbação

Masturbação descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970).

Descrição: estimulação manual dos próprios órgãos genitais, podendo, no caso dos machos, levar à ejaculação.

Palavras-chave: mãos; órgão genital.

Regurgitar

Regurgitar descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Descrição: o indivíduo permanece com o corpo inclinado para a frente, ocasião em que ocorrem contrações abdominais com impulsão da cabeça para frente, até expelir secreção ou alimento pela boca. O ato de expelir secreção também é precedido por uma vocalização aguda.

Palavras-chave: vômito; secreção estomacal.

Limpar mãos e pés

Limpar mãos e pés descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Descrição: indivíduo utiliza sua língua e/ou dentes para limpar seus pés e/ou suas mãos, retirando de lá detritos e/ou restos de alimentos que, tenham ficado presos nessas regiões.

Palavras-chave: membros anteriores e posteriores; limpeza.

Auto catação

Selfgrooming descrito para *Leontopithecus rosalia* (SNYDER, 1974); *grooming* descrito para *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982); *autocatação* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; COATES; POOLE, 1983).

Descrição: indivíduo realiza uma inspeção em sua própria pelagem, procurando por ectoparasitas e/ou removendo peles mortas e/ou partículas lá aderidas, para tanto fazendo uso das suas mãos, pés ou da boca.

Palavras-chave: pelagem; solitário; inspeção.

Coçar

Scratching descrito para *Leontopithecus rosalia* (SNYDER, 1974); *rubbing* descrito para *Leontopithecus rosalia* (HOAGE, 1982); *coçar* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; VOGT, 1978; COATES; POOLE, 1983).

Descrição: indivíduo utiliza de alguma parte do seu corpo (geralmente um de seus membros), ou mesmo de algum objeto externo, para esfregar ou roçar a própria pele em qualquer região de seu corpo.

Palavras-chave: esfregar; corpo; pele.

9. Marcação de cheiro

Marcação circumgenital

Circumgenital/Anal rubbing scent marking descrito para *Leontopithecus rosalia* (SNYDER, 1974); *marking with the circumgenital glands* descrito para *Leontopithecus rosalia*, *L. chrysomelas* (KLEIMAN; MACK, 1980; HOAGE, 1982; DE VLEESCHOUWER et al., 2000); *marcação genital* descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (EPPL, 1972; STEVENSON; POOLE, 1976; VOGT, 1978; COATES; POOLE, 1983; SOINI, 1987; KNOX; SADE, 1991).

Descrição: em postura sentada (**não definida**), o animal pressiona a região anogenital de seu corpo contra o substrato e a esfrega para frente e para trás, ou de um lado para o outro, com ou sem o auxílio de suas próprias mãos para efetuar o movimento. Com este comportamento a secreção das glândulas inicialmente recobre os lábios *pudendi* e o escroto para então serem espalhadas sobre o substrato. Durante a marcação os indivíduos também podem urinar. Existem variantes deste comportamento, nas quais o indivíduo arrasta a área suprapúbica de seu corpo enquanto está deitado de bruços, puxando-se para a frente com o auxílio de suas mãos. Esse comportamento pode variar na dependência das características do substrato em que a marcação está ocorrendo. **Não é especificado se tal comportamento também pode se dar em função de algum tipo de estimulação sexual.**

Palavras-chave: odor; órgãos genitais; pélvis.

Marcação externa

Sternal scent marking descrito para *Leontopithecus rosalia* (SNYDER, 1974); *marking with the sternal glands* descrito para *Leontopithecus rosalia*, *L. chrysomelas* (KLEIMAN; MACK, 1980, HOAGE, 1982; DE VLEESCHOUWER et al., 2000); marcação peitoral descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (EPPL, 1972; STEVENSON; POOLE, 1976; VOGT, 1978; COATES; POOLE, 1983; SOINI, 1987; KNOX; SADE, 1991).

Descrição: um indivíduo esfrega a sua região peitoral, ao menos alguma parte de seu tórax, contra o substrato, enquanto está deitado de bruços (**postura não definida**). Ele também pode pressionar apenas sua área esternal, enquanto o seu quadril é mantido elevado. Pode também se apoiar apenas em seus membros posteriores, em postura bípede, a fim de marcar em posição vertical um item localizado acima do substrato, como um tronco de árvore.

Palavras-chave: odor; tórax; peitoral.

10. Locomoção

Andar

Andar descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; VOGT, 1978; COATES; POOLE, 1983).

Descrição: deslocamento em postura quadrúpede, com alternância dos membros de tal forma

que quando os membros de um lado se aproximam, os do outro lado se afastam. Enquanto andam, os indivíduos aparentam não alterar a sua velocidade de deslocamento. A velocidade também parece ser constante e menor em relação a outros tipos de locomoção, seja no solo, galhos ou outros tipos de plataformas (naturais ou artificiais).

Palavras-chave: locomoção; deslocamento; devagar.

Corrida e salto

Correr descrito por *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016); *saltar* descrito por *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Menção também feita para outros Callitrichinae (MOYNIHAM, 1970; STEVENSON; POOLE, 1976; VOGT, 1978; COATES; POOLE, 1983).

Descrição: ato de deslocar-se pelo ambiente, no solo, galhos ou plataformas, com velocidade e movimentos mais rápidos em relação ao comportamento de *andar*. Apoiando-se nos quatro membros, o animal pode efetuar uma espécie de galope, podendo a cauda estar estendida ou arqueada. Também pode marchar com saltos intermitentes caracterizados por rápidos deslocamentos parabólicos no espaço de tal forma que seus membros fiquem temporariamente afastados do substrato.

Palavras-chave: locomoção; deslocamento; rapidez.

11. Estereotipias

Coprofagia

Coprofagia descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Descrição: ato de ingerir as próprias fezes, ou as de outro indivíduo do mesmo grupo.

Palavras-chave: excreção; ânus; ingestão.

Automutilação

Morder mãos e pés descrito para *Leontopithecus chrysopygus* (OLIVEIRA, 2016).

Descrição: indivíduo morde suas próprias mãos e pés repetidamente e por alguns minutos, geralmente quando é submetido a algum fator estressante (como a presença de pessoas estranhas, barulhos altos, manejo, etc.).

Palavras-chave: estresse; lesão; repetição.

2.4 DISCUSSÃO

Os dados aqui coletados apontam para uma tendência de concentração de esforços sobre poucas espécies, que passam a ser os modelos para a maioria das descrições dos comportamentos atribuídos aos *Leontopithecus* e, sob uma perspectiva mais ampla, para Callitrichinae como um todo. Nesse sentido, os três gêneros que concentram a maioria das pesquisas envolvendo espécies da subfamília (*Saguinus*, *Callithrix* e *Leontopithecus*; ver CAPÍTULO 1) são aqueles que também mais se fizeram presentes nos estudos que compõem a presente proposta de redescrição. O mesmo raciocínio parece se aplicar dentro de cada um dos gêneros, tendo em vista que a maioria dos esforços foram destinados a *Callithrix jacchus*, *Saguinus fuscicollis* e *Leontopithecus rosalia*, sendo estas espécies predominantemente em ambiente de cativeiro (outro padrão também detectado no CAPÍTULO 1). A isso também se soma a eventualidade de no ambiente de cativeiro tanto a observação como o registro do comportamento serem, em princípio, mais acessíveis em relação aos esforços de campo, ou, uma aparente tendência à redução de esforços dedicados à História Natural e, consequentemente aos estudos na natureza. Por outro lado, há de se destacar também que o ambiente de cativeiro representa uma ótima oportunidade de se realizar valiosas pesquisas científicas, visto o aumento das populações cativas.

Portanto, o próprio perfil dos pesquisadores é outro elemento que possivelmente também contribui para este padrão, uma vez que a maioria dos estudos primatológicos com espécies de Callitrichinae é feita com animais cativos e mais direcionada para questões específicas normalmente associadas ao ambiente de cativeiro (por exemplo questões de Psicobiologia; ver discussão do CAPÍTULO 1). Contudo, isso demonstra a atual realidade que em momento algum perde sua relevância visto que sob condições horizontais de cativeiro é possível limitar variáveis e assim obter informações que possivelmente permitirão o entendimento dos diferentes processos biológicos ao longo dos estudos de campo. Com base neste contexto, as diferenças em algumas das descrições pareceram refletir mais a diversidade de hipóteses sendo testadas que as condições de cada estudo em particular, ou seja, natureza e cativeiro. Essa constatação viabiliza que haja uma somatória das descrições na elaboração de um etograma que vise a uma adequação para toda a subfamília, exceto em casos em que o comportamento foi descrito em condições muito específicas de cativeiro e em proximidade física de pesquisadores e rotinas de tratadores, podendo gerar estresses e

potencializar alguns comportamentos (ver CARLSTEAD, 1996). Naturalmente, estas são apenas ressalvas, não significando que tais comportamentos não possam ser também observados sob condições naturais. De qualquer forma, o mais interessante de se destacar é o fato de comportamentos descritos em cativeiro e sob condições naturais terem sido combinados sem grandes dificuldades.

Dados dessa natureza são especialmente relevantes pois indicam que resultados de estudos comportamentais obtidos com animais selvagens podem ser incorporados por pesquisas e rotinas de manejo envolvendo animais cativos, resultando em um tipo de conhecimento acumulado que pode ser revertido em decisões práticas e objetivas capazes de melhorar a qualidade de vida dos animais cativos (ver STANTON et al., 2015). Não havendo grandes diferenças entre os comportamentos de indivíduos selvagens e cativos, acreditamos ser possível trazer o conhecimento que dispomos das populações selvagens, por exemplo, para programas de reabilitação e reintrodução de fauna, que por vezes lidam com espécies não tão frequentes em ambientes de cativeiro. Portanto, os resultados também denotam uma interessante aplicabilidade sob condições de cativeiro em que há a necessidade de consultar os comportamentos de tais espécies, para as quais descrições comportamentais inexistam, mas se fazem presentes para táxons de parentesco evolutivo próximo. O caminho inverso, por sua vez, também pode ser de interesse para diversos pesquisadores, pois se o comportamento de espécimes cativos de Callitrichinae pode ser comparado ao de indivíduos de vida-livre, ambientes de cativeiro passam a representar uma valiosa fonte de conhecimento a este respeito. Assim, propostas de padronização como as apresentadas em nosso estudo, bem como as feitas por Stanton et al. (2015) e Pierard et al. (2019), passam a ter sua relevância ainda mais destacada.

Outro ponto importante é o fato da maioria dos comportamentos terem sido detectados tanto em espécies de *Leontopithecus* como em outros Callitrichinae, indicando que eles são comuns à maioria, se não todas, as espécies da subfamília. Todavia, a fim de confirmarmos essa hipótese, ainda sentimos a necessidade de contarmos com o aporte de mais estudos comparativos. Isso se tornará cada vez mais viável à medida que pesquisas com espécies de Callitrichinae continuem a crescer, sendo desejável que adições e modificações (particulares a cada espécie) à redescrição padronizada aqui proposta sejam necessárias.

No que se refere ao tipo das descrições utilizadas para a construção da presente proposta de padronização, é especialmente interessante o fato de termos detectado que no

caso de Callitrichinae os pesquisadores frequentemente combinam suas próprias definições às descrições comportamentais propostas por terceiros, já que mais da metade das obras utilizadas na redescrição continha definições que faziam referência a outros estudos (ver seção 2.3.2). Isso também representa uma evidência de que há um grau de similaridade entre as descrições provenientes de diferentes estudos, independentemente da maneira pela qual eles foram conduzidos. Por outro lado, também indica que apenas a citação de uma referência de descrição já presente na literatura especializada não impede que divergências entre as definições comportamentais desses diferentes estudos (tratem eles da mesma espécie ou não) continuem existindo, bem como corrobora a necessidade de padronização da terminologia comportamental presente na literatura. Ainda mais se considerarmos o grau de detalhamento dessas descrições comportamentais. Se por um lado mais da metade dos estudos que foram incorporados em nossa proposta de redescrição ofereciam definições claras para cada um dos comportamentos listados, é interessante perceber que quase 40% faziam isso de forma incompleta ou apenas listavam comportamentos (ver seção 2.3.2). São todos estudos que continuam sendo úteis para comparações pontuais e menção de comportamentos específicos, mas que não preenchem todo o potencial de um estudo de descrição comportamental.

Já no que diz respeito ao conteúdo das definições que compõem a proposta de redescrição, destacamos três principais tendências: (1) é muito comum a variação nos títulos dos comportamentos, mesmo que suas definições descrevam fenômenos semelhantes; (2) definições também podem variar no que diz respeito à terminologia utilizada, mesmo que em muitos casos descrevam comportamentos semelhantes; (3) a não utilização de determinadas palavras-chave para especificar o contexto de cada comportamento parece ser um dos principais empecilhos para eventuais propostas de padronização. São todas tendências não mutuamente exclusivas e que, portanto, quando combinadas podem até mesmo potencializar umas às outras.

Dentro deste contexto, vale ser inicialmente ressaltado que temos detectado que a categorização de determinados comportamentos, variou de acordo com os objetivos e particularidades de cada estudo, o que aponta para uma constante falha em estudos comportamentais. Isso porque, por mais que existam diferentes níveis de análise do comportamento animal (ver LEHNER, 1996), consideramos que a definição dos eventos e estados, bem como a nomenclatura comportamental nela utilizada, deveria independer do

tipo de proposta de cada estudo. Assim como ocorre com a nomenclatura taxonômica em que o nome dado a uma espécie não pode ser mudado arbitrariamente, o mesmo deve (ou deveria) valer para a nomenclatura comportamental. Há um valor considerável, portanto, na criação de categorias comportamentais padronizadas.

A este respeito e com relação a primeira das tendências acima mencionadas, destaca-se o fato de diversas categorias terem se mostrado frequentes e padronizadas ao compararmos diferentes estudos. No caso de Callitrichinae o comportamento de *carregamento de filhotes* é um dos melhores exemplos, se mostrando frequente na literatura ao mesmo tempo que apresenta uma razoável consistência na terminologia utilizada (ou seja, na redação dos comportamentos) por diferentes autores. Isso facilita em muito qualquer outro estudo que venha a ser baseado nessas descrições, de modo que a própria simplificação da literatura acaba por se tornar um dos principais pontos positivos de propostas de padronização da pesquisa comportamental, como a apresentada aqui. Ainda mais se considerarmos que, apesar das diferenças na terminologia utilizada para cada comportamento, por meio da revisão aqui conduzida também percebemos que muitas definições se assemelhavam e poderiam ser combinadas em uma única descrição, mesmo que por vezes fossem colocadas como comportamentos diferentes (sob títulos distintos).

É bem verdade que diferenças dessa natureza podem ser atribuídas ao método de descrição comportamental (por exemplo, se é baseado nas estruturas ou consequências; HINDE, 1970; LEHNER, 1996), bem como às peculiaridades que cada estudo traz consigo, conforme dissertado anteriormente. Dessa forma, vale ser destacado que aqui a fusão de diferentes comportamentos foi feita sempre tendo em mente sua relevância e adaptabilidade para várias espécies da subfamília. Neste sentido, os comportamentos que melhor servem de exemplo dentro deste contexto são aqueles relacionados à transferência de alimentos em *Leontopithecus* (WILSON, 1976; BROWN; MACK, 1978; HOAGE, 1982; RUIZ-MIRANDA et al., 1999; FEISTNER; PRICE, 1993; 2000; RAPPAPORT; RUIZ-MIRANDA, 2006; RAPPAPORT, 2019) ou para outros Callitrichinae (FEISTNER; PRICE, 1990; WALLANDER, 2000; RAPPAPORT; BROWN, 2008). Mais especificamente, um evento como o *compartilhamento de alimentos* foi redescrito a partir de definições categorizadas sob pelo menos cinco títulos distintos na literatura (ver TABELA 3), todas aqui consideradas como componentes ou variantes de um mesmo comportamento. Não há, dessa forma, uma clareza nas descrições presentes na literatura apontando para o que de fato caracteriza cada um destes eventos e como realmente

podemos tratar cada um deles, como eventos separados, ou variantes de um mesmo comportamento.

Quanto à segunda tendência, de definições variarem com relação à terminologia utilizada, não é incomum a utilização de diferentes termos para se referir aos membros do corpo (por exemplo: pernas traseiras ou posteriores; braços, membros dianteiros ou anteriores) ou a características ambientais (por exemplo, chão, solo, substrato), mesmo que em muitos casos tais termos pertençam à descrição de comportamentos semelhantes. Em certa medida, isso acaba conduzindo à terceira das tendências destacadas anteriormente, que é a falta de contextualização, com os comportamentos sendo descritos sem a inserção de termos que seriam fundamentais para a sua plena compreensão. Um fenômeno similar a este já havia sido detectado por Stanton et al. (2015), ao padronizarem a nomenclatura comportamental utilizada em estudos com felídeos. Sob um primeiro olhar, isso pode até parecer pouco relevante, mas é quando vários detalhes como estes se combinam que incongruências acabam sendo geradas na literatura.

Comportamentos de locomoção (ver TABELA 3) representam outros bons exemplos desses fenômenos em *Leontopithecus*, ou mesmo em Callitrichinae. Efetivamente não encontramos descrições que detalham com a devida precisão todas as posturas e movimentações corporais envolvidas com estes comportamentos. Portanto, não fornecem um detalhamento sobre qual a frequência e velocidade com que eles ocorrem em cada tipo de substrato (por exemplo se sempre envolvem os quatro membros dos animais ou não, entre outros fatores), ou mesmo sobre eventuais diferenças na sua execução entre indivíduos de diferentes idades. Da mesma forma, também não é incomum a indicação de termos como vocalizações ou posturas consideradas características na descrição de determinados comportamentos (bons exemplos em *implorar*, *repouso* e *amamentação*, ver TABELA 4). Termos que até poderiam ser úteis para a definição dos comportamentos, desde que fossem sempre previamente definidos (o que não acontece), fornecendo assim o grau de detalhamento necessário para a compreensão de todas as descrições.

De forma similar, detectamos que a falta de uma clara indicação dos indivíduos que executam os comportamentos também compromete, por vezes, o seu entendimento. Bons exemplos a este respeito podem ser encontrados em comportamentos como *abordagem e toque*, *resistência* e outros eventos relacionados à *alimentação e forrageio* (ver TABELA 4), cujas descrições disponíveis na literatura nem sempre indicam se os comportamentos são

restritos a apenas alguns indivíduos do grupo (p. ex. adultos ou filhotes), ou mesmo quem são os verdadeiros responsáveis pelo início da execução dos comportamentos. Nesse sentido, fica claro que quando cada um destes elementos não é conhecido e descrito de maneira acurada, o entendimento do comportamento como um todo acaba sendo prejudicado. A introdução de palavras-chave acompanhando cada descrição, conforme foi realizado no presente estudo, pode contribuir para atenuar problemas dessa natureza. Por conseguinte, mais uma vez sugerimos que o uso de termos padronizados e objetivos, capazes de mudar ou esclarecer a descrição de um comportamento, conforme foi objetivado ao longo da presente revisão, proporciona as condições para que de fato o contexto de cada comportamento seja devidamente esclarecido, sem sacrificar a consistência entre os estudos (STANTON et al., 2015).

Tais incongruências geram incertezas não somente nos trabalhos comportamentais de base, justamente mais voltados à parte mais descritiva, mas também a quaisquer outros estudos posteriores que tomem como objeto de estudo ou unidade amostral esses comportamentos a fim de explorar fenômenos ainda mais complexos. No contexto do presente capítulo, isso se torna ainda mais interessante na medida em que consideramos que em Callitrichinae comportamentos como os destacados acima (relacionados ao processo de transferência de alimentos) são profundamente estudados pois, se tratando de espécies em que há o cuidado cooperativo da prole (FEISTNER; PRICE, 1990; 2000; RAPAPORT, 1999), todos membros do grupo se envolvem nestas interações. Além dos mais, pelo fato dos custos e benefícios para o cuidado parental variarem com o tipo de cuidado prestado e com as características de cada espécie, bem como de cada cuidador, com idade, sexo, estado reprodutivo e capacidade de forrageamento diferentes (para uma discussão sobre a relação destes elementos com o cuidado parental, ver DÍAZ-MUÑOZ, 2016), estudos quantitativos e comparativos dentro deste contexto são especialmente frequentes (PRICE; FEISTNER, 1993; RAPAPORT; BROWN, 2008). Assim sendo, uma das principais questões a ser destacada aqui é que se na base das análises destas pesquisas não estiverem comportamentos plenamente comparáveis (por meio de suas definições), toda e qualquer inferência posterior acaba perdendo força. Aqui não cabe julgar se este necessariamente é o caso dos estudos aqui citados e dos comportamentos presentes na atual proposta de redescrição. Apenas apontamos para o quão importante é se trabalhar com critérios claros e bem estabelecidos quando se trata do estudo do comportamento animal (LEHNER, 1996; MARTIN & BATESON,

2007).

Neste ponto faz-se importante destacar também que acreditamos que o rigor metodológico adotado durante o processo de construção da nossa própria padronização é suficiente para dar confiança a outros pesquisadores em adotar a terminologia e as definições comportamentais aqui propostas. Principalmente no que diz respeito a quais categorias de comportamentos serão escolhidos e/ou mensurados em seus próprios estudos. Outro ponto é que a presente proposta ainda deve passar por novas etapas de testes empíricos, verificando em campo (seja em cativeiro ou na natureza) se as presentes descrições realmente são capazes de dar conta da riqueza de comportamentos que os animais aqui estudados exibem ao longo de suas vidas.

Por fim, da perspectiva dos comportamentos em si, vale ser destacado que a maioria das espécies aqui consideradas aparentam ter repertórios bastante semelhantes, mesmo considerando que a maioria dos seus comportamentos tenha sido descrita com mais detalhes somente em cativeiro. Além disso, o principal alvo da presente proposta de redescrição era *Leontopithecus* e a inclusão de outras espécies de Callitrichinae se deu somente no sentido de validar as próprias descrições do gênero em questão, bem como de apresentar uma discussão preliminar acerca da possibilidade de se construir uma lista de comportamentos padronizada para todo o grupo. Assim mesmo, o fato de paralelos bem claros terem sido detectados entre os comportamentos de *Leontopithecus* e os de outros gêneros de Callitrichinae nos permite dissertar, mesmo que de maneira apenas introdutória, sobre o repertório comportamental destes táxons. Neste contexto, é provável que a similaridade dos seus comportamentos se deva às similaridades morfológicas, ecológicas (SUSSMAN; KINZEY, 1984), assim como ao fato de pertencerem a um ramo que se diversificou apenas recentemente em termos evolutivos (BUCKNER et al., 2015) e que os leva a compartilhar muitas características morfológicas, fisiológicas e de história de vida (MARTIN, 1992; RYLANDS, 1996; DIGBY et al., 2010).

Espécies de Callitrichinae são todas diurnas e, sob diferentes dinâmicas de composição, vivem em núcleos sociais bem delimitados (HERSHKOVITZ, 1977; SUSSMAN; GARBER, 1987; RYLANDS, 1996). Isso por si só já deve ser responsável pela similaridade de alguns dos seus comportamentos, sobretudo aqueles que são sociais, como os *afiliativos* e os *agonistas*. Todas as espécies do grupo também apresentam o cuidado cooperativo da prole (ver DIGBY et al., 2010), uma das principais características que também deve condicionar a similaridade de alguns comportamentos da subfamília, sobretudo aqueles relacionados ao

cuidado parental. Outro ponto importante é que a despeito de algumas variações interespecíficas, a maioria dos membros desta subfamília possuem dieta onívora, consumindo insetos, frutas e sementes e, até mesmo, goma ou seiva (SUSSMAN; GARBER, 1987; FERRARI; FERRARI, 1989; RYLANDS 1996). Naturalmente, espécies mais especializadas para a gomivoria (como as de *Callithrix* e *Cebuella pygmaea*: SUSSMAN; KINZEY, 1984; RYLANDS, 1996) ou que possuem outras particularidades em sua dieta (como *Callimico goeldii*: PORTER et al., 2007; 2009) podem exibir uma riqueza de comportamentos ligados a alimentação que não foram contempladas no presente estudo, já que espécies de *Leontopithecus* não exploram tanto esse tipo de alimento. De qualquer modo, similaridades ecológicas encontradas para as diferentes espécies dentro deste contexto também devem contribuir para a semelhança em algumas das suas estratégias individuais e dos comportamentos de *alimentação e forrageio* (HARRISON; TARDIF, 1994).

Em relação a outros comportamentos, como os de locomoção, representantes de Callitrichinae não possuem cauda preênsil, ao contrário de outros primatas neotropicais. Por outro lado, eles se assemelham a outros primatas na medida em que também são capazes de se agarrar verticalmente às árvores. Seus membros anteriores são mais curtos que os posteriores e a maior parte da locomoção é quadrúpede (TABELA 4). Em todas as espécies do grupo o polegar e o dedão do pé não são oponíveis, a superfície das mãos e pés são longas em relação aos seus dígitos, bem como em todos os dedos (exceto no hálux) existem garras e não unhas (HERSHKOVITZ, 1977; FORD, 1980; RYLANDS; MITTERMEIER, 2009; RYLANDS et al., 2016). Levando todas essas características em consideração, é razoável supor que muito da similaridade dos seus padrões locomotores e de exploração do ambiente também se deva ao fato deles compartilharem tantas outras características, neste caso morfológicas.

Da mesma forma, para a maioria dos outros comportamentos aqui abordados, paralelos similares com características morfológicas, ecológicas ou de outra natureza compartilhadas entre representantes das diferentes linhagens de Callitrichinae podem ser visualizadas com certa tranquilidade. O que não somente aponta para a validade de abordagens de padronização como a aqui adotada, mas também para a possibilidade de se realizar interessantes estudos explorando a relação existente entre essas características. Mesmo não fazendo parte das previsões inicialmente formuladas para o presente estudo, tais resultados talvez constem entre os mais importantes do presente capítulo e com certeza estão entre os que mais apresentam boas possibilidades de futuros estudos.

2.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Propostas de redescrição unificada são projetadas, fundamentalmente, para que os comportamentos de um determinado táxon sejam mais facilmente entendidos, com definições claras e objetivas, bem como sejam incorporados de maneira mais confiável em outros tipos de estudo. A utilização de uma terminologia padronizada, por sua vez, possibilita que estudos realizados em qualquer ambiente possam ser devidamente comparados. Dentro deste contexto, esperamos que a presente proposta de redescrição represente um primeiro e importante passo para aqueles que desejam se aprofundar nas pesquisas comportamentais, seja quando falamos de *Leontopithecus*, ou de Callitrichinae de forma geral. Assim como ocorre com qualquer trabalho científico, o ideal é que ela continue sendo retrabalhada, com contínuos aprimoramentos e modificações, de modo que seja mantida como uma base comparável para os diferentes estudos que venham a estudar os comportamentos das espécies dessa subfamília. Caso isso seja feito, é possível esperar que propostas de padronização como a que se faz aqui presente efetivamente sejam capazes de melhorar nossa compreensão do comportamento destes animais, podendo até mesmo contribuir para a sua conservação e qualidade de vida.

REFERÊNCIAS

- DE ALMEIDA ROCHA, J. M.; DOS REIS, P. P.; DE CARVALHO OLIVEIRA, L. Play behavior of the golden-headed lion tamarin in Brazilian cocoa agroforests. **Folia Primatologica**, v. 85, n. 3, p. 192–199, 2014.
- ALTMANN, J. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. **Behaviour**, v. 49, n. 3, p. 227–267, 1974. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/4533591>>. .
- BARRIENTO, F. G. **Comportamento de Marcação por Cheiro em Leontopithecus caissara (Primates , Callitrichidae). Comportamento de Marcação por Cheiro em Leontopithecus caissara (Primates , Callitrichidae).**, 2013. Universidade Federal do Paraná.
- BROWN, K.; MACK, D. S. Food Sharing among Captive Leontopithecus rosalia. **Folia Primatologica**, v. 29, p. 268–290, 1978.
- BROWN, V. J.; BOWMAN, E. M. Alertness, In: RAMACHANDRAN, Vilayanur S. **Encyclopedia of the Human Brain**, Four-Volume Set. Academic Press, 2002.
- BUCKNER, J. C.; LYNCH ALFARO, J. W.; RYLANDS, A. B.; ALFARO, M. E. Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 82, n.

PB, p. 413–425, 2015. Elsevier Inc. Disponível em:
<<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2014.04.031>>.

CAINE, N. G. Visual Scanning by Tamarins: A Description of the Behavior and Tests of Two Derived Hypotheses. **Folia Primatologica**, v. 43, p. 59–67, 1984.

CARLSTEAD, Kathy. Effects of captivity on the behavior of wild mammals. 1996.

CIANI, A. S. C. Primate sexuality. **Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science**. p.1–10, 2017.

COATES, A.; POOLE, T. B. The behavior of the callitrichid monkey, *Saguinus labiatus labiatus*, in the laboratory. **International Journal of Primatology**, v. 4, n. 4, p. 339–371, 1983.

DÍAZ-MUÑOZ, S. L. Complex cooperative breeders: Using infant care costs to explain variability in callitrichine social and reproductive behavior. **American Journal of Primatology**, v. 78, n. 3, p. 372–387, 2016.

DIGBY, L. J.; FERRARI, S. F.; SALTZMAN, W. Callitrichines: The Role of Competition in Cooperatively Breeding Species. **Primates in Perspective**. p.91–107, 2010.

DRUMMOND, Hugh. Towards a standard ethogram: do ethologists really want one. **Z. Tierpsychol**, v. 68, n. 4, p. 338–339, 1985.

EPPLE, G. Social communication by olfactory signals in marmosets. **International Zoo Yearbook**, v. 12, n. 1, p. 36–42, 1972.

EPPLE, G. Sex differences in partner preference in mated pairs of saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 27, n. 6, p. 455–459, 1990.

EPPLE, G.; KATZ, Y. Social influences on first reproductive success and related behaviors in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*, callitrichidae). **International Journal of Primatology**, v. 1, n. 2, p. 171–183, 1980.

FEISTNER, A. T. C.; PRICE, E. C. Food-Sharing in Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*). **Folia Primatologica**, v. 54, p. 34–45, 1990. Disponível em:
<<http://library1.nida.ac.th/termpaper6/sd/2554/19755.pdf>>. .

