

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Zoologia

Daysa Athaydes Fernandes Oliveira

**REVISÃO SISTEMÁTICA E ANÁLISE MORFOLÓGICA DE *SAGUINUS*
HOFFMANNSEGG, 1807 (PRIMATES, CALLITRICHIDAE)**

Belo Horizonte, 2021

DAYSÁ ATHAYDES FERNANDES OLIVEIRA

**REVISÃO SISTEMÁTICA E ANÁLISE MORFOLÓGICA DE *SAGUINUS*
HOFFMANNSEGG, 1807 (PRIMATES, CALLITRICHIDAE)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Zoologia.

Orientador: Renato Gregorin

Coorientador: Fernando Perini

Belo Horizonte, 2021

- 043 Oliveira, Daysa Athaydes Fernandes.
Revisão sistemática e análise morfológica de *Saguinus Hoffmannsegg*, 1807 (Primates, Callitrichidae) [manuscrito] / Daysa Athaydes Fernandes Oliveira. – 2021.
219 f. : il. ; 29,5 cm.
Orientador: Prof. Dr. Renato Gregorin. Coorientador: Prof. Dr. Fernando Perini.
Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.
1. Zoologia. 2. Morfologia animal. 3. *Saguinus*. 4. Revisão Sistemática. I. Gregorin, Renato. II. Perini, Fernando Araújo. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 591



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ATA DE DEFESA DE TESE

DAYSIA ATHAYDES FERNANDES OLIVEIRA

Ao vigésimo quinto dia do mês de novembro do ano de dois mil e vinte e um, às nove horas, realizou-se, por webconferência, a defesa de Doutorado da Pós-Graduação em Zoologia, de autoria da Doutoranda **Daysia Athaydes Fernandes Oliveira** intitulada: "Revisão sistemática e análise morfológica de *Saguinus Hoffmannsegg*, 1807 (Primates, Callitrichidae)". Abrindo a sessão, o Presidente da Comissão, Prof. Dr. Renato Gregorin, após dar a conhecer aos presentes o teor das Normas Regulamentares do Trabalho Final, passou a palavra para a candidata para apresentação de seu trabalho.

Esteve presente a Banca Examinadora composta pelos membros: Guilherme Siniciato Terra Garbino, Ligiane Martins Morás, Mario Alberto Cozzuol, Rafaela Velloso Missagia, e demais convidados.

Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa da candidata. Após a arguição, apenas os Srs. Examinadores permaneceram na sala para avaliação e deliberação acerca do resultado final, a saber: o trabalho foi APROVADO SEM ALTERAÇÕES

Belo Horizonte, 25 de novembro de 2021

Assinatura dos membros da banca examinadora



Documento assinado eletronicamente por **Rafaela Velloso Missagia, Usuário Externo**, em 30/11/2021, às 16:12, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Renato Gregorin, Usuário Externo**, em 30/11/2021, às 16:20, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Guilherme Siniciato Terra Garbino, Usuário Externo**, em 30/11/2021, às 16:38, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Ligiane Martins Moras, Usuária Externa**, em 01/12/2021, às 15:06, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Mario Alberto Cozzuol, Membro**, em 06/12/2021, às 17:29, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1117725** e o código CRC **AEA7342C**.

Agradecimentos

Agradeço ao meu filho, minha maior motivação aqui e em tudo, minha melhor obra. Agradeço ao John, quem presenciou com paciência e amor os momentos mais difíceis da elaboração desta tese e quem estará comigo em todos os próximos momentos. Agradeço à minha mãe, que infelizmente não teve tempo de ver a entrega deste trabalho, mesmo tendo contribuído enormemente para que tudo chegasse até aqui. Ao meu pai, meu maior exemplo de trabalho, esforço e dignidade, a quem eu devo tudo e a quem dedico este doutorado. À Luana, minha metade, minha melhor parte.

Agradeço ao meu orientador, Renato Gregorin, quem me presenteou com a entrada no mundo dos primatas e quem confiou em mim durante todo esse tempo, tendo a generosidade de me transmitir toda a sua experiência.

Sou eternamente grata ao Professor Fernando Perini, um dos maiores educadores da minha trajetória, com todo o significado que essa palavra pode carregar.

Agradeço ao Cayo Dias, que guiou meus passos, mesmo tendo que carregar as próprias dificuldades. O mundo e eu devemos muito a ele. Agradeço na mesma medida ao Daniel Casali e ao José Eustáquio, pela parceria, paciência e amizade.

Agradeço ao modelo educacional existente à época em que iniciei meus estudos no mestrado, quando o nosso país parecia tão promissor a quem queria estudar. Foi por isso que uma mãe solo como eu pôde se deixar sonhar com o mundo da ciência. Infelizmente, entrego essa tese em uma realidade muito menos promissora, mas mantendo a esperança de que mais pessoas como eu possam sonhar novamente.

Agradeço ao Departamento do curso de Zoologia da UFMG pelo acesso a esse mundo do conhecimento, em especial ao Coordenador Adalberto, um dos mais eficientes e justos professores com quem já tive contato. Também aos professores Almir e Mario, que sempre me atenderam com toda presteza que se pode haver. A todos os funcionários do departamento: aqueles responsáveis pela limpeza, pela manutenção, pela secretaria, todos os outros professores que participaram da minha formação e a todos os colegas que tive a oportunidade de conhecer, pelas suas contribuições à minha formação e pela amizade.

Agradeço aos funcionários de instituições onde pude coletar dados: ao Museu

Nacional do Rio de Janeiro, na pessoa do João; ao Museu de Zoologia da USP principalmente à Juliana, com sua presteza e educação. Agradeço em especial ao Cazuza, em nome do Museu Paraense Emílio Goeldi.

Agradeço a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para a minha formação e àquelas que lutam por um mundo mais justo, onde todos tenham as mesmas oportunidades. À UFMG e todas as outras universidades públicas brasileiras.

Obrigada.

“Eu sou um leão de fogo, sem ti me consumiria A mim mesmo eternamente e de nada valeria Acontecer de eu
ser gente e gente é outra alegria
Diferente das estrelas
Terra, Por mais distante o errante navegante Quem jamais te esqueceria?”

Caetano Veloso “Mesmo usados,
Moídos,
Trocados, Estamos de pé, Olha nós aí,
Meu irmão café”.

Nei Lopes

“We are going to die, and that makes us the lucky ones. Most people are never going to die because they are never going to be born. The potential people who could have been here in my place but who will in fact never see the light of day outnumber the sand grains of Arabia.

Certainly those unborn ghosts include greater poets than Keats, scientists greater than Newton. We know this because the set of possible people allowed by our DNA so massively exceeds the set of actual people. In the teeth of these stupefying odds it is you and I, in our ordinariness, that are here”. Richard Dawkins

RESUMO

A tese realiza uma análise detalhada da sistemática do gênero *Saguinus*, um grupo de primatas sul-americanos amplamente distribuídos nas florestas tropicais da Amazônia e regiões adjacentes. Combinando dados morfológicos e moleculares, o trabalho busca esclarecer questões filogenéticas, taxonômicas e biogeográficas, com foco no grupo *S. mystax*. A pesquisa explora a evolução e diversificação dessas espécies em um contexto histórico-paleogeográfico, destacando o impacto das mudanças na bacia amazônica, como o fim do sistema Pebas e a formação da rede moderna de rios. Os resultados contribuem para um maior entendimento da biodiversidade amazônica e das forças evolutivas que moldaram a distribuição dos primatas neotropicais.

Palavras -chave: *Saguinus*; biogeografia; filogenia.

ABSTRACT

The thesis provides a detailed analysis of the systematics of the genus *Saguinus*, a group of South American primates widely distributed in the tropical forests of the Amazon and surrounding regions. By combining morphological and molecular data, the study aims to clarify phylogenetic, taxonomic, and biogeographic questions, focusing on the *S. mystax* group. The research explores the evolution and diversification of these species within a historical-paleogeographic context, highlighting the impact of changes in the Amazon basin, such as the end of the Pebas system and the formation of the modern river network. The results contribute to a greater understanding of Amazonian biodiversity and the evolutionary forces that shaped the distribution of Neotropical primates.

Key Words: *Saguinus*; biogeography; phylogeny.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	10
CAPÍTULO 1	13
CAPÍTULO 2	14
Taxonomic status of <i>Saguinus imperator subgriseus</i>	15
Abstract.....	16
Introduction	17
Material and Methods.....	19
Qualitative morphological analysisPelage.....	21
Geographic distribution	24
Species concept and criteria.....	24
Results and discussion.....	25
Morphometrical analyses.....	29
Taxonomy.....	39
Acknowledgments	46
References	47
CAPÍTULO 3	56
Filogenia Morfológica de <i>Saguinus</i> Hoffmannsegg, 1807 (Primates, Callithrichidae)	57
Introdução	58
materiais e métodos.....	67
resultados.....	71
discussão	109
conclusões	114
referências	116
CAPÍTULO 4	149
Morfometria geométrica craniana de <i>Saguinus</i> Hoffmannsegg, 1807 (Primates, Callithrichidae)...	150
Introdução	151
Metodologia	152
Resultados	156
Discussão.....	160
Referências	162
Material Suplementar 1	164
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	165
BIBLIOGRAFIA.....	166
ANEXO I	168

INTRODUÇÃO GERAL

O gênero *Saguinus* Hoffmannsegg, 1807 constitui um grupo de primatas sul-americanos (clado Platyrrhini) pertencentes à família Callitrichidae Thomas, 1903. Suas espécies estão distribuídas pelas florestas tropicais do centro-sul e norte da América do Sul, do Panamá à Bolívia, incluindo a maior parte da bacia amazônica. O gênero é o mais rico dentro de Callitrichidae, abrangendo 33 táxons reconhecidos. A primeira tentativa de estabelecimento de suas relações evolutivas foi realizada por Hershkovitz (1977), com base em diferenças nos padrões de pelagem. O tratado de Hershkovitz (1977) teve grande importância para o registro de dados acerca desses táxons e praticamente definiu a sua estrutura taxonômica por décadas. As espécies foram inicialmente separadas em três grupos: os “saguins de faces-peludas”, “saguins de faces-manchadas” e os “saguins de faces-nuas”. Os primeiros abrangeriam três subgrupos: 1. o grupo *S. nigricollis* que incluiria, de acordo com Hershkovitz (1977), as espécies consideradas por ele “mais primitivas” (*S. nigricollis* e *S. fuscicollis*); 2. um segundo grupo de saguins com cobertura circumbuccal de pêlos brancos que conteria as espécies *S. mystax*, *S. labiatus* e *S. imperator*; e 3. Um terceiro grupo, contendo uma única espécie, *S. midas*, que seria outro desdobramento do estoque ancestral do grupo *S. nigricollis*. Os saguins de cara-manchada incluiriam apenas a espécie *S. inustus* e, finalmente, os saguins de cara-nua compreenderiam os grupos *S. bicolor* e *S. oedipus*. Hershkovitz (1977, 1979) reconheceu entre esses saguins, 10 espécies e 33 espécies e subespécies ao todo. A maioria desses grupos teve sua monofilia confirmada posteriormente em estudos moleculares, com exceção de *S. inustus*, que passou a ser incluído no grupo *S. mystax* (Cropp et al., 1999; Boubli et al., 2015; Buckner et al., 2015; Athaydes et al. 2021).