FEISTNER, A. T. C.; PRICE, E. C. Food sharing in black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*). **American Journal of Primatology**, v. 52, n. 1, p. 47–54, 2000.

FERRARI, S. F.; FERRARI, M. A. L. A re-evaluation of the social organisation of the callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. **Folia Primatologica**, 1989.

FORD, S. M. Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the callitrichidae in platyrrhini. **Primates**, v. 21, n. 1, p. 31–43, 1980.

FRENCH, J. A.; INGLETT, B. J. Female-female aggression and male indifference in response to unfamiliar intruders in lion tamarins. **Animal Behaviour**, v. 37, n. PART 3, p. 487–497, 1989.

GLATSTON, A. R.; GEILVOET-SOETEMAN, E.; HORA-PECEK, E.; VAN HOOFF, J. A. R. A. M. The influence of the zoo environment on social behavior of groups of cotton-topped tamarins, *Saguinus oedipus oedipus*. **Zoo Biology**, v. 3, n. 3, p. 241–253, 1984.

GORDON, Deborah M. Do We Need More Ethograms?. **Z. Tierpsychol**, v. 68, p. 340-342, 1985.

HANLON, Roger T.; MESSENGER, John B. **Cephalopod behaviour**. Cambridge University Press, 2018.

HARDIE, S. M.; BUCHANAN-SMITH, H. M. Vigilance in single- and mixed-species groups of tamarins (*Saguinus labiatus* and *Saguinus fuscicollis*). **International Journal of Primatology**, v. 18, n. 2, p. 217–234, 1997.

HARRISON, Mary L.; TARDIF, Suzette D. Social implications of gummivory in marmosets. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 95, n. 4, p. 399-408, 1994.

HERSHKOVITZ, Philip. **Living new world monkeys (Platyrrhini)**. University of Chicago Press, 1977.

HINDE, Robert A. **Animal behaviour: A synthesis of ethology and comparative psychology**. 1970.

HOAGE, R. J. Social and physical maturation in captive lion tamarins, *Leontopithecus rosalia rosalia* (Primates:Callitrichidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, , n. 354, p. 1–56, 1982.

JASSO DEL TORO, C.; NEKARIS, K. A.-I. Affiliative Behaviors. **Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior**. p.1–6, 2019. Springer Nature Switzerland.

KAPLAN, G.; ROGERS, L. J. Parental care in marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*): Development and effect of anogenital licking on exploration. **Journal of Comparative Psychology**, v. 113, n. 3, p. 269–276, 1999.

KLEIMAN, D. G. Progress and problems in Lion tamarin reproduction. **International Zoo Yearbook**, v. 17, 1977.

KLEIMAN, D. G. *Leontopithecus rosalia*. **American Society of Mammalogists**, v. 148, p. 1–7, 1981.

KLEIMAN, D. G.; MACK, D. S. Effects of Age, Sex, and Reproductive Status on Scent Marking Frequencies in the Golden Lion Tamarin, *Leontopithecus rosalia*. **Folia primatologica**, v. 33, p. 1–14, 1980.

KLEIMAN, D. G.; RYLANDS, Antony B. **Micos leões: biologia e conservação**. Smithsonian

Institution, 2008.

KNOX, K. L.; SADE, D. S. Social behavior of the emperor tamarin in captivity: Components of agonistic display and the agonistic network. **International Journal of Primatology**, v. 12, n. 5, p. 439–480, 1991.

KOENIG, A. Visual scanning by common marmosets (*Callithrix jacchus*): Functional aspects and the special role of adult males. **Primates**, v. 39, n. 1, p. 85–90, 1998.

LEHNER, P. N. Sampling methods in behavior research. **Poultry science**, v. 71, n. 4, p. 643–649, 1992.

LEHNER, P. N. **Handbook of ethological methods**. Cambridge University press. Cambridge. 672 pp. 1996.

MACNULTY, D. R.; MECH, L. D.; SMITH, D. W. A proposed ethogram of large-carnivore predatory behavior, exemplified by the wolf. **Journal of Mammalogy**, v. 88, n. 3, p. 595–605, 2007.

MARTIN, P.; BATESON, P. P. G. Measuring Behaviour: An Introductory Guide. **Cambridge University Press**, 222p, 2007.

MATHER, J. A.; ALUPAY, J. S. An ethogram for benthic octopods (Cephalopoda: Octopodidae). **Journal of Comparative Psychology**, v. 130, n. 2, p. 109–127, 2016.

MORAES, E.; BAKER, A. J.; KLEIMAN, D. G.; DIETZ, J. M.; BOINSKI, S. Intra-Group Vocal Behaviour in Wild Golden Lion Tamarins, *Leontopithecus Rosalia*: Honest Communication of Individual Activity. **Behaviour**, v. 130, n. 1–2, p. 53–75, 1994.

MOYNIHAN, M. Some behavior patterns of platyrrhine monkeys: II. *Saguinus geoffroyi* and some other tamarins. **Smithsonian Contributions to Zoology**, , n. 28, p. 1–77, 1970.

OLIVEIRA, C. DE. **Comportamento de Brincadeira em Micos-Leões-Dourados (*Leontopithecus Rosalia* Linnaeus, 1766): Ontogenia, Aspectos Sociais e Interações**

Interespecíficas, 2005. Universidade de São Paulo. Disponível em:

<<http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/59/59134/tde-28112005-153126/en.php>>. .

DE OLIVEIRA, C. R.; RUIZ-MIRANDA, C. R.; KLEIMAN, D. G.; BECK, B. B. Play Behavior in Juvenile Golden Lion Tamarins (*Callithrichidae*: Primates): Organization in Relation to Costs. **Ethology**, v. 109, p. 593–612, 2003.

OLIVEIRA, M. F. DE. Etograma de mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*, Mikan, 1823) em cativeiro, com ênfase no comportamento reprodutivo. Etograma de mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*, Mikan, 1823) em cativeiro, com ênfase no comportamento reprodu. , 2016.

PERES, C. A. **Ecology of Mixed-Species Groups of Tamarins in Amazonian Terra Firme Forests**, 1991. Cambridge.

PIERARD, M.; MCGREEVY, P.; GEERS, R. Reliability of a descriptive reference ethogram for equitation science. **Journal of Veterinary Behavior**, v. 29, p. 118–127, 2019. Elsevier Inc. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.jveb.2018.10.001>>. .

PORTER, Leila M.; STERR, Sarah M.; GARBER, Paul A. Habitat use and ranging behavior of *Callimico goeldii*. **International Journal of Primatology**, v. 28, n. 5, p. 1035-1058, 2007.

PORTER, Leila M.; GARBER, Paul A.; NACIMENTO, Edilio. Exudates as a fallback food for *Callimico goeldii*. **American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists**, v. 71, n. 2, p. 120-129, 2009.

PRICE, E. C.; FEISTNER, A. T. C. Food sharing in lion tamarins: Tests of three hypotheses. **American Journal of Primatology**, v. 31, n. 3, p. 211–221, 1993.

RAPAPORT, L. G. Provisioning of young in golden lion tamarins (*Callitrichidae*, *Leontopithecus rosalia*): A test of the information hypothesis. **Ethology**, v. 105, n. 7, p. 619–636, 1999.

RAPAPORT, L. G. Social contributions to the foraging behavior of young wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*): Age-related changes and partner preferences. **American Journal of Primatology**, , n. September, p. 1–14, 2019.

RAPAPORT, L. G.; BROWN, G. R. Social influences on foraging behavior in young nonhuman primates: Learning what, where, and how to eat. **Evolutionary Anthropology**, v. 17, n. 4, p. 189–201, 2008.

RAPAPORT, L. G.; RUIZ-MIRANDA, C. R. Ontogeny of provisioning in two populations of wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 60, n. 5, p. 724–735, 2006.

RATHBUN, C. D. Description and Analysis of the Arch Display in the Golden Lion Tamarin, *Leontopithecus rosalia rosalia*. **Folia Primatologica**, v. 32, p. 125–148, 1979.

RUIZ-MIRANDA, C. R.; KLEIMAN, D. G.; DIETZ, J. M.; et al. Food transfers in wild and reintroduced golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. **American Journal of Primatology**, v. 48, n. 4, p. 305–320, 1999.

RUIZ, J. C. Comparison of affiliative behaviors between old and recently established pairs of golden lion tamarin, *Leontopithecus rosalia*. **Primates**, v. 31, n. 2, p. 197–204, 1990.

RYLANDS, A. B. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in *Callitrichidae*. **American Journal of Primatology**, v. 38, p. 5–18, 1996. Disponível em: <[http://doi.wiley.com/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1996\)38:1%3C5::AID-AJP2%3E3.0.CO;2-2](http://doi.wiley.com/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)38:1%3C5::AID-AJP2%3E3.0.CO;2-2)>. .

RYLANDS, Anthony B.; MITTERMEIER, Russell A. The diversity of the New World primates (*Platyrrhini*): an annotated taxonomy. In: **South American Primates**. Springer, New York, NY, 2009. p. 23-54.

RYLANDS, Anthony B. et al. Taxonomic review of the new world tamarins (primates: *Callitrichidae*). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 177, n. 4, p. 1003-1028, 2016.

- SAVAGE, A.; GIRALDO, L. H.; SOTO, L. H.; SNOWDON, C. T. Demography, group composition, and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. **American Journal of Primatology**, v. 38, n. 1, p. 85–100, 1996.
- SMUTS, Barbara B. et al. (Ed.). **Primate societies**. University of Chicago Press, 2008.
- SNYDER, P. A. Behavior of *Leontopithecus rosalia* (Golden-lion marmoset) and related species: A review. **Journal of Human Evolution**, v. 3, n. 2, p. 109–122, 1974.
- SOINI, P. Sociosexual behavior of a free-ranging *Cebuella pygmaea* (Callitrichidae, Platyrrhini) troop during postpartum estrus of its reproductive female. **American Journal of Primatology**, v. 13, n. 3, p. 223–230, 1987.
- STAHLSCHMIDT; DENARDO. Parental Care, 2011, In: SKINNER, Michael K. **Encyclopedia of reproduction**. Academic Press, 2018.
- STANTON, L. A.; SULLIVAN, M. S.; FAZIO, J. M. A standardized ethogram for the felidae: A tool for behavioral researchers. **Applied Animal Behaviour Science**, v. 173, p. 3–16, 2015.
- STEVENSON, M. F.; POOLE, T. B. An ethogram of the common marmoset (*Calithrix jacchus jacchus*): General behavioural repertoire. **Animal Behaviour**, v. 24, n. 2, p. 428–451, 1976.
- STOINSKI, T. S.; BECK, B. B. Spontaneous tool use in captive, free-ranging golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia rosalia*). **Primates**, v. 42, n. 4, p. 319–326, 2001.
- STRIBLEY, J. A.; FRENCH, J. A.; INGLETT, B. J. Mating patterns in the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*): Continuous receptivity and concealed estrus. **Folia Primatologica**, 1987.
- SUSSMAN, R. W.; GARBER, P. A. A new interpretation of the social organization and mating system of the Callitrichidae. **International Journal of Primatology**, v. 8, n. 4, p. 397, 1987.
- SUSSMAN, R. W.; KINZEY, W. G. The ecological role of the callitrichidae: A review. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 64, n. 4, p. 419–449, 1984.
- SUTCLIFFE, A. G.; POOLE, T. B. Intragroup agonistic behavior in captive groups of the common marmoset *Callithrix jacchus jacchus*. **International Journal of Primatology**, v. 5, n. 5, p. 473–489, 1984.
- TINBERGEN, N. On aims and methods of Ethology. **Zeitschrift für Tierpsychologie**, v. 20, n. 410–433, 1963.
- DE VLEESCHOUWER, K.; HEISTERMANN, M.; VAN ELSACKER, L.; VERHEYEN, R. F. Signaling of reproductive status in captive female golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*). **International Journal of Primatology**, v. 21, n. 3, p. 445–465, 2000.
- VOGT, J. L. The social behavior of a marmoset (*Saguinus fuscicollis*) group II: Behavior patterns and social interaction. **Primates**, v. 19, n. 2, p. 287–300, 1978.

VOGT, J. L.; CARLSON, H.; MENZEL, E. Social behavior of a marmoset (*Saguinus fuscicollis*) group I: Parental care and infant development. **Primates**, v. 19, n. 4, p. 715–726, 1978.

VOLAND, E. Social play behavior of the common marmoset (*Callithrix jacchus* Erxl., 1777) in captivity. **Primates**, v. 18, n. 4, p. 883–901, 1977.

WALLANDER, Diane Lynn. Food sharing and the development of feeding behavior in *Saguinus imperator*, the emperor tamarin (Family: Callitrichidae). 2000.

WILSON, C. G. Food Sharing Behavior in Primates: Another Species Added. **Journal of the Arkansas Academy of Science**, v. 30, p. 95–96, 1976.

ZILKHA, N. et al. From classic ethology to modern neuroethology: Overcoming the three biases in social behavior research. **Current Opinion in Neurobiology**, v. 38, p. 96–108, 2016.

**CAPÍTULO 3 – SINAL FILOGENÉTICO, RECONSTRUÇÃO DE ESTADOS ANCESTRAIS E
EVOLUÇÃO CORRELACIONADA DE TRAÇOS SOCIAIS E REPRODUTIVOS DE CALLITRICHINAE
(PLATYRRHINI: CEBIDAE)**

RESUMO

Callitrichinae (Platyrrhini: Cebidae) é um dos grupos de primatas neotropicais mais diversos fenotipicamente e o mais rico em número de espécies. Assim mesmo, ao compararmos com outras linhagens primatas, a história evolutiva de seus traços fenotípicos tem sido relativamente pouco estudada, a despeito da existência de diversas propostas de filogenias para grupo. Soma-se a este contexto o fato desta subfamília apresentar um conjunto de características sociais e reprodutivas que provavelmente é único dentro de sua ordem, mas que ainda é discutido sobretudo a partir de perspectivas teóricas, sem tantas abordagens estatísticas e comparativas se fazendo presentes. Nesse sentido, através do presente capítulo buscamos analisar como características da sua socialidade e reprodução podem ter surgido, se desenvolvido e modificado ao longo da evolução, para tanto examinando seis traços fenotípicos (três contínuos e três discretos) sob a perspectiva de filogenias atuais de Platyrrhini. Seus respectivos valores de sinal filogenético também foram quantificados e possíveis correlações entre suas histórias evolutivas avaliadas. Foram escolhidos os seguintes traços fenotípicos, historicamente postulados como importantes componentes da socialidade e reprodução dos Callitrichinae e cuja codificação foi considerada suficientemente objetiva: massa corporal, duração da gestação, duração do ciclo ovariano, fertilidade pós-parto, nascimento de gêmeos e soberania reprodutiva. Dados para cada uma dessas variáveis foram coletados na literatura especializada, para o maior número possível de espécies de Platyrrhini. A partir daí análises de mapeamento de caracteres, reconstrução de estados ancestrais, sinal filogenético e evolução correlacionada foram conduzidas com o auxílio dos softwares R e BayesTraits. Quatro dos seis traços (massa corporal, fertilidade pós-parto, nascimento de gêmeos e soberania reprodutiva) se mostraram filogeneticamente conservados em Platyrrhini e, em todos os casos, havendo uma forte contribuição de Callitrichinae para tal padrão. Isso porque para todos eles essa subfamília apresenta valores e/ou estados únicos em meio aos demais primatas neotropicais. Especialmente no caso da massa corporal, destaca-se o fato de que variações em sua extensão devem ter funcionado como um tipo de pré-requisito para o surgimento de outras adaptações sociais e reprodutivas observadas no grupo em questão. As principais exceções (em relação a influência da filogenia sobre a expressão dos caracteres) residem na gestação e ciclo ovariano, traços que também se relacionam com os demais atributos das espécies aqui analisadas, mas cuja associação, ao menos em um primeiro momento, nem sempre ocorre por meio de variações em suas respectivas extensões. De qualquer forma, ao adotar abordagens integrativas e que consideram a variação existente entre as diferentes linhagens de um mesmo clado, pudemos dissertar sobre parte do processo de diversificação das estratégias reprodutivas e sociais de Callitrichinae, entendendo melhor como suas características se relacionam e influenciaram umas às outras ao longo da evolução deste grupo.

Palavras-chave: Comportamento Social. Socialidade. Reprodução. Primatas.
Biologia Comparada. Primatas Neotropicais.

ABSTRACT

Callitrichinae (Platyrrhini: Cebidae) is one of the most diverse groups of Neotropical primates phenotypically and the richest in the number of species. Even so, when comparing with other primate lineages, the evolutionary history of their phenotypic traits has been relatively little studied, despite the existence of several phylogeny proposals for groups. Besides, this subfamily has a set of social and reproductive characteristics that is probably unique within its order, but which is still discussed mainly from theoretical perspectives, without so many statistical and comparative approaches being present. In this sense, through this chapter, we seek to analyze how their sociality and reproduction characteristics may have arisen, developed, and modified throughout evolution, for this purpose by examining six phenotypic traits (three continuous and three discrete) from the perspective of Platyrrhini's current phylogenies. We also quantified their phylogenetic signal values, and possible correlations between their evaluated evolutionary histories were evaluated. We chose the following phenotypic traits, all historically postulated as essential components of the sociality and reproduction of the Callitrichinae and whose coding was considered sufficiently objective: body mass, duration of gestation, duration of the ovarian cycle, postpartum fertility, twinning, and reproductive sovereignty. We collected data for each of these variables in the specialized literature for the largest possible number of Platyrrhini species. We conducted reconstruction of ancestral states analyses, phylogenetic signal, and correlated evolution with the aid of R and BayesTraits software. We showed four of the six traits (body mass, postpartum fertility, twinning, and reproductive sovereignty) to be phylogenetically conserved in Platyrrhini and, in all cases, there was a substantial contribution of Callitrichinae to this pattern. This is because this subfamily has unique values or states among the other Neotropical primates for all of them. Especially in the case of body mass, the fact that variations in its extension must have functioned as a prerequisite for the emergence of other social and reproductive adaptations observed in the group in question is highlighted. The main exceptions (concerning the influence of phylogeny on the expression of characters) reside in pregnancy and the ovarian cycle, traits that are also related to the other attributes of the species analyzed here, but whose association, at least at first, is not always it occurs through variations in their respective extensions. Nevertheless, by adopting integrative approaches that consider the divergence between different lineages of the same clade, we were able to talk about part of the process of diversification of the reproductive and social strategies of Callitrichinae, better understanding how their characteristics are correlated and influenced each other throughout the evolution of this group.

Keywords: Social Behavior. Sociality. Reproduction. Primates. Comparative Biology.
Neotropical primates.

3.1 INTRODUÇÃO

Callitrichinae (Platyrrhini: Cebidae) é uma das linhagens de primatas neotropicais mais diversas fenotipicamente e a mais rica em número de espécies (HERSHKOVITZ, 1977; MITTERMEIER; WILSON; RYLANDS, 2013; RYLANDS et al. 2016; GARBINO; MARTINS-JUNIOR, 2018). Com no mínimo seis gêneros e 48 espécies reconhecidas, estes animais ocorrem do norte da Colômbia e do Panamá ao sul do Brasil (ver DIGBY et al., 2010). Assim mesmo, a despeito da existência de diversas propostas de filogenias para grupo, a história evolutiva de seus traços fenotípicos tem sido relativamente pouco estudada, principalmente se compararmos essa subfamília a outros grupos de primatas, aparentemente mais frequentes em estudos desta natureza.

Além disso, estudos avaliando de que forma a história filogenética dos primatas contribui para a geração dos seus padrões de socialidade apenas nos últimos 30 anos passaram a compor a literatura (DI FIORE; RENDALL, 1994; SCHAİK; KAPPELER, 1996; SHULTZ et al., 2011; OPIE et al., 2012; DUDA; ZRZAVÝ, 2013; KAPPELER; POZZI, 2019). E por mais que o estudo do comportamento social e das estratégias de acasalamento contextualizem questões centrais no contexto da Ecologia Comportamental e da Primatologia, pesquisas feitas de maneira sistemática ou mais abrangente ainda não se fazem tão recorrentes (ver CROOK; GARTLAN, 1966; SETCHELL, 2013). No caso de Callitrichinae esse tipo de abordagem é ainda mais incipiente, mesmo que eles apresentem uma alta variabilidade comportamental.

Como bem destacam Shultz et al. (2011), isso ocorre, por exemplo, porque comportamentos sociais não fossilizam, o que torna mais difícil inferir mudanças e transições ocorridas ao longo da evolução. Assim mesmo já se sabe que, ao menos para determinadas características, o comportamento social de primatas mostra certas tendências e restrições filogenéticas (DI FIORE; RENDALL, 1994; SHULTZ et al., 2011; OPIE et al., 2012; KAMILAR; COOPER, 2013; DUDA; ZRZAVÝ, 2013) - por exemplo que determinadas transições evolutivas ocorrem mais frequentemente entre diferentes formatos de organização social e como a contingência histórica pode influenciar em questões desta natureza (KAPPELER; POZZI, 2019). Neste sentido, abordagens comparativas podem se mostrar cada vez mais úteis na avaliação de modelos voltados à compreensão da história evolutiva da socialidade destes animais, bem como na inferência de mudanças em seus respectivos sistemas sociais (SHULTZ et al., 2011; KAPPELER; POZZI, 2019).

Estudos comparativos tomando Callitrichinae como principal objeto de estudo já foram conduzidos com alguns traços ecológicos e de história de vida (FORD; DAVIS, 1992; GARBER, 1994), bem como com alguns aspectos de sua morfologia (FORD, 1980; FORD; DAVIS, 1992; MARTIN, 1992; GARBINO; MARTINS-JUNIOR, 2018). Todavia, por ainda se basearem em filogenias mais antigas, muitas das conclusões de alguns destes estudos já não se aplicam mais frente ao conhecimento que atualmente dispomos sobre a evolução do grupo. Dado este contexto, esta subfamília de primatas neotropicais se apresenta como uma ótima candidata para estudos integrativos e que incorporem filogenias mais atuais (sejam eles comparativos, de evolução fenotípica ou evolução correlacionada). Isto é particularmente verdade ao considerarmos indícios como os dissertados anteriormente, da existência de tendências e restrições filogenéticas para uma série de características de primatas como um todo, bem como de Callitrichinae em particular.

Incorporar filogenias modernas a fim testar hipóteses evolutivas para a socialidade também possibilita que dissertemos mais abertamente sobre os possíveis caminhos evolutivos que levaram aos atuais padrões de comportamento social existentes para este grupo. Da mesma forma, compreender a ordem de aparecimento dessas características ao longo da evolução dos Callitrichinae representa um passo fundamental para determinarmos como aquelas que surgiram inicialmente impactaram as que vieram posteriormente na sua história evolutiva. Dentro deste contexto, com o objetivo de investigar como o seu sistema social se desenvolveu e foi modificado ao longo da evolução do grupo, examinamos história de seis traços fenotípicos sob filogenias atuais de Platyrrhini, quantificando também seu sinal filogenético e possíveis correlações na história evolutiva de algumas dessas características. Portanto, testamos as hipóteses de que essas características são conservadas filogeneticamente, bem como de que suas histórias evolutivas são correlacionadas. Dado o fato de que apenas recentemente, em termos evolutivos, os Callitrichinae se diversificaram, bem como seu conjunto de características sócio-reprodutivas parece ser único entre os primatas atualmente viventes, esperamos detectar, na maioria dos casos, tais padrões de conservadorismo e correlação evolutiva.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Caracteres analisados

Escolhemos seis traços fenotípicos, todos tradicionalmente indicados como elementos-chave dentro do sistema sócio-reprodutivo de Callitrichinae (ver SUSSMAN; KINZEY, 1984; FERRARI; FERRARI, 1989; GOLDIZEN, 1990; GARBER, 1994; RYLANDS, 1996; MORO-RIOS, 2013; HARRIS et al., 2014), ou de primatas em geral (ver SILLEN-TULLBERG; MOLLER, 1993; DI FIORE; RENDALL, 1994; THIERRY et al., 2000; KAMILAR; COOPER, 2013; FRENCH et al., 2018). Preferimos incluir atributos que não apenas fossem úteis para analisar e melhor compreender a história evolutiva da socialidade e reprodução dos Callitrichinae, mas também cuja codificação dos estados fosse o mais objetiva possível. Dos seis traços analisados, três eram contínuos e três eram discretos. A definição de cada um deles, bem como de seus respectivos estados pode ser observada na TABELA 1.

TABELA 1 – Lista dos traços fenotípicos analisados no presente capítulo e codificação dos seus possíveis estados.

Atributo	Codificação dos estados
Fertilidade pós-parto	Presente = há registros de fertilidade das fêmeas menos de um mês após o parto. Ausente = não há registros de fertilidade das fêmeas em até um mês após o parto.
Nascimento de gêmeos	Presente = nascimento de gêmeos representa o padrão modal do tamanho de ninhada da espécie Ausente = nascimento de gêmeos não representa o padrão modal tamanho de ninhada da espécie
Soberania reprodutiva feminina	Presente = há registros de monopolização reprodutiva, por vias fisiológicas ou comportamentais, por parte de uma única fêmea dentro de um determinado grupo social Ausente = não há registros de monopolização reprodutiva, por vias fisiológicas ou comportamentais, por parte de uma única fêmea dentro de um determinado grupo social
Gestação	Duração média da gestação, em dias.
Massa corporal (fêmeas)	Média da massa corporal reportada para as fêmeas, em gramas (g).
Ciclo ovariano	Duração média dos ciclos estrais em dias.

FONTE: o autor (2021).

3.2.2 Coleta de dados e tabulação

Foram coletados dados para o máximo possível de espécies de Platyrrhini cujas informações de interesse se encontravam disponíveis. A busca não se limitou apenas à Callitrichinae para que, através dos resultados obtidos através das análises comparativas, fosse possível também discutir sobre a origem evolutiva das características analisadas e não somente sobre sua diversificação na subfamília em questão. Tal busca se deu a partir de dados já publicados, seja em artigos, livros ou repositórios “online” sobre socioecologia de primatas, como o *All the world Primates* (ROWE; MYERS, 2016). Neste repositório informações sobre a história natural, história de vida e ecologia de todas as espécies de primatas, incluindo sua organização social, foram reunidas e codificadas e especificamente designados para este fim, levantando as informações para determinados táxons em específico e com base em instruções idênticas (ROWE; MYERS, 2016).

3.2.3 Escolha das árvores filogenéticas

Todas as análises foram realizadas a partir de duas árvores filogenéticas distintas. A primeira (A1) é uma árvore cronofilogenética calibrada com fósseis, contendo 79 terminais, previamente publicada por Aristide et al. (2015). Tal árvore foi obtida usando métodos bayesianos a partir de um conjunto de dados concatenado de 25.361bp de DNA, incluindo sequências codificantes e não codificantes. Para avaliar se nossos resultados eram sensíveis à filogenia escolhida, todas as análises também foram executadas usando uma segunda árvore (A2), contendo 56 terminais, neste caso uma de consenso a partir de um conjunto de 1.000 árvores diferentes do Projeto 10kTrees (versão 3; ARNOLD; MATTHEWS; NUNN, 2010). Neste banco de dados, as árvores são criadas usando métodos filogenéticos bayesianos e amostradas na proporção de sua probabilidade posterior. Embora a abordagem metodológica proposta pelo 10kTrees tenha algumas limitações importantes (POZZI et al., 2014), as árvores filogenéticas obtidas neste “site” têm sido usadas em relevantes estudos comparativos de primatas (p. ex. KAPPELER; POZZI 2019).

A filogenia obtida no 10kTrees é inferida a partir de seis sequências mitocondriais e três genes autossômicos. Os nós das árvores são datados usando comprimentos de ramos médios obtidos por inferência Bayesiana e seis pontos de calibração fóssil conhecidos.

Segundo a metodologia descrita no “site” do projeto, as árvores geradas pelo 10kTrees são ultramétricas. Todavia, durante a execução de algumas análises o *R software* não as reconhecia com tal e, portanto, a fim de dar continuidade para os testes, o caráter ultramétrico das árvores foi garantido por meio da função “*compute.brlen*”, do pacote “*ape*”. Pelo fato de a A1 abranger mais espécies que a A2, contar com calibrações provenientes de dados de organismos fósseis e, portanto, contar com uma maior precisão (teoricamente) quanto às suas inferências, nos resultados foram apresentadas apenas as representações gráficas da primeira. De qualquer forma, quando inconsistências entre as análises conduzidas a partir das duas árvores foram detectadas, as diferenças foram explicitadas no corpo do texto e seu significado dissertado ao longo da discussão.

3.2.4 Sinal filogenético

O sinal filogenético nos indica se espécies são mais semelhantes entre si para uma determinada característica analisada do que seria esperado pelo acaso. Mais especificamente, ele pode ser definido como a tendência de organismos filogeneticamente próximos em se assemelharem fenotipicamente (BLOMBERG et al., 2003). No presente caso, ele foi estimado para todos os traços fenotípicos listados anteriormente, sobretudo a fim de verificar a sua utilidade para a interpretação da história evolutiva do sistema sócio-reprodutivo de Callitrichinae. Para a quantificação do sinal filogenético dos três traços contínuos, foi usado o *K de Blomberg* (BLOMBERG et al., 2003) e o λ de Pagel (PAGEL, 1999). Ambas as estatísticas quantificam a quantidade de desvio em relação ao modelo de movimento browniano, sendo que no primeiro caso $K = 1$ significa que há uma estrutura filogenética esperada por movimento browniano, $K > 1$ representa caracteres que são mais estruturados filogeneticamente que o esperado por movimento browniano e K quanto mais próximo de 0 implica menor é a estrutura filogenética para o caráter em questão (BLOMBERG et al., 2003; KAMILAR; COOPER, 2013). Da mesma forma, o λ de Pagel varia entre 0 e 1, com $\lambda = 1$ indicando que há uma estrutura filogenética como seria esperado por movimento browniano e $\lambda = 0$ significando ausência de sinal filogenético (PAGEL, 1997; DINIZ FILHO, 2000). Para o *K de Blomberg* foi utilizado o pacote “*picante*” (KEMBEL et al., 2010) do *R Software* e para o λ de Pagel a função “*fitDiscrete*”, do pacote “*geiger*” (HARMON et al., 2008). Destaca-se ainda que as variáveis *gestação* e *massa corporal* foram log transformadas para a condução destas

análises. Para os três traços discretos, o sinal filogenético foi calculado através da estatística *D* proposta por Fritz; Purvis (2010). Nesse método, a soma das diferenças dos grupos-irmãos menos a expectativa browniana é dividida pela diferença entre a expectativa aleatória e a expectativa por movimento browniano (FRITZ; PURVIS, 2010). Portanto, se $D < 0$ a característica é considerada como portadora de um sinal filogenético forte (como esperado no movimento browniano) e se $D > 0$ ela é considerada como portadora de menos sinal filogenético. A estatística *D* foi calculada usando a função “*phylo.d*” do pacote “*caper*” (ORME et al., 2013).

3.2.5 Reconstrução de estados ancestrais e evolução correlacionada de caracteres

A partir de testes piloto, detectou-se que a possibilidade de transformar a distribuição dos dados, em alguns casos, poderia trazer um melhor ajuste aos modelos propostos. Nesse sentido, tanto a fim de simplificar o número e a complexidade dos termos de interação, como de linearizar o relacionamento entre as variáveis, optou-se por expressar os dados referentes à *gestação* e à *massa corporal* em função logarítmica. Os estados ancestrais dos caracteres contínuos foram então estimados usando as funções “*fastAnc*”, “*anc.trend*” e “*anc.ML*” (a depender do modelo selecionado, ver abaixo), todas pertencentes ao pacote do *R software* “*phytools*” (REVELL, 2012). A seleção dos modelos evolutivos foi feita com o auxílio da função “*fitContinuous*”, também do pacote “*geiger*”. Nesta etapa, foram considerados os modelos de movimento browniano (BM), movimento browniano com tendência (TREND), *Ornstein-Uhlenbeck* (OU) e *early-burst* (EB), sendo definido como melhor aquele que apresentasse o menor valor de AIC, obtido através da função “*fitContinuous*”. Para mais detalhes sobre cada um destes modelos, ver GARAMSZEGI (2014) e HARMON (2019). Posteriormente, os caracteres foram mapeados nas árvores por meio da função “*contMap*”, também do pacote “*phytools*”, usando os estados ancestrais estimados pelas funções de reconstrução acima mencionadas. A fim de visualizar a incerteza dos estados ancestrais estimados, foram elaboradas projeções da árvore em cada um dos seus respectivos morfo-espacos, por meio da função “*traitgram*”, também disponível no pacote “*phytools*”. Assim como no caso do sinal filogenético, as análises de reconstrução e mapeamento para estes caracteres foram conduzidas com as variáveis log transformadas.

Para as características discretas, a fim de estimar a significância dos valores reconstruídos para todos os nós das árvores, foi implementada a abordagem de mapeamento estocástico com a função “*make.simmap*”, do pacote “*phytools*”. Os estados ancestrais foram estimados usando a função “*ace*”, do pacote “*ape*” (PARADIS et al., 2004). O mapeamento estocástico das características foi conduzido com dois modelos evolutivos diferentes, *symmetrical* (SYM) e *all rates different* (ARD), sendo estes comparados através dos seus respectivos valores de AIC. Para mais detalhes sobre cada um destes modelos, também ver GARAMSZEGI (2014) e HARMON (2019). Foram considerados significativamente reconstruídos os estados com valor de $p < 0.05$. Para ancestrais de interesse que apresentassem probabilidades inferiores a esse valor, foram realizados, através do software BayesTraits (PAGEL; MEADE, 2007), testes de razão entre os valores de máxima verossimilhança das reconstruções com características fossilizadas nos estados de interesse. Nesse sentido, foram consideradas significativas as razões entre as máximas verossimilhanças cujo dobro da razão seja maior que 2.

Também no caso dos traços discretos, para testar se eles teriam evoluído de maneira correlacionada ao longo da história de Platyrrhini (com atenção especial aos Callitrichinae), foi usado o método proposto por Pagel (1994; 1999). Para tanto, análises foram conduzidas também através do software BayesTraits (PAGEL; MEADE, 2007), sempre comparando dois modelos distintos de evolução a partir de testes de *máxima verossimilhança*. O primeiro deles é o modelo *independente* (que assume que as duas características evoluem independentemente) e o segundo é o modelo *dependente* (que assume que as características são correlacionadas e a taxa de mudança em uma característica depende do estado da outra) (PAGEL, 1994).

O modelo *independente* possui quatro parâmetros correspondentes às taxas de transição entre os dois estados de cada par de característica (p. ex. ausência do nascimento de gêmeos $\leftrightarrow$ nascimento de gêmeos como padrão modal e ausência de soberania reprodutiva feminina $\leftrightarrow$ presença de soberania reprodutiva feminina). O modelo *dependente*, por sua vez, tem oito parâmetros, pois há quatro combinações possíveis para cada par de características e apenas a mudança em um estado é permitida por etapa (PAGEL, 1994). A seleção do modelo de evolução que melhor se ajustava aos dados foi feita computando a razão entre os seus valores de verossimilhança. Foram consideradas significativas as razões que resultassem em valores acima do valor de qui-quadrado esperado

para o seu respectivo grau de liberdade, utilizando nível de significância de 5%. Mais detalhes podem ser consultados em Pagel (1994; 1999) e Pagel; Meade (2006). De maneira geral, outras referências para toda a metodologia adotada no desenvolvimento das análises deste capítulo constam em Shultz et al. (2011) e Kappeler; Pozzi (2019).

Seja para os traços contínuos ou discretos, os critérios utilizados na seleção dos modelos foram o Critério de Informação de Akaike (AIC) e o delta AIC (ΔAIC), que é simplesmente a diferença entre pares de valores de AIC. Quanto ao primeiro, o modelo com menor valor de AIC era considerado o modelo de melhor ajuste. Quanto ao segundo, consideramos que nos casos em que $|\Delta AIC| < 2$ não haveria evidências suficientes para suportar um modelo em detrimento de outro (ver BURNHAM; ANDERSON, 2002).

3.3 RESULTADOS

Dados puderam ser coletados para 79 das 135 espécies de Platyrrhini (ver RYLANDS; MITTERMEIER, 2009), sendo que a disponibilidade deles variou entre os táxons e os atributos analisados. A codificação obtida a partir desta busca, para todas as espécies analisadas, pode ser observada na tabela do APÊNDICE II.

3.3.1 Sinal filogenético

Apenas um dos três caracteres contínuos mostrou-se filogeneticamente conservado através do seu valor significativo de sinal filogenético, conforme estimado usando K de Blomberg e λ de Pagel (TABELA 2). O caráter em questão, com $K > 3$ e $\lambda = 1$ (ambos $p < 0.05$), foi a *massa corporal*. Vale novamente ser destacado que os dados de *gestação* e *massa corporal* foram log-transformados. Já para as três características discretas foram recuperados valores de D similares, todos < 1 , indicando a presença de um forte sinal filogenético (TABELA 3).

TABELA 2 – Resultados dos testes de sinal filogenético estimado usando K de Blomberg e λ de Pagel para os três caracteres contínuos examinados aqui.

Característica	A1		A2	
	K	λ de Pagel	K	λ de Pagel
<i>Ciclo ovariano</i>	0.58	0.78	0.32	0.66
<i>Massa corporal (fêmeas)</i>	3.93	1.01	3.41	1.01
<i>Gestação</i>	0.91	0.88	0.66	0.88

NOTA: todos os resultados apresentaram significância, com $p < 0.05$.

FONTE: o autor (2021).

TABELA 3 - Resultados dos testes de sinal filogenético estimados usando a estatística D para as 3 características discretas aqui examinadas sob a árvore A1.

Característica	Soberania reprodutiva	Nascimento de gêmeos	Fertilidade pós-parto
D estimado	-1.338	-1.144	-1.326
$P(D)$ resultante da estrutura aleatória	0	0	0
$P(D)$ resultante do movimento browniano	1	0.997	0.997

NOTA: todos os resultados apresentaram significância, com $p < 0.05$.

FONTE: o autor (2021).

3.3.2 Mapeamento e reconstrução dos estados ancestrais para caracteres contínuos

Houve diferença entre os modelos evolutivos selecionados para cada um dos caracteres, bem como (no caso da *gestação*) entre as árvores utilizadas para as análises. Segundo o critério de AIC, os modelos EB e OU se mostraram os melhores para *massa corporal* e *ciclo ovariano*, respectivamente (TABELA 4). No caso da *gestação*, os melhores modelos foram BM e OU, respectivamente no caso das árvores A1 e A2. Dessa forma, dada a inconsistência detectada entre os resultados da seleção a partir das diferentes árvores consideradas, para esta característica as análises subsequentes foram conduzidas com ambos os modelos. Observando os valores desta tabela também podemos notar que o único caso cuja consistência dos modelos de menor AIC, em relação aos seus respectivos segundos melhores modelos, não se prova via cálculo do ΔAIC é, justamente, o da *gestação*: $|\Delta AIC_{A1}|$ ($AIC_{BM} - AIC_{OU}$) = 1.1; $|\Delta AIC_{A2}|$ ($AIC_{OU} - AIC_{TREND}$) = 1.2. Para este traço, portanto, não foi possível concluir qual seria o melhor modelo para explicar a sua história evolutiva.

TABELA 4 – Valores de AIC para as características analisadas sob diferentes modelos evolutivos. Os modelos de menor valor de AIC (e, portanto, os selecionados para as análises) estão marcados com asterisco.

Característica	A1				A2			
	BM	OU	TREND	EB	BM	OU	TREND	EB
<i>Ciclo ovariano</i>	156.66	153.52*	155.11	158.66	174.76	164.19*	171.33	176.76
<i>Gestação</i>	-53.52*	-52.45	-52.20	-51.52	-41.03	-43.45*	-42.20	-38.33
<i>Massa corporal</i>	37.98	39.98	23.35	21.11*	31.44	33.44	18.80	17.47*

FONTE: o autor (2021).

Os resultados sugerem que a duração do ciclo ovariano do ancestral de Callitrichinae era de aprox. 22 dias (sob BM, 95% IC = 18.73 - 25.53 dias), valor próximo ao de alguns representantes atuais de *Saguinus*, gênero presente em uma linhagem diferente daquela em que todos os demais Callitrichinae estão presentes. Valores de reconstrução para outros ancestrais presentes dentro da árvore podem ser observados na TABELA 5.

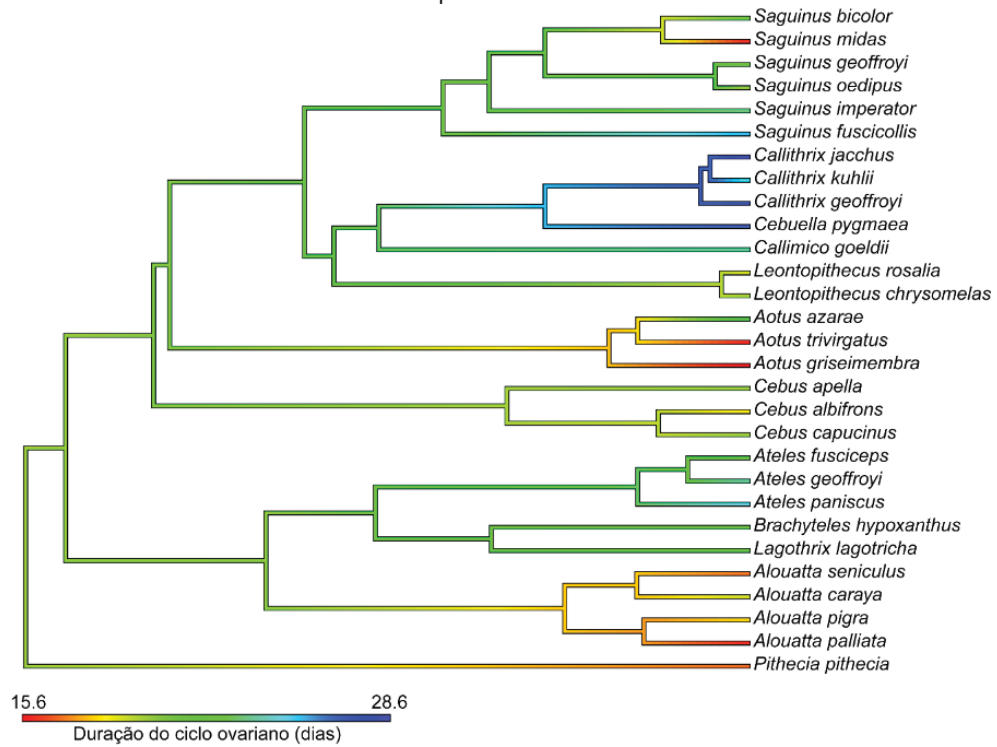
TABELA 5 – Reconstruções para a duração do ciclo ovariano em diferentes ancestrais dentro de Callitrichinae sob modelo OU.

Ancestral	Valor reconstruído (dias)
Callitrichinae	22.13
<i>Saguinus</i>	22.41
<i>Leontopithecus</i>	19.54
[<i>Callimico</i> , (<i>Cebuella</i> , <i>Callithrix</i>)]	23.17
(<i>Cebuella</i> , <i>Callithrix</i>)	25.67
<i>Callithrix</i>	26.99

FONTE: o autor (2021).

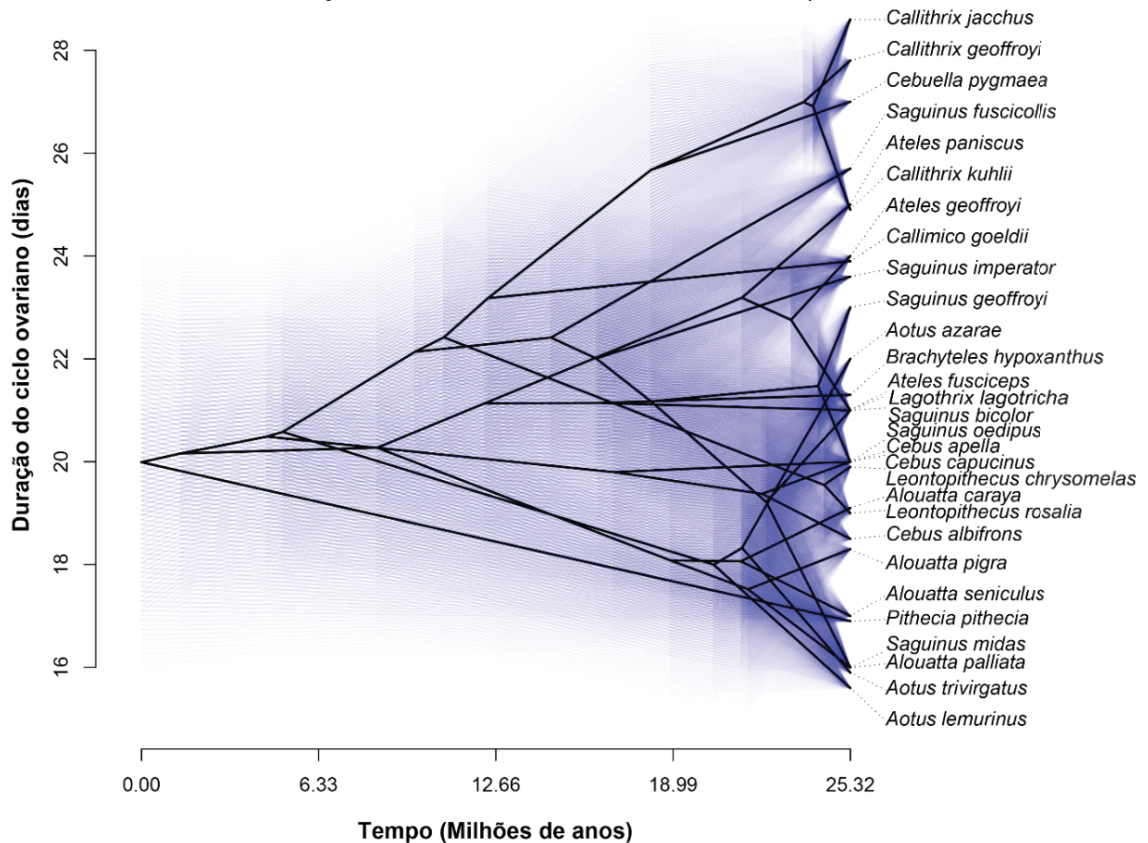
Ainda no caso do *ciclo ovariano*, nossos resultados sugerem que, de maneira geral, os valores encontrados entre os Callitrichinae e seus respectivos ancestrais não diferem muito daqueles encontrados para os demais Platyrrhini, com a notável exceção de *Callithrix*, que possuem os maiores valores dentre todo o grupo para este caráter (FIGURA 1). O *traitgram* elaborado a partir desta reconstrução do ciclo ovariano mostra esse mesmo padrão, com *Callithrix* e *Cebuella* formando um agrupamento claramente distinto da maioria dos demais Callitrichinae, cujos valores, em geral, se assemelham aos de muitos outros Platyrrhini (FIGURA 2). É interessante observar que os resultados apontam para um cenário em que tanto a redução do ciclo em *Leontopithecus* como o aumento da sua duração em *Callithrix* e *Cebuella* representam distintas histórias evolutivas dentro da subfamília. Ambas diferentes também daquela que foi percorrida por *Saguinus*, que apresenta valores intermediários (em relação às duas linhagens acima mencionadas) e, de acordo com nossos resultados, mais próximos ao do último ancestral comum da subfamília. No que diz respeito à *gestação*, os resultados apontam que a duração dessa característica no último ancestral comum da subfamília, em log, era de 5.00 (sob BM, 95% IC_{log} = 4.88 - 5.12), o que corresponde a aproximadamente 148 dias. Valores de reconstrução para *gestação* em outros ancestrais dentro de Callitrichinae podem ser observados na TABELA 6. Além disso, a duração estimada para aquele mesmo ancestral é próxima à da maioria dos Callitrichinae atuais, com exceção de *Leontopithecus* - cuja gestação é consideravelmente mais curta (FIGURA 3). Ao observarmos o *traitgram* elaborado a partir da reconstrução dos valores de gestação isso se torna ainda mais evidente, na medida em que este gênero parte de um nó diferente de todas as demais espécies da subfamília (FIGURA 4).

FIGURA 1 - Valores do ciclo ovariano plotados na árvore de Platyrrhini (A1), usando dados de reconstrução obtidos a partir do modelo OU.



FONTE: o autor (2021)

FIGURA 2 - *Traitgram* para a duração do ciclo ovariano em espécies atuais de Platyrrhini, usando dados de reconstrução obtidos a partir do modelo OU. O sombreado em azul transparente representa intervalo de confiança em 95%. Todos os valores estimados com $p < 0.05$.



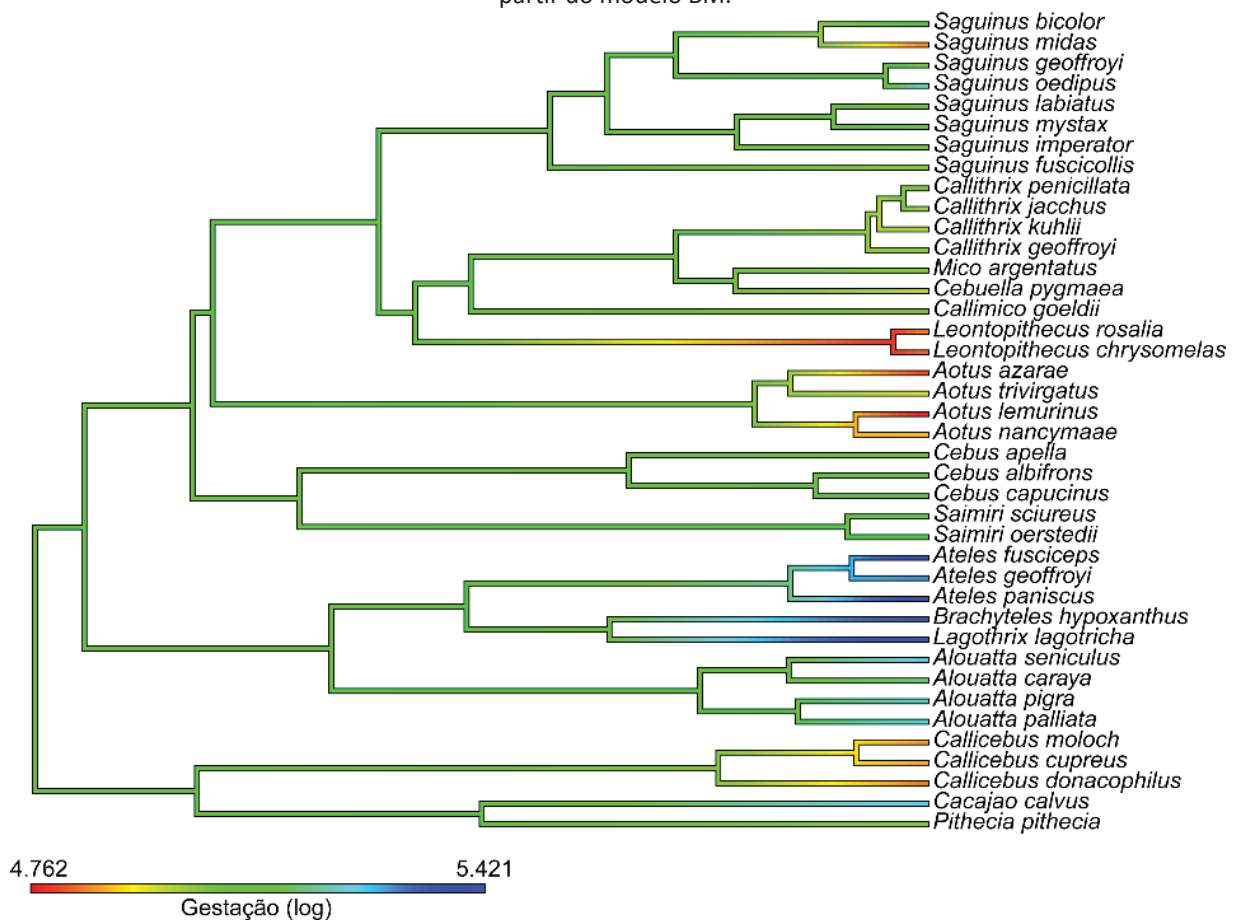
FONTE: o autor (2021).

TABELA 6 – Reconstruções para a duração da gestação, em log, em diferentes ancestrais dentro de Callitrichinae, sob modelos BM e OU.

Ancestral	A1 BM	A2 OU
Callitrichinae	5.00	5.00
<i>Saguinus</i>	5.02	5.01
<i>Leontopithecus</i>	4.84	4.84
{ <i>Callimico</i> , [<i>Callithrix</i> , (<i>Cebuella</i> , <i>Mico</i>)]}	4.99	4.99
(<i>Cebuella</i> , <i>Callithrix</i>)	4.98	4.97
<i>Callithrix</i>	4.98	4.98

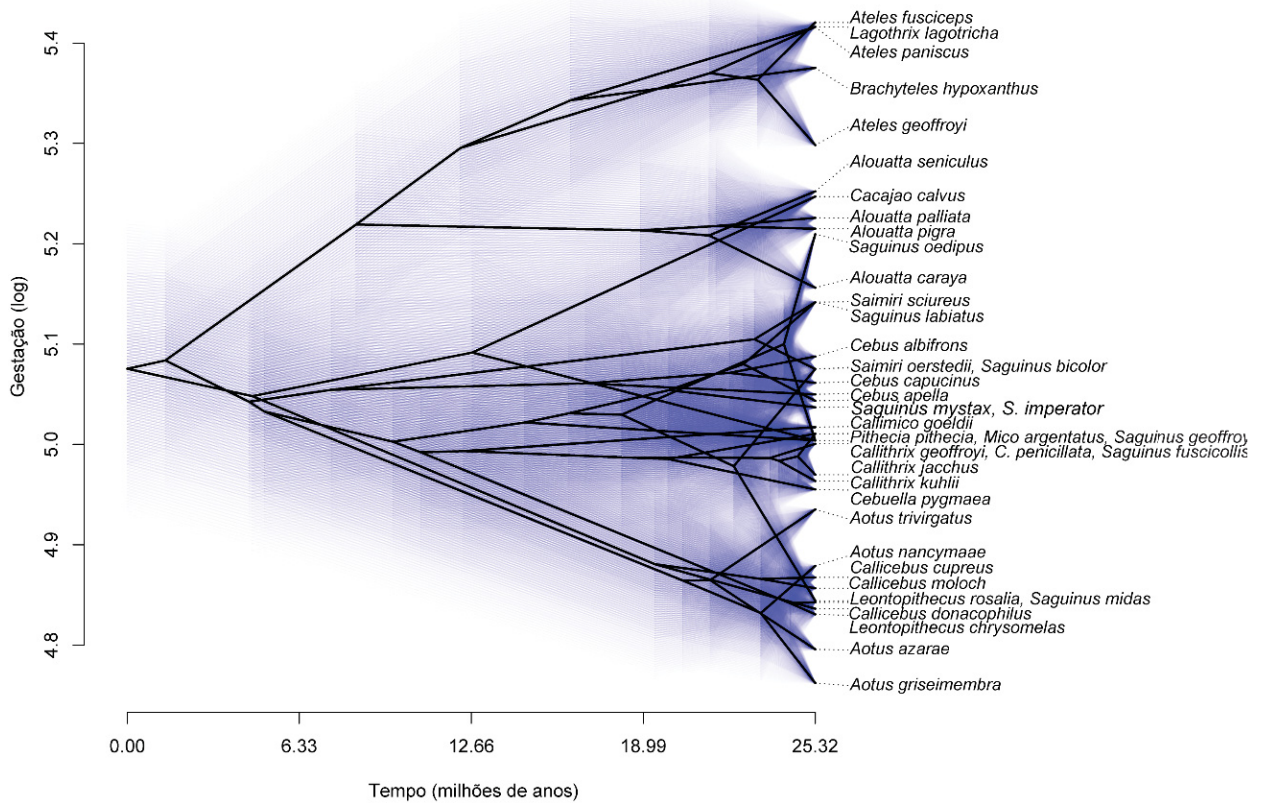
FONTE: o autor (2021).

FIGURA 3 - Valores de gestação plotados na árvore de Platyrrhini (A1), usando dados de reconstrução obtidos a partir do modelo BM.



FONTE: o autor (2021).

FIGURA 4 - *Traitgram* para a duração da gestação (valores log-transformados) em espécies atuais de Platyrrhini, usando dados de reconstrução obtidos a partir do modelo BM (com árvore A1). O sombreado em azul transparente representa intervalo de confiança em 95%. Todos os valores estimados com $p < 0.05$.



FONTE: o autor (2021).

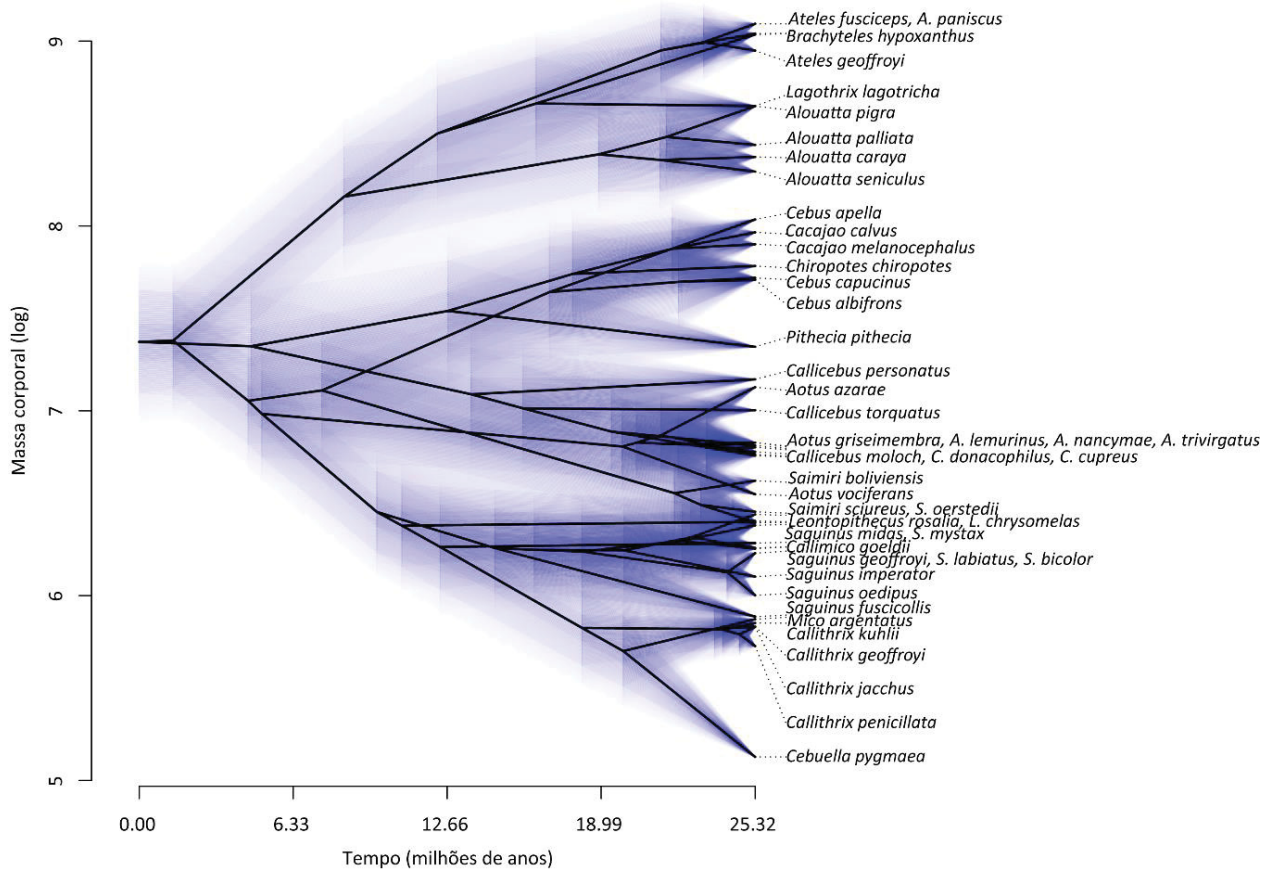
Para *massa corporal*, os resultados do presente estudo apontam para um valor em log de 6.45 (sob BM, 95% $IC_{log} = 6.01 - 6.73$) no último ancestral comum de Callitrichinae, o que corresponde a aproximadamente 634.38g. Sob o modelo EB, aquele que apresentou o menor AIC nas presentes análises, este valor em log reconstruído é de 6.26, correspondendo a aproximadamente 526.42g. Valores de reconstrução para *massa corporal* em outros ancestrais dentro de Callitrichinae podem ser observados na TABELA 7. A tendência de diminuição de tamanho nesta subfamília se torna ainda mais evidente ao observarmos o *traitgram* elaborado a partir da reconstrução dos valores de massa (FIGURA 5), bem como o mapeamento estocástico para essa característica (FIGURA 6).