Depois da publicação de Hershkovitz (1977), vários estudos foram direcionados para a resolução da taxonomia de grupos específicos de espécies. O resultado incluiu o reconhecimento de algumas subespécies como espécies completas:

S. tripartitus por Thorington (1988); *S. geoffroyi* por Moore e Cheverud (1992); *S. midas* por Natori e Hanihara (1988) e Groves (2001); *S. ursulus* por Gregorin e Vivo (2013) e; *S. lagonotus*, *S. nigrifrons*, *S. weddelli* e *S. fuscicollis* por Matauschek et al. (2011). Essas mudanças taxonômicas surgiram em consonância com a adoção do Conceito de Filogenético de Espécie (Cracraft, 1983; Groves, 2001, 2012; Rylands & Mittermeier, 2014), que influenciou bastante a taxonomia de primatas do Novo Mundo. Outras mudanças incluíram: a perda da subespécie *S. fuscicollis acensis*, pela constatação de se tratar de um híbrido entre *S. f. fuscicollis* e *S. f. melanoleucus* (Peres,

Patton & da Silva, 1996); o reconhecimento da subespécie *S. labiatus rufiventer* por Groves (2001) e a descrição da subespécie *S. fuscicollis mura* (Röhe et al., 2009).

Em 1999, e com base no alto grau de divergência molecular existente entre as espécies, Cropp et al. sugeriram que *Saguinus* deveria ser dividido em dois gêneros: *Leontocebus*, agrupando as espécies de corpo pequeno (grupo *S. nigricollis*) e *Saguinus* para espécies remanescentes, arranjo formalizado posteriormente por Rylands et al. (2016). Recentemente, Garbino e Martins-Junior (2018) recusaram *Leontocebus* como um gênero distinto e optaram por dividir *Saguinus* em três grupos de espécies classificando-os no nível subgenérico com base em marcadores morfológicos e moleculares: *Saguinus*, *Leontocebus* e *Tamarin*. Para esses autores, as espécies *S. imperator*, *S. mystax* e *S. labiatus* estariam incluídas nesse último subgrupo.

Neste mesmo trabalho, Garbino e Martins-Junior (2018) destacam a falta de resolução na posição do grupo *S. midas* dentro de *Saguinus* e deve-se destacar aqui que apesar do fato de as relações filogenéticas entre *Saguinus* terem sido estudadas a partir de uma perspectiva molecular nos últimos 20 anos, além das análises morfológicas, permanecem outras questões não resolvidas relacionadas às suas relações filogenéticas. Estudos morfológicos e moleculares têm apresentado resultados apenas parcialmente congruentes, mantendo a sistemática deste grupo de primatas neotropicais ainda em intenso debate (Roosmalen e Roosmalen 2003; Rylands et al. 2016).

Esta tese, portanto, é construída no contexto dessas lacunas de conhecimento e tem como objetivo principal a obtenção de um maior esclarecimento a respeito da sistemática de *Saguinus*, considerando para isso tanto caracteres morfológicos quanto moleculares.

O primeiro capítulo desta tese é um artigo publicado na revista *American Journal of Primatology* em 2021, denominado “Evolution and biogeographic history of the *Saguinus mystax* group (Primates, Callitrichidae)”. Nesse trabalho, apresentamos filogenias morfológicas, moleculares e concatenadas de *Saguinus*, além das datas estimadas de diversificação dos clados e uma análise paleobiogeográfica focada na diversificação do grupo *S. mystax*.

O segundo capítulo traz um artigo recentemente submetido à *Revista Zoologica Scripta* e que tem como título “Taxonomic status of *Saguinus imperator subgriseus* (Lönnberg, 1940) (Cebidae, Callitrichinae)”. Esse trabalho traz uma reanálise taxonômica das subespécies de *Saguinus imperator* definidas por Hershkovitz (1977, 1979). Para isso, foram sequenciados dois genes mitocondriais da subespécie *S. i. imperator* e realizadas análises genéticas comparativas, filogenéticas, estatísticas e qualitativas dos espécimes.

Durante a realização do trabalho apresentado no primeiro capítulo desta tese, foram levantados apenas caracteres morfológicos das espécies pertencentes ao grupo

S. mystax. Por isso, como forma de continuar investigando as relações entre os *Saguinus*, decidimos ampliar a análise morfológica para todo o gênero. A análise se baseou na literatura e nos espécimes analisados nas coleções visitadas. Com isso, foram descritos caracteres morfológicos de crânio e pelagem que serviram de base para a elaboração de um novo trabalho filogenético, que é apresentado aqui no Capítulo 3. Para aprofundar a investigação, realizamos também a otimização de cada caráter morfológico obtido, tendo como base a filogenia molecular do Capítulo

1. Na introdução do terceiro capítulo também fornecemos uma descrição mais detalhada sobre histórico dos resultados filogenéticos já obtidos para o gênero *Saguinus* até o momento.

Ainda curiosos sobre as divergências morfológicas cranianas dentro do gênero, realizamos um trabalho de morfometria geométrica utilizando como material os espécimes analisados nas instituições visitadas durante a realização do trabalho. Esse estudo segue como quarto capítulo desta tese.

CAPÍTULO 1

Evolution and biogeographic history of the *Saguinus mystax* group (Primates, Callithrichidae)

Daysa Athaydes
Cayo Dias
Renato Gregorin
Fernando Perini

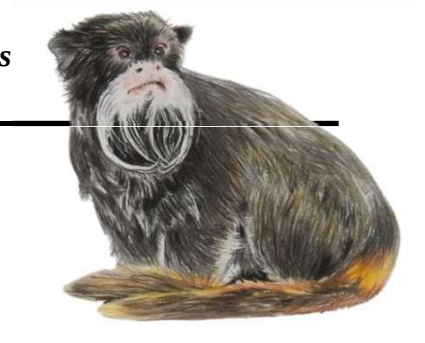


Artigo publicado na revista American Journal of Primatology, disponível ao final dessa tese. <https://doi.org/10.1002/ajp.23226>

CAPÍTULO 2

Taxonomic status of *Saguinus imperator subgriseus* (Lönnerberg, 1940) (Primates, Callitrichidae)

Renato Gregorin
Daysa Athaydes
José Eustáquio dos Santos
Tárik BetAyoub
José Luiz da Silva Junior



**Taxonomic status of *Saguinus imperator subgriseus*
(Lönnberg, 1940) (Primates, Callitrichidae)**

Renato Gregorin^{1,4}, Daysa Athaydes², José Eustáquio dos Santos Júnior³, Tárík BetAyoub, José Luiz da Silva Junior⁵

¹ Setor de Zoologia Comparada, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil

² Laboratório de Evolução de Mamíferos, Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil

³ Amplo Engenharia e Gestão de Projetos, Belo Horizonte, Brazil.

⁴ Centro de Biodiversidade e Recursos Genéticos, Instituto de Ciências Naturais, UFLA, Lavras, Brazil.

⁵ Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brazil.

Short title: Taxonomy of *Saguinus imperator*

Key words: Emperor tamarin, morphology, Cytochrome-*b*, systematics, species delimitation, zoogeography

Abstract

Saguinus imperator is one of seven polytypic species of *Saguinus*. The subspecies *Saguinus i. imperator* occurs between the right bank of Purus River and the left bank of Acre River, while *Saguinus i. subgrisescens* occurs from the right bank of upper Juruá River, in Brazil, to upper Ucayali basin, Peru and Bolivia. The subspecies were recognized by Hershkovitz (1977, 1979) through morphological and geographic characters. Here, we used a comparative analysis throughout pelage, skull, morphometrics, and mitochondrial DNA data, to obtain some clarification regarding the delimitation of these two subspecies. Four novel coat differences between the two subspecies and three related to cranial morphology were described. We performed a PCA and a MANOVA with 13 craniodental measurements from 35 adult specimens. The multivariate tests indicated a size variation between the samples of *S. i. subgrisescens* from Peru and the Brazilian Amazon. Two mitochondrial markers, Cytochrome-b and 16S, were sequenced for two specimens of *S. imperator*. In the molecular phylogeny obtained by Bayesian Inference (BI) traditional groups of *Saguinus* were recovered with high support. The results from the two genes showed a small genetic distance between the two subspecies, but for Cytochrome-b the distance found was greater than the distance between the species *S. mystax* and *S. labiatus*. Our taxonomic decision was to consider the studied taxa as separate species based on congruence of several traits with divergence level compatible with the recent recognition of callitrichine species.

Introduction

Marmoset's treatise of Hershkovitz (1977) defined the taxonomic structure of the subfamily Callitrichinae for decades. Nevertheless, systematics of this small-bodied Neotropical primate group still find in intense debate (*e. g.* Roosmalen and Roosmalen 2003; Rylands et al. 2016). Regards *Saguinus (lato sensu)*, Hershkovitz (1977) recognized 10 species clustering them into three species-groups based on the facial morphology (haired, mottled, and bare-faced tamarins). Based on the high level of molecular divergence Cropp et al. (1999) suggested that *Saguinus* should be broken in two genera, *Leontocebus* grouping the small-bodied species (= *S. fuscicollis* group) and *Saguinus* for remaining species, arrangement formalized later by Rylands et al. (2016). Recently, Garbino and Martins-Junior (2017) divided *Saguinus (lato sensu)* into three species-groups ranked them at the subgeneric level based on morphological and molecular markers: *Saguinus*, *Leontocebus*, and *Tamarin*. Authors refused *Leontocebus* as a distinct genus and the subgenus *Tamarin* included *S. imperator*, *S. labiatus*, and *S. mystax*.

Currently, the genus *Saguinus* comprises 22 species and 20 subspecies (Rylands et al. 2016). After Hershkovitz (1977) several studies were addressed to solve the taxonomy of specific species groups. The result was the recognition of some subspecies as full species, such as *S. tripartitus* by Thorington (1988), *S. geoffroyi* by Moore and Cheverud (1992), *S. midas* by Natori and Hanihara (1988) and Groves (2001), *S. ursulus* by Gregorin and Vivo (2013), and *S. lagonotus*, *S. nigrifrons*, *S. weddelli*, and *S. fuscicollis* by Matauschek et al. (2011). Most of those modifications were based on the implied concept of species as distinct evolving metapopulation lineages (de Queiroz 2007), and the species were delimited by several criteria (observed patterns - *e.g.* Groves 2012; Rylands et al. 2016; Gregorin and Vivo 2013; Zachos 2016, 2018), including diagnosability, monophyly, and molecular divergences.

Saguinus imperator is one of seven presently polytypic species for the genus (Rylands et al. 2016). Its distribution range from southeastern Peru and northwestern Bolivia to western Brazil, in the states of Amazonas and Acre (Hershkovitz 1979). *Saguinus imperator* is defined by a conspicuous white and long mustache, and has two subspecies: *Saguinus i. imperator* (Goeldi, 1907) – occurs between the right bank of Purus River and the left bank of Acre

River. This subspecies is represented by scarce records and therefore based on a little number of vouchers and field observations; *Saguinus i. subgriseus* (Lönnberg, 1940) – occurs from the right bank of upper Juruá River, in the Brazilian states of Amazonas and Acre, to upper Ucayali basin, Peru (Herskovitz 1979), and Pando, Bolivia (Buchanan-Smith et al. 2000), and it is better represented by vouchers in collections.

The subspecies, *S. i. imperator* and *S. i. subgriseus*, were recognized by Herskovitz (1977, 1979) using discrete pelage traits and the parapatric-allopatric distribution (Herskovitz 1979). However, no clear barrier is observed separating both taxa in part of the distribution, and the limit of these subspecies along the upper Acre, Purus, and Iaco rivers, in Acre, is undefined. Here, we used a comparative analysis, pelage, skull, morphometrics, and mitochondrial DNA, to obtain some clarification regarding the delimitation of these two subspecies and their taxonomic status.

Material and Methods

5

Material examined

Material includes skin (denoted by sn) and skulls (denoted by sl) of 66 specimens housed in the following institutions: American Museum of Natural History, New York (AMNH), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (MZUSP); Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (MN), Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (MPEG), Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), Berkeley, The Field Museum, Chicago (FMNH), Instituto Nacional da Amazônia, Manaus (INPA), and Swedish Museum of Natural History, Stockholm (NRM). We directly analyzed 60 specimens, including all types of *S. i. imperator* housed in MPEG, and five topotypes of *S. i. subgriseus* housed in MZUSP and MNRJ. Six specimens, including all type-series of *S. i. subgriseus*, were studied using photographs sent by researchers and curators.