TABELA 7 – Reconstruções para a massa corporal de fêmeas (log) em diferentes ancestrais dentro de Callitrichinae sob modelo EB.

Ancestral	Valor reconstruído
Callitrichinae	6.26
<i>Saguinus</i>	6.14
<i>Leontopithecus</i>	6.39
{ <i>Callimico</i> , [<i>Callithrix</i> , (<i>Cebuella</i> , <i>Mico</i>)]}	6.09
[(<i>Cebuella Mico</i>), <i>Callithrix</i>]	5.71
<i>Callithrix</i>	5.81

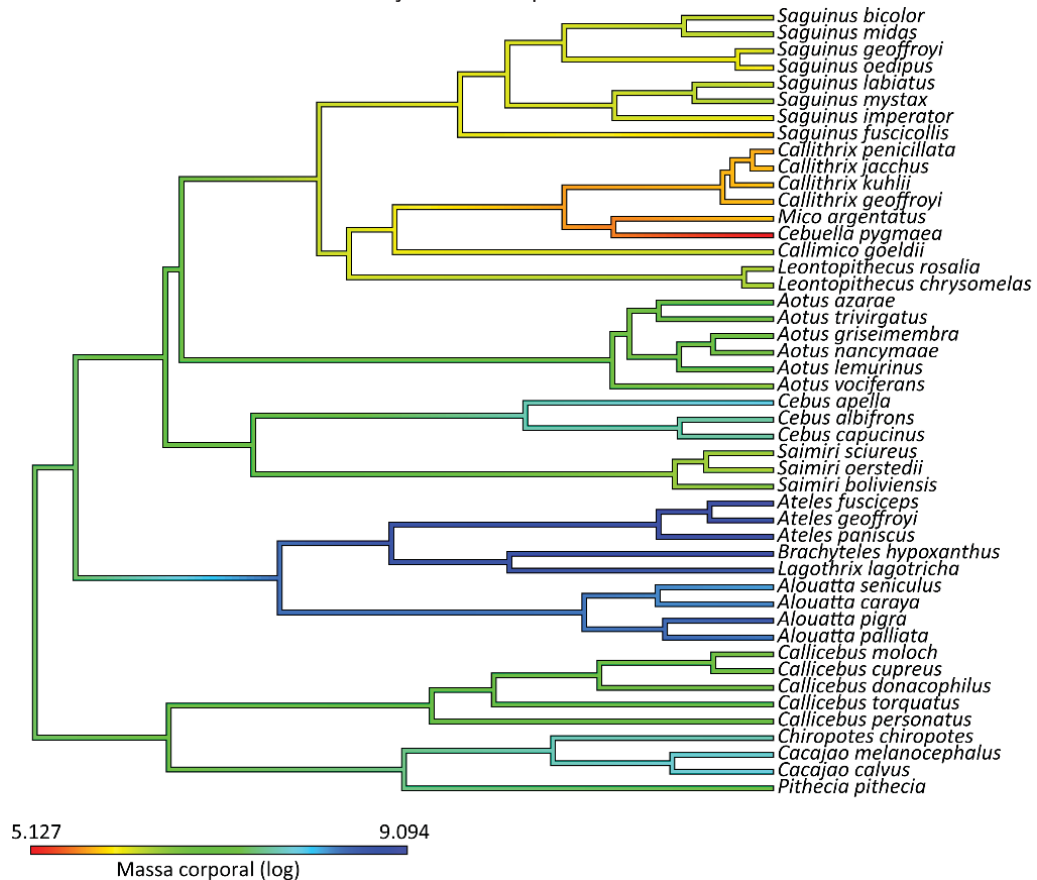
FONTE: o autor (2021).

FIGURA 5 - *Traitgram* para a massa corporal (valores log-transformados) em espécies atuais de Platyrrhini, usando reconstrução obtida a partir do modelo EB. O sombreado em azul transparente representa intervalo de confiança em 95%. Todos os valores estimados com $p < 0.05$.



FONTE: o autor (2021).

FIGURA 6 - Valores de massa corporal de fêmeas (em log) plotados na árvore de Platyrrhini (A1), usando reconstrução obtida a partir do modelo EB.



FONTE: o autor (2021).

3.3.3. Mapeamento e reconstrução dos estados ancestrais para características discretas

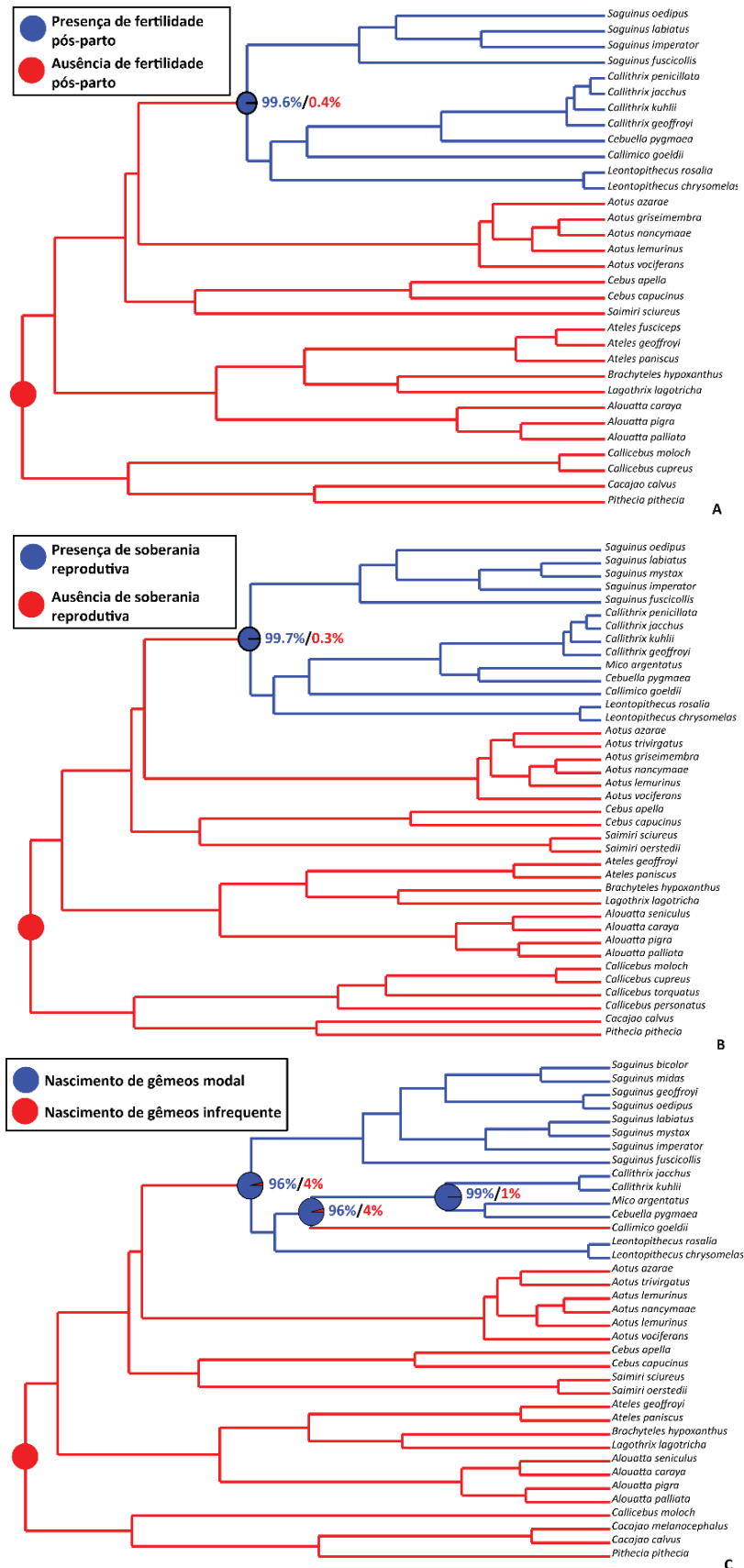
Para as três características discretas selecionadas, o modelo que melhor se ajustou aos dados foi o SYM (TABELA 8). Isso significa que nestes três casos os “custos evolutivos” associados tanto ao surgimento como ao desaparecimento das características se equivalem. Fato este que se torna especialmente interessante no caso do *nascimento de gêmeos*, ausente em *Callimico*, mas presente em todas as demais linhagens da subfamília. O último ancestral comum dos Callitrichinae foi significativamente reconstruído como já possuindo as três características em questão (FIGURA 7).

TABELA 8 - Valores de AIC para as três características discretas analisadas sob diferentes modelos evolutivos. Os modelos de menor valor de AIC (e, portanto, os selecionados para as análises) estão marcados com asterisco.

CARACTERÍSTICA	A1		A2	
	ARD	SYM	ARD	SYM
<i>Fertilidade pós-parto</i>	13.75	12.43*	13.84	12.59*
<i>Nascimento de gêmeos</i>	19.94	18.25*	19.84	18.02*
<i>Soberania reprodutiva</i>	13.99	12.65*	23.25	22.43*

FONTE: o autor.

FIGURA 7 - Reconstrução, obtida através de mapeamento estocástico, para as características *fertilidade pós-parto* (A), *soberania reprodutiva* (B) e *nascimento de gêmeos* em Platyrrhini (C). Nos três casos, o último ancestral comum a todos os Callitrichinae foi reconstruído como portador das três características em questão, apenas havendo a perda do nascimento recorrente de gêmeos em *Callimico goeldii*.



3.3.4. Evolução correlacionada de características comportamentais

A análise das características correlacionados confirmou a dependência entre todas as características analisados: *fertilidade pós-parto e soberania reprodutiva* ($\chi^2 = 77.52$, g.l. = 4; $p \leq 0,05$); *fertilidade pós-parto e nascimento de gêmeos* ($\chi^2 = 40.88$; g.l. = 4; $p \leq 0,05$); *soberania reprodutiva e nascimento de gêmeos* ($\chi^2 = 40.69$; g.l. = 4; $p \leq 0,05$). Em todos os casos, a fim verificar qual o ponto de dependência das matrizes de transição, foram realizadas quatro restrições (q_{21-q43} , q_{12-q13} , q_{12} , q_{42-q43}). No caso da matriz de transição para *fertilidade pós-parto e soberania reprodutiva* (TABELA 9), nenhuma das restrições foi capaz de apontar um modelo como significativamente melhor que outro. Já no caso da matriz de *fertilidade pós-parto e nascimento de gêmeos* (TABELA 10), apenas uma das restrições (q_{42-q43}) apontou para uma diferença significativa entre os modelos, neste caso sendo o modelo dependente significativamente melhor que o restrito ($\chi^2 = 5.734$; g.l. = 1; $p \leq 0,05$). O mesmo ocorreu para a matriz de transição de *soberania reprodutiva e nascimento de gêmeos* (TABELA 11), como o modelo restrito se mostrando significativamente melhor na restrição q_{42-q43} ($\chi^2 = 5.937$; g.l. = 1; $p \leq 0,05$).

TABELA 9 - Matriz de transição recuperada pelo modelo dependente para a correlação entre *fertilidade pós-parto* e *soberania reprodutiva*. 0 = ausência de fertilidade pós-parto ou soberania reprodutiva; 1 = presença de fertilidade pós-parto ou soberania reprodutiva.

Fertilidade pós-parto, Soberania reprodutiva	0,0	0,1	1,0	1,1
0,0	-	0	0.005	0
0,1	71.608	-	0	0.089
1,0	38.820	0	-	90.423
1,1	0	0	0	-

FONTE: o autor (2021).

TABELA 10 - Matriz de transição recuperada pelo modelo dependente para a correlação entre *fertilidade pós-parto* e *nascimento de gêmeos*. 0 = ausência de fertilidade pós-parto ou soberania reprodutiva; 1 = presença de fertilidade pós-parto ou soberania reprodutiva.

Fertilidade pós-parto, Nascimento de gêmeos	0,0	0,1	1,0	1,1
0,0	-	0.00006	0.004	0
0,1	99.02	-	0	40.998
1,0	0	0	-	99.981
1,1	0	0	4.595	-

FONTE: o autor.

TABELA 11 - Matriz de transição recuperada pelo modelo dependente para a correlação entre *soberania reprodutiva* e *nascimento de gêmeos*. 0 = ausência de fertilidade pós-parto ou soberania reprodutiva; 1 = presença de fertilidade pós-parto ou soberania reprodutiva.

Soberania reprodutiva, Nascimento de gêmeos	0,0	0,1	1,0	1,1
0,0	0	0.00006	0.003	0
0,1	79.585	-	0	75.673
1,0	0	0	-	99.918
1,1	0	0	5.156	-

FONTE: o autor.

3.4. DISCUSSÃO

Nossas análises lançam algumas novas e interessantes perspectivas sobre a história evolutiva da socialidade dos Callitrichinae, oferecendo ainda explicações complementares para resultados e conclusões fornecidas em estudos anteriores. Dessa forma, acreditamos que os presentes resultados contribuem para o um melhor entendimento a respeito da relação entre algumas características importantes da reprodução e da socialidade destes animais, principalmente ao fornecer suporte estatístico para muitas inferências historicamente apontadas dentro deste contexto e que ainda se valiam (em sua maioria) apenas de discussões teóricas. Por fim, analisando um grupo de tamanha particularidade sócio-reprodutiva, acreditamos que através do presente estudo pudemos também compreender de maneira mais clara quais características efetivamente se encontram no cerne do sistema social de Callitrichinae e foram selecionadas ao longo da evolução, sobretudo ao sistematicamente avaliarmos fatores como a filogenia do grupo.

Mesmo não havendo uma total proporcionalidade na representação taxonômica de cada um dos grupos de Platyrrhini em cada uma das análises, acreditamos que o fato de todas as famílias (e subfamílias) deste clado terem sido aqui amostradas com mais de uma espécie nos possibilita dissertar sobre a história evolutiva dos caracteres que eram de nosso interesse. No caso específico de Callitrichinae em específico isso é ainda mais válido, pois para todos os caracteres conseguiu-se amostrar membros de praticamente todos os gêneros desta subfamília. Conforme inicialmente esperado, detectamos correlações entre as histórias evolutivas das suas principais características sociais, bem como valores significativos de sinal filogenético. Por outro lado, destaca-se também que no caso das características de história de vida (os caracteres contínuos), apenas a *massa corporal* se mostrou filogeneticamente conservada entre os Platyrrhini.

Dado este contexto, vale ser inicialmente dissertado que se por um lado isso converge com o registro de que, no caso de alguns primatas, espécies congêneres tendem a apresentar valores semelhantes de massa corporal (KAMILAR et al., 2012), por outro é necessário considerar que há um contraste com resultados anteriores que analisaram esta característica em Primates de modo geral (KAMILAR; COOPER, 2013). Sobretudo porque detectou-se um valor de sinal filogenético que indica que em Platyrrhini esse caráter é mais estruturado filogeneticamente que o esperado por movimento browniano. A presença de um sinal filogenético para a *massa corporal* em primatas, conforme bem apontam Kamilar; Cooper (2013), pode estar relacionada ao fato de o tamanho do corpo destes animais geralmente ser um potencial bom preditor do seu nicho ecológico (KAY, 1975; POKEMPNER; KAMILAR, 2008; ARISTIDE et al., 2015). No caso específico dos Platyrrhini isso pode ser atribuído ao fato da sua diversificação fenotípica ser caracterizada sobretudo por uma diferenciação profunda no tamanho do corpo dos animais, relacionada associada à ocupação de diferentes nichos no início da evolução do clado, seguida por períodos de relativas poucas mudanças subsequentes (ARISTIDE et al., 2015). O que também é coerente com o fato de espécies congêneras neste grupo apresentarem também uma forte relação entre dieta e massa corporal (ROSENBERGER, 1992; MARROIG; CHEVERUD, 2009).

Nesse mesmo sentido, para mamíferos já se sabe que o melhor modelo de evolução para a massa corporal é o de “explosão precoce”, ou *early-burst* (EB), indicando que o grupo como um todo também teria passado por uma rápida diversificação do tamanho corporal no início da sua evolução, seguida por taxas de evolução mais lentas em direção ao presente

(COOPER; PURVIS, 2010). Para Primates isso acaba se refletindo na diferença significativa entre as distribuições de tamanho corporal dos seus grandes clados (Catarrhini, Platyrrhini e Strepsirhini), com menos variação de tamanho corporal dentro de diversificações mais recentes, especialmente entre gêneros aparentados (KAPPELER; HEYMANN, 1996). Tendo detectado este também como o melhor modelo para explicar a história evolutiva da massa corporal em Platyrrhini, em consonância com os resultados de Aristide et al. (2015), destacamos que essa explicação também é coerente com os valores de sinal filogenético aqui encontrados para essa característica (TABELA 2).

Além disso, no caso específico de Callitrichinae já foi demonstrado que a massa corporal é uma característica que diminuiu de maneira gradual e estruturada ao longo da evolução (MARROIG; CHEVERUD, 2009; MONTGOMERY; MUNDY, 2013; COLEMAN, 2018). Isso também é corroborado pelos presentes resultados na medida em que a reconstrução aqui conduzida (FIGURA 6) sugere que o ancestral da subfamília possuiria uma massa mais próxima a dos seus maiores representantes, *Leontopithecus*. Quando combinamos estes dados aos resultados da FIGURA 5 e da TABELA 7 torna-se possível dizer que não somente observamos uma clara tendência de diminuição no tamanho dos Callitrichinae ao longo da evolução, mas também que isso provavelmente ocorreu por mais de uma vez – pelo menos uma em *Saguinus* e outra no ancestral comum à *Callimico*, *Cebuella*, *Callithrix* e *Mico*. Também com o auxílio da FIGURA 5 pode-se supor que o último e mais intenso processo de redução no tamanho tenha ocorrido com os menores representantes de Callitrichinae (*Callithrix*, *Cebuella* e *Mico*), atingindo valores extremos em *Cebuella pygmaea*. Com a história evolutiva da socialidade, reprodução e história de vida destes animais estando intimamente relacionada às diferentes formas com que cada uma das linhagens do grupo explora os recursos dos seus diferentes habitats (RYLANDS, 1996) e havendo aquela forte relação entre dieta e massa corporal (ROSENBERGER, 1992; MARROIG; CHEVERUD, 2001), é plenamente razoável inferir que mais de um evento de redução de tamanho tenha ocorrido na evolução de Callitrichinae.

Nesse sentido, não é de todo modo surpreendente que o grupo também mostre uma riqueza de características morfológicas, reprodutivas e sociais que tenham acompanhado essa tendência de diminuição do tamanho do corpo observada na subfamília (FORD, 1980; MARTIN, 1992; HARRIS et al., 2014). Com determinadas pressões seletivas (seja lá quais forem) atuando sobre o tamanho dos indivíduos e impulsionando ainda mais a diversificação de suas estratégias sociais e reprodutivas, o favorecimento de um conjunto específico destas

características pode ter ocorrido, com estas também influenciando umas às outras ao longo da história evolutiva de Callitrichinae. O exato cenário que envolveu este(s) processo(s) de redução no tamanho corporal destes animais ainda é incerto, mas entre os fatores que podem ter contribuído nesse sentido destacam-se a forte pressão de predação à qual estes animais estariam sujeitos na fase inicial de sua evolução (associada à alta mortalidade infantil), bem como a limitada disponibilidade de habitats adequados para sua reprodução e sobrevivência naquele momento (GOLDIZEN, 1990; RYLANDS, 1996).

Conforme já dissertado, a isso soma-se o fato de o contexto da evolução inicial desta subfamília provavelmente ter envolvido não somente a redução no tamanho dos animais, mas também a sua diversificação ecológica e alimentar (ROSERBERGER, 1992; ARISTIDE et al., 2015). Ambos os fatores que podem ter condicionado as estratégias como esse ancestral explorava os recursos disponíveis na época, bem como a alocação dos seus esforços reprodutivos (MORO-RIOS, 2013; DIAZ-MUÑOZ, 2016). Um ótimo exemplo dentro deste contexto, seguindo a tendência de diminuição no tamanho e a partir da exploração de bolsões de alta produtividade e disponibilidade imprevisível, reside no favorecimento de um crescimento no potencial reprodutivo, em um primeiro momento através da capacidade de ovulação múltipla por ciclo reprodutivo (HARRIS et al., 2014) e do aumento no número de eventos reprodutivos em anos favoráveis (MORO-RIOS, 2013). Portanto, através dos presentes resultados fica claro que, por mais que a diminuição no tamanho do corpo não necessariamente resulte de forma direta no aparecimento do nascimento de gêmeos ou de qualquer outra característica sócio-reprodutiva, os processos de redução de tamanho aliados a diversificação de estratégias ecológicas e alimentares podem ter funcionado como um importante pré-requisito, apoiando assim a proposta já feita por Ah-King; Tullberg (2000).

Nesse sentido, o tamanho do corpo e o tamanho da ninhada dos Callitrichinae parecem explicam muito da variação existente no que diz respeito às suas adaptações e estratégias sócio-reprodutivas. Mais especificamente, o declínio no tamanho corporal nos representantes de Callitrichinae também pode ter levado a um período mais curto de dependência infantil, de aproximadamente três meses até o desmame em alguns dos gêneros da subfamília em comparação a oito para alguns Cebidae, como *Saimiri* (GARBER; LEIGH, 1997). Este desmame precoce por sua vez leva a mudanças hormonais (MCNEILLY et al., 1986; DIETZ et al., 1994; SALTZMAN et al., 2011), que não somente contribuem para o estabelecimento de um ciclo reprodutivo semestral como é o da maioria dos Callitrichinae (até mesmo sazonal, como em

Leontopithecus rosalia: DIETZ et al., 1994), mas também para o desenvolvimento de uma série de estratégias e comportamentos particulares a este contexto. Ainda mais se considerarmos que nestes animais o estro pós-parto é recorrente (FIGURA 7; ver AH-KING; TULLBERG, 2000; DIGBY et al., 2010), ao contrário do padrão predominante em Primates de maneira geral, em que a ovulação é suprimida durante o período de lactação (ver SALTZMAN et al., 2011). Evidências estas que nos permitem propor que a diminuição no tamanho dos Callitrichinae, alcançada ao longo de sua evolução, possui sim uma relação (seja ela causal ou não) com algumas de suas variações de história de vida.

Paralelamente, a ausência de sinal filogenético no caso da *gestação* (TABELA 2) indica que em Platyrrhini os diferentes grupos (mesmo que aparentados) podem ter absorvido de forma diferente as pressões existentes sobre este caráter ao longo de sua evolução, com uma menor influência filogenética. Tais resultados corroboram evidências de estudos anteriores, que já indicavam que gêneros diferentes de primatas tendem a apresentar valores distintos no que diz respeito à duração da gestação (LANGER, 2008). Eventuais exceções podem residir em grupos como Atelidae, cuja similaridade de altos valores de gestação (os maiores entre os Platyrrhini) possivelmente se relaciona ao seu tamanho corporal também mais elevado em relação aos demais grupos e que, para as fêmeas, varia entre 4.000 e 9.000g (para massa corporal, ver APÊNDICE II). Isso se torna ainda mais claro na medida em que consideramos que para Platyrrhini, de modo geral, já existiam evidências de o tamanho do corpo materno poderia se correlacionar ao comprimento da gestação (HARTWIG, 1996). Já no caso de Callitrichinae, é especialmente interessante o fato da maioria dos seus representantes apresentarem uma gestação relativamente longa para o seu diminuto tamanho corporal (HARTWIG, 1996; MARTIN, 2012). Ainda mais pelo fato destes animais geralmente serem menores ao nascer do que seria esperado pelo comprimento da sua gestação e que a seleção de um menor tamanho corporal nesta subfamília teria sido possibilitada (evolutivamente) por alterações ontogenéticas, especialmente por uma redução da taxa de crescimento intrauterino (MARROIG; CHEVERUD, 2009; MONTGOMERY; MUNDY, 2013).

Explicar as variações observadas para a duração na gestação, naturalmente, exige que diferentes níveis de análise sejam levados em conta. Portanto, a fim se dissertar de maneira mais completa faz-se necessária uma discussão mais aprofundada a este respeito, sendo desejável que outros processos da história natural, história de vida e fisiologia de cada um dos grupos também sejam avaliados. Dada a complexidade deste cenário, aqui iremos nos ater

apenas aos atributos que mais se relacionam ao contexto do presente estudo e, portanto, à socialidade e reprodução dos Callitrichinae. Nesse sentido, vale novamente ser destacado que uma das características mais incomuns da reprodução da subfamília em questão é justamente o fato da sua gestação ser “longa demais” em relação ao seu diminuto tamanho, conforme dissertado anteriormente, não se ajustando totalmente à massa corporal materna como ocorre com outras linhagens de primatas (MARTIN, 1992; 2012; HARTWIG, 1996), ou mesmo de mamíferos no geral (SKINNER, 2018). Além do mais, dentro da própria subfamília há uma considerável variabilidade, sendo *Leontopithecus* a linhagem de maior destaque, com um valor observado para a duração da gestação (média de 126 dias) marcadamente mais curto que o registrado para qualquer outro Platyrrhini (FIGURA 3).

Para efeitos da presente discussão, essa informação se torna ainda mais interessante na medida em que ressaltamos que é este o gênero que inclui os maiores representantes (em termos de tamanho corporal) de Callitrichinae. Além disso, a biologia reprodutiva conhecida de *Leontopithecus*, na maioria dos seus componentes, é semelhante à de outros Callitrichinae (ver DIETZ et al., 1994; DIGBY et al., 2010; MARTIN, 2012), o que indica que este gênero talvez tenha superado (através de um crescimento corporal) as demandas energéticas associadas à relação entre tamanho do corpo e gestação, um dos principais fatores que modula a extensão deste caráter na sua subfamília (HARTWIG, 1996). Isso é coerente com o fato de *Leontopithecus* ter sido a única linhagem de Callitrichinae em que a redução de tamanho não foi tão acentuada (FIGURAS 5 e 6, TABELA 7). Assim sendo é possível que este gênero, ao não ter passado por um processo tão intenso de redução no tamanho (e em conjunto com influências ecológicas particulares aos ambientes que estes animais habitam), tenha mantido uma relação entre duração da gestação e tamanho corporal minimamente próxima ao que seria esperado para um Platyrrhini do seu porte (HARTWIG, 1996).

Neste ponto mais uma vez vale ser feita a ressalva de que por mais que diferenças no tamanho do corpo possam contribuir para a variação em caracteres como os analisados neste estudo (SCHMIDT-NIELSEN, 1984; PETERS, 1986), este não é o único determinante aí envolvido. Apenas o que se destaca aqui é que características reprodutivas ou de outros aspectos da história de vida dos animais, como a duração da gestação, podem se associar ao tamanho corporal (WESTERN, 1979; ZEVELOFF; BOYCE, 1988; LINDSTEDT; SWAIN, 1988; KAPPELER; HEYMANN, 1996; GARBER; LEIGH, 1997). De tal sorte que, com o menor tamanho dos indivíduos sendo selecionado na maioria das linhagens de Callitrichinae e havendo uma

relação deste caráter com sua história de vida e reprodução, não é de todo modo surpreendente que relações dessa natureza (mesmo que não causal) possam ser discutidas a partir dos presentes resultados.

De qualquer forma, conforme fora dissertado, para explicar (mesmo que apenas parcialmente) tais variações na duração da gestação outros aspectos da biologia dos animais devem ser considerados. É possível, por exemplo, que variações na duração da gestação também ocorram em função das particularidades fisiológicas dos Callitrichinae, sejam elas associadas à taxa metabólica basal, ao desenvolvimento fetal ou à preparação fisiológica materna. Consequentemente, há de se considerar também que qualquer alteração na gestação destes animais ocorre concomitantemente com uma das suas principais características reprodutivas, que é o recorrente nascimento de gêmeos.

Especificamente a este respeito, o que os presentes resultados corroboram é que no caso específico desta subfamília o que foi modificado na gestação dos seus representantes em resposta ao nascimento de gêmeos, ao menos em um primeiro momento, pode não ter sido a sua duração. Conforme já dissertado, isso só ocorre de maneira mais evidente em linhagens específicas dentro do grupo, como *Leontopithecus* (FIGURA 3, TABELA 6). O que é especialmente curioso, pois mesmo em espécies de mamíferos nas quais o nascimento de gêmeos não é o padrão, como os seres humanos (DUDENHAUSEN; MAIER, 2010; CHEONG-SEE et al., 2016), ou bovinos utilizados na pecuária (ECHTERNKAMP; GREGORY, 1999), gestações de gêmeos tem como uma de suas principais características a menor duração em relação às de filhotes únicos. Da mesma forma, é importante ser ressaltado que inferências de estudos anteriores apontavam que no caso de primatas em que o nascimento de gêmeos é o padrão modal os animais tenderiam a ser menores, dar à luz filhotes relativamente pequenos, que são desmamados rapidamente e amadurecem rapidamente, mas que também teriam períodos relativamente curtos de gestação (CHAPMAN et al., 1990). Especialmente esta última informação não parece se adequar totalmente à maioria dos Callitrichinae, conforme os presentes resultados.

Dentro deste contexto, é válido ser destacado que outro aspecto da gestação dos Callitrichinae que possivelmente esteve relacionado evolutivamente ao padrão do nascimento de gêmeos diz respeito a alterações em fases específicas deste período, como a sua fase de latência. Este é um estágio previsto através da fórmula “Huggett-Widdas”, uma projeção do desenvolvimento fetal em função do tempo na qual há esta fase inicial com relativamente

pouco crescimento (HUGGETT; WIDDAS, 1951). Por mais que existam variações para esta fórmula (RICKLEFS, 2010), além de se presumir que ela seja comum à maioria dos mamíferos (HUGGETT; WIDDAS, 1951; FRAZER; HUGGETT, 1974; MARTIN, 2012), no caso específico de Callitrichinae ela já pode ser aplicada a dados de desenvolvimento fetal de *Callithrix jacchus*, espécie em que foi revelada uma fase de latência especialmente longa, com duração de pelo menos 50 dias (MARTIN; MACLARNON, 1985; CHAMBERS; HEARN, 1985). Ainda mais especificamente, no caso dessa espécie também foi demonstrado que o estágio de maior desenvolvimento fetal não começa até o dia 80 de uma gravidez de quase 150 dias (WINDLE et al., 1999). De qualquer forma, o que mais se destaca é que neste caso em particular supõe-se que a duração da gestação pode ter sido estendida secundariamente justamente através de um aumento da fase de latência (MARTIN, 2012). O que contribui para a explicação do porquê a duração da gestação nesta subfamília, em geral, não se ajustar ao tamanho corporal dos seus representantes.

Além do mais, destaca-se que cálculos teóricos indicam que em Callitrichinae o comprimento da fase de latência varia consideravelmente entre os gêneros, sendo relativamente curto em *Leontopithecus*, moderadamente estendido em *Cebuella* e *Callimico* (comparável ao valor de *Callithrix*) e mais prolongado em *Saguinus oedipus* (MARTIN, 1992; 2012). Curiosamente, a extensão moderada em *Callimico goeldii* ocorre apesar da ausência do nascimento recorrente de gêmeos nesta espécie. Evidências posteriores de que realmente há algum grau de extensão da fase de latência na gestação de *Callimico* (MARTIN, 2012) não somente indicam que este é um traço que foi modulado ao longo da evolução de Callitrichinae, mas também corrobora a inferência de que o nascimento de gêmeos foi secundariamente perdido no decorrer da evolução do gênero em questão (FIGURA 7). Da mesma forma, é razoável supor que *Leontopithecus*, que tem o menor período de gestação (e a maior massa corporal da sua subfamília), tenha pouca ou nenhuma extensão da fase de latência (MARTIN, 1992; 2012). Mais estudos, como aqueles que avaliaram a duração da fase de latência da gestação em *Callithrix jacchus* (WINDLE et al., 1999), se fazem necessários a fim de testar essa hipótese.

Neste ponto faz-se necessário considerar que também o menor tamanho corporal observado ao nascimento em representantes de Callitrichinae pode ser atribuído à taxa de crescimento intrauterino relativamente mais lenta que estes animais possuem (MARROIG; CHEVERUD, 2009). Por outro lado, mais uma vez *Leontopithecus* parece ser uma exceção, na

medida que seus recém-nascidos parecem apresentar um tamanho dentro do que é esperado para animais do seu tamanho (MARTIN, 1992; HARTWIG, 1996). Nesse sentido, tanto a menor duração, ou mesmo ausência, da fase de latência da sua gestação, bem como a possibilidade deste gênero ter cruzado um limite de tamanho corporal além do qual seria mais viável acomodar os custos da lactação e da preparação materna (associados ao recorrente nascimento de gêmeos), são ambos argumentos que apontam para uma menor necessidade de se diminuir a taxa de crescimento pré-natal (ver HARTWIG, 1996). Além do mais, levando em conta que em Platyrrhini (e principalmente em Callitrichinae) a taxa de crescimento pós-natal é mais alta em comparação, por exemplo, a gêneros de Catarrhini (ROSS, 1991; MARROIG; CHEVERUD; 2009), torna-se razoável supor que o intenso cuidado aloparental presente nesta subfamília esteja também relacionado a esse aumento no crescimento após o parto. Mais uma vez aquele cenário de extensão da fase de latência da gestação ganha ainda mais robustez, ainda mais se considerarmos que as durações relativas do investimento materno pré-natal e pós-natal geralmente trazem consequências importantes para o comportamento dos primatas, especialmente no que diz respeito às suas estratégias reprodutivas (KAPPELER; PEREIRA, 2003).

A este contexto soma-se, por fim, o fato de o estro pós-parto ser relativamente comum em Callitrichinae (FIGURA 7), de modo que um aumento da fase de latência pode ter sido favorecido também no sentido de compensar a pesada carga energética (por exemplo relacionada à lactação e ao carregamento dos neonatos) imposta à uma mãe que já pode voltar a engravidar logo após o nascimento de filhotes que normalmente vem em pares (MARTIN, 1992; 2012). O que se torna ainda mais importante na medida em que já temos conhecimento que um dos principais períodos de investimento materno em primatas (e em Callitrichinae de maneira ainda mais intensa) ocorre justamente durante a gestação (LANGER, 2008). Todas as informações são coerentes com as evidências que indicam que em primatas, por mais que duração da gestação e da lactação possam ser encaradas como adaptações distintas, estão fundamentalmente acopladas (DUBMAN et al., 2012). Por sua vez, o fato de não ter existido uma consistência na seleção dos modelos para a *gestação* entre as duas árvores aqui analisadas (TABELA 6) reforça a necessidade de sempre se testar esse tipo sensibilidade das filogenias em relação às análises (BOETTIGER et al., 2012). Isso é importante porque diferentes modelos implicam em diferentes explicações para a história evolutiva da característica em questão, mesmo que não sejam totalmente contrastantes. No contexto do

presente capítulo, caso o modelo BM (um dos que se mostrou mais ajustado aos dados de gestação, ver TABELA 4) seja aquele que melhor explica a história evolutiva da *gestação* em *Platyrrhini*, isso significa que sua variância seria determinada pelo total de tempo de independência evolutiva entre as diferentes linhagens do grupo. O que nos permite sugerir linhagens que divergiram a mais tempo tenderiam a apresentar maior variância quanto à duração da gestação.

Todavia, ao compararmos as FIGURAS 3 e 4 (que mostram a reconstrução e diversificação da duração da gestação) com as FIGURAS 5 e 6 (representativas da massa corporal), fica claro que esta relação, entre *gestação* e divergência evolutiva, não parece explicar de maneira adequada toda a distribuição deste caráter entre os *Platyrrhini*, já que a duração da gestação parece acompanhar também variações na massa corporal dos animais, por vezes independentemente do grau de parentesco evolutivo entre as espécies (conforme já dissertado). Isso porque, ao mesmo tempo que temos linhagens há muito separadas e que apresentam larga variância em relação à duração da gestação (quando comparamos *Atelidae* com *Callitrichinae*, por exemplo), há também grupos pertencentes a linhagens distintas, mas que apresentam valores para a duração da gestação similares, justamente pelo fato de apresentarem uma massa corporal também similar (por exemplo *Aotinae* em relação a alguns *Callitrichinae*). Dessa forma, é possível que o próprio fato de haver um sinal filogenético para a massa corporal neste grupo (TABELA 2) pode ter contribuído para este modelo ter sido detectado como o melhor em uma das árvores.

Por outro lado, há de se considerar que caso o modelo OU (outro que se ajustou aos dados de gestação, ver TABELA 4) seja o mais adequado para explicar a história evolutiva desse caráter seria razoável apontar para a existência de perturbações aleatórias e, eventualmente, de uma seleção estabilizadora, nos permitindo assumir que as espécies teriam evoluído independentemente para este caráter (BEAULIEU et al., 2012; BARTOSZEK et al., 2017). Isso é corroborado, em certa medida, pelo fato da *gestação* não ter apresentado um valor forte de sinal filogenético. Outra interpretação possível é que para o caráter em questão diferentes “valores ótimos” teriam sido alcançados ao longo do processo evolutivo (BUTLER; KING, 2004), com a duração da gestação se diversificando, ao longo do tempo, rumo a picos adaptativos. Quando olhamos para a variação deste caráter dentro de cada subfamília, como a própria *Callitrichinae*, este até parece ser o caso para algumas linhagens como *Leontopithecus*, que provavelmente alcançaram um pico adaptativo, mas cuja variação ainda se dá em função de

restrições que a filogenia impõe sobre a diversificação dos caracteres. Paralelamente, caso este seja o caso (de variações ocorrendo rumo a diferentes valores ótimos), é razoável supor também que tenha havido um favorecimento para uma plasticidade nesta característica em Callitrichinae, o que também teria proporcionado as condições para sua ampla distribuição geográfica.

Já quando comparamos as FIGURAS 1 e 2 com as FIGURAS 5 e 6, os dados sugerem que a duração do ciclo ovariano em Platyrrhini, em contraste com a duração da gestação, não é dimensionada para o tamanho do corpo dos animais, assim como já havia sido sugerido por Martin (1992; 2012). Além disso, o fato do modelo OU ter sido o que melhor representa a história filogenética do *ciclo ovariano* indica que ela também pode ter ocorrido rumo a diferentes picos adaptativos, seja para Platyrrhini como um todo ou especificamente para cada uma das subfamílias, como Callitrichinae. Os Platyrrhini se destacariam, portanto, por geralmente apresentarem ciclos ovarianos relativamente curtos (com média de 20.5 dias, ver APÊNDICE II) e taxas reprodutivas altas (MARTIN, 2012). Uma interessante exceção reside justamente em uma das linhagens de Callitrichinae, que abrange *Callithrix* e *Cebuella* e que no presente estudo mostrou os maiores valores para a duração do ciclo ovariano (de aproximadamente 28 dias). Exatamente o porquê de isso ocorrer nestes gêneros, especialmente pelo fato deles apresentarem uma alta taxa reprodutiva, é de difícil explicação. Ainda mais considerando que este seria um efeito inverso daquele apontado por Martin (2007), de que ciclos ovarianos longos resultam de processos de ovulação espontânea e são geralmente associados com uma taxa reprodutiva mais lenta, assim como ocorre com alguns Artiodactyla, Cetacea e Perissodactyla, bem como em determinados Primates.

Além disso, o fato da reconstrução do *ciclo ovariano* (FIGURA 1) apontar que o último ancestral comum de Callitrichinae possuía um ciclo de aproximadamente 22 dias (TABELA 5) acaba sendo pouco informativo, uma vez que há uma considerável variação entre os gêneros (ou mesmo dentro deles, como ocorre com *Saguinus*). Em relação a isso, bem como à duração do ciclo ovariano em Platyrrhini de forma geral, é necessário considerar que variações na qualidade e disponibilidade dos alimentos, composição do grupo, precipitação e outras condições ambientais sazonais são todos fatores que podem influenciar a fertilidade dos indivíduos de uma determinada espécie (ZIEGLER et al., 2009) e que, portanto, também devem ser responsáveis por modular a história evolutiva da duração do ciclo ovariano e sua respectiva variabilidade em Callitrichinae. Deste modo, é razoável supor que, mesmo que o

ancestral deste grupo possuísse um determinado valor médio para a duração do ciclo ovariano, é possível que com o tempo e ao ocupar ambientes ecologicamente distintos seus descendentes tenham respondido a diferentes às pressões de forma independente.

Isso se torna ainda mais claro na medida em que consideramos que os *Platyrrhini* não apenas se diversificaram em meio a habitats diversos (PERELMAN et al., 2011; BUCKNER et al., 2015), mas também apresentam considerável variação no que diz respeito à sazonalidade reprodutiva e de acasalamento. Sendo que uma parte razoável dessa variabilidade pode ser atribuída à influência da disponibilidade energética para a reprodução e, justamente, à sazonalidade dos recursos alimentares (ZIEGLER et al., 2009). Da mesma forma, assim como muitos aspectos do ciclo ovariano e do metabolismo endócrino dos *Platyrrhini* diferem daqueles dos *Catarrhini* (ZIEGLER et al., 2009), dentro de cada um dos grupos variações a este respeito também devem contribuir para explicar os desvios na duração do ciclo ovariano que algumas das suas linhagens sofreram ao longo da evolução.

Além do mais, é interessante notar que, seja no caso específico de *Callitrichinae* ou tomando *Platyrrhini* como um todo, para diversas espécies do grupo o acasalamento normalmente ocorre durante um período de vários dias ao longo do ciclo. Conforme relatado por Martin (1992), este é o caso de gêneros como *Aotus*, *Callithrix* e *Saguinus*. Para diferentes grupos de primatas (incluindo humanos), este acasalamento prolongado ao longo do ciclo historicamente foi vinculado ao fenômeno "ovulação oculta" (BURLEY, 1979). Isto é, de um ciclo ovariano que não deixa explícito para os machos qual seria o período exato de maior fertilidade das fêmeas. Essa argumentação tem importantes limitações, especialmente porque mesmo que não existam sinalizações endócrinas e/ou fisiológicas envolvidas na comunicação da fertilidade das fêmeas, não se pode descartar, para diversas espécies, a existência de sinais comportamentais que os machos possam interpretar em relação ao fato de suas companheiras estariam prontas para acasalar ou não (ver MARTIN, 2007). De qualquer forma, são três hipóteses principais (não mutuamente exclusivas) propostas para explicar uma eventual função dessa relação entre a ovulação oculta e a extensão do período de acasalamento.

A primeira delas sugere que a receptividade de acasalamento estendida das fêmeas seria capaz de levar à uma "confusão de paternidade", assim reduzindo os conflitos entre os machos e o risco de infanticídio (ver ANDELMAN, 1987), bem como ao aumento da cooperação entre machos (ver ETKIN, 1963). Outra hipótese aponta que o acasalamento

durante um período prolongado no ciclo ovariano poderia fornecer uma base para uma ligação mais coesa entre os parceiros reprodutivos (ver ETKIN, 1954). A última delas considera que o acasalamento estendido também pode levar a um aumento do investimento masculino na prole (ver ALEXANDER; NOONAN, 1979). Por mais que cada uma dessas hipóteses carregue consigo importantes limitações (ver MARTIN, 2007), deve-se levar em conta que todas as três fazem muito sentido quando as inserimos no contexto da socialidade e reprodução dos Callitrichinae. Ou seja, de um grupo no qual observamos tanto a possibilidade de acasalamento monogâmico, como o cuidado cooperativo da prole e a participação dos machos no cuidado parental.

De qualquer forma, assim como ocorreu no caso da gestação, aqui fica demonstrado que a relação do *ciclo ovariano* com as demais características sócio-reprodutivas de Callitrichinae não se dá exclusivamente por meio da sua duração. Há de se considerar também a possibilidade de que, quaisquer que tenham sido as pressões de seleção que levaram ao aumento da taxa reprodutiva em Callitrichinae (materializada pelo recorrente nascimento de gêmeos), um dos principais fenótipos que pode ter sido selecionado foi, na verdade, o número de óvulos produzidos em cada ciclo (TARDIF; ROSS, 2009). Característica esta que é correlacionada com a massa corporal materna e, em conjunto com outros fatores, pode variar em resposta ao estado nutricional das fêmeas (por exemplo, *Callithrix jacchus* em WINDLE et al., 1999; TARDIF et al., 2003).

Com relação ao mapeamento, reconstrução dos estados ancestrais e evolução correlacionada para características discretas, os resultados apontam para um surgimento unificado de todas as três a partir do último ancestral comum dos Callitrichinae (FIGURA 7). O que é muito relevante, pois confere um suporte estatístico a importantes apontamentos teóricos presentes na literatura especializada (AH KING; TULLBERG, 2000; MORO-RIOS, 2013; HARRIS et al., 2014). Conforme dissertado anteriormente, é possível que esse conjunto de características tenha se desenvolvido nesta subfamília, ao menos em parte, como uma consequência do aumento da taxa reprodutiva associada ao menor tamanho corporal dos animais, às condições ecológicas imprevisíveis nas quais as populações das espécies de Callitrichinae evoluíram inicialmente (ROSS, 1991; MARTIN, 1992; 2012; HARRIS et al., 2014), ao alto custo materno envolvido na amamentação e do transporte de filhotes grandes (em relação ao tamanho das fêmeas) e em rápido crescimento e à alta taxa de mortalidade infantil (SUSSMAN; GARBER, 1987; GOLDIZEN, 1990; HARRIS et al., 2014; DÍAZ-MUÑOZ, 2016).

Especificamente no caso do *nascimento de gêmeos*, é importante considerar que para esta característica ter sido selecionada positivamente em Callitrichinae o cuidado aloparental deve ter funcionado como um importante pré-requisito para a continuidade deste processo evolutivo (MORO-RIOS, 2013). E por mais que algumas hipóteses tentem associar a seleção do nascimento de gêmeos a limitações obstétricas (LEUTENEGGER, 1973), este fenômeno parece mais estar associado, conforme dissertado anteriormente, à relação entre o desenvolvimento corporal destes animais e às condições ecológicas imprevisíveis nas quais eles estiveram inseridos ao longo da sua evolução (FORD, 1980; ROSS, 1991; MARTIN, 1992; GARBER, 1997; HARRIS et al., 2014). Tendo tal cenário em vista, é possível imaginar que uma sequência de acontecimentos como cuidado aloparental, aumento na taxa reprodutiva, nascimento recorrente de gêmeos e, por fim, flexibilidade nos sistemas de acasalamento possa ter ocorrido na evolução do grupo (GOLDIZEN, 1990; AH KING; TULLBERG, 2000; MORO-RIOS, 2013). Portanto, muito embora o nascimento de gêmeos possa não representar uma consequência direta da redução evolutiva no tamanho dos Callitrichinae, conforme já dissertado, este processo também pode ter funcionado como importante pré-requisito para adaptações sócio-reprodutivas subsequentes (AH KING; TULLBERG, 2000).

Ainda assim, considerando-se a alta taxa reprodutiva destes animais e pelo fato de todas as espécies da subfamília apresentarem ao menos algum grau de viés reprodutivo dentro das suas respectivas unidades sociais (aqui representado pela *soberania* reprodutiva), pode-se argumentar que os Callitrichinae geralmente não alcançam todo o seu potencial reprodutivo (JAQUISH et al., 1991; ABBOTT, 1993; DIETZ et al., 1994; MORO-RIOS, 2013). Todavia, é necessário também considerar que o sistema social destes animais muito provavelmente otimiza a energia potencial disponível e as oportunidades reprodutivas dentro de cada grupo, possibilitando assim a criação de todos os filhotes lá presentes (SUSSMAN; KINZEY, 1984). Aqui isso fica claro na medida em que a análise de evolução correlacionada apontou para uma dependência significativa entre *soberania reprodutiva* e as outras duas características discretas analisadas (TABELAS 9, 10 E 11).

Ou seja, por mais que em Callitrichinae uma fêmea possa gerar vários filhotes por ano (combinando nascimento de gêmeos, fertilidade pós-parto e desenvolvimento fetal relativamente rápido), há a possibilidade de apenas uma fêmea por grupo acabar se reproduzindo. Soma-se a isso o fato de os representantes dessa subfamília possuírem uma história de vida relativamente “rápida” (como seria de se esperar para espécies que bem

exploram ambientes de borda e florestas secundárias) e sua reprodução ocorrer relativamente tardiamente no caso fêmeas, ambos fatores que podem ter imposto uma pressão ainda mais forte para a seleção de uma alta taxa de natalidade (ROSS, 1991). Constituindo assim um processo evolutivo que teria ocorrido no sentido de garantir que o sistema social das espécies de Callitrichinae continuasse funcional, com todo o grupo se dedicando à sobrevivência de uma única ninhada de cada vez, a não ser que as condições ambientais permitam outros nascimentos aconteçam (SUSSMAN; GARBER, 1987; RYLANDS, 1996).

Mais especificamente, a fim de compreender o tamanho da necessidade de contar com um auxílio no cuidado à prole, bem como com a monopolização da atividade reprodutiva, faz-se necessário também discutir quais são as restrições ecológicas, sociais e filogenéticas que determinam a alocação de esforço reprodutivo por parte dos indivíduos (ver MORO-RIOS, 2013; DÍAZ-MUÑOZ, 2016). Dentro dessa perspectiva, sabe-se que a alta taxa reprodutiva depende e pode ser modulada de acordo com a disponibilidade de recursos nutricionais para as fêmeas (MORO-RIOS, 2013), bem como pelos custos do cuidado parental intrínsecos a cada população (DÍAZ-MUÑOZ, 2016), sendo estas, possivelmente, tendências presente na subfamília desde o seu último ancestral comum (AH-KING; TULLBERG, 2000). Desse modo, em todo o grupo, as fêmeas dominantes possuiriam mecanismos diversos para alocar seu esforço reprodutivo de acordo com as condições ambientais, demográficas e sociais nas quais estariam inseridas. Indo de encontro com essa hipótese, sabe-se que o potencial reprodutivo é uma característica que sofreu pressão seletiva em diversos momentos durante a diversificação dos gêneros atuais de Callitrichinae (MORO-RIOS, 2013; TARDIF et al., 2013; DÍAZ-MUÑOZ, 2016). A perda secundária do *nascimento de gêmeos* em *Callimico* (FIGURA 7C) provavelmente representa um destes momentos, mesmo que a exata razão disso ter ocorrido seja de difícil compreensão. Uma das hipóteses a este respeito supõe que a linhagem que deu origem ao gênero em questão pode ter voltado a se especializar na exploração dos recursos contidos nas florestas primárias, diferentemente dos seus ancestrais (mais dependentes de bolsões de alta produtividade), sendo uma das consequências dessa mudança ecológica a diminuição da sua taxa reprodutiva (MORO-RIOS, 2013). De qualquer modo, mais estudos ainda se fazem necessários a fim de elucidar essa questão.

Portanto, os presentes resultados corroboram a hipótese de que a associação entre alta taxa reprodutiva e viés reprodutivo (com apenas alguns indivíduos do grupo

monopolizando a reprodução) foi um dos principais fatores que moldou a história evolutiva da socialidade dos Callitrichinae. Afirmar esta que ganha ainda mais respaldo na medida em que consideramos que o aumento na taxa reprodutiva de uma espécie conduz a alterações demográficas em suas populações e, conseqüentemente, é capaz de influenciar diversos aspectos de sua socialidade (GOLDIZEN, 1990; RYLANDS, 1996). Além disso, com o nascimento de gêmeos surgindo no ancestral comum de todos os Callitrichinae (FIGURA 7C), naturalmente há de se considerar um aumento nos custos gerais do cuidado com os filhotes, uma maior disputa reprodutiva feminina e uma carga maior de trabalho dos demais membros do grupo em relação ao cuidado com os filhotes (GARBER, 1994).

Desta forma, de acordo com as adaptações morfológicas e comportamentais que cada espécie dispõe e tendo havido uma limitação na quantidade (e/ou qualidade) de habitat adequados para a distribuição das populações, é natural que a seleção tenha atuado nos Callitrichinae de modo a favorecer a alta taxa reprodutiva (relacionada ao estro pós-parto e ao nascimento de gêmeos) atrelada à necessidade de inibição (ou monopolização) reprodutiva, juntamente com a dispersão tardia da prole (GOLDIZEN, 1990; RYLANDS, 1996). Dessa forma, é evidente que ao mesmo tempo que todo esse conjunto de características demanda a cooperação entre os adultos de um mesmo grupo, aumenta-se também a tensão relacionada à soberania da atividade reprodutiva (MORO-RIOS, 2013). Um dos “segredos para o sucesso” evolutivo deste grupo, portanto, provavelmente reside na conquista de um equilíbrio entre ambos os fatores.

3.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A origem e diversificação das características comportamentais e reprodutivas dos Callitrichinae é uma das questões centrais quando se trata do estudo destes animais. Um dos diferenciais do estudo aqui conduzido é que ele toma como base algumas das principais características sócio-reprodutivas e de história de vida da subfamília, para então tentar reconstruir as suas histórias evolutivas por meio de métodos comparativos e com o auxílio de filogenias modernas propostas para o grupo. É dentro deste contexto que nos tornamos capazes de afirmar, por exemplo, que nossos resultados corroboram estatisticamente com importantes hipóteses (até então suportadas sobretudo por apontamentos teóricos) a respeito do surgimento e padrão de distribuição dos atributos comportamentais e de

reprodução desta subfamília. Mesmo que parte delas tenha surgido no último ancestral do grupo e, portanto, seja compartilhada por todas as suas linhagens, os presentes resultados também sugerem que algumas se diversificaram, ao ponto de várias linhagens atuais exibirem suas próprias variantes, muitas vezes específicas a um único gênero, ou mesmo uma única espécie. Portanto, torna-se evidente que através de métodos como a reconstrução de estados ancestrais e análises de evolução correlacionada é possível obter valiosos resultados a fim de se entender um pouco mais sobre a evolução de cada grupo de interesse. Ainda no caso específico dos Callitrichinae, os resultados nos permitem sugerir também que modificações nas suas características reprodutivas, associadas a alterações demográficas e no custo do cuidado parental se combinam para explicar a sua atual riqueza de estratégias e comportamentos sociais.

REFERÊNCIAS

- ABBOTT, D. H. Social conflict and reproductive suppression in marmoset and tamarin monkeys. **Primate social conflict**, p. 331-372, 1993.
- AH-KING, M.; TULLBERG, B. S. Phylogenetic analysis of twinning in callitrichinae. **American Journal of Primatology**, v. 51, n. 2, p. 135–146, 2000.
- ALEXANDER, R. D.; NOONAN, K. M. Concealment of ovulation, parental care, and human social evolution. **Evolutionary biology and human social behavior: An anthropological perspective**, p. 436-453, 1979.
- ANDELMAN, S. J. Evolution of concealed ovulation in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). **American Naturalist**, v. 129, n. 6, p. 785–799, 1987.
- ARISTIDE, L.; ROSENBERGER, A. L.; TEJEDOR, M. F.; PEREZ, S. I. Modeling lineage and phenotypic diversification in the New World monkey (*Platyrrhini*, *Primates*) radiation. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 82, n. PB, p. 375–385, 2015. Elsevier Inc. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2013.11.008>>. .
- ARNOLD, C.; MATTHEWS, L. J.; NUNN, C. L. The 10kTrees Website: A New Online Resource for Primate Phylogeny. **Evolutionary Anthropology** 19:114-118, 2010.
- BARTOSZEK, K.; GLÉMIN, S.; KAJ, I.; LASCOUX, M. Using the Ornstein–Uhlenbeck process to model the evolution of interacting populations. **Journal of Theoretical Biology**, v. 429, p. 35–45, 2017.
- BEAULIEU, J. M.; JHWUENG, D. C.; BOETTIGER, C.; O’MEARA, B. C. Modeling stabilizing selection: Expanding the Ornstein-Uhlenbeck model of adaptive evolution. **Evolution**, v. 66, n. 8, p. 2369–2383, 2012.

BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, 2003. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>>. .

BOETTIGER, C.; COOP, G.; RALPH, P. Is your phylogeny informative? Measuring the power of comparative methods. **Evolution**, v. 66, n. 7, p. 2240–2251, 2012.

BUCKNER, J. C.; LYNCH ALFARO, J. W.; RYLANDS, A. B.; ALFARO, M. E. Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 82, n. PB, p. 413–425, 2015. Elsevier Inc. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2014.04.031>>.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. A practical information-theoretic approach. Model selection and multimodel inference, 2, 2002.

BURLEY, N. The evolution of concealed ovulation. **The American naturalist**, v. 114, n. 6, p. 835–858, 1979.

BUTLER; KING. Phylogenetic Comparative Analysis: A Modeling Approach for Adaptive Evolution. **The American Naturalist**, v. 164, n. 6, p. 683, 2004.

CHAMBERS, P. L.; HEARN, J. P. Embryonic, foetal and placental development in the common marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). **Journal of Zoology**, v. 207, n. 4, p. 545-561, 1985.

CHAPMAN, C. A.; WALKER, S.; LEFEBVRE, L. Reproductive strategies of primates: The influence of body size and diet on litter size. **Primates**, v. 31, n. 1, p. 1–13, 1990.

CHEONG-SEE, F.; SCHUIT, E.; ARROYO-MANZANO, D.; et al. Prospective risk of stillbirth and neonatal complications in twin pregnancies: Systematic review and meta-analysis. **BMJ (Online)**, v. 354, 2016.

COLEMAN, J. The Mysterious Loss of the Third Molar in the New World Monkey Family Callitrichidae and its Relationship to Phyletic Dwarfism. **Berkeley Scientific Journal**, v. 22, n. 2, 2018.

COOPER, N.; PURVIS, A. Body size evolution in mammals: Complexity in tempo and mode. **American Naturalist**, v. 175, n. 6, p. 727–738, 2010.

CROOK, J. H.; GARTLAN, J. S. Evolution of primate societies. **Nature**, v. 210, n. 5042, p. 1200-1203, 1966.

DÍAZ-MUÑOZ, S. L. Complex cooperative breeders: Using infant care costs to explain variability in callitrichine social and reproductive behavior. **American Journal of Primatology**, v. 78, n. 3, p. 372–387, 2016.

DIGBY, L. J.; FERRARI, S. F.; SALTZMAN, W. Callitrichines: The Role of Competition in Cooperatively Breeding Species. **Primates in Perspective**. p.91–107, 2010.

DINIZ FILHO, J. A. F. **Métodos filogenéticos comparativos**. Editora Holos, 162p., 2000.

DUBMAN, E.; COLLARD, M.; MOOERS, A. Evidence that gestation duration and lactation duration are coupled traits in primates. **Biology Letters**, v. 8, n. 6, p. 998–1001, 2012.

DUDA, P.; ZRZAVÝ, J. Evolution of life history and behavior in Hominidae: Towards phylogenetic reconstruction of the chimpanzee-human last common ancestor. **Journal of Human Evolution**, v. 65, n. 4, p. 424–446, 2013. Elsevier Ltd. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.07.009>>. .

DUDENHAUSEN, J. W.; MAIER, R. F. Perinatale probleme von mehrlingen. **Deutsches Arzteblatt**, v. 107, n. 38, p. 663–668, 2010.

ECHTERNKAMP, S. E.; GREGORY, K. E. Effects of twinning on gestation length, retained placenta, and dystocia. **Journal of Animal Science**, v. 77, n. 1, p. 39–47, 1999.