Morphometrical characters

We took measurements of 13 cranio-dentary variables from 35 adult specimens only for descriptive statistics. We considered adult specimens when all permanent teeth erupted and the basisphenoid-basioccipital suture fused following Gregorin and Vivo (2013). Only three skulls of *S. i. imperator* were available for study and 32 of *S. i. subgriseus*. The morphometrical variables, their acronyms, and definitions followed Gregorin and Vivo (2013): 1) greatest length of the skull (GLS), 2) breadth of the braincase (BRB), 3) condyle- basal length (CBL), 4) Palatal length (PAL), 5) post-orbital constriction (POC), 6) breadth between outer orbital limits (ORB), 7) total length from upper canine to last upper molar (C- M), 8) palatal breadth (PAB), 9) upper canine breadth (C-C), 10) upper molar breadth (M-M), 11) mandible height (MAH), 12) greatest length of the mandible (MAL), and 13) total length from lower canine (anterior face) to the last molar (posterior face) (c-m) (Fig. 1).

In the prior multivariate analysis, we check the sexual differences of each variable firstly applying the Shapiro-Wilk test to check the normality of each variable, and then we performed a *t*-test (parametric) or a Mann-Whitney U (non-parametric) according to the distribution of the variables. We consider 5% ($p \leq 0.05$) as significant for all statistical tests.

Because the three specimens of *S. i. imperator* are male, statistical tests verifying sexual differences were applied only in *S. i. subgriseus*.

Among the three skulls of *S. i. imperator*, one was partially damaged, thus for multivariate analyses, we worked with a reduced dataset composed of nine measurements (variables 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, and 13) including all three skulls of *S. i. imperator* for the multivariate analyses.

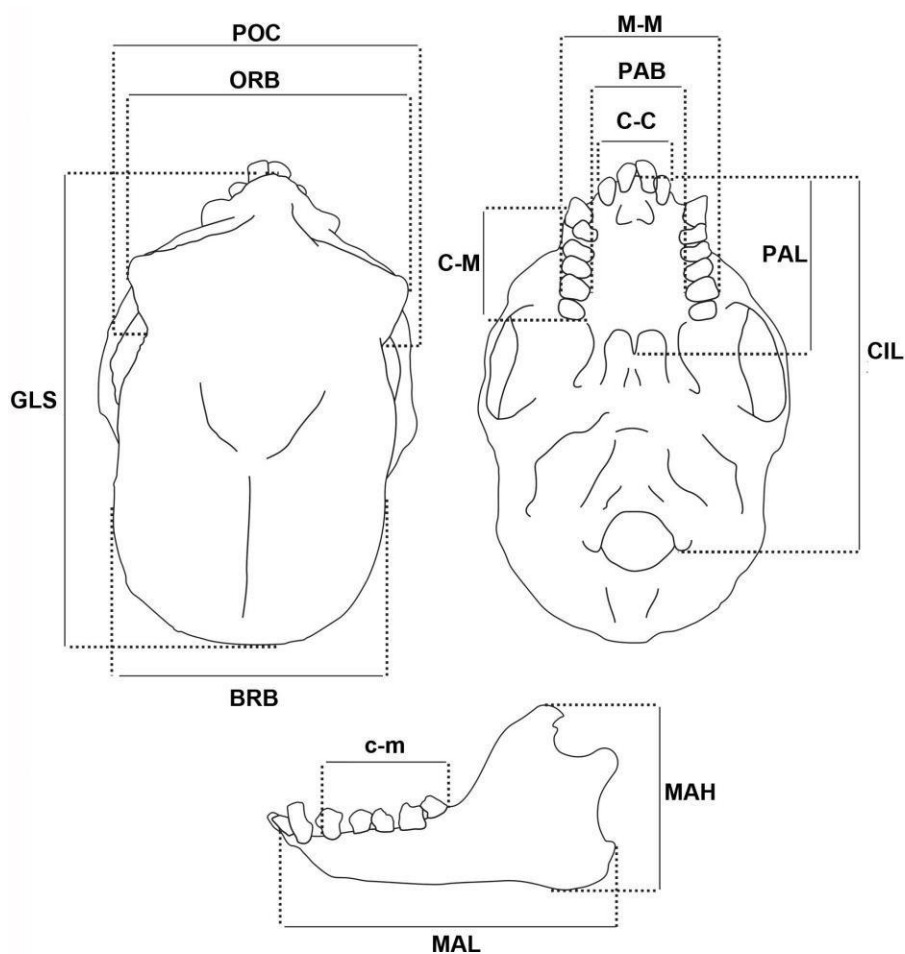


Figure 1. Schematic skull of *Saguinus* showing the delimitation of the measures used in the morphometric analyses.

Subsequently, we performed Principal Component Analysis (PCA) to verify the distribution of the set of variables for each individual at the vectorial space using a variance-covariance matrix (Cadima & Jolliffe 1996). Lastly, MANOVA using Hotteling's value with

Bonferroni corrected was applied. For both analyses as described above using PAST© version 4.0.

Qualitative morphological analysisPelage

We carried out the study of pelage coloration considering the chromogenic fields as defined by Hershkovitz (1977) and Jacobs et al. (1998), in addition to the patterns of banding in individualized hairs. The chromogenic fields were: head (crown), face, chin, scapular region, a mid-dorsal portion (back), rump, chest, belly, inner and outer sides of fore and hindlimbs, hands, feet, dorsal and ventral portions of the tail, and caudal brush. Differential distribution of hairs at the chin and upper border of the ears was also analyzed.

Skull

Of the 25 skulls evaluated, 22 belonged to *S. i. subgrisescens* and three belonged to *S. i. imperator*. The skulls were analyzed in their general aspect such as size, and position of the sutures and foramina. Differences and consistency were then observed by verifying their intraspecific variation. Only specimens considered to be adults were examined. This age group was determined by the occurrence of all hatched teeth and the fused basisphenoid/basioccipital suture (Gregorin and Vivo, 2013). The terminology used for the qualitative cranial description follows Hershkovitz (1977) and Natori (1986).

Mitochondrial DNA

We used two mitochondrial markers, Cytochrome-*b* and 16S, for molecular phylogenetic relationships estimative. We extracted DNA from the muscle of two *S. i. imperator* specimens (Table 1) and through the phenol-chloroform method (Sambrook and Russel 2001). We re-suspended the extracted DNA in 50µL of TE buffer. We amplified the 5' region of the Cytochrome-*b* gene using the primers CytB1 AATGATATGAAAAACCATCGTTGTA and Cyt ochrome-*b* TTTCAGCTTTGGGTGTTGATG (Matauschek et al. 2011), and that of the 16S was amplified using the primers L1987–5' GCCTCGCCTGTTTACCAAAAAC 3' and H2609–5'

CCGGTCTGAACTCA GATCACGT 3' (Araripe et al. 2008). We amplified both genes in a 25µL polymerase chain reaction (PCR) mix, including 0.3 units of Taq DNA polymerase (Invitrogen Platinum™ Taq DNA Polymerase), 2 mM MgCl₂, in 1x PCR buffer, 0.5 µMol each primer, 2.5 mM dNTPs and about 20 ng of genomic DNA. We carried out the amplification in a thermocycler using a program consisting of 5 min of denaturation at 94°C, followed by 37 cycles – 30 second at 94°C, 30 s at 50°C, 1 min at 72°C, and a final extension for 10 min at 72°C. We visualized the PCR products in a 2% agarose gel. Subsequently, we purified the products of positive reactions using polyethyleneglycol 20% (Santos Júnior et al. 2015), we sequenced the purified PCR products in both directions with the same primers used in PCR, using the BigDye terminator sequencing kit (Applied Biosystems, Waltham, Massachusetts), and then we analyzed them with an ABI 3130xl (Applied Biosystems). We obtained the consensus sequences with SeqScape v.2.6. All laboratory procedures were conducted at the Laboratório de Biodiversidade e Evolução Molecular, Universidade Federal de Minas Gerais, Brazil (LBEM). In addition to the three sequences generated here (one CytB, and two 16S sequences), 40 Cytochrome-*b* and 16S sequences available in the GenBank were employed for 20 species belonging to the Callitrichinae (Table 1).

Table 1. Vouchers for each molecular dataset employed, with the respective DNA sequence access numbers in the GenBank.

Taxon	Accession number	
	16S	Cytochrome- <i>b</i>
<i>Saguinus i. imperator</i>	This study	-
<i>Saguinus i. imperator</i>	This study	This study
<i>Saguinus i. subgriseus</i>	EU497288.1	HM368019.1
<i>Saguinus inustus</i>		KM370853.1
<i>Saguinus labiatus</i>	EU497289.1	HM367998.1
<i>Saguinus mystax</i>	EU497295.1	HM368073.1
<i>Saguinus bicolor</i>	EU497280.1	KR528403.1
<i>Saguinus midas</i>	EU497273.1	EU232712.1
<i>Saguinus niger</i>	EU497268.1	
<i>Saguinus oedipus</i>	NC_021960.1	HM368007.1
<i>Saguinus geoffroyi</i>	U39008.1	AF001931.1
<i>Saguinus leucopus</i>	EU497286.1	
<i>Saguinus martinsi</i>	EU497277.1	
<i>Saguinus fuscicollis</i>	EU497285.1	HM368072.1
<i>Callithrix geoffroyi</i>	NC_021941.1	HM368005.1
<i>Callithrix penicillata</i>	NC_030788.1	NC_030788.1
<i>Cebuella pygmaea</i>	NC_021942.1	NC_021942.1
<i>Callimico goeldii</i>	KC592391.1	KC592391.1 KR528398.1
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>		
<i>Leontopithecus rosalia</i>	NC_021952.1	NC_021952.1
<i>Callibella humilis</i>	FJ769145.1	
<i>Mico mauesi</i>	FJ769147.1	AF245051.1

For molecular data analyses, we aligned each gene individually by means of the algorithm MAFFT in the online server (<https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>; Katoh et al. 2017) following the default parameters. Subsequently, we submitted the 16S sequences to Gblocks (Castresana 2000) to search for regions with ambiguous alignment. We used the default settings, except for the “allowed gap positions” option, which was set to ‘with half’. After that, we concatenated the “two genes” alignments using the software SequenceMatrix v1.8 (Vaidya et al. 2011). We chose the best nucleotide substitution models and partitioning schemes using the software PartitionFinder2 (Lanfear et al. 2017) with each codon position of both Cytochrome-*b* and 16S as a partition. The branch lengths were unlinked, the criterion for model selection was the corrected Akaike information criterion and

the search was done for all possible partitioning schemes.

We performed the phylogenetic analyses using a concatenated matrix with Cytochrome-*b* and 16S gene data, including a total of 20 species. We generated the phylogenies through Bayesian Inference (BI) in MrBayes 3.2.7 (Ronquist et al. 2012) using two sets of Markov chains, each containing three hot chains and one cold, temperature set to 0.05, with 20 million generations, with a 25% burn-in, to seek for convergence to the same subset of best trees. Convergence of the runs was assessed using the following statistics: standard deviation of split frequencies, potential scale reduction factor (PSRF), and estimated sample size (ESS) for each parameter in Tracer 1.7.1 (Rambaut et al. 2018).

We obtained the interspecific genetic distances with Mega X, using the parameters of the Kimura 2 model—K2P and variance estimation Bootstrap method with 500 replications (Kumar et al., 2018). We performed two analyses with different data sets, one using the Cytochrome-*b* gene (1010 pb) and the other using 16S gene (459 pb). We chose to use a data set for each gene because when both were used in the same data set, the amount of missing data prevented the achievement of a satisfactory result.