ETKIN, W. SOCIAL BEHAVIOR AND THE EVOLUTION OF MAN'S MENTAL FACULTIES. **The American naturalist**, v. LXXXVIII, n. 840, p. 129–142, 1954.

ETKIN, W. SOCIAL BEHAVIORAL FACTORS IN THE EMERGENCE OF MAN. **Human Biology**, v. 35, n. 3, p. 299–310, 1963.

FERRARI, S. F.; FERRARI, M. A. L. A re-evaluation of the social organisation of the callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. **Folia Primatologica**, 1989.

DI FIORE, A.; RENDALL, D. Evolution of social organization: A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 91, n. 21, p. 9941–9945, 1994.

DIETZ, J. M.; BAKER, A. J.; MIGLIORETTI, D. Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **American Journal of Primatology**, v. 34, n. 2, p. 115–132, 1994.

FORD, S. M. Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the callitrichidae in platyrrhini. **Primates**, v. 21, n. 1, p. 31–43, 1980.

FORD, S. M.; DAVIS, L. C. Systematics and body size: Implications for feeding adaptations in new world monkeys. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 88, n. 4, p. 415–468, 1992.

FRAZER, J. F. D.; HUGGETT, A. St G. Species variations in the foetal growth rates of eutherian mammals. **Journal of Zoology**, v. 174, n. 4, p. 481–509, 1974.

FRENCH, J. A.; CAVANAUGH, J.; MUSTOE, A. C.; CARP, S. B.; WOMACK, S. L. Social Monogamy in Nonhuman Primates: Phylogeny, Phenotype, and Physiology. **Journal of Sex Research**, v. 55, n. 4–5, p. 410–434, 2018. Taylor & Francis. Disponível em: <<https://doi.org/10.1080/00224499.2017.1339774>>. .

FRITZ, S. A.; PURVIS, A. Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: A new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. **Conservation Biology**, v. 24, n. 4, p. 1042–1051, 2010.

GARAMSZEGLI, L. Z. (Ed.). **Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice**. Springer, 2014.

GARBER, P. A. Phylogenetic Approach To the Study of Tamarin and Marmoset Social-Systems. **American Journal of Primatology**, v. 34, n. 2, p. 199–219, 1994.

GARBER, P. A. One for all and Breeding for One: Cooperation and Competition as a Tamarin Reproductive Strategy. **Evolutionary Anthropology**1, 1997.

GARBER, P. A.; LEIGH, S. R. Ontogenetic Variation in Small-Bodied New World Primates: Implications for Patterns of Reproduction and Infant Care. **Folia Primatologica**, v. 68, p. 1–22, 1997.

GARBINO, G. S. T.; MARTINS-JUNIOR, A. M. G. Phenotypic evolution in marmoset and tamarin monkeys (Cebidae, Callitrichinae) and a revised genus-level classification. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 118, n. April 2017, p. 156–171, 2018. Elsevier. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.002>>. .

GOLDIZEN, A. W. A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. **International Journal of Primatology**, v. 11, n. 1, p. 63–83, 1990.

GOLDIZEN, A. W. A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. **International Journal of Primatology**, v. 11, n. 1, p. 63–83, 1990.

HARMON, L. J. et al. GEIGER: investigating evolutionary radiations. **Bioinformatics**, v. 24, n. 1, p. 129–131, 2008.

HARMON, L. J. **Phylogenetic Comparative Methods**. 2019.

HARRIS, R. A.; TARDIF, S. D.; VINAR, T.; et al. Evolutionary genetics and implications of small size and twinning in callitrichine primates. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 4, p. 1467–1472, 2014.

HARTWIG, W. C. Perinatal life history traits in new world monkeys. **American Journal of Primatology**, v. 40, n. 2, p. 99–130, 1996.

HERSHKOVITZ, Philip. **Living new world monkeys (Platyrrhini)**. University of Chicago Press, 1977.

HUGGETT, A. S. G.; WIDDAS, W. F. The relationship between mammalian foetal weight and conception age. **J. Physiol.**, v. 114, p. 306–317, 1951.

JAKUSH, C. E.; GAGE, T. B.; TARDIF, S. D. Reproductive factors affecting survivorship in

captive callitrichidae. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 84, n. 3, p. 291–305, 1991.

KAMILAR, J. M.; COOPER, N. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 368, n. 1618, p. 20120341–20120341, 2013. Disponível em:
<<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3638444&tool=pmcentrez&rendertype=abstract%5Cnhttp://rstb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rstb.2012.0341>>. .

KAMILAR, J. M.; MULDOON, K. M.; LEHMAN, S. M.; HERRERA, J. P. Testing Bergmann's rule and the resource seasonality hypothesis in Malagasy primates using GIS-based climate data. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 147, n. 3, p. 401–408, 2012.

KAPPELER, P. M.; HEYMANN, E. W. Nonconvergence in the evolution of primate life history and socio-ecology. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 59, p. 297–326, 1996.

KAPPELER, P. M.; PEREIRA et al. **Primate life histories and socioecology**. University of Chicago Press, 2003.

KAPPELER, P. M.; POZZI, L. Evolutionary transitions toward pair living in nonhuman primates as stepping stones toward more complex societies. **Science Advances**, v. 5, n. 12, 2019.

KAY, Richard F. The functional adaptations of primate molar teeth. **American journal of physical anthropology**, v. 43, n. 2, p. 195–215, 1975.

KEMBEL, S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, n. 11, p. 1463–1464, 2010.

LANGER, P. The phases of maternal investment in eutherian mammals. **Zoology**, v. 111, n. 2, p. 148–162, 2008.

LEUTENEGGER, W. Maternal-Fetal Weight Relationships in Primates. **Folia Primatologica**, v. 20, p. 280–293, 1973.

LINDSTEDT, S. L.; SWAIN, Steve D. Body size as a constraint of design and function. **Evolution of Life Histories of Mammals. Theory and Pattern**. Yale University Press, New Heaven and London, p. 93–105, 1988.

M. PAGEL. Inferring historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401, n. October 1999, p. 877–884, 1999.

MARROIG, G.; CHEVERUD, J. M. A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. **Evolution**, vol. 55, p. 2576–2600, 2001.

MARROIG, G.; CHEVERUD, J. M. Size and Shape in Callimico and Marmoset Skulls: Allometry

and Heterochrony in the Morphological Evolution of Small Anthropoids. **The Smallest Anthropoids**, 2009.

MARTIN, R. D.; MACLARNON, A. M. Gestation period, neonatal size and maternal investment in placental mammals. **Nature**, v. 313, n. 5999, p. 220–223, 1985.

MARTIN, R. D. Goeldi and the dwarfs: the evolutionary biology of the small New World monkeys. **Journal of Human Evolution**, v. 22, n. 4–5, p. 367–393, 1992.

MARTIN, R. D. The evolution of human reproduction: A primatological perspective. **Yearbook of Physical Anthropology**, v. 50, p. 59–84, 2007.

MARTIN, R. D. Reproductive characteristics of New World monkeys. **International Zoo Yearbook**, v. 46, n. 1, p. 95–108, 2012.

MITTERMEIER, Russell A.; WILSON, Don E.; RYLANDS, Anthony B. (Ed.). **Handbook of the Mammals of the World: Primates**. Lynx Edicions, 2013.

MONTGOMERY, S. H.; MUNDY, N. I. Parallel episodes of phyletic dwarfism in callitrichid and cheirogaleid primates. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 26, n. 4, p. 810–819, 2013.

MORO-RIOS, R. F. **Reprodução, conflito e a história da diversificação social dos Callitrichidae (Primates)**, 2013. Universidade Federal do Paraná.

ORME, David et al. The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. **R package version**, v. 5, n. 2, p. 1–36, 2013.

OPIE, C.; ATKINSON, Q. D.; SHULTZ, S. The evolutionary history of primate mating systems. **Communicative and Integrative Biology**, v. 5, n. 5, p. 458–461, 2012.

PAGEL, M. Detecting correlated evolution on phylogenies: A general method for the comparative analysis of discrete characters. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 255, n. 1342, p. 37–45, 1994.

PAGEL, M. Inferring evolutionary processes from phylogenies. **Zoologica Scripta**, v. 26, n. 4, p. 331–348, 1997.

PAGEL, M.; MEADE, A. Bayesian analysis of correlated evolution of discrete characters by reversible-jump Markov chain Monte Carlo. **American Naturalist**, v. 167, n. 6, p. 808–825, 2006.

PAGEL, M.; MEADE, A. BayesTraits. **Computer program and documentation available at <http://www.evolution.rdg.ac.uk/BayesTraits.html>**, p. 1216–1223, 2007.

PARADIS, E.; CLAUDE, J.; STRIMMER, K. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. **Bioinformatics**, v. 20, n. 2, p. 289–290, 2004.

PERELMAN, P.; JOHNSON, W. E.; ROOS, C.; et al. A molecular phylogeny of living primates. **PLoS Genetics**, v. 7, n. 3, p. 1–17, 2011.

PETERS, Robert H. **The ecological implications of body size**. Cambridge university press, 1986.

POKEMPNER, A; KAMILAR, J. Does body mass dimorphism increase male–female dietary niche separation? A comparative study of primates. **Behaviour**, v. 145, n. 9, p. 1211–1234, 2008.

POZZI, L.; BERGEY, C. M.; BURRELL, A. S. The Use (and Misuse) of Phylogenetic Trees in Comparative Behavioral Analyses. **International Journal of Primatology**, v. 35, n. 1, p. 32–54, 2014.

REVELL, L. J. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in ecology and evolution**, v. 3, n. 2, p. 217–223, 2012.

RICKLEFS, R. E. Embryo growth rates in birds and mammals. **Functional Ecology**, v. 24, n. 3, p. 588–596, 2010.

ROSENBERGER, A. L. The evolution of feeding niches in New World Monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.*, vol. 88, p. 525–562, 1992.

ROSS, C. Life history patterns of new world monkeys. **International Journal of Primatology**, v. 12, n. 5, p. 481–502, 1991.

ROWE, N.; MYERS, M. All the world's primates. **The International Encyclopedia of Primatology**, p. 1–4, 2016.

RYLANDS, A. B. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. **American Journal of Primatology**, v. 38, p. 5–18, 1996. Disponível em: <[http://doi.wiley.com/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1996\)38:1%3C5::AID-AJP2%3E3.0.CO;2-2](http://doi.wiley.com/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)38:1%3C5::AID-AJP2%3E3.0.CO;2-2)>. .

RYLANDS, Anthony B.; MITTERMEIER, Russell A. The diversity of the New World primates (Platyrrhini): an annotated taxonomy. In: **South American Primates**. Springer, New York, NY, 2009. p. 23–54.

RYLANDS, A. B.; HEYMANN, E. W.; LYNCH ALFARO, J.; et al. Taxonomic review of the New World tamarins (Primates: Callitrichidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 177, n. 4, p. 1003–1028, 2016.

SCHAIK, C. P.; KAPPELER, P. M. The Social Systems of Gregarious Lemurs: Lack of Convergence with Anthropoids due to Evolutionary Disequilibrium? **Ethology**, v. 102, n. 7, p. 915–941, 1996.

SETCHELL, J. M. Editorial: The Top 10 Questions in Primatology. **International Journal of Primatology**, v. 34, n. 4, p. 647–661, 2013.

SCHMIDT-NIELSEN, Knut. **Scaling: why is animal size so important?** Cambridge university press, 1984.

SHULTZ, S.; OPIE, C.; ATKINSON, Q. D. Stepwise evolution of stable sociality in primates. **Nature**, v. 479, n. 7372, p. 219–222, 2011. Nature Publishing Group. Disponível em: <<http://www.nature.com/doi/10.1038/nature10601>>. .

SILLEN-TULLBERG, B.; MOLLER, A. P. The relationship between concealed ovulation and mating systems in anthropoid primates: a phylogenetic analysis. **American Naturalist**, v. 141, n. 1, p. 1–25, 1993.

SKINNER, Michael K. **Encyclopedia of reproduction**. Academic Press, 2018.

SUSSMAN, R. W.; GARBER, P. A. A new interpretation of the social organization and mating system of the Callitrichidae. **International Journal of Primatology**, v. 8, n. 4, p. 397, 1987.

SUSSMAN, R. W.; KINZEY, W. G. The ecological role of the callitrichidae: A review. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 64, n. 4, p. 419–449, 1984.

TARDIF, S. D.; POWER, M. L.; ROSS, C. N.; RUTHERFORD, J. N. Body mass growth in common marmosets: Toward a model of pediatric obesity. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 150, n. 1, p. 21–28, 2013.

TARDIF, S. D.; ROSS, C. N. Integration of proximate and evolutionary explanation of reproductive strategy: The case of callitrichid primates and implications for human biology. **American Journal of Human Biology**, v. 21, n. 6, p. 731–738, 2009.

TARDIF, S. D.; SMUCNY, D. A.; ABBOTT, D. H.; et al. Reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Comparative Medicine**, v. 53, n. 4, p. 364–368, 2003.

THIERRY, B.; IWANIUK, A. N.; PELLIS, S. M. The influence of phylogeny on the social behaviour of macaques (Primates: Cercopithecidae, genus *Macaca*). **Ethology**, v. 106, n. 8, p. 713–728, 2000.

WESTERN, David. Size, life history and ecology in mammals. **African Journal of Ecology**, v. 17, n. 4, p. 185–204, 1979.

WINDLE, C. P.; BAKER, H. F.; RIDLEY, R. M.; OERKE, A. K.; MARTIN, R. D. Unreared litters and prenatal reduction of litter size in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). **Journal of Medical Primatology**, v. 28, n. 2, p. 73–83, 1999.

ZEVELOFF, S. I.; BOYCE, M. S. Evolution of life histories of mammals. 1988.

ZIEGLER, T. E.; STRIER, K. B.; BELLE, S. VAN. The Reproductive Ecology of South American Primates: Ecological Adaptations in Ovulation and Conception. **South American Primates, Developments in Primatology**. p.191–210, 2009.

EPÍLOGO

Em um primeiro momento investigamos como são feitas as pesquisas envolvendo os Callitrichinae e quais são as principais tendências e eventuais vieses existentes dentro deste contexto. Mais especificamente, os resultados do CAPÍTULO I nos sugerem que nos últimos 45 anos houve um crescimento no número de publicações sobre o tema, mesmo que não seja possível determinar se isto é resultado de um maior interesse acadêmico por estes animais ou se apenas é uma função do próprio crescimento no número de cientistas formados ao longo do tempo. Por outro lado, pode-se afirmar que a maioria dos países de residência profissional que mais frequentemente apresentam autores correspondentes de artigos envolvendo espécies da subfamília em questão são os mesmos daqueles que também se destacam quando falamos de primatas como um todo (mesmo que cada nível taxonômico traga consigo importantes particularidades).

Além disso, determinadas espécies de Callitrichinae recebem uma quantidade desproporcionalmente maior de pesquisas em detrimento da maioria dos outros táxons, o que provavelmente se relaciona com o fato delas funcionarem como modelos tradicionais para estudos que tratam de questões de direto interesse e aplicabilidade para os seres humanos. Naturalmente, isso também acaba influenciando o contexto em que as pesquisas são desenvolvidas (predominantemente com animais cativos) e uma parte considerável dos tópicos mais estudados. Por outro lado, destaca-se também o fato de assuntos diretamente ligados à conservação serem pouco frequentes e que três das quatro espécies aqui levantadas e classificadas como criticamente ameaçadas de extinção constarem entre as menos estudadas de seus respectivos gêneros. Mesmo que para algumas espécies deste grupo exista um predomínio de estudos conduzidos com animais de vida-livre, evidenciando que para estas há um maior acúmulo de conhecimento sobre a biologia e ecologia em seus ambientes naturais, este não parece ser o caso da maioria dos seus representantes. Diversas de suas espécies ainda permanecem razoavelmente sub-estudadas, ainda que existam recentes avanços e esforços de pesquisa. De forma geral, assim como ocorre em Primates de forma geral, ainda que determinadas espécies de Callitrichinae estejam envolvidas com uma quantidade alta de estudos (e, portanto, financiamento e oportunidades de emprego para os seus pesquisadores), outras ainda carecem de atenção, muito em função de uma “aparente” falta de relevância imediata (ou aplicabilidade) para os seres humanos, bem como da dificuldade de acessar e estudar algumas espécies.

Já no segundo capítulo objetivamos construir uma lista de redescritções unificadas para os comportamentos da subfamília em questão, tomando um de seus gêneros (*Leontopithecus*) como modelo principal. Da perspectiva dos comportamentos, é razoável supor que em Callitrichinae, espécies com habitats mais complexos tenham repertórios comportamentais mais ricos, já que nestes casos a maior gama de possibilidades exploratórias tenderia a refletir uma maior riqueza comportamental. Por outro lado, pelo fato de os representantes deste grupo apenas recentemente (em termos evolutivos) terem se diversificado e ainda apresentarem hábitos de vida e uma série de características relativamente similares, é possível que ainda não tenha havido tempo suficiente para que uma diversificação mais profunda em seu repertório comportamental ocorresse. Isso ocorre porque os resultados deste capítulo também indicam que espécies de *Leontopithecus* apresentam repertórios comportamentais similares e que, de modo geral, eles podem ser comparáveis quase que em sua totalidade com os de outros Callitrichinae. Nesse sentido, descrições comparativas como as que foram aqui construídas podem nos auxiliar a melhor avaliar como tais padrões comportamentais se distribuem neste grupo e como foram moldados evolutivamente. Além disso, usando tais propostas padronizadas como modelo, pesquisadores de diferentes áreas podem trabalhar em conjunto no sentido de fornecer descrições mais completas do comportamento destes animais.

Por fim, no terceiro capítulo, através de análises comparativas, pudemos compreender como se deu parte do processo de diversificação de características sociais e reprodutivas do grupo em questão. Considerando que desvios na extensão da massa corporal devem ter ocorrido primeiramente em sua evolução e, portanto, ter funcionado como um tipo de pré-requisito para o surgimento de outras adaptações sociais e reprodutivas em caracteres como gestação e ciclo ovariano, isso pode ter se desenrolado de forma distinta. Nestes casos, variações nem sempre ocorreram direta e/ou exclusivamente em sua duração, mas principalmente na maneira pela qual elas se relacionam com outros atributos dos animais. Por sua vez, características como o nascimento de gêmeos, a soberania reprodutiva e a fertilidade pós-parto surgiram todas no último ancestral comum da subfamília e possuem histórias evolutivas correlacionadas. Portanto, estudar a diversificação das estratégias reprodutivas e sociais dos Callitrichinae necessariamente exige a adoção de abordagens integrativas e que considerem a variação existente entre as suas diferentes linhagens.

**APÊNDICE I – LISTA DE REVISTAS CIENTÍFICAS CONSULTADAS DURANTE O LEVANTAMENTO
DE ARTIGOS DO CAPÍTULO 1**

REVISTAS	QUANTIDADE DE ARTIGOS LEVANTADOS
AMERICAN JOURNAL OF PRIMATOLOGY	289
INTERNATIONAL JOURNAL OF PRIMATOLOGY	114
PRIMATES	124
FOLIA PRIMATOLOGIA	123
AMERICAN JOURNAL OF HUMAN EVOLUTION	3
AMERICAN JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY	31
JOURNAL OF HUMAN EVOLUTION	11
ETHOLOGY	19
BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY	19
BEHAVIOUR	15
EVOLUTIONARY ANTHROPOLOGY	13
MASTOZOOLOGIA NEOTROPICAL	4
NEOTROPICAL PRIMATES	25
ANIMAL BEHAVIOUR	81
BEHAVIORAL ECOLOGY	2
JOURNAL OF ETHOLOGY	2
JOURNAL OF MEDICAL PRIMATOLOGY	85
PRIMATE CONSERVATION	2
PRIMATE BIOLOGY	7
MAMMAL REVIEWS	0
JOURNAL OF MAMMALOGY	3
MAMMALIAN SPECIES	3
PNAS	9
PLOSONE	42
SCIENCE ADVANCES	1
NATURE	46
ZOOBIOLOGY	31

APÊNDICE II – CODIFICAÇÃO PARA OS TRAÇOS FENOTÍPICOS ANALISADOS NO CAPÍTULO 3 E SUAS RESPECTIVAS REFERÊNCIAS

Fertilidade pós-parto

Espécie	Codificação Ausente = 0 Presente = 1	Comentário	Referência
<i>Saguinus fuscicollis</i>	1	Ovulações pós-parto podem ocorrer dentro de 17 a 18 dias após o nascimento, podendo levar a concepções. Intervalo entre gestações médio de 6 meses.	Heistermann & Hodges, 1995
<i>Saguinus nigrigollis</i>	NA	-	-
<i>Saguinus groffroyi</i>	NA	-	-
<i>Saguinus oedipus</i>	1	A ocorrência de ovulação pós-parto é suscetível a determinantes ambientais, mas sabe-se que pode ocorrer em um período de 19 dias após o parto.	Ziegler et al. 1987; Savage et al. 1997
<i>Saguinus midas</i>	NA	-	-
<i>Saguinus bicolor</i>	NA	-	-
<i>Saguinus labiatus</i>	1	Comportamento sexual, cópulas e provável concepção observadas semanas após a fêmea ter parido.	Coates; Poole (1983)
<i>Saguinus myxtax</i>	NA	Lottker et al. 2004 (cativeiro) observou que não houve fertilidade pós-parto, mas optou-se por não se codificar este como o padrão da espécie.	-
<i>Saguinus imperator</i>	1	-	Baker; Woods (1992)
<i>Leontopithecus rosalia</i>	1	-	Dietz et al. (1994)
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	1	-	French et al. (2008)
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	1	-	Chaoui; Hasler-Gallusser (1999); De Vleeschouwer et al. (2001) e French et al. (2008)
<i>Callimico goeldii</i>	1	-	Jurke et al. (1994) e Ziegler et al. (1989)
<i>Callithrix kuhlii</i>	1	-	French et al. (1996)
<i>Callithrix geoffroyi</i>	1	-	Mustoe et al. (2012)
<i>Callithrix penicillata</i>	1	Cópulas registradas no período de 2-4 semanas após o parto.	Decanini (2006)
<i>Callithrix jacchus</i>	1	-	Konig et al. (1990)
<i>Cebuella pygmaea</i>	1	-	Soini (1987) e Ziegler et al. (1990)
<i>Mico argentatus</i>	NA	-	-
<i>Pithecia pithecia</i>	0	-	Savage et al. (1995)

<i>Cacajao melanocephalus</i>	NA	-	-
<i>Cacajao calvus</i>	0	-	Mayor; Bowler (2015)
<i>Callicebus torquatus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus personatus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus donacophilus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus cupreus</i>	0	-	Jantschke et al. (1995)
<i>Callicebus moloch</i>	0	-	Valeggia et al. (1999)
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	0	Fêmeas só voltam a ciclar, geralmente, quando sua prole está com 1-2 anos; longo intervalo médio entre gestações (Strier, 2001)	Strier et al. (2001); Strier; Ziegler (1997)
<i>Lagothrix lagotricha</i>	0	-	Nishimura (2003)
<i>Ateles fusciceps</i>	0	-	Chapman; Chapman (1990); Eisenberg (1973)
<i>Ateles geoffroyi</i>	0	Fêmeas geralmente só voltam a ciclar quando prole está com 1-2 anos.	Milton (1981)
<i>Ateles paniscus</i>	0	Longo intervalo médio entre gestações; nascimento de gêmeos é considerado raro.	Symington (1988)
<i>Alouatta pigra</i>	0	Fêmeas voltam a ciclar depois que seus filhotes alcançam aproximadamente 9 a 12 meses de idade.	Belle et al. (2009)
<i>Alouatta palliata</i>	0	Registro de que fêmeas geralmente não aceitam participar de interações sexuais por pelo menos 3-4 meses depois do nascimento dos filhotes; registro do intervalo médio entre gestações de ~ 22 meses.	Glander (1980)
<i>Alouatta caraya</i>	0	Inferência com base em dados comportamentais.	Jones (1985); Kowalewski; Garber (2010)
<i>Alouatta seniculus</i>	NA	-	-
<i>Saimiri sciureus</i>	0	Fêmeas voltam a ciclar depois de aproximadamente 6.5 meses após o parto.	Coe; Rosenblum (1978)
<i>Saimiri oerstedii</i>	NA	-	-
<i>Saimiri boliviensis</i>	NA	-	-
<i>Cebus apella</i>	0	Fêmeas voltam a ciclar depois de aproximadamente 4-5 meses após o parto.	Recabarren et al. (2000)
<i>Cebus capucinus</i>	0	Sugere-se período anovulatório pós-parto.	Carnegie et al. (2006)

<i>Cebus albifrons</i>	NA	-	-
<i>Aotus vociferans</i>	0	Fertilidade pós-parto não é reportada; intervalo médio entre gestações de 12.8 meses.	Fernandez-Duque (2007)
<i>Aotus lemurinus</i>	0	Fertilidade pós-parto não é reportada; intervalo médio entre gestações de 12 meses.	Obaldia et al. (2011)
<i>Aotus griseimembra</i>	0	Fertilidade pós-parto não é reportada; intervalo médio entre gestações de 271 dias.	Fernandez-Duque (2007)
<i>Aotus trivirgatus</i>	NA	-	-
<i>Aotus nancymae</i>	0	Fertilidade pós-parto não é reportada; intervalo médio entre gestações de 12 meses.	Fernandez-Duque (2007)
<i>Aotus azarae</i>	0	Intervalo médio entre gestações de 271 dias; período de infertilidade pós-parto é sugerido.	Fernandez-Duque (2007); Fernandez-Duque et al. (2011)

Duração do ciclo ovariano

Espécie	Codificação (dias)	Comentário	Referência
<i>Saguinus fuscicollis</i>	25.7	-	Heistermann & Hodges, 1995
<i>Saguinus nigricollis</i>	NA	-	-
<i>Saguinus geoffroyi</i>	23	Estimativa, valor não mensurado diretamente.	Kuhar et al. (2003)
<i>Saguinus oedipus</i>	20	-	Ziegler et al. (1993)
<i>Saguinus midas</i>	16	-	Harvey; Clutton-Brock (1985)
<i>Saguinus bicolor</i>	21	Estimativa, valor não mensurado.	Heistermann et al. (1987)
<i>Saguinus labitatus</i>	NA	-	-
<i>Saguinus myxtax</i>	NA	-	-
<i>Saguinus imperator</i>	23.6	-	Baker; Woods (1992)
<i>Leontopithecus rosalia</i>	19	Média entre os valores encontrados nos dois estudos.	French; Stribley (1985) e Monfort et al. (1996)
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	23	-	French et al. (2008)

<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	19,9	Média entre os valores encontrados nos dois estudos	Chaoui; Hasler-Gallusser (1999) e De Vleeschouwer et al. (2001)
<i>Callimico goeldii</i>	23.9	-	Shaw et al. (1993)
<i>Callithrix kuhlii</i>	24.9	-	French et al. (1996)
<i>Callithrix geoffroyi</i>	27.8	-	Mustoe et al. (2012)
<i>Callithrix penicillata</i>	NA	-	-
<i>Callithrix jacchus</i>	28.6	-	Harlow et al. (1983)
<i>Cebuella pygmaea</i>	27	-	Ziegler et al. (1990)
<i>Mico argentatus</i>	NA	-	-
<i>Pithecia pithecia</i>	16.9	-	Savage et al. (1995)
<i>Cacajao melanocephalus</i>	NA	-	-
<i>Cacajao calvus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus torquatus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus personatus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus donacophilus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus cupreus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus moloch</i>	17	-	Valeggia et al. (1999)
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	21.3	-	Strier et al. (2003)
<i>Lagothrix lagotricha</i>	21	-	Williams (1967); Nishimura (2003)
<i>Ateles fusciceps</i>	21	-	Hodges et al. (1981)
<i>Ateles geoffroyi</i>	24	Média entre os valores encontrados nos dois estudos.	Campbell et al. (2001); Hernández-López et al. (1998)
<i>Ateles paniscus</i>	25	Estimativa, não mensurado diretamente.	Roosmalen (1985)
<i>Alouatta pigra</i>	18.3	-	Belle et al. (2009)
<i>Alouatta palliata</i>	16	-	Glander (1980)
<i>Alouatta caraya</i>	19.1	-	Kugelmeier et al. (2011)
<i>Alouatta seniculus</i>	17	-	Crockett; Sekulic (1982)
<i>Saimiri sciureus</i>	9	Valor estimado principalmente com base em dados comportamentais. Optou-	Diamond et al. (1984); Wolf et al. (1977)

		se por não inserir nas análises.	
		Valor estimado principalmente com base em dados comportamentais. Optou-se por não inserir nas análises.	
<i>Saimiri oerstedii</i>	7		Boinski (1987)
<i>Saimiri boliviensis</i>	NA	-	-
<i>Cebus apella</i>	20	-	Carosi et al. (1999); Ortiz et al. (2005)
<i>Cebus capucinus</i>	20	-	Carnegie et al. (2006)
<i>Cebus albifrons</i>	18.5	-	Hodges et al. (1981)
<i>Aotus vociferans</i>	NA	-	-
<i>Aotus lemurinus</i>	NA	-	-
<i>Aotus griseimembra</i>	15.6	-	Dixon (1983)
<i>Aotus trivirgatus</i>	15.9	-	Bonney et al. (1979)
<i>Aotus nancymae</i>	NA	-	-
<i>Aotus azarae</i>	22	-	Fernandez-Duque et al. (2011)