Geographic distribution

To update the range we considered data from museum tags, from literature and personal communication in which we considered the record suitable (Izawa and Bejarano 1981; Terborgh 1984; Bicca-Marques et al. 1997; Lopes and Regh 2003; Buchanan-Smith et al. 2000; Matauschek et al. 2011). We obtained most of the geographical coordinates from Hershkovitz (1977, 1979), Stephens and Traylor (1983), Paynter and Taylor (1991), Paynter (1992), and Vanzolini (1992). We plotted the occurrence records at a map built using Quantum GIS v.1.8.0 software (<http://www.qgis.org>).

Species concept and criteria

We adopted the unified species concept as proposed by De Queiroz (2007) as “distinct

evolving metapopulation lineages” (primary species criteria). We applied an integrative taxonomy approach by congruence (Padial et al. 2010) considering several sources of information (pelage and skull qualitative traits, morphometry, and molecular markers) thus avoiding beta or error type II. We based our decision on diagnosability, monophyly, and genetic divergence as criteria for species delimitation (see Dayrat 2005, Zacchos 2016, 2018).

Results and discussion

Pelage coloration – We confirmed the five differences on the chromogenic fields already described by Hershkovitz (1979), even considering the little variation, and which author delimited both subspecies as following: 1) chin with just two densely patches of short and white hairs in *S. i. imperator* (Fig. 2a) and chin tufted with long and white hairs in *S. i. subgriseus* (Fig. 2b); 2) chin marked and blackish in *S. i. imperator* (Fig. 2a) and with a usually triangular patch absent or incipient in *S. i. subgriseus* (Fig. 2b); 3) both chest and belly brownish with white hairs mingled in *S. i. subgriseus* (Fig. 3) and reddish, orange, and white hairs mixed in *S. i. imperator* (Fig. 4); 4) back and the lateral fringe of hairs darker agouti brownish or somewhat yellowish in *S. i. subgriseus*, and lighter grayish or buffy fringe of hairs in *S. i. imperator*; and 5) silvery light brown-greyish hairs along the inner side of forelimbs in *S. i. subgriseus* (Fig. 2d) and silvery orange in *S. i. imperator* (Fig. 2c). As mentioned, although all of the five pelage differences between both geography- structured groups (subspecies) were confirmed some variation was observed and discussed forward.



Figure 2. Comparison of some characters between *S. i. imperator* (A) and *S. i. subgriseus* (B). Note the short white hairs tuft, blackish chin, and greyish-brown hairs on lateral of the arm in A and a long tuft of hairs, brown chin, and the color of lateral fringe of hairs silvery greyish in B.

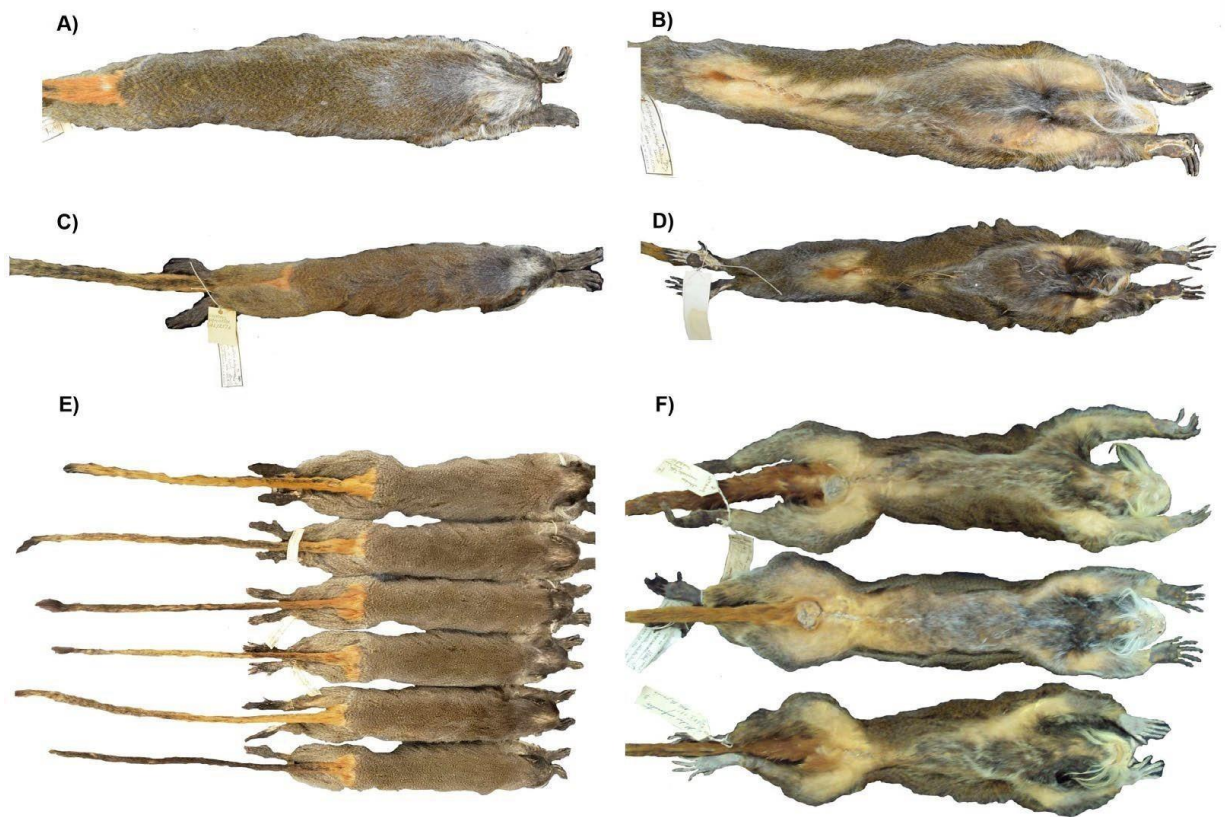


Figure 3. Pelage patterns in *Saguinus i. subgriseus*, left dorsal view, right ventral view. A and B: RNM 632525, holotype; C and D: RNM 612542, paratype; E. AMNH series from Urubamba River, Peru; MPEG series from Acre, Brazil. Note the rump and tail rufous (A, E), yellowish-brown belly (B, F), beard and mustache, and brown chin and throat (B, F).



Figure 4. Pelage patterns in *Saguinus i. imperator*. A, B, and C: MPEG 914, lectotype. D, E, and F: MZUSP 4931 and 5012 from Manuel Urbano, Acre, Brazil. Note the dark greyish-brown tail (E), rufous belly (C, F), blackish throat and chin, no beard (F), and haired ear (B).



Figure 5. Rump and dorsal base of the tail in *S. i. imperator* (A) and *S. i. subgriseus* (B).

In addition, we observed four other consistent pelage traits that distinguish individuals of *S. i. subgriseus* and *S. i. imperator*: 6) rump and the base of the tail pelage, dorsally, agouti grayish or whitish, similar to the thighs in *S. i. imperator* (Figs. 3 and 5A) and orange in *S. i. subgriseus* (Figs. 4 and 5B) and; 7) tail, in general, is predominately greyish-brown or

blackish with some yellowish or whitish hairs mixed (Figs. 3 and 4A) in *S. i. imperator*, except the ventral side close the genitalia orange or rufous, and tail with pelage from the middle and distal portions orange and eventually mingled with scattered blackish hairs, mainly at the terminal hair brush, in *S. i. subgriseus* (Figs. 4 and 5B); and 8) the presence of long (11-12 mm) a dense tuft of black hairs on the upper and posterior border of the ears in *S. i. imperator* (Fig. 5A) and naked or sparsely haired in *S. i. subgriseus* (Fig. 5B).

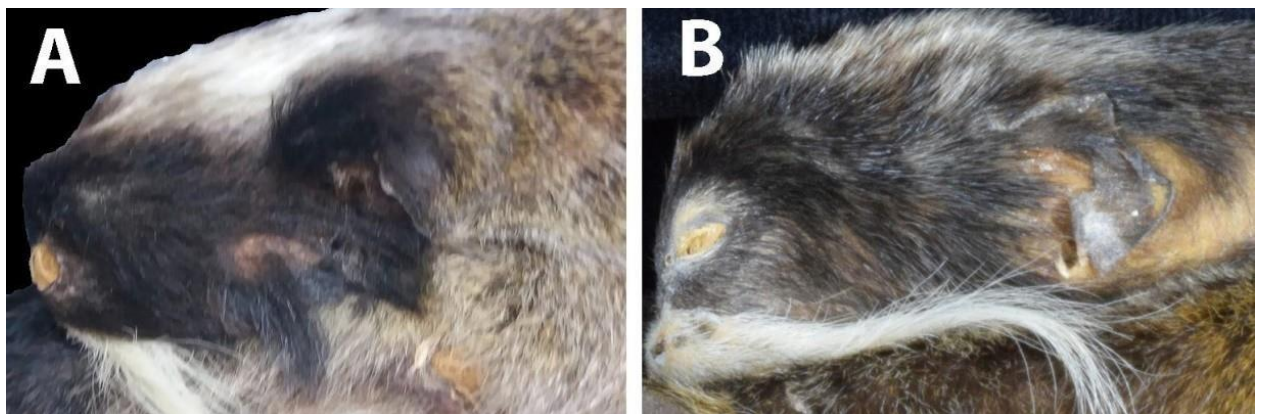


Figure 6. Lateral of the face. Note the hairy ear in *S. i. imperator* (A) and naked in *S. i. subgriseus* (B).

Morphometrical analyses

Shapiro-Wilk test for normality indicated that only one variable, C-M, presented non-parametric distribution (Table 2). There was not significant for sexual differences with $P \geq 0.5$ for 12 of 13 variables tested (Table 2). Thus, for multivariate analysis, we joined female and male samples.

Table 2. Results of Shapiro-Wilk (SW), and *t*-test (for parametric distribution), and Mann-Whitney (for non-parametric distribution) (P) tests between males and females of *S. i. subgriseus*.

Variable	Mean and (Standard deviation) ♂ (n=9)	Mean and (Standard deviation) ♀ (n = 11)	Shapiro-Wilk	P
GLS	49.919 (1.848)	50.321 (1.648)	0.557	0.613
BRB	28.184 (0.913)	28.331 (1.089)	0.699	0.752
CBL	38.996 (1.559)	39.441 (1.707)	0.135	0.554
PAL	17.710 (1.735)	17.503 (0.959)	0.897	0.738
POC	23.767 (0.635)	23.713 (0.729)	0.658	0.864
ORB	27.174 (1.110)	27.526 (0.994)	0.082	0.464
C-M	9.906 (0.780)	9.969 (0.720)	0.078	0.852
PAB	11.141 (0.510)	11.183 (0.552)	0.351	0.864
M-M	16.889 (0.738)	16.993 (0.701)	0.161	0.751
C-C	15.483 (0.774)	15.329 (0.850)	0.253	0.680
MAH	18.648 (1.277)	19.444 (1.293)	0.843	0.185
MAL	32.066 (1.678)	32.445 (1.795)	0.596	0.635
c-m	11.427 (0.853)	11.257 (0.695)	0.025	0.630

In general, the skulls of *S. i. imperator* are smaller and more delicate than those from *S. i. subgriseus* (Figure 7, Table 3).

Table 3. Descriptive statistics comparing *S. i. imperator*, *S. i. subgriseus* from¹⁷Brazil, between Juruá and Purus rivers, and *S. i. subgriseus* from Peru (Urubamba River). Upper line: mean $\pm$ standard deviation (n); lower line: minimum-maximum.