Nascimento de gêmeos

Espécie	Codificação: Ausente = 0 Presente = 1	Comentário	Referência
<i>Saguinus fuscicollis</i>	1	Registrou-se que 75% dos nascimentos da colônia (cativa) são de gêmeos.	Gengozian et al 1978, In: Goldizen, 1989
<i>Saguinus nigricollis</i>	NA	-	-
<i>Saguinus geoffroyi</i>	1	Registrou-se que a maioria dos nascimentos da colônia (cativa) é de gêmeos.	Kuhar et al., 2003
<i>Saguinus oedipus</i>	1	Registrou-se que mais de 75% dos nascimentos de uma população selvagem são de gêmeos (ou trigêmeos).	Savage et al. 2009
<i>Saguinus midas</i>	1	Vários nascimentos de gêmeos em um grupo cativo; nascimento de	Goldizen (1990) e Moura (2003)

		gêmeos como padrão no gênero.	
<i>Saguinus bicolor</i>	1	-	Egler (1992) e Price; Feistner (2001)
<i>Saguinus labiatus</i>	1	-	Buchanan-smith (1990) e Coates; Poole (1983)
<i>Saguinus myxtax</i>	1	-	Garber et al. (1993)
<i>Saguinus imperator</i>	1	-	Baker; Woods (1992)
<i>Leontopithecus rosalia</i>	1	-	Dietz et al. (1994) e Monfort et al. (1996)
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	1	-	Carvalho; Carvalho (1989)
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	1	-	De Vleeschouwer et al. (2003)
<i>Callimico goeldii</i>	0	-	Altmann et al. (1988) e Porter (2001)
<i>Callithrix kuhlii</i>	1	Nascimento de gêmeos registrado como modal em uma colônia cativa.	Ross et al. (2007)
<i>Callithrix geoffroyi</i>	NA	-	-
<i>Callithrix penicillata</i>	NA	-	-
<i>Callithrix jacchus</i>	1	-	French et al. (2008); Tardif et al. (2003)
<i>Cebuella pygmaea</i>	1	-	Ziegler et al. (1990)
<i>Mico argentatus</i>	1	-	Gonçalves et al. (2003)
<i>Pithecia pithecia</i>	0	-	Norconk (2006)
<i>Cacajao melanocephalus</i>	0	-	Barnett (2005)
<i>Cacajao calvus</i>	0	-	Mayor; Bowler (2015)
<i>Callicebus torquatus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus personatus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus donacophilus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus cupreus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus moloch</i>	0	-	Valeggia et al. (1999)
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	0	-	Brito et al. (2008) e Strier et al. (2006)
<i>Lagothrix lagotricha</i>	0	-	Bowler et al. (2014)

<i>Ateles fusciceps</i>	NA	Taxa reprodutiva é considerada baixa; nascimento de gêmeos é considerado raro.	-
<i>Ateles geoffroyi</i>	0	Taxa reprodutiva é considerada baixa; nascimento de gêmeos é considerado raro.	Cant (1978)
<i>Ateles paniscus</i>	0	Taxa reprodutiva é considerada baixa; nascimento de gêmeos é considerado raro.	White (1986)
<i>Alouatta pigra</i>	0	Em média há menos de um infante por grupo; registro de gêmeos é raro ou inexistente.	Van Belle; Estrada (2008)
<i>Alouatta palliata</i>	0	Taxa reprodutiva é menor que 1 filhote por fêmea; nascimento de gêmeos não é modal ou não há registro de gêmeos.	Glander (1980)
<i>Alouatta caraya</i>	0	Em média há menos de um infante por grupo; não há registro de gêmeos.	Rumiz (1990)
<i>Alouatta seniculus</i>	0	Taxa reprodutiva é menor que 1 filhote por fêmea; nascimento de gêmeos não é modal ou não há registro de gêmeos.	Pope (2000)
<i>Saimiri sciureus</i>	0	Nascimento de gêmeos não é reportado com frequência e medidas demográficas indicam que este não é o padrão modal.	Trevino (2007); Zimble-Delorenzo; Dobson (2011)
<i>Saimiri oerstedii</i>	0	Nascimento de gêmeos não é reportado com frequência e medidas demográficas indicam que este não é o padrão modal.	Manocha (1979)
<i>Saimiri oerstedii</i>	NA	-	-
<i>Cebus apella</i>	0	Nascimento de gêmeos não é modal.	Di Bitetti; Janson (2001); Leighty et al. (2004)
<i>Cebus capucinus</i>	0	Taxa de nascimentos menor que 1 indivíduo por	Fedigan (1996)

		fêmea; nascimento de gêmeos é considerado raro.	
<i>Cebus albifrons</i>	NA	-	-
<i>Aotus vociferans</i>	0	Sugere-se que o nascimento de gêmeos não é frequente no gênero como um todo.	Fernandez-Duque (2007)
<i>Aotus lemurinus</i>	0	Sugere-se que o nascimento de gêmeos não é frequente no gênero como um todo.	Fernandez-Duque (2007); Obaldia et al. (2011)
<i>Aotus griseimembra</i>	0	Sugere-se que o nascimento de gêmeos não é frequente no gênero como um todo.	Fernandez-Duque (2007)
<i>Aotus trivirgatus</i>	0	Sugere-se que o nascimento de gêmeos não é frequente no gênero como um todo.	Fernandez-Duque (2007)
<i>Aotus nancymae</i>	0	Sugere-se que o nascimento de gêmeos não é frequente no gênero como um todo.	Fernandez-Duque (2007)
<i>Aotus azarae</i>	0	Sugere-se que o nascimento de gêmeos não é frequente no gênero como um todo.	Fernandez-Duque (2007)

Tempo de gestação

Espécie	Codificação (dias)	Comentário	Referência
<i>Saguinus fuscicollis</i>	149	-	Heistermann; Hodges (1995 e Kuederling; Heistermann (1997)
<i>Saguinus nigricollis</i>	NA	-	-
<i>Saguinus geoffroyi</i>	182	-	Kuhar et al., 2003
<i>Saguinus oedipus</i>	183	-	Savage et al. 1997
<i>Saguinus midas</i>	127	-	Harvey; Clutton-Brock (1985)
<i>Saguinus bicolor</i>	160	Estimativa, valor não mensurado diretamente.	Heistermann et al. (1987)

<i>Saguinus labiatus</i>	171	Valor estimado com base na observação de duas fêmeas, supondo que as cópulas durante o estro pós-parto teriam dado origem aos eventos de gravidez lá observados.	Coates; Poole (1983)
<i>Saguinus myxtax</i>	155	Estimativa, valor não mensurado.	Löttker et al. (2004)
<i>Saguinus imperator</i>	154	Estimativa, valor não mensurado.	Baker; Woods (1992)
<i>Leontopithecus rosalia</i>	126.8	Média entre os valores encontrados nos dois estudos.	French et al. (2003) e Kleiman (1977)
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	NA	-	-
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	125.3	Média entre os valores encontrados nos estudos.	Chaoui; Hasler-Gallusser (1999); De Vleeschouwer et al. (2001) e French et al. (2008)
<i>Callimico goeldii</i>	151	-	Jurke et al. (1994)
<i>Callithrix kuhlii</i>	143.1	-	French et al. (1996)
<i>Callithrix geoffroyi</i>	148.5	-	Mustoe et al. (2012)
<i>Callithrix penicillata</i>	150	-	Dados obtidos a partir de: Júlio César Bicca-Marques, Daniela Gomes. <i>Callithrix penicillata</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020.
<i>Callithrix jacchus</i>	144	Média entre os valores encontrados nos estudos.	Konig et al. (1990); Tardif et al. (2003)
<i>Cebuella pygmaea</i>	141.9	Média entre os valores encontrados nos estudos.	Ziegler et al. (1990)
<i>Mico argentatus</i>	150	-	Dado obtido a partir de: Stephen Ferrari. <i>Mico argentatus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020

<i>Pithecia pithecia</i>	146	-	Savage et al. (1995)
<i>Cacajao melanocephalus</i>	NA	-	-
<i>Cacajao calvus</i>	190	-	Pinto; Ferrari (2013)
<i>Callicebus torquatus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus personatus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus donacophilus</i>	126	-	Dado obtido a partir de: Robert Wallace, Jesus Martinez. <i>Plecturocebus donacophilus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.or g) Downloaded 5/14/2020
<i>Callicebus cupreus</i>	130	-	Jantschke et al. (1995)
<i>Callicebus moloch</i>	128.6	-	Valeggia et al. (1999)
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	216	-	Strier; Ziegler (1997)
<i>Lagothrix lagotricha</i>	225	Média entre os valores encontrados nos estudos.	Mooney; Lee (1999); Nishimura (2003); Williams (1967)
<i>Ateles fusciceps</i>	226	-	Eisenberg (1973)
<i>Ateles geoffroyi</i>	200	-	Milton (1981)
<i>Ateles paniscus</i>	225	-	Eisenberg (1976)
<i>Alouatta pigra</i>	184	-	Belle et al. (2009)
<i>Alouatta palliata</i>	186	-	Glander (1980)
<i>Alouatta caraya</i>	173.5	-	Bicca-Marques & Calegari-Marques (1993).
<i>Alouatta seniculus</i>	191	-	Crockett; Sekulic (1982)
<i>Saimiri sciureus</i>	171	-	Goss et al. (1968)
<i>Saimiri oerstedii</i>	160	-	Mittermeier; Rylands & Wilson (2013)
<i>Saimiri boliviensis</i>	NA	-	-
<i>Cebus apella</i>	156	-	Recabarren et al. (2000)
<i>Cebus capucinus</i>	157.8	-	Carnegie et al. (2006)
<i>Cebus albifrons</i>	162	-	Hayes et al. (1972)
<i>Aotus vociferans</i>	NA	-	-

<i>Aotus lemurinus</i>	NA	-	-
<i>Aotus griseimembra</i>	117	-	Fernandez-Duque et al. (2020)
<i>Aotus trivirgatus</i>	139.16	Média dos valores apresentados no estudo.	Fernandez-Duque et al. (2020)
<i>Aotus nancymae</i>	131.5	Média dos valores apresentados no estudo.	Fernandez-Duque et al. (2020)
<i>Aotus azarae</i>	121	-	Fernandez-Duque et al. (2020)

Soberania reprodutiva

Espécie	Codificação Ausente = 0 Presente = 1	Comentário	Referência
<i>Saguinus fuscicollis</i>	1	-	Epplé & Katz, 1984; Snowdon & Soini 1988
<i>Saguinus nigricollis</i>	NA	-	-
<i>Saguinus geoffroyi</i>	NA	Em Kuhar et al. 2003 foi observado um grupo sem supressão reprodutiva, mas optou-se por não interpretar este como o padrão da espécie.	-
<i>Saguinus oedipus</i>	1	-	Savage et al. (1997) e Ziegler et al. (1987)
<i>Saguinus midas</i>	NA	-	-
<i>Saguinus bicolor</i>	NA	-	-
<i>Saguinus labiatus</i>	1	-	Kuederling et al. (1995)
<i>Saguinus myxtax</i>	1	-	Garber et al. (1993) e Löttker et al. (2004)
<i>Saguinus imperator</i>	1	-	Terborgh, J. (1983). French et al. (2003); Henry et al. (2013); Kleiman (1983)
<i>Leontopithecus rosalia</i>	1	-	
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	1	Dados obtidos a partir de: Claudio Valladares Padua, Cristiana Martins. <i>Leontopithecus chrysopygus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/13/2020.	Keuroghlian (1990)
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	1	Em um estudo em cativeiro de um grupo, Chaoui e Hasler-Galluser (1999) não observam evidências de supressão ovariana ou comportamental da	De Vleeschouwer et al. (2001)

		função reprodutiva na fêmea subordinada.	
<i>Callimico goeldii</i>	1	-	Hardie (1995) e Porter; Garber (2009)
<i>Callithrix kuhlii</i>	1	Em determinadas condições, em cativeiro, a supressão pode não ocorrer Puffer et al. (2004).	Smith; French (1997)
<i>Callithrix geoffroyi</i>	1	Dados obtidos a partir de: Júlio César Bicca-Marques, Valeska Silva. <i>Callithrix geoffroyi</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020.	Mittermeier; Rylands & Wilson (2013)
<i>Callithrix penicillata</i>	1	-	Decanini (2006)
<i>Callithrix jacchus</i>	1	-	Abbott (1984); Barrett et al. (1993); Saltzman et al. (1997)
<i>Cebuella pygmaea</i>	1	-	Carlson et al. (1997)
<i>Mico argentatus</i>	1	-	Dado obtido a partir de: Stephen Ferrari. <i>Mico argentatus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020.
<i>Pithecia pithecia</i>	0	Geralmente várias fêmeas reprodutivas coexistem em um mesmo grupo.	Norconk (2006)
<i>Cacajao melanocephalus</i>	NA	-	-
<i>Cacajao calvus</i>	0	-	Bowler et al. (2012) e Bowler; Bodmer (2009)
<i>Callicebus torquatus</i>	0	Grupos consistem em um único par reprodutor e sua prole dependente.	Kinzey; Becker (1983)
<i>Callicebus personatus</i>	0	Grupos consistem em um único par reprodutor e sua prole dependente.	Kinzey; Becker (1983)
<i>Callicebus donacophilus</i>	NA	-	-
<i>Callicebus cupreus</i>	0	Grupos consistem em um único par reprodutor e sua prole dependente.	Ferrari (2013)
<i>Callicebus moloch</i>	0	Grupos consistem em um único par reprodutor e sua prole dependente.	Kinzey; Becker (1983); Valeggia et al. (1999)
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	0	-	Strier; Mendes (2013)
<i>Lagothrix lagotricha</i>	0	-	Di Fiore; Fleischer (2005); Nishimura (2003)
<i>Ateles fusciceps</i>	NA	-	-

<i>Ateles geoffroyi</i>	0	-	Milton (1981)
<i>Ateles paniscus</i>	0	-	Eisenberg (1976)
<i>Alouatta pigra</i>	0	-	Van Belle; Estrada (2006, 2008)
<i>Alouatta palliata</i>	0	Sistema padrão de acasalamento polígínico ou poliginândrico, em que mais de uma fêmea reproduz, não havendo registros de supressão reprodutiva.	Glander (1980); Ryan et al. (2008)
<i>Alouatta caraya</i>	0	Sistema padrão de acasalamento polígínico ou poliginândrico, em que mais de uma fêmea reproduz, não havendo registros de supressão reprodutiva.	Jones (1985); Kowalewski; Garber (2010); Oklander et al. (2014)
<i>Alouatta seniculus</i>	0	-	Pope (2000)
<i>Saimiri sciureus</i>	0	-	Zimble-Delorenzo; Dobson (2011); Coe; Rosenblum (1978)
<i>Saimiri oertedii</i>	0	-	Boinski (1987)
<i>Saimiri boliviensis</i>	NA	-	-
<i>Cebus apella</i>	0	Mais de uma fêmea por grupo geralmente reproduz; não há evidências de quaisquer mecanismos de supressão reprodutiva.	Di Bitetti; Janson (2001); Carosi et al. (2005); Janson et al. (2013)
<i>Cebus capucinus</i>	0	Mais de uma fêmea por grupo geralmente reproduz; não há evidências de quaisquer mecanismos de supressão reprodutiva.	Carnegie et al. (2006)
<i>Cebus albifrons</i>	NA	-	-
<i>Aotus vociferans</i>	0	Não se aplica; espécie com <i>pair-bonding</i> e acasalamento monogâmico.	Fernandez-Duque (2007); Fernandez-Duque et al. (2020)
<i>Aotus lemurinus</i>	0	Não se aplica; espécie com <i>pair-bonding</i> e acasalamento monogâmico.	Fernandez-Duque (2007); Fernandez-Duque et al. (2020)
<i>Aotus griseimembra</i>	0	Não se aplica; espécie com <i>pair-bonding</i> e acasalamento monogâmico.	Fernandez-Duque (2007); Fernandez-Duque et al. (2020)
<i>Aotus trivirgatus</i>	0	Não se aplica; espécie com <i>pair-bonding</i> e	Fernandez-Duque (2007); Fernandez-Duque et al. (2020)

		acasalamento monogâmico.	
<i>Aotus nancymae</i>	0	Não se aplica; espécie com <i>pair-bonding</i> e acasalamento monogâmico.	Fernandez-Duque (2007); Fernandez-Duque et al. (2020)
<i>Aotus azarae</i>	0	Não se aplica; espécie com <i>pair-bonding</i> e acasalamento monogâmico	Fernandez-Duque (2007); Fernandez-Duque et al. (2020)

Massa (adultos)

Espécie	Codificação: machos (g)	Codificação: fêmeas (g)	Comentário	Referência
<i>Saguinus fuscicollis</i>	354	360	Dados obtidos a partir de: Leila Porter, Anand Dacier, Paul Garber. <i>Saguinus fuscicollis</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/13/2020	Snowdon & Soini 1988
<i>Saguinus nigricollis</i>	NA	NA	-	-
<i>Saguinus geoffroyi</i>	486.4	507.4	-	Dados obtidos a partir de: Leila Porter, Anand Dacier, Paul Garber. <i>Saguinus geoffroyi</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/13/2020.
<i>Saguinus oedipus</i>	417.6	404	-	Savage et al. (1993)
<i>Saguinus midas</i>	590	590	-	Pack et al. (1999)
<i>Saguinus bicolor</i>	525	520	-	Gordo (2012)
<i>Saguinus labiatus</i>	483.5	522	-	Snowdon & Soini (1988)
<i>Saguinus myxtax</i>	524	626	-	Garber; Teaford (1986)
<i>Saguinus imperator</i>	417	447	-	Bicca-Marques et al. (1997)
<i>Leontopithecus rosalia</i>	620	598	-	Dietz et al. (1994)

<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	623.9	615	Dados disponíveis apenas para a média entre indivíduos dos dois sexos. Obtidos a partir de: Claudio Valladares Padua, Cristiana Martins. <i>Leontopithecus chrysopygus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/13/2020	Mittermeier; Rylands & Wilson (2013)
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	620	603.9	Dados obtidos a partir de: ICMBio	Oliveira et al. (2011)
<i>Callimico goeldii</i>	458	536	-	Leila Porter. <i>Callimico goeldii</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/13/2020.
<i>Callithrix kuhlii</i>	331.7	347.7	-	Burity et al. (2007)
<i>Callithrix geoffroyi</i>	357	341	-	Burity et al. (2007)
<i>Callithrix penicillata</i>	344	307	-	Smith; Jungers (1997)
<i>Callithrix jacchus</i>	332	340.5	Média entre valores médios de grupos cativos e selvagens.	Araújo et al. (2000)
<i>Cebuella pygmaea</i>	144.5	168.5	-	Genoud et al. (1997)
<i>Mico argentatus</i>	348	355	-	Dados obtidos a partir de: Stephen Ferrari. <i>Mico argentatus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020
<i>Pithecia pithecia</i>	1550	1550	Valores de machos e fêmeas aqui assumidos como iguais. Dados obtidos a partir de: Laura Marsh, Marilyn Norconk. <i>Pithecia pithecia</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds.	Marsh; Ferrari (2013)

			(alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020.	
<i>Cacajao melanocephalus</i>	3500	2700	Valores obtidos a partir de: Adrian Barnett. <i>Cacajao melanocephalus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020	Pinto; Ferrari (2013)a
<i>Cacajao calvus</i>	3450	2880	Valores obtidos a partir de: Adrian Barnett. <i>Cacajao calvus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020	Pinto; Ferrari (2013)b
<i>Callicebus torquatus</i>	1100	1100	-	Harvey; Clutton-Brock (1985)
<i>Callicebus personatus</i>	1350	1300	Valores obtidos a partir de: Anthony Di Fiore, Eduardo Fernandez-Duque. <i>Callicebus personatus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020	Ferrari et al. (2013)
<i>Callicebus donacophilus</i>	991	909	-	Dadoa obtidos a partir de: Robert Wallace, Jesus Martinez. <i>Plecturocebus donacophilus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020

<i>Callicebus cupreus</i>	970	900	-	Bicca-Marques et al. (2002)
			Dados obtidos a partir de: Anthony Di Fiore, Eduardo Fernandez-Duque.	
<i>Callicebus moloch</i>	1025	860	<i>Plecturocebus moloch</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020	Ferrari et al. (2013)
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	9600	8400	-	Lemos de Sá, R. M., & Glander, K. E. (1993)
			Dados obtidos a partir de: Pablo Stevenson.	
<i>Lagothrix lagotricha</i>	6678	5706	<i>Lagothrix lagotricha</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020	Peres (1994)
<i>Ateles fusciceps</i>	8900	8900	-	Harvey; Clutton-Brock (1985)
			Dados obtidos a partir de: Jennifer Weghorst.	
<i>Ateles geoffroyi</i>	8200	7700	<i>Ateles geoffroyi</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020	Mittermeier; Rylands & Wilson (2013)
			Dados obtidos a partir de: Scott Suarez.	
<i>Ateles paniscus</i>	9110	8440	<i>Ateles paniscus</i> . © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/14/2020	Smith (1996)
<i>Alouatta pigra</i>	7600	5700	-	Kelaita et al. (2011)
<i>Alouatta palliata</i>	5911.5	4622,5	Média entre os valores dos dois estudos.	Glander (2006); Kelaita et al. (2011)

<i>Alouatta caraya</i>	6420	4330	-	Rumiz (1990)
<i>Alouatta seniculus</i>	5600	4000	-	Van Belle; Bicca-Marques (2015)
<i>Saimiri sciureus</i>	740	635	-	Boinski et al. (2002)
<i>Saimiri oerstedii</i>	750	600	-	Boinski et al. (2002)
<i>Saimiri boliviensis</i>	992	751	-	Boinski et al. (2002)
<i>Cebus apella</i>	3887,5	3087,5	Média entre os valores das duas referências.	Edwards et al. (2017); Mittermeier; Rylands & Wilson (2013)
<i>Cebus capucinus</i>	3500	2250	-	Mittermeier; Rylands & Wilson (2013)
<i>Cebus albifrons</i>	2403	2228	-	Defler; Hernández-Camacho (2002)
<i>Aotus vociferans</i>	708	698	-	Fernandez-Duque (2013)
<i>Aotus lemurinus</i>	789.5	764	-	Obaldia et al. (2011)
<i>Aotus griseimembra</i>	1009	923	-	Dixon (1983)
<i>Aotus trivirgatus</i>	1006	866	Média dos valores apresentados no estudo.	Fernandez-Duque (2007)
<i>Aotus nancymae</i>	853.7	878.5	Média dos valores apresentados no estudo.	Fernandez-Duque (2007)
<i>Aotus azarae</i>	1254	1246	-	Fernandez-Duque (2007)

REFERÊNCIAS

ABBOTT, D. H. Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. **American Journal of Primatology**, v. 6, n. 3, p. 169–186, 1984.

ALTMANN, J.; WARNEKE, M.; RAMER, J. Twinning among *Callimico goeldii*. **International Journal of Primatology**, v. 9, n. 2, p. 165–168, 1988.

ARAÚJO, A.; ARRUDA, M. F.; ALENCAR, A. I.; et al. Body weight of wild and captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). **International Journal of Primatology**, v. 21, n. 2, p. 317–324, 2000.

BAKER, A. J.; WOODS, F. Reproduction of the emperor tamarin (*Saguinus imperator*) in captivity, with comparisons to cotton-top and golden lion tamarins. **American Journal of Primatology**, v. 26, n. 1, p. 1–10, 1992.

BARNES, H. A. Reintroduction of a neonatal Woolly monkey *Lagothrix lagotricha* at Monkey World - Ape Rescue Centre, UK, following separation from mother by dominant male at birth. **International Zoo Yearbook**, v. 46, n. 1, p. 175–180, 2012.

BARNETT, A. A. *Cacajao melanocephalus*. **Mammalian Species**, v. 776, p. 1–6, 2005.

BARRETT, J.; ABBOTT, D. H.; GEORGE, L. M. Sensory cues and the suppression of reproduction in subordinate female marmoset monkeys, *Callithrix jacchus*. **Journal of**

Reproduction and Fertility, v. 97, n. 1, p. 301–310, 1993.

VAN BELLE, S.; BICCA-MARQUES, J. Insights into Reproductive Strategies and Sexual Selection in Howler Monkeys. **Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation**. p.1–440, 2015.

VAN BELLE, S.; ESTRADA, A. Demographic Features of *Alouatta pigra* Populations in Extensive and Fragmented Forests. **New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates**, p. 121–142, 2006.

VAN BELLE, S.; ESTRADA, A. Group size and composition influence male and female reproductive success in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). **American Journal of Primatology**, v. 70, n. 6, p. 613–619, 2008.

BELLE, S. VAN; ESTRADA, A.; ZIEGLER, T. E.; STRIER, K. B. Sexual Behavior across Ovarian Cycles in Wild Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*): Male Mate Guarding and Female Mate Choice. **American Journal of Primatology**, v. 164, n. November 2008, p. 153–164, 2009.

BICCA-MARQUES, J. C.; CALEGARO-MARQUES, C. Reprodução de *Alouatta caraya* Humboldt, 1812 (Primates, Cebidae). *A Primatologia no Brasil* 51-66, 1993.

BICCA-MARQUES, J. C. et al. Medidas morfométricas de *Saguinus imperator imperator* e *Saguinus fuscicollis weddelli* (Callitrichidae, Primates) em ambiente natural. p. 257-267, 1997. In: Sousa, M.B.C. & Menezes, A.A.L. (Eds.). *A Primatologia no Brasil* vol. 6. 292p.

BICCA-MARQUES, J. C.; GARBER, P. A.; AZEVEDO-LOPES, M. A. O. Evidence of three resident adult male group members in a species of monogamous primate, the red titi monkey (*Callicebus cupreus*). **Mammalia**, v. 66, n. 1, p. 138–142, 2002.

DI BITETTI, M. S.; JANSON, C. H. Reproductive socioecology of tufted capuchins (*Cebus apella nigratus*) in Northeastern Argentina. **International Journal of Primatology**, v. 22, n. 2, p. 127–142, 2001.

BOINSKI, S. Mating patterns in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) - Implications for seasonal sexual dimorphism. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 21, n. 1, p. 13–21, 1987.

BOINSKI, S.; SUGHRUE, K.; SELVAGGI, L.; et al. AN EXPANDED TEST OF THE ECOLOGICAL MODEL OF PRIMATE SOCIAL EVOLUTION: COMPETITIVE REGIMES AND FEMALE BONDING IN THREE SPECIES OF SQUIRREL MONKEYS (*SAIMIRI OERSTEDII* , *S . BOLIVIENSIS* , AND *S . SCIUREUS*) by Introduction The importance of sexual selection. **Behaviour**, v. 139, p. 227–261, 2002.

BONNEY, R. C.; DIXSON, A. F.; FLEMING, D. Cyclic changes in the circulating and urinary levels of ovarian steroids in the adult female owl monkey (*Aotus trivirgatus*). **Journal of reproduction and fertility**, v. 56, n. 1, p. 271–280, 1979.

BOWLER, M.; ANDERSON, M.; MONTES, D.; PÉREZ, P.; MAYOR, P. Refining reproductive parameters for modelling sustainability and extinction in hunted primate populations in the

Amazon. **PLoS ONE**, v. 9, n. 4, 2014.

BOWLER, M.; BODMER, R. Social behavior in fission-fusion groups of red Uakari monkeys (Cacajao calvus ucayalii). **American Journal of Primatology**, v. 71, n. 12, p. 976–987, 2009.

BOWLER, M.; KNOGGE, C.; HEYMANN, E. W.; ZINNER, D. Multilevel Societies in New World Primates? Flexibility May Characterize the Organization of Peruvian Red Uakaris (Cacajao calvus ucayalii). **International Journal of Primatology**, v. 33, n. 5, p. 1110–1124, 2012.

BRITO, D.; GRELE, C. E. V.; BOUBLI, J. P. Is the Atlantic Forest protected area network efficient in maintaining viable populations of Brachyteles hypoxanthus? **Biodiversity and Conservation**, v. 17, n. 13, p. 3255–3268, 2008.

BUCHANAN-SMITH, H. Polyspecific association of Two Tamarins Species, Saguinus labiatus and Saguinus fuscicollis, in Bolivia. **American Journal of Primatology**, v. 22, p. 205–214, 1990.

CAMPBELL, C. J.; SHIDELER, S. E.; TODD, H. E.; LASLEY, B. L. Fecal analysis of ovarian cycles in female black-handed spider monkeys (Ateles geoffroyi). **American Journal of Primatology**, v. 54, n. 2, p. 79–89, 2001.

CANT, J. G. H. REPRODUCTIVE STRATEGIES OF SPIDER MONKEYS (ATELES-GEOFFROYI). In **AMERICAN JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY** (Vol. 48, No. 3, pp. 384-384). DIV JOHN WILEY & SONS INC, 605 THIRD AVE, NEW YORK, NY 10158-0012: WILEY-LISS, 1978.

CARLSON, A. A.; ZIEGLER, T. E.; SNOWDON, C. T. Ovarian function of pygmy marmoset daughters (Cebuella pygmaea) in intact and motherless families. **American Journal of Primatology**, v. 43, n. 4, p. 347–355, 1997.

CARNEGIE, S. D.; FEDIGAN, L. M.; ZIEGLER, T. E. Post-conceptive Mating in White-Faced Capuchins, Cebus capucinus: Hormonal and Sociosexual Patterns of Cycling, Noncycling, and Pregnant Females. **New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates**, p. 387–409, 2006.

CAROSI, M.; HEISTERMANN, M.; VISALBERGHI, E. Display of proceptive behaviors in relation to urinary and fecal progesterone levels over the ovarian cycle in female tufted capuchin monkeys. **Hormones and Behavior**, v. 36, n. 3, p. 252–265, 1999.

CAROSI, M.; LINN, G. S.; VISALBERGHI, E. The Sexual Behavior and Breeding System of Tufted Capuchin Monkeys (Cebus apella). **Advances in the Study of Behavior**, v. 35, n. 05, p. 105–149, 2005.

CARVALHO, C. T.; CARVALHO, C. F. A organização social dos saúís-pretos, na reserva em Teodoro Sampaio, São Paulo (Primates Callithricidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 6, n. 4, p. 707;717, 1989.

CHAOUI, N. J.; HASLER-GALLUSSER, S. Incomplete sexual suppression in Leontopithecus

chrysomelas: A behavioural and Hormonal Study in a Semi-Natural Environment. **Folia Primatologica**1, v. 70, p. 47–54, 1999.

CHAPMAN, C. A.; CHAPMAN, L. J. Reproductive biology of captive and free-ranging spider monkeys. **Zoo Biology**, v. 9, n. 1, p. 1–9, 1990.

CHASE, J. E.; COOPER, R. W. Saguinus nigricollis - Physical Growth and Dental Eruption in a Small Population of Captive-born Individuals. **American Journal of Physical Anthropology**, 1969.