Variable/Taxon	<i>S. i. imperator</i>	<i>S. i. subgriseus</i> Peru	<i>S. i. subgriseus</i> Brazil
GLS	46.7 $\pm$ 0.1 (2) 46.6-46.8	50.6 $\pm$ 0.8 (13) 49.2-52.5	50.2 $\pm$ 1.6 (21) 47.1-53.1
BRB	26.9 $\pm$ 0.2 (2) 26.7-27.0	27.5 $\pm$ 0.5 (13) 26.6-28.4	28.4 $\pm$ 0.9 (21) 35.3-41.6
CBL	35.2 $\pm$ 0.3 (2) 35.0-35.6	41.2 $\pm$ 1.1 (13) 39.6-43.4	39.5 $\pm$ 1.4 (20) 35.3-41.6
PAL	16.5 $\pm$ 1.8 (3) (15.0-18.5)	16.2 $\pm$ 0.4 (13) 15.6-16.8	17.8 $\pm$ 1.3 (21) 15.1-19.8
POC	23.3 $\pm$ 1.1 (3) 22.5-24.5	23.9 $\pm$ 0.5 (13) 23.1-24.7	23.8 $\pm$ 0.6 (21) 22.8-25.3
ORB	25.6 $\pm$ 0.9 (3) 25.0-26.6	26.9 $\pm$ 0.6 (13) 25.6-28.2	27.4 $\pm$ 1.0 (21) 25.5-28.6
C-M	8.9 $\pm$ 0.4 (3) 8.5-9.2	9.8 $\pm$ 0.4 (13) 9.2-10.7	10.0 $\pm$ 0.7 (21) 8.15-10.97
PAB	9.5 $\pm$ 0.5 (3) 8.9-10.0	11.3 $\pm$ 0.5 (13) 10.2-11.8	11.2 $\pm$ 0.5 (21) 10.0-12.4
M-M	15.6 $\pm$ 0.5 (3) 15.0-16.0	16.0 $\pm$ 0.6 (13) 15.8-17.3	17.0 $\pm$ 0.7 (21) 15.9-18.1
C-C	13.2 $\pm$ 0.1 (2) 13.1-13.3	15.4 $\pm$ 1.0 (13) 14.0-17.8	15.5 $\pm$ 0.7 (20) 14.5-17.0
MAH	16.7 $\pm$ 1.4 (3) 15.3-18.0	19.0 $\pm$ 0.9 (13) 17.0-20.0	19.0 $\pm$ 1.4 16.8-22.2
MAL	29.3 $\pm$ 0.6 (3) 28.7-30.0	32.1 $\pm$ 1.1 (13) 29.7-34.0	32.4 $\pm$ 1.6 (21)
c-m	10.2 $\pm$ 0.3 (3) 9.9-10.5	13.4 $\pm$ 1.3 (13) 11.6-15.0	29.8-35.2 11.4 $\pm$ 0.7 (21) 9.7-12.6

MANOVA test for a dataset including nine variables and three *S. i. imperator* specimens resulted in Wilkis' lambda 0.1041 with the probability of 0.000. MANOVA resulted in two groupings along axis 1 separating specimens of *S. i. imperator* from *S. i. subgriseus* (Figure 8A), We also used a correlation matrix under the "disregard" criterion for PCA considering this dataset (Figure 8B), with PC1 responsible for 47% and PC2 for 23.9% of the total variation. Figure 8B clearly also shows the same pattern grouping of MANOVA with the formation of two groups representing both taxa defined by PC1. The

scores and contributions of each variable in the three principal components analysis are¹⁸shown in Table 4. Both multivariate tests also indicted a size variation between the samples of *S. i. subgriseus* from Peru and the Brazilian Amazon.

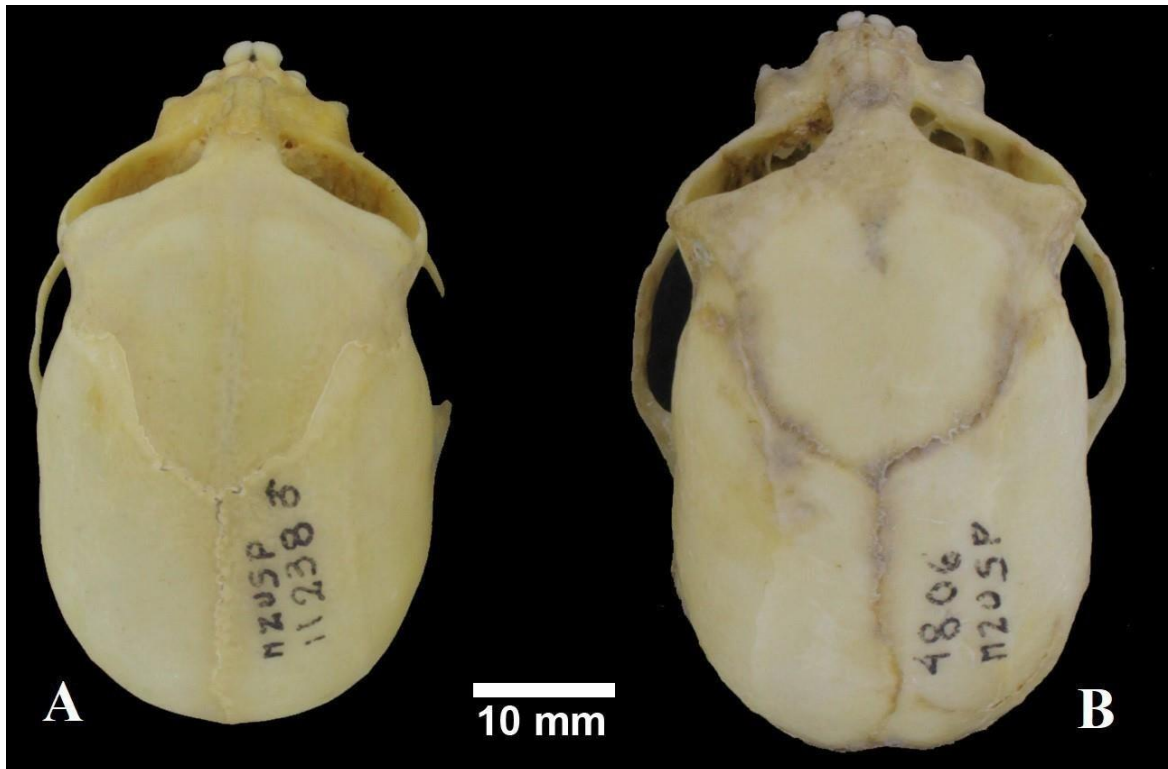


Figure 7. Top view of specimens of the skulls of *S. i. imperator* (A) and *S. i. subgriseus* (B), illustrating the difference in the general aspect. While in *S. i. imperator* the skull is more delicate and noticeably smaller, the skull of *S. i. subgriseus* has greater size and robustness.

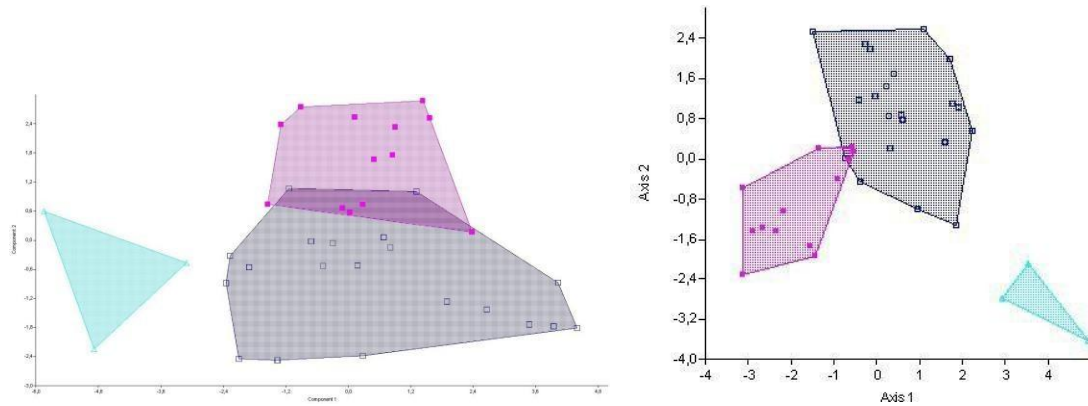


Figure 8. A. Graph resulting from the analysis with the PCA method, from the data set that contains nine variables and three specimens of *S. i. imperator*; B. Graph resulting from the analysis of MANOVA. In A and B, the Open square (blue) represents *S. i. subgriseus* from Brazilian Amazon, full square (pink) *S. i. subgriseus* from Peru, and triangles (light green) *S. i. imperator*.

Table 4. Scores and contributions of each variable in two first principal components (PC) and MANOVA (DF)

Variable	PC 1	PC 2	DF1	DF2
CP	0,145	-0,668	0,099	0,544
CPO	0,164	0,071	0,525	-0,849
LO	0,333	-0,047	0,087	0,698
CMS	0,128	0,028	0,698	0,877
LEM	0,177	0,061	1,509	0,812
LAM	0,219	-0,067	0,449	0,484
AM	0,513	-0,004	-0,318	-0,098
CM	0,656	-0,088	0,096	-0,073
CMI	0,222	0,727	-0,946	-0,199
Variation	47,074 %	23,999 %		
Eigenvalue	5,166	2,633	2.712	1.587

Qualitative skull morphology

The skull bones of *S. i. imperator* are thinner and less robust than those of *S. i. subgriseus*. The supraciliary arch is higher in *S. i. subgriseus* than in *S. i. imperator*. The pterion (point called PT at this work) of *S. i. subgriseus* is located inferiorly to the fronto-maxillary suture (point FM, in frontal view), whereas in *S. i. imperator* the two points are aligned.

Molecular analyses

We removed a total of 74 pb of ambiguous alignment from 16S gene (533 pb with the ambiguous alignment regions). The concatenation of the genic regions resulted in a matrix with 1599 bp (Cytochrome-*b* – 1140 pb and 16S – 459 pb – Table 5). The best partitioning schemes and substitution models are presented in Table 6.

Table 5. Full-length concatenated alignment data used in the phylogenetic analysis. Numbers between parenthesis followed by 'N' refer to nucleotide base is not known.

Taxon	Total (pb)	16S	Cytochrome-<i>b</i>
<i>Saguinus i. imperator</i>	1471	459	1012
<i>Saguinus i. subgriseus</i>	1599	459	1140
<i>Saguinus bicolor</i>	1599	459	1140
<i>Saguinus fuscicollis</i>	1599	459	1140
<i>Saguinus geoffroyi</i>	781	459	322
<i>Saguinus inustus</i>	773	(No data)	773 (1 'N')
<i>Saguinus labiatus</i>	1599	459	1140
<i>Saguinus leucopus</i>	459	459	(No data)
<i>Saguinus martinsi</i>	459	459	(No data)
<i>Saguinus midas</i>	1599	459	1140
<i>Saguinus mystax</i>	1599	459	1140
<i>Saguinus niger</i>	459	459	(No data)
<i>Saguinus oedipus</i>	1599	459	1140
<i>Cebuella pygmaea</i>	1599	459	1140
<i>Callimico goeldii</i>	1599	459	1140
<i>Callithrix penicillata</i>	1599	459	1140
<i>Callithrix geoffroyi</i>	1599	459	1140
<i>Callibella humilis</i>	459	459	(No data)
<i>Mico mauesi</i>	839	459	380
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	1140	(No data)	1140
<i>Leontopithecus rosalia</i>	1599	459	1140

Table 6. Best partitioning schemes and substitution models.

Subset	Best Model	Subset Partitions	Subset Sites
1	GTR+I+G	Cytochrome- <i>b</i> 1 and 16S	460-1599\3 1-459
2	HKY+I	Cytochrome- <i>b</i> 2	461-1599\3
3	GTR+I+G	Cytochrome- <i>b</i> 3	462-1599\3

The phylogenetic analysis (BI) (Figure 9) recovered *Saguinus* with high support of

posterior probabilities (PP=1), as previously found from morphological (Hershkovitz²z¹, 1977) and molecular analyses (Canavez et al. 1999; Perelman et al. 2011; Buckner et al. 2015). The division of *Saguinus* into two groups as determined by Hershkovitz (1977) and subsequently confirmed for other studies (Canavez et al. 1999; Cropp et al. 1999; Ackermann and Cheverud 2002; Tagliaro et al. 2005; Matauschek et al. 2011; Buckner et al. 2015) was found: one clade composed by the small-bodied black mantle marmosets (*nigricollis* group, represented here by *S. fuscicollis*) and another clade including large-bodied species, with the *mystax*, *midas*, *bicolor* and *oedipus* groups was also supported for 1 PP.