COATES, A.; POOLE, T. B. The behavior of the callitrichid monkey, Saguinus labiatus labiatus, in the laboratory. **International Journal of Primatology**, v. 4, n. 4, p. 339–371, 1983.

COE, C. L.; ROSENBLUM, L. A. Annual Reproductive Strategy of the Squirrel Monkey (Saimiri sciureus). **Folia Primatologica**, v. 29, p. 19–42, 1978.

CROCKETT, C. M.; SEKULIC, R. Gestation length red howler monkeys. **American Journal of Primatology**, v. 3, n. 1–4, p. 291–294, 1982.

DECANINI, D. P. **Socialidade em Sagüis do Cerrado (Callithrix penicillata): Estratégias Comportamentais nas Relações Intra e Intergrupo** Universidade de Brasília, 2006. Universidade de Brasília.

DEFLER, T. R.; HERNÁNDEZ-CAMACHO, J. I. The true identity and characteristics of Simia albifrons Humboldt, 1812: Description of neotype. **Neotropical Primates**, v. 10, n. 2, p. 49–112, 2002. Disponível em: <<https://library.conservation.org/PublishedDocuments/2009/NP10.2.pdf>>. .

DIAMOND, E. J.; AKSEL, S.; HAZELTON, J. M.; JENNINGS, R. A.; ABEE, C. R. Seasonal changes of serum concentrations of estradiol and progesterone in Bolivian squirrel monkeys (Saimiri sciureus). **American Journal of Primatology**, v. 6, n. 2, p. 103–113, 1984.

DIETZ, J. M.; BAKER, A. J.; MIGLIORETTI, D. Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (Leontopithecus rosalia). **American Journal of Primatology**, v. 34, n. 2, p. 115–132, 1994.

DIXSON, A. F. The Owl Monkey (Aotus trivirgatus). In: Hearn J.P. (eds) **Reproduction in New World Primates**. Springer, Dordrecht, 1983.

EDWARDS, W.; LONSDORF, E. V.; PONTZER, H. Total energy expenditure in captive capuchins (Sapajus apella). **American Journal of Primatology**, v. 79, n. 5, p. 1–6, 2017.

EGLER, S. G. Feeding Ecology of Saguinus bicolor (Callitrichidae: Primates) in a Relict Forest in Manaus, Brazilian Amazonia. **Folia Primatologica**, v. 59, p. 61–76, 1992.

EISENBERG, J. F. Reproduction in Two Species of Spider Monkeys, Ateles fuscips and Ateles geoffroyi. **Journal of Mammology**, v. 54, n. 4, p. 955–957, 1973.

EISENBERG, J. F. Communication mechanisms and social integration in the black spider monkey, *Ateles fusciceps robustus*, and related species. **Smithsonian Contributions to Zoology**, , n. 213, p. 1–108, 1976.

EPPLE, G.; KATZ, Y. Social influences on estrogen excretion and ovarian cyclicity in saddle back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). **American Journal of Primatology**, v. 6, n. 3, p. 215–227, 1984.

FEDIGAN, L. M.; ROSE, L. M.; AVILA, R. M. See how they grow: tracking capuchin monkey (*Cebus capucinus*) populations in a regenerating Costa Rican dry forest. **Adaptive radiations of neotropical primates**, 289–307, 1996.

FERNANDEZ-DUQUE, E. Social Monogamy in the Only Nocturnal Anthropoid. **Primates in perspective**, , n. January 2007, p. 139–185, 2007.

FERNANDEZ-DUQUE, E.; BURKE, K.; SCHOENROCK, K.; WOLOVICH, C. K.; VALEGGIA, C. R. Hormonal monitoring of reproductive status in monogamous wild female owl monkeys (*Aotus azarai*) of the Argentinean Chaco. **Folia Primatologica**, v. 82, n. 3, p. 143–153, 2011.
FERNANDEZ-DUQUE, E.; HUCK, M.; VAN BELLE, S.; DI FIORE, A. The evolution of pair-living, sexual monogamy, and cooperative infant care: Insights from research on wild owl monkeys, titis, sakis, and tamarins. **American Journal of Physical Anthropology**, , n. August 2019, p. 1–56, 2020.

FERRARI, S. F. Coopery Titi Monkey. *Plecturocebus cupreus*. **Handbook of the mammals of the world** – vol. 3, Primates, 2013.

FERRARI, S. F. Red-bellied Titi Monkey. *Plecturocebus moloch*. **Handbook of the mammals of the world** – vol. 3, Primates, 2013.

FERRARI, S. F. et al. Family Pitheciidae (titis, sakis, and uacaris). **Handbook of the mammals of the world** – vol. 3, Primates, 2013.

DI FIORE, A.; FLEISCHER, R. C. Social behavior, reproductive strategies, and population genetic structure of *Lagothrix poeppigii*. **International Journal of Primatology**, v. 26, n. 5, p. 1137–1173, 2005.

FOX, JAMES G. Laboratory animal medicine. Elsevier, 2015.

FRAGASZY, D. M.; ADAMS-CURTIS, L. E. Growth and reproduction in captive tufted capuchins (*Cebus apella*). **American Journal of Primatology**, v. 44, n. 3, p. 197–203, 1998.

FRENCH, J. A.; BALES, K. L.; BAKER, A. J.; DIETZ, J. M. Endocrine Monitoring of Wild Dominant and Subordinate Female *Leontopithecus rosalia*. **International Journal of Primatology**, v. 24, n. 6, p. 1281–1300, 2003.

FRENCH, J. A.; BREWER, K. J.; SCHAFFNER, C. M.; et al. Urinary steroid and gonadotropin excretion across the reproductive cycle in female Wied's black tufted-ear marmosets

(*Callithrix kuhli*). **American Journal of Primatology**, v. 40, n. 3, p. 231–245, 1996.

FRENCH, J. A.; STRIBLEY, J. A. Patterns of urinary oestrogen excretion in female golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **Journal of Reproduction and Fertility**, v. 75, n. 2, p. 537–546, 1985.

FRENCH, J. A.; DEVLEESCHOUWER, K.; BALES, K.; HEISTERMANN, M. Biologia Reprodutiva do Mico-leão. In: KLEIMAN, D. G.; RYLANDS, Antony B. **Micos leões: biologia e conservação**. Smithsonian Institution, 2008.

GARBER, P. A.; ÓN, F. E.; MOYA, L.; PRUETZ, J. D. Demographic and reproductive patterns in moustached tamarin monkeys (*Saguinus mystax*): Implications for reconstructing platyrrhine mating systems. **American Journal of Primatology**, v. 29, n. 4, p. 235–254, 1993.

GARBER, P. A.; TEAFORD, M. F. Body weights in mixed species troops of *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis nigrifrons* in Amazonian Peru. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 71, n. 3, p. 331–336, 1986.

GENOUD, M.; MARTIN, R. D.; GLASER, D. Rate of metabolism in the smallest simian primate, the pygmy marmoset (*Cebuella pygmaea*). **American Journal of Primatology**, v. 41, n. 3, p. 229–245, 1997.

GLANDER, K. E. Reproduction and Population Growth in Free-Ranging Mantled Howling Monkeys. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 53, p. 25–36, 1980.

GLANDER, K. E. Average Body Weight for Mantled Howling Monkeys (*Alouatta palliata*): An Assessment of Average Values and Variability. **New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates**, p. 247–263, 2006.

GOLDIZEN, A. W. Social relationships in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, p. 79–89, 1989.

GOLDIZEN, A. W. A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. **International Journal of Primatology**, v. 11, n. 1, p. 63–83, 1990.

GONÇALVES, Evonnildo C. et al. Effects of habitat fragmentation on the genetic variability of silvery marmosets, *Mico argentatus*. In: **Primates in Fragments**. Springer, Boston, MA, 2003.

GORDO, M. (2012). Ecologia e conservação do sauí-de-coleira, *Saguinus bicolor* (Primates; Callitrichidae).

GOSS, C. M.; POPEJOY, L. T.; FUSILER, J. L.; SMITH, T. M. **Observations on the relationship between embryological development, time of conception, and gestation**. In *The squirrel monkey* (pp. 171–191). Academic Press New York, 1968.

HARDIE, S. M. Do Subordinate Female *Callimico* Disperse from Their Social Groups? **Folia Primatologica**, v. 64, n. 4, p. 192–195, 1995.

HARLOW, C. R.; GEMS, S.; HODGES, J. K.; HEARN, J. P. The relationship between plasma progesterone and the timing of ovulation and early embryonic development in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). **J. Zool.**, v. 201, p. 273–282, 1983.

HARVEY, P. H.; CLUTTON-BROCK, T. H. Life History Variation in Primates. **Evolution**, v. 39, n. 3, p. 559–581, 1985.

HAYES, K. C.; FAY, G.; ROACH, A.; STARE, F. J. Breeding New World Monkeys in a Laboratory Environment. **Breeding Primates**, p. 122–129, 1972.

HEISTERMANN, M.; HODGES, J. K. Endocrine monitoring of the ovarian cycle and pregnancy in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) by measurement of steroid conjugates in urine. **American Journal of Primatology**, v. 35, n. 2, p. 117–127, 1995.

HEISTERMANN, M.; PRÖVE, E.; WOLTERS, H. J.; MIKA, G. Urinary oestrogen and progesterone excretion before and during pregnancy in a pied bare-face tamarin (*Saguinus bicolor bicolor*). **Journal of reproduction and fertility**, v. 80, n. 2, p. 635–640, 1987.

HENRIQUE FREITAS BURITY, C.; PISSINATTI, A.; MORAES DE SOUZA, A. Morphometry and allometry of outer body in three species of the genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates). **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 9, n. 2, p. 177–184, 2007.

HENRY, M. L. D.; HANKERSON, S. J.; SIANI, J. M.; FRENCH, J. A.; DIETZ, J. M. High rates of pregnancy loss by subordinates leads to high reproductive skew in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **Hormones and Behavior**, v. 63, n. 5, p. 675–683, 2013. Elsevier Inc. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.yhbeh.2013.02.009>>. .

HERNÁNDEZ-LÓPEZ, L.; MAYAGOITIA, L.; ESQUIVELLACROIX, C.; ROJAS-MAYA, S.; MONDRAGÓN-CEBALLOS, R. The menstrual cycle of the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). **American Journal of Primatology**, v. 44, n. 3, p. 183–195, 1998.

HERRERA, E. R. T.; KNOGGE, C.; HEYMANN, E. W. Infanticide in a group of wild saddle-back tamarins, *Saguinus fuscicollis*. **American Journal of Primatology**, v. 50, n. 2, p. 153–157, 2000.

HOAGE, R. J. Social and physical maturation in captive lion tamarins, *Leontopithecus rosalia rosalia* (Primates:Callitrichidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, , n. 354, p. 1–56, 1982.

HODGES, J. K.; GULICK, B. A.; CZEKALA, N. M.; LASLEY, B. L. Comparison of urinary oestrogen excretion in South American primates. **Journal of Reproduction and Fertility**, v. 61, n. 1, p. 83–90, 1981.

JANSON, C.; BALDOVINO, M. C.; BITETTI, M. DI. The Group Life Cycle and Demography of Brown Capuchin Monkeys (*Cebus [apella] nigratus*) in Iguazú National Park, Argentina. **Long-Term Field Studies of Primates**. p.1–460, 2013.

JANTSCHKE, B.; WELKER, C.; KLAIBER-SCHUH, A. Notes on breeding of the Titi monkey *Callicebus cupreus*. **Folia Primatologica**, v. 65, n. 4, p. 210–213, 1995.

JONES, C. B. Reproductive Patterns in Mantled Howler Monkeys: Estrus, Mate Choice and Copulation. **Primates**, v. 26, n. April, p. 130–142, 1985.

JURKE, M. H.; PRYCE, C. R.; DOBELI, M.; MARTIN, R. D. Non-Invasive Detection and Monitoring of Pregnancy and the Postpartum Period in Goeldi ' s Monkey (*Callimico goeldii*) Using Pregnanediol-3alpha-Glucuronide. **American Journal of Primatology**, v. 34, p. 319–331, 1994.

KELAITA, M.; DIAS, P. A. D.; AGUILAR-CUCURACHI, M. D. S.; CANALES-ESPINOSA, D.; CORTÉS-ORTIZ, L. Impact of intrasexual selection on sexual dimorphism and testes size in the Mexican howler monkeys *Alouatta palliata* and *A. pigra*. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 146, n. 2, p. 179–187, 2011.

KEUROGHLIAN, A. **Observations on the behavioral ecology of the black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*) at Caetetus Reserve, São Paulo, Brazil** (Doctoral dissertation, West Virginia University), 1990.

KINZEY, W. G.; BECKER, M. Activity pattern of the masked titi monkey, *Callicebus personatus*. **Primates**, v. 24, n. 3, p. 337–343, 1983.

KLEIMAN, D. G. A peak in sexual activity during mid-pregnancy in the golden lion tamarin, *Leontopithecus rosalia* (Primates: Callitrichidae). **Journal of Mammalogy**, p. 657–660, 1977.

KLEIMAN, D. G. The Behavior and Conservation of the Golden Lion Tamarin, *Leontopithecus r. rosalia*. **1o Congresso Brasileiro de Primatologia**, p. 35–53, 1983.

KONIG, A.; SIESS, M.; ROTHE, H.; DARMS, K. Analysis of pairing-parturition- and interbirth-intervals in a colony of Common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Z. Säugetierkunde**, v. 55, p. 308–314, 1990.

KOWALEWSKI, M. M.; GARBER, P. A. Mating Promiscuity and Reproductive Tactics in Female Black and Gold Howler Monkeys (*Alouatta caraya*) Inhabiting an Island on the Parana River , Argentina. **American Journal of Primatology**, v. 742, p. 734–748, 2010.

KUEDERLING, I.; EVANS, C. S.; ABBOTT, D. H.; PRYCE, C. R.; EPPLE, G. Differential Excretion of Urinary Oestrogen by Breeding Females and Daughters in the Red-Bellied Tamarin (*Saguinus labiatus*). **Folia Primatologica**1, v. 64, p. 140–145, 1995.

KUEDERLING, I.; HEISTERMANN, M. Ultrasonographic and hormonal monitoring of pregnancy in the saddle back tamarin, *Saguinus fuscicollis*. **Journal of Medical Primatology**, v. 26, n. 6, p. 299–306, 1997.

KUGELMEIER, T.; DEL RIO DO VALLE, R.; DE BARROS VAZ GUIMARÃES, M. A.; et al. Tracking the Ovarian Cycle in Black-and-Gold Howlers (*Alouatta caraya*) by Measuring Fecal Steroids

and Observing Vaginal Bleeding. **International Journal of Primatology**, v. 32, n. 3, p. 605–615, 2011.

KUHAR, C. W.; BETTINGER, T. L.; SIRONEN, A. L.; SHAW, J. H.; LASLEY, B. L. Factors affecting reproduction in zoo-housed geoffroy's tamarins (*Saguinus geoffroyi*). **Zoo Biology**, v. 22, n. 6, p. 545–559, 2003.

LEIGHTY, K. A.; BYRNE, G.; FRAGASZY, D. M.; et al. Twinning in tufted capuchins (*Cebus apella*): Rate, survivorship, and weight gain. **Folia Primatologica**, v. 75, n. 1, p. 14–18, 2004.

LEMOS DE SÁ, R. M.; GLANDER, K. E. Capture techniques and morphometrics for the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*, E. Geoffroy 1806). **American Journal of Primatology**, 29(2), 145–153. doi:10.1002/ajp.1350290206, 1993.

LÖTTKER, P.; HUCK, M.; HEYMANN, E. W. Demographic parameters and events in wild moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology**, v. 64, n. 4, p. 425–449, 2004.

LÖTTKER, Petra et al. Endocrine correlates of reproductive status in breeding and nonbreeding wild female moustached tamarins. **International Journal of Primatology**, v. 25, n. 4, p. 919–937, 2004.

LUNN, S. F. Body weight changes throughout pregnancy in the Common Marmoset *Callithrix jacchus*. **Folia Primatologica**, v. 41, p. 204–217, 1983.

MARSH, L. K.; FERRARI, S. F. White-faced saki, *Pithecia pithecia*. Handbook of the mammals of the world – vol. 3, Primates, 1993.

MANOCHA, S. L. Physical growth and brain development of captive-bred male and female squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*. **Experientia**, v. 35, n. 1, p. 96–98, 1979.

MAYOR, P.; BOWLER, M. Low birthrates and high levels of female reproductive inactivity may characterize the reproductive biology of wild Peruvian red uakaris (*Cacajao calvus ucayalii*). **Journal of Medical Primatology**, v. 44, n. 1, p. 27–34, 2015.

MILTON, K. Estimates of reproductive parameters for free-ranging *Ateles geoffroyi*. **Primates**, v. 22, n. 4, p. 574–579, 1981.

MITTERMEIER, R. A.; RYLANDS, A. B.; WILSON, D. E. **Handbook of the mammals of the world – vol. 3, Primates**. Lynx, Barcelona, 951 p. ISBN: 978- 84-96553-89-7, 2013.

MONFORT, S. L.; BUSH, M.; WILDT, D. E. Natural and Induced Ovarian Synchrony in Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*)1. **Biology of Reproduction**, v. 55, n. 4, p. 875–882, 1996.

MOONEY, J. C.; LEE, P. C. Reproductive parameters in captive woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*). **Zoo Biology**, v. 18, n. 5, p. 421–427, 1999.

MOURA, A. C. D. A. Sibling age and intragroup aggression in captive *Saguinus midas midas*. **International Journal of Primatology**, v. 24, n. 3, p. 639–652, 2003.

MUSTOE, A. C.; JENSEN, H. A.; FRENCH, J. A. Describing Ovarian Cycles, Pregnancy Characteristics, and the Use of Contraception in Female White-Faced Marmosets, *Callithrix geoffroyi*. **American Journal of Primatology**, v. 74, n. 11, p. 1044–1053, 2012.

NISHIMURA, A. Reproductive parameters of wild female *Lagothrix lagotricha*. **International Journal of Primatology**, v. 24, n. 4, p. 707–722, 2003.

NORCONK, M. A. Long-term study of group dynamics and female reproduction in Venezuelan *Pithecia pithecia*. **International Journal of Primatology**, v. 27, n. 3, p. 653–674, 2006.

OBALDIA, N.; OTERO, W.; MARIN, C.; APARICIO, J.; CISNEROS, G. Long-term effect of a simple nest-box on the reproductive efficiency and other life traits of an *Aotus lemurinus lemurinus* monkey colony: An animal model for malaria research. **Journal of Medical Primatology**, v. 40, n. 6, p. 383–391, 2011.

OKLANDER, L. I.; KOWALEWSKI, M.; CORACH, D. Male reproductive strategies in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). **American Journal of Primatology**, v. 76, n. 1, p. 43–55, 2014.

OLIVEIRA, L. C.; NEVES, L. G.; RABOY, B. E. & DIETZ, J. M. Abundance of jackfruit (*Artocarpus heterophyllus*) affects group characteristics and use of space by golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*) in cabruca agroforest. **Environmental Management**, 48 (2): 248–262, 2011.

ORTIZ, R. E.; ORTIZ, A. C.; GAJARDO, G.; et al. Cytologic, hormonal, and ultrasonographic correlates of the menstrual cycle of the New World monkey *Cebus apella*. **American Journal of Primatology**, v. 66, n. 3, p. 233–244, 2005.

PACK, K. S.; HENRY, O.; SABATIER, D. The Insectivorous-Frugivorous Diet of the Golden-Handed Tamarin (*Saguinus midas midas*) in French Guiana. **Folia Primatologica**, 70(1), 1–7. doi:10.1159/000021668, 1999.

PERES, C. A. Diet and feeding ecology of gray woolly monkeys (*lagotrix lagotricha cana*) in Central Amazonia: Comparisons with other Atelines. **International Journal of Primatology**, v. 15, n. 3, p. 333–372, 1994.

PETTERS, V. M.; GUERRA, M. O. Reproduction and maintenance of two species of marmoset in captivity. **Revista Brasileira de Biologia**, 169–173, 1988.

PINTO, L. P.; FERRARI, S. F. *Cacajao melanocephalus*. **Handbook of the mammals of the world – vol. 3, Primates**, 1993.

POPE, T. R. Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 48, n. 4, p. 253–267, 2000.

PORTER, L. M. Social organization, reproduction and rearing strategies of *Callimico goeldii*: New clues from the wild. **Folia Primatologica**, v. 72, n. 2, p. 69–79, 2001.

PORTER, L. M.; GARBER, P. A. The Smallest Anthropoids. **The Smallest Anthropoids**, p. 87–101, 2009.

PRICE, E. C.; FEISTNER, A. T. C. Food sharing in pied bare-faced tamarins (*Saguinus bicolor bicolor*): Development and individual differences. **International Journal of Primatology**, v. 22, n. 2, p. 231–241, 2001.

PUFFER, A. M.; FITE, J. E.; FRENCH, J. A.; et al. Influence of the mother's reproductive state on the hormonal status of daughters in marmosets (*Callithrix kuhlii*). **American Journal of Primatology**, v. 64, n. 1, p. 29–37, 2004.

RECABARREN, M. P.; VERGARA, M.; MARTÍNEZ, M. C.; GORDON, K.; SERÓN-FERRÉ, M. Impact of lactation upon fertility in the New World primate capuchin monkey (*Cebus apella*). **Journal of Medical Primatology**, v. 29, n. 5, p. 350–360, 2000.

ROOSMALEN, M. G. M. VAN. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey [*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758] in Surinam. **Acta amazônica**, v. 15, n. 3/4, 1985.

ROSS, C. N.; FITE, J. E.; JENSEN, H.; FRENCH, J. A. Demographic Review of a Captive Colony of Callitrichids (*Callithrix kuhlii*). **American Journal of Primatology**, v. 69, p. 234–240, 2007.

RUMIZ, D. I. *Alouatta caraya*: Population density and demography in Northern Argentina. **American Journal of Primatology**, v. 21, n. 4, p. 279–294, 1990.

RYAN, S. J.; STARKS, P. T.; MILTON, K.; GETZ, W. M. Intersexual conflict and group size in *Alouatta palliata*: A 23-year evaluation. **International Journal of Primatology**, v. 29, n. 2, p. 405–420, 2008.

SALTZMAN, W.; SCHULTZ-DARKEN, N. J.; ABBOTT, D. H. Familial influences on ovulatory function in common marmosets (*Callithrix jacchus*). **American Journal of Primatology**, v. 41, n. 3, p. 159–177, 1997.

SANTOS, S. V. **Patologia comparada de *Brachyteles arachnoides* (E. Geoffroy, 1806) e *Brachyteles hypoxanthus* (Kuhl, 1820) (Atelidae - Primates)**, 2011. Universidade de São Paulo.

SAVAGE, A. **The reproductive biology of the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*) in Colombia**. Ph.D dissertation, University of Wisconsin. 166 p. 1990.

- SAVAGE, A.; GIRALDO, L. H.; SBLUMER, E.; et al. Field Techniques for Monitoring Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*) in Colombia. **American Journal of Primatology**, v. 31, n. 3, p. 189–196, 1993.
- SAVAGE, A.; LASLEY, B. L.; VECCHIO, A. J.; MILLER, A. E.; SHIDELER, S. E. Selected aspects of female white-faced saki (*Pithecia pithecia*) reproductive biology in captivity. **Zoo Biology**, v. 14, n. 5, p. 441–452, 1995.
- SAVAGE, A.; SHIDELER, S. E.; SOTO, L. H.; et al. Reproductive events of wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. **American Journal of Primatology**, v. 43, n. 4, p. 329–337, 1997.
- SAVAGE, A.; SOTO, L.; MEDINA, F.; EMERIS, G.; SOLTIS, J. Litter size and infant survivorship in wild groups of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. **American Journal of Primatology**, v. 71, n. 8, p. 707–711, 2009.
- SHAW, H. J.; SANDMEIER, I. G.; DOEBELI, M.; PRYCE, C. R.; JURKE, M. H. Determination of ovarian cycle in Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) via the Measurement of Steroids and Peptides in Plasma and Urine. **Journal of Reproduction and Fertility**, v. 99, p. 427–435, 1993.
- SMITH, R. J. Sexual dimorphism in *Ateles paniscus* body mass. **Journal of human evolution**, 31(1), 69–73, 1996.
- SMITH, R. J.; JUNGERS, W. L. Body mass in comparative primatology. **Journal of Human Evolution**, v. 32, n. 6, p. 523–559, 1997.
- SMITH, T. E.; FRENCH, J. A. Social and reproductive conditions modulate urinary cortisol excretion in black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhli*). **American Journal of Primatology**, v. 42, n. 4, p. 253–267, 1997.
- SNOWDON, C. T., & SOINI, P. Ecology and behavior of neotropical primates. Washington, DC: World Wildlife Fund. p. 223–298, 1988.
- SOINI, P. Sociosexual behavior of a free-ranging *Cebuella pygmaea* (*Callitrichidae*, *Platyrrhini*) troop during postpartum estrus of its reproductive female. **American Journal of Primatology**, v. 13, n. 3, p. 223–230, 1987.
- STRIER, K. B.; BOUBLI, J. P.; POSSAMAI, C. B.; MENDES, S. L. Population Demography of Northern Muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação Biológica de Caratinga/Reserva Particular do Patrimônio Natural-Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brazil. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 130, p. 227–237, 2006.
- STRIER, K. B.; LYNCH, J. W.; ZIEGLER, T. E. Hormonal Changes during the Mating and Conception Seasons of Wild Northern Muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). **American Journal of Primatology**, v. 61, n. 2, p. 85–99, 2003.
- STRIER, K. B.; MENDES, S. L. The Northern Muriqui (*Brachyteles xypoxhantus*): Lesson on

Behavioral Plasticity and Population Dynamics from a Critically Endangered Species. **Long-Term Field Studies of Primates**, 2013.

STRIER, K. B.; MENDES, S. L.; SANTOS, R. R. Timing of births in sympatric brown howler monkeys (*Alouatta fusca clamitans*) and Northern Muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). **American Journal of Primatology**, v. 55, n. 2, p. 87–100, 2001.

STRIER, K. B.; ZIEGLER, T. E. Behavioral and endocrine characteristics of the reproductive cycle in wild muriqui monkeys, *Brachyteles arachnoides*. **American Journal of Primatology**, v. 42, n. 4, p. 299–310, 1997.

SYMINGTON, M. Demography, Ranging Patterns, and Activity Budgets of Black Spider Monkeys. **Evolution and Human Behavior**, v. 67, p. 45–67, 1988.

TALEBI, M. G. Northern Muriqui. *Brachyteles xypoxanthus*. **Handbook of the mammals of the world – vol. 3, Primates**, 2013.

TARDIF, S. D. et al. Reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Comparative medicine**, 53(4), 364–368, 2003.

TERBORGH, J. Five new world primates, 1983, In: Leila Porter, Anand Dacier, Paul Garber. *Saguinus imperator*. © All the World's Primates. N Rowe, M Myers, eds. (alltheworldsprimates.org) Downloaded 5/13/2020.

TREVINO, H. S. Seasonality of Reproduction in Captive Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). **American Journal of Primatology**, v. 69, p. 1001–1012, 2007.

VALEGGIA, C. R.; MENDOZA, S. P.; FERNANDEZ-DUQUE, E.; MASON, W. A.; LASLEY, B. Reproductive biology of female titi monkeys (*Callicebus moloch*) in captivity. **American Journal of Primatology**, v. 47, n. 3, p. 183–195, 1999.

DE VLEESCHOUWER, K.; VAN ELSACKER, L.; LEUS, K. Multiple Breeding Females in Captive Groups of Golden-Headed Lion Tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*): Causes and Consequences. **Folia Primatologica**, v. 72, n. 1, p. 1–10, 2001.

DE VLEESCHOUWER, K.; LEUS, K.; VAN ELSACKER, L. Characteristics of reproductive biology and proximate factors regulating seasonal breeding in captive golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*). **American Journal of Primatology**, v. 60, n. 4, p. 123–137, 2003.

WHITE, F. Census and preliminary observations on the ecology of the black-faced black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*) in Manu National Park, Peru. **American Journal of Primatology**, v. 11, n. 2, p. 125–132, 1986.

WILEN, R.; NAFTOLIN, F. Pubertal age, weight, and weight gain in the individual female new world monkey (*Cebus albifrons*). **Primates**, v. 19, n. 4, p. 769–773, 1978.

WILLIAMS, L. Breeding Humboldt's woolly monkey (*Lagothrix lagotricha*) at Murrayton Woolly Monkey Sanctuary. , p. 86–89, 1967.

WOLF, R. C.; O'CONNOR, R. F.; ROBINSON, J. A. Cyclic Changes in Plasma Progestins and Estrogens in Squirrel Monkeys1. **Biology of Reproduction**, v. 17, n. 2, p. 228–231, 1977.

ZIEGLER, T. E.; BRIDSON, W. E.; SNOWDON, C. T.; EMAN, S. Urinary gonadotropin and estrogen excretion during the postpartum estrus, conception, and pregnancy in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). **American Journal of Primatology**, v. 12, n. 2, p. 127–140, 1987.

ZIEGLER, T. E.; SNOWDON, C. T.; BRIDSON, W. E. Reproductive performance and excretion of urinary estrogens and gonadotropins in the female pygmy marmoset (*Cebuella pygmaea*). **American Journal of Primatology**, v. 22, n. 3, p. 191–203, 1990.

ZIEGLER, T. E.; SNOWDON, C. T.; WARNEKE, M. Postpartum ovulation and conception in Goeldi's monkey, *Callimico goeldii*. **Folia Primatologica**, v. 52, n. 3–4, p. 206–210, 1989.

ZIEGLER, T. E.; WITTEWER, D. J.; SNOWDON, C. T. Circulating and excreted hormones during the ovarian cycle in the cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*. **American Journal of Primatology**, v. 31, n. 1, p. 55–65, 1993.

ZIMBLER-DELORENZO, H. S.; DOBSON, F. S. Demography of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in captive environments and its effect on population growth. **American Journal of Primatology**, v. 73, n. 10, p. 1041–1050, 2011.