The smaller genetic distances among pairs of evolutionary closed taxa of *Saguinus* using Cytochrome-*b* were *S. labiatus* x *S. mystax* (4.31) and *S. i. imperator* x *S. i. subgriseus* (4.42) (Table 7). Cytochrome-*b* has been a very useful mitochondrial marker for define species in mammals, but define them based uniquely on only one trait complex, including DNA, not is in a simple manner (Valinotto et al. 2006). Cropp et al. (1999), using a poll of three mitochondrial regions (D-loop, Cytochrome-*b*, and 16S) found some similar genetic divergence level for some sister species as compared with our data, such as 3.4 for *S. midas* x *S. niger*, 5.1 for *S. tripartitus* x *S. nigricollis*, and 4.9 for *S. Oedipus* x *S. geoffroyi*. Thus, strictly to Cytochrome-*b*, our data is following the literature in recognizing taxa as full species based on monophyly, branch support, and genetic variation.

Table 7. Genetic distances for Cytochrome-*b* sequences (%) between species of *Sagu2i2nus*. GD = genetic distance; SE = Standard error.

Taxa-pair	GD	SE
<i>S. labiatus</i> x <i>S. mystax</i>	4.31	0.71
<i>S. i. imperator</i> x <i>S. i. subgriseus</i>	4.42	0.68
<i>S. bicolor</i> x <i>S. midas</i>	7.81	0.94
<i>S. labiatus</i> x <i>S. i. subgriseus</i>	8.95	1.02
<i>S. mystax</i> x <i>S. i. subgriseus</i>	9.29	1.01
<i>S. i. subgriseus</i> x <i>S. labiatus</i>	9.53	1.05
<i>S. i. subgriseus</i> x <i>S. mystax</i>	9.75	1.05
<i>S. bicolor</i> x <i>S. oedipus</i>	12.32	1.24
<i>S. bicolor</i> x <i>S. labiatus</i>	13.76	1.30
<i>S. midas</i> x <i>S. oedipus</i>	13.99	1.36
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. labiatus</i>	14.19	1.27
<i>S. bicolor</i> x <i>S. mystax</i>	14.25	1.37
<i>S. bicolor</i> x <i>S. i. imperator</i>	14.46	1.32
<i>S. midas</i> x <i>S. mystax</i>	14.46	1.38
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. i. imperator</i>	14.53	1.34
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. i. imperator</i>	14.54	1.31
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. mystax</i>	14.55	1.33
<i>S. labiatus</i> x <i>S. midas</i>	14.72	1.38
<i>S. bicolor</i> x <i>S. fuscicollis</i>	14.88	1.32
<i>S. labiatus</i> x <i>S. oedipus</i>	15.42	1.38
<i>S. bicolor</i> x <i>S. i. subgriseus</i>	15.48	1.38
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. oedipus</i>	15.51	1.37
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. midas</i>	15.59	1.39
<i>S. mystax</i> x <i>S. Oedipus</i>	15.68	1.45
<i>S. i. subgriseus</i> x <i>S. oedipus</i>	15.72	1.38
<i>S. i. subgriseus</i> x <i>S. midas</i>	15.80	1.38
<i>S. midas</i> x <i>S. i. imperator</i>	15.81	1.46
<i>S. oedipus</i> x <i>S. i. imperator</i>	15.86	1.44

For 16S (Table 8) our data resulted in the lowest values between *S. i. imperator* x *S. i. subgriseus* (0.22), *S. bicolor* x *S. martinsi* (0.44), and *S. midas* x *S. niger* (0.88). Araripe et al. (2008) also recorded genetic divergence as lower as here for sister species, 0.26 between *S. bicolor* and *S. martinsi*, and among samples within the same taxa, such as 0.2 for *S. myxtax* and *S. martinsi*, and 0.39 for *S. niger* (in this case, included *S. ursulus* not recognized as full species in that time). Although for the 16S marker the genetic variation recorded here in *S. imperator* indicated a low level of divergence and thus variation, not two distinct lineages, we highlighted two aspects. First, that 16S is a more conservative marker presenting slower evolution as compared with Cytochrome-*b* and then we expected a lower level of variation;

and intriguing, our divergent rates for 16S are quite distinct from that Araripe et al.²⁽³⁾²⁰⁰⁸). Authors provided divergence in samples within the same species (*S. mystax*, *S. niger*, and *S. martinsi*) as low as 0.2, but between two *S. imperator* samples with unknown provenience the divergence was 1.99, more than *S. niger* x *S. midas* (0.79) or *S. Oedipus* x *S. geoffroyi* (1.05), indicating that both sequences belong to putatively distinct species.

Table 8. Genetic distances for 16S sequences (%) between species of Callitrichinae. GD = genetic distance; SE = Standard error.

Taxa-pair	GDSE
<i>S. i. subgrisesescens</i> x <i>S. i. imperator</i>	0.220.22
<i>S. bicolor</i> x <i>S. martinsi</i>	0.440.30
<i>S. midas</i> x <i>S. niger</i>	0.880.44
<i>S. oedipus</i> x <i>S. geoffroyi</i>	1.100.50
<i>S. bicolor</i> x <i>S. midas</i>	1.990.69
<i>S. labiatus</i> x <i>S. mystax</i>	1.990.68
<i>S. bicolor</i> x <i>S. niger</i>	2.220.72
<i>S. martinsi</i> x <i>S. midas</i>	2.220.72
<i>S. martinsi</i> x <i>S. niger</i>	2.440.75
<i>S. i. imperator</i> x <i>S. mystax</i>	3.370.86
<i>S. i. imperator</i> x <i>S. labiatus</i>	3.590.97
<i>S. i. subgrisesescens</i> x <i>S. mystax</i>	3.600.88
<i>S. bicolor</i> x <i>S. labiatus</i>	3.810.91
<i>S. i. subgrisesescens</i> x <i>S. labiatus</i>	3.830.99
<i>S. labiatus</i> x <i>S. martinsi</i>	4.040.94
<i>S. geoffroyi</i> x <i>S. niger</i>	4.050.99
<i>S. labiatus</i> x <i>S. midas</i>	4.050.98
<i>S. labiatus</i> x <i>S. niger</i>	4.281.04
<i>S. bicolor</i> x <i>S. geoffroyi</i>	4.521.06
<i>S. bicolor</i> x <i>S. mystax</i>	4.521.02
<i>S. oedipus</i> x <i>S. niger</i>	4.521.00
<i>S. leucopus</i> x <i>S. niger</i>	4.530.98
<i>S. i. subgrisesescens</i> x <i>S. niger</i>	4.541.06
<i>S. geoffroyi</i> x <i>S. martinsi</i>	4.751.09
<i>S. martinsi</i> x <i>S. mystax</i>	4.751.04
<i>S. geoffroyi</i> x <i>S. midas</i>	4.761.10
<i>S. mystax</i> x <i>S. niger</i>	4.761.05
<i>S. bicolor</i> x <i>S. i. subgrisesescens</i>	4.781.06
<i>S. i. imperator</i> x <i>S. niger</i>	4.781.09
<i>S. midas</i> x <i>S. mystax</i>	5.001.10
<i>S. bicolor</i> x <i>S. leucopus</i>	5.011.04
<i>S. i. subgrisesescens</i> x <i>S. martinsi</i>	5.011.07

Taxa-pair	GDSE
<i>S. leucopus</i> x <i>S. midas</i>	5.011.06
<i>S. i. imperator</i> x <i>S. bicolor</i>	5.021.08
<i>S. labiatus</i> x <i>S. leucopus</i>	5.221.08
<i>S. geoffroyi</i> x <i>S. leucopus</i>	5.231.07
<i>S. leucopus</i> x <i>S. martinsi</i>	5.241.06
<i>S. oedipus</i> x <i>S. bicolor</i>	5.241.09
<i>S. oedipus</i> x <i>S. midas</i>	5.241.10
<i>S. i. imperator</i> x <i>S. leucopus</i>	5.251.08
<i>S. i. imperator</i> x <i>S. martinsi</i>	5.251.10
<i>S. i. subgriseus</i> x <i>S. midas</i>	5.261.17
<i>S. leucopus</i> x <i>S. mystax</i>	5.471.08
<i>S. oedipus</i> x <i>S. martinsi</i>	5.471.12
<i>S. i. imperator</i> x <i>S. geoffroyi</i>	5.481.18
<i>S. i. subgriseus</i> x <i>S. leucopus</i>	5.491.10
<i>S. i. imperator</i> x <i>S. midas</i>	5.501.19
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. geoffroyi</i>	5.691.18
<i>S. bicolor</i> x <i>S. fuscicollis</i>	5.711.08
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. niger</i>	5.711.12
<i>S. geoffroyi</i> x <i>S. labiatus</i>	5.711.18
<i>S. i. imperator</i> x <i>S. fuscicollis</i>	5.711.14
<i>S. geoffroyi</i> x <i>S. i. subgriseus</i>	5.721.22
<i>S. geoffroyi</i> x <i>S. mystax</i>	5.721.18
<i>S. oedipus</i> x <i>S. i. imperator</i>	5.721.19
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. martinsi</i>	5.941.13
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. i. subgriseus</i>	5.951.16
<i>S. oedipus</i> x <i>S. labiatus</i>	5.951.18
<i>S. oedipus</i> x <i>S. leucopus</i>	5.951.10
<i>S. oedipus</i> x <i>S. i. subgriseus</i>	5.961.22
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. labiatus</i>	6.171.15
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. mystax</i>	6.181.17
<i>S. oedipus</i> x <i>S. fuscicollis</i>	6.421.25
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. midas</i>	6.441.20
<i>S. oedipus</i> x <i>S. mystax</i>	6.451.26
<i>S. fuscicollis</i> x <i>S. leucopus</i>	7.171.23

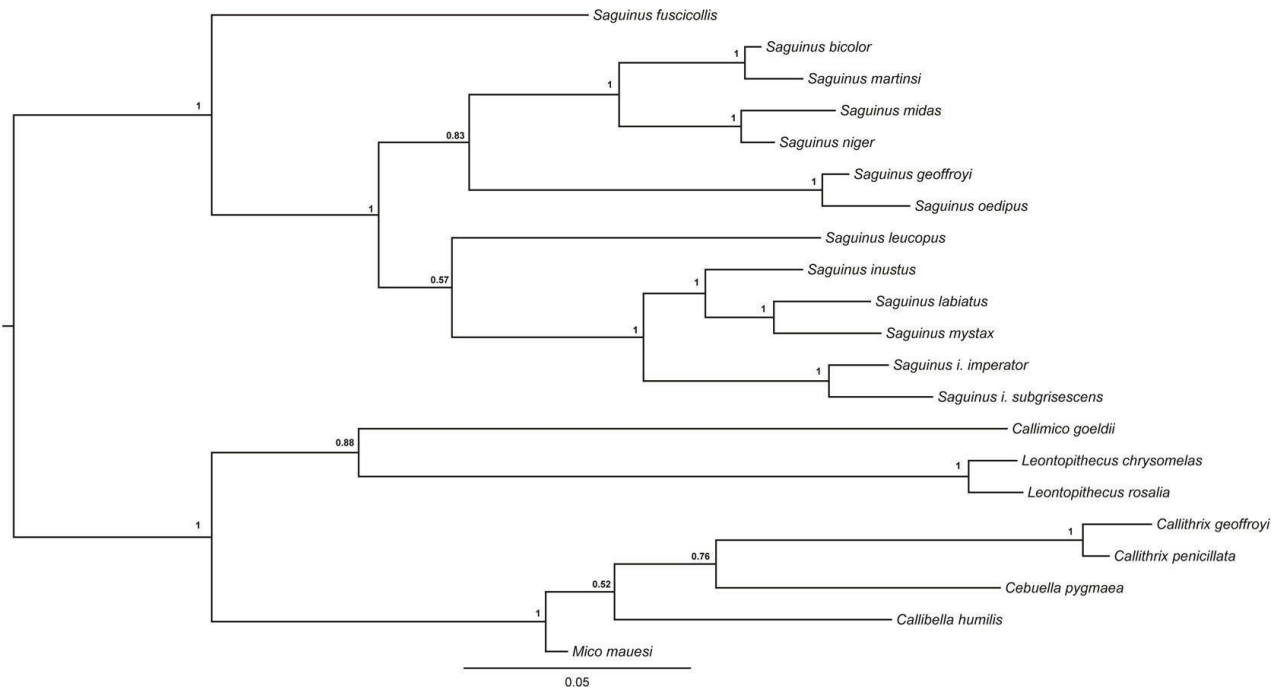


Figure 9. Phylogenetic relationships in *Saguinus* obtained from concatenated phylogenetic analyses performed with Cytochrome-*b* and 16S sequences, using Bayesian inference. Values shown under each branch are posterior probabilities.

Taxonomy

Although it is thought that *Saguinus* is evolving since Miocene (10-5 mya) (Croop et al. 1999; Matauschek et al. 2011), recent species and subspecies can present varying levels of genetic variation. Bradley and Baker (2001) and Baker and Bradley (2006) provided a wide comparative dataset about Cytochrome-*b* in several clades of mammals and concluded that a genetic variation of more than 10 % can be considered as a putative valid species (even morphologically crypt) and below 2 % probably intraspecific variations, but the intention of the author was not to propose a cutoff number because there is, at least, a grey zone between genetic variation between 3 to 9%. Because of this and even considering the putative presence of morphologically cryptic species, some recent studies focusing on taxonomy of callitrichids primates has used a combination of molecular, pelage, and eventually morphometric data, and

many criteria for recognition of taxa (Gregorin and Vivo 2013; Rylands et al. 2016; Garbino et al. 2019).

Presently there is consensus that the concept of species is distinct evolving metapopulation lineages (process) (de Queiroz 2007), and species delimitation is reached by diverse criteria (observed patterns) including diagnosability, monophyly (and branch support), and morphological, molecular, and karyological divergences (e.g. Groves, 2012; Rylands et al. 2016; Gregorin and Vivo 2013; Garbino et al. 2019) in some level of congruence (Padiál et al., 2010). However, the operational (secondary concept) criteria for the species delimitation and testability have been in intense debate. Authors (e.g. Isaac et al. 2002; Zachos and Gippoliti 2013; Zachos 2018) questioned the restricted criteria based on Phylogenetic Species Concept (PSC and their derived ones) due to the application using only two proprieties, diagnosability and monophyly. The authors claim that both criteria are not enough and reliable in delimiting species and they criticized this restrict use to the detriment of testability. On the other hand, application of more restricted PSC considering few criteria permit us to work operationally and mainly, under more precise criteria it provides conditions for testability, including denying the species hypothesis proposed when they are faced with new pieces of evidence and/or application of different criteria (Pinna 1999; Groves 2004, Gippoliti et al., 2013). Indeed, not applying a more restricted criterion in delimiting species can be a pitfall due to the fluid and abstract procedures as occurs with the application of the Biological Concept of Species, a process-based criterion, for example.

Several studies were addressed to solve the taxonomy of particular groups of species in *Saguinus* and they resulted in the recognition of some subspecies as full species, such as *S. tripartitus* by Thorington (1988), *S. geoffroyi* by Moore and Cheverud (1992), *S. midas* by Natori and Hanihara (1988) and Groves (2001), *S. ursulus* by Gregorin and Vivo (2013), and *S. logonotus*, *S. nigrifrons*, *S. weddelli*, and *S. fuscicollis* by Matauschek et al. (2011). Most of those taxonomic modifications were based on the application of diagnosability or other criteria for species delimitation (Zachos 2018). Thus callitrichines primate species presently have been delimited toward a more operational and objective application of criteria to recognized taxa and much of recently recognized species were based not only in pelage (e.g. Hershkovitz 1977; Vivo 1991; Ferrari and Lopes, 1992; Mittermeier, Schwarz and Ayres, 1998), but including other sources of evidence such as osteological and dental complexes (Natori 1988; Hanihara and Natori 1992), morphometrical analyses and molecular markers (Vallinoto et al. 2006; Matauschek et al. 2011; Ferrari et al. 2010; Gregorin and Vivo 2013;

Garbino et al., 2019; Costa-Araújo et al. 2019) in a clear integrative approach (Pardiñas et al. 2010). Our taxonomic decision was based on this last approach that considered the congruence of several traits with divergence level compatible with the recent recognition of callitrichine species, including Cytochrome-*b*, chromogenic fields in pelage, morphometry, and skull morphology.

Saguinus imperator (Goeldi, 1907)

Midas imperator Goeldi, 1907: 93. Description based on five specimens from upper RioPurus and Rio Acre, Amazonas. Series mingled specimens form two subspecies (see discussion below). Lectotype: MPEG 914 (Fig. 4), adult female, specimen mounted at the MPEG, designated by Carvalho (1959: 460). A complete synonymy has already been provided by Hershkovitz (1979) and Groves (2001).

Material examined (total 7): Brasil: State of Acre: Manoel Urbano: MZUSP 11238 (sn, sl), 11239 (sn, sl); Rio Branco MZUSP 11340 (sn, sl), MPEG 7099 (sn), 7100 (sn). State of Amazonas: Upper Rio Purus, Bom Lugar or Monte Verde: MPEG 868 (sn); MPEG 914 (sn) (lectotype).

Type-locality and type-series

Rio Acre, opposite Bom Lugar, Amazonas, Brazil. In the description of taxa Goeldi (1907) only mentioned the material, two juvenile specimens from Rio Acre and three (two adults and one infant) from upper Purús River, and no type specimen was designated. The original tag of female lectotype indicates “upper Rio Purus, Brazilian State of Amazonas, in Bom Lugar or perhaps Monte Verde”. Several subsequent tentative to restrict the type locality for *S. imperator* resulted in quite confusing scenarios and can be summarized in Hershkovitz (1979) and Rylands et al. (1993). Elliot (1913) mentioned “Rio Purus, a tributary of the Amazon, western Brazil”, and Lönnberg (1940) restricted it to “the upper Rio Purús”. Cabrera (1958) considered the type-locality of *S. imperator* as “Río Acre y Purús; aqui restringida ao río Acre”, but criticized by Carvalho (1959), who stated that “upper Rio Purus” would be more realistic based on the. The confusion is exactly due to uncertainty of

provenience of lectotype and both places as indicated in the original tag of lectotype includes both Purus (Monte Verde) and Acre (Bom Lugar) rivers.

This restriction by Carvalho was cautiously viewed by Hershkovitz (1979) once Bom Lugar and Monte Verde would be out of the distribution range of *S. imperator*: Bom Lugar is placed at the right bank of Acre River and Monte Verde at the western (left) margin of Purus River. However, Hershkovitz (1979) stated that specimens could be collected in the opposite bank of Acre and Purus rivers, and those towns were used as the nearest reference. The same procedure was done for records of *S. imperator* from Manoel Urbano, left margin of Rio Purus, State of Acre, collected by P. E. Vanzolini in September 1973. We checked the travel diary of Vanzolini who collected material in both banks along Purus River and there is no indication on which side of Purus River the individuals of *S. imperator* were collected. Recently, Rylands et al. (2016) reinforced that neither Monte Verde nor Bom Lugar should be the type locality of black-chinned emperor tamarin.

The confusion of type-locality is because the material housed at MPEG, one adult female (MPEG 914), one adult male (MPEG 3660), and one infant (MPEG 868) which Goeldi (1907) described *S. imperator* was collected by Snethelage (1908) in a long expedition for upper Purus region, including collection from both Monte Verde (Purus River) and Bom Lugar (Acre River). From five specimens that Goeldi (1907), two juveniles were sent to European Museums and three were housed at the MPEG as stated by Goeldi (1907: 94) “the family with three individuals (♂♀ adults, and a young one) are already mounted in the Pará Museum”. In the tag is Monte Verde (Purus River) or Bom Lugar (Acre River). After Goeldi, subsequent researchers that studied the type-series from MPEG referred only to female (lectotype) and the infant, but never cited the adult male (Carvalho, 1959; Hershkovitz, 1979). However, a detailed analysis of the adult male studied for us revealed that the specimen presents a phenotype typically of *S. i. subgriseus*, with a long and white mustache, brown chin, and ant the tail completely rufous. We can observe that those traits have already been noted by Goeldi (1907) in his figure 23 (page 94), the illustrated male with long two tufts of hairs (a “moustache” and a “beard”) and when he stated: “white hairs of the circumbucal zone extending over the whole area of the lower jaw, not including the chin and inferior side of the jaw. As a result, the old male appear beared as well moustached” (page 95), and “Most aberrant is the coloring of the tail in the old male. From the very insertion, the

bright rusty-red color predominates in its whole circumference throughout its entire length except for a dark terminal tuft” (page 96).

Thus, we are hypothesizing that the three specimens that Goeldi (1907) has in hands not formed a family as he thought, and the adult male and female came from distinct places, the female from Acre River (typical *S. imperator*) and the male from Purus River, with the phenotype of *S. subgriseus*. In this way, the type-locality of *S. imperator* should be Acre River, opposite Bom Lugar in concordance with Cabrera (1958).

Geographic distribution

Based on vouchers and literature *Saguinus imperator* presents records throughout Brazilian states of Acre and Amazonas limited by the Purus and Acre rivers (Figure 10). In the state of Amazonas, *S. imperator* is limited by the confluence of Acre (left bank) and Purus (right bank) rivers as confirmed by the type-series and discussed by Hershkovitz (1979). Records for the species in Acre are based on specimens from Manoel Urbano and Rio Branco, and São Pedro River basin as observed by Izawa and Bejarano (1981). During analysis of material housed at the MPEG a specimen identified as *Midas imperator* (MPEG 264) has its provenience tagged as “Cobija Bolivia?”. The specimen was identified as *S. i. imperator* by Hershkovitz (1979) but it undoubtedly has a phenotype of *S. subgriseus*. Many primate surveys (e. g., Izawa and Bejarano 1981; Freese et al. 1982; Christen and Geissmann 1994; Buchanan-Smith et al. 2000) have reliably not recorded the species along the bank of Acre River. Indeed, Buchanan-Smith et al. (2000) indicated *S. imperator* in two places southern Acre River in Bolivia (Table I of authors) but they just stated: “Although locals also reported *Saguinus imperator* (presumably *S. i. imperator*) to occur at two sites – Buena Vista and Los Campos – they are considered to be rare, and there has been no previous report of them in the area”. Those records must be checked. All other records of Emperor tamarin along the south margin of Rio Acre, including Cobija, clearly present the phenotype of *S. i. subgriseus* (Figure 9). The southwestern limit of the species remains unknown.

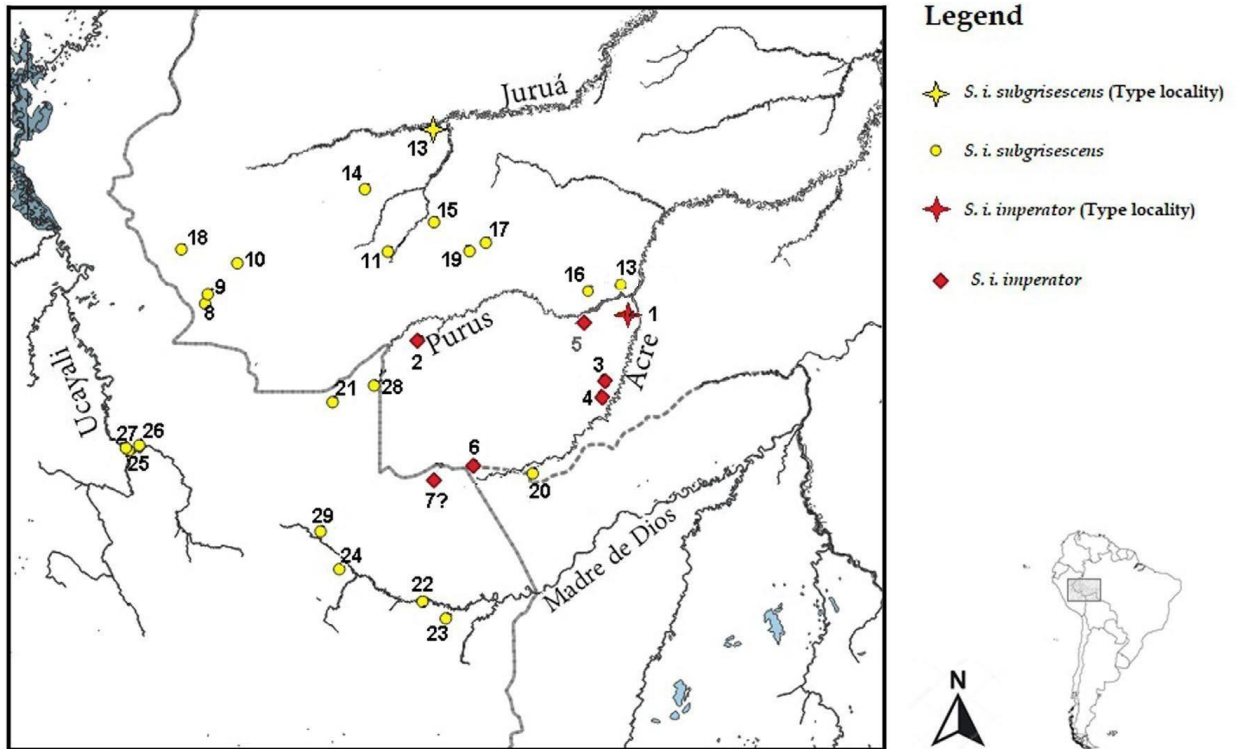


Figure 3. Map of distribution of the records of phenotypes of *S. i. imperator* and *S. i. subgriseus*. For the localities and the coordinates, see Appendix 1.

Saguinus subgriseus (Lönnerberg, 1940) new rank

Mystax imperator subgriseus Lönnerberg, 1940: 9. Description based on four specimens from Santo Antônio, left bank of Rio Eirú, near Rio Jurua, Amazonas. Holotype (Figure 3 - designation based on information extracted from museum tag): RNM 632525, adult male, skin and skull, collected by A. M. Olalla on September 25, 1936. Paratypes: RNM 612543 and RNM 612542 (adult females, skin and skull, collected by A. M. Olalla September 30, 1936), and RNM 612526 (adult male, skin and skull, collected by A. M. Olalla September 26, 1936). A complete synonymy has already been provided by Hershkovitz (1979) and Groves (2001).

Material examined (total 59): BOLIVIA: PANDO: Cobjia (?): MPEG: 264 (sn, sl). BRASIL: ACRE: Pedra Preta: MPEG: 736; MZUSP: 9967 (sn, sl); Seringal Oriente: MPEG 22965 (sn, sl), 735 (sn, sl); Poranga, Cruzeiro do Sul: MPEG 22964 (sn, sl); Alto Rio Juruá: MPEG: 1342 (sn), 23202 (sl); Feijó: MPEG 21848 (sn, sl). AMAZONAS: Santo Antônio, Rio Eiru: MZUSP 4806 (sn, sl), 4812 (sn), 4931 (sn, sl) (topotypes); MNRJ 5929 (sn,sl), 5930 (sn, sl) (topotypes); RNM, 612526, 612542, 632525, 632543 (sn, sl) (type- series); Santa Cruz, Rio Eiru: MZUSP 4864 (sn, sl), 4923 (sn, sl), 4925 (sn, sl), 4929 (sn), 4931 (sn, sl), 5012 (sn, sl), 5017 (sn, sl), 5023 (sn), 5024 (sn), 7115 (sn); Rio Jurupari: MPEG 21846 (sn), 21847 (sn), 21849 (sn); Rio Juruá: MZUSP 11386 (sn). PERU: UCAYALI: Atalaya, Rio Urubamba: AMNH 75918 (sn, sl), 75919 (sn, sl), 75920 (sn, sl), 75921 (sn, sl), 76009 (sn, sl), 76010 (sn), 76011 (sn, sl), 76012 (sn, sl), 76013 (sn), 76014 (sn, sl), 76015 (sn, sl), 76016 (sn, sl), 76017 (sn, sl), 76018 (sn, sl), 76019 (sn, sl), 147465 (sn); Rio Inuyo: AMNH 99307 (sn), 98299 (sn), 98300 (sn, sl); Rio Tambo: AMNH 99248 (sn), 147465 (sn); LORETO: Balta, Rio Curanja: MVZ 136568 (sn), 136569 (sn). MADRE DE DIOS: Zona Boca Amigo: FMNH 84232 (sn), 84234 (sn);

No locality: MPEG 22963 (sl).

Type locality and geographic distribution

Lönnberg (1940) indicated “Santo Antonio, western side of Rio Eiru near the confluence with Rio Juruá” as the provenience of material and in which the description *Mystax imperator subgrisescens* was based.

Saguinus subgrisescens occurs in the Brazilian states of Acre and Amazonas, Peruvian departments of Madre de Dios and Ucayali, and Bolivian department of Pando. In Bolivia (Figure 10). This species is recorded to the Muyumanu River basin, bordering Peru, south

Tahuamanu River, and in sites along the right (south) bank of Acre river (Izawa and Bejarano 1981; Buchanan-Smith et al. 2000), including Cobija. In Peru, there are records of *S. subgriseus* to localities along Madre de Dios and Manu rivers, in Curanja River (department of Ucayali), Atalaya, the mouth of Urubamba River, and Iñaperi (Encarnación and Castro, 1990); the western limit of the species seems to be the lowlands bordering the Fitzcarrald arch. In Brazil, *S. subgriseus* occurs along the right bank of upper Juruá River (eastern state of Acre and Envira River, municipalities of Feijó and Cruzeiro do Sul) and southwestern state of Amazonas, in Pauini (west bank of Purus River), the northernmost reliable limits of the species to date (Figure 9).

Acknowledgments

We thank very much for the curators and professionals of institutions whom sent us photographs or permitted to analyze specimens under their care: Juliana Gualda and Luis Fábio Silveira (MZUSP), Bruce D. Patterson (FMNH), João Alves Oliveira (MNRJ), Maria Nazareth F. da Silva (INPA), Ricardo Sampaio (CENAP, ICMBio), Daniela Kalthoff (NRM), and Nancy B. Simmons (AMNH). We kindly thank to Dione Seripierre for sending us data of original field report from Acre expedition by P. E. Vanzolini. We are in debt with Fabrício R. Santos for permit the molecular analysis at the LBEM-UFMG. This project was partially funded by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - process 304907/2019-7)

References

- Ackermann RR, Cheverud J M (202) Discerning evolutionary processes in patterns of tamarin (genus *Saguinus*) craniofacial variation. *American J Primat* 117:260– 271.
- Araripe J, Tagliaro CH, Rêgo PS, Sampaio I, Ferrari SF, Schneider H (2008) Molecular phylogenetics of large-bodied tamarins, *Saguinus* spp. (Primates, Platyrrhini). *Zool Scripta* 7:461–467.
- Castresana J (2000) Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Mol. Biol. Evol.* 17:540–552.
- Lopes MAOA, Rehg JA (2003) Observation of *Callimico goeldii* with *Saguinus imperator* in the Serra do Divisor National Park, Acre, Brazil. *Neotr. Prim* 11:181–183.
- Baker R. J. & Bradley R. D. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy* 87: 643-662.
- Bicca-Marques, J. C.; Calegari-Marques, C., Farias, E. M. P., Azevedo, M. A. O. & Santos, F. G. A. Medidas morfológicas de *Saguinus imperator imperator* e *Saguinus fuscicollis weddelli* (Callitrichidae, Primates) em ambiente natural. In. SOUSA, M. B. C. E MENEZES, A. A. L. (Org.) *A Primatologia no Brasil*, v. 6, Editora Universitária - Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 1997.
- Bradley R. D & Baker R. J. 2001. A test of the genetic species concept: Cytochrome-*b* sequences and mammals. *Journal of Mammalogy* 82: 960-973.
- Buchanan-Smith HM, Hardie SM, Cáceres C, Prescott MJ (2000). Distribution and forest utilization of *Saguinus* and other primates of the Pando Department, northern Bolivia. *Int J Primat.* 21: 353- 379.
- Buckner J. C., Alfaro J. W. L., Rylands A. B. & Alfaro, M. E. 2015. Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 413-425.
- CABRERA, A. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Natur.* "Bernardino Rivadavia", *Ciencia Zoologica*, v. 4, p. 1-307, 1958.
- Cadima J. F. C. L.; Jolliffe I. T. Size- and Shape-Related Principal Component Analysis. *Biometrics*, v. 52, p. 710-716, 1996.
- Canavez F. C., Moreira M. A. M., Ladanky J. L., Pissinatti P. P. & Seuánez H. N. 1999.

Molecular phylogeny of New World primates (Platyrrhini) based on $\beta 2$ - Microglobulin DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 74-82.

Carvalho, C. T. de. Alguns mamíferos do Acre ocidental. *Bol. . Museu Paraense Emilio Goeldi, Zoologia*, v. 6, v. 1-22, 1957.

Carvalho, C. T. Lectótipos e localidades das espécies de Goeldi (Primates, Carnívora e Rodentia). *Rev. Bras. Biol.*, v. 19, n. 4, p. 459-461, 1959.

Costa-Araújo, R., Melo, F. R., Canale, G. R., Hernández-Rangel, S. M., Messias, M. R., Rossi, R. V., Silva, F. E., Silva, M. N. F., Nash, S. D., Boubli, J. P., Farias, I. P., and T. Hrbek. 2019. The Munduruku marmoset: a new monkey species from southern Amazonia. *PeerJ* 7:e7019.

Christen, A., Geissmann, T. A primate survey in northern Bolivia, with special reference to Goeldi's monkey, *Callimico goeldii*. *Int. J. Primatol.*, v. 15, p. 239–274, 1994.

Cropp S. J., Larson A. & cheverud J. M. 1999. Historical biogeography of tamarins, genus *Saguinus*: the molecular phylogenetic evidence. *American Journal of Physical Anthropology* 108: 65-89

Cruz Lima, E. Mamíferos da Amazônia. Introdução geral e primatas. *Contribuições do Museu Paraense Emilio Goeldi de História Natural e Etnografia*, p. 1-274, 1945.

Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of Linnean Society* 85: 407-415. De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56: 879-886.

Elliot, D. G.. A review of the primates – vol. 1. American Museum of Natural History, New York, 1913.

Encarnación, F.; Castro, N. Informe preliminar sobre censo de primates no humanos en el sur oriente peruano: Iberia e Iñapari (Departamento de Madre deDios), 1978. In: Sommo M. M. (Org.), *La Primatología en el Perú. Proyecto Peruano de Primatología*, p. 57-67. Lima, 1990.

Ferrari, S.F. & Lopes, M.A. 1992. A new species of marmoset, genus *Callithrix* Erxleben 1777 (*Callitrichidae*, *Primates*) from western Brazilian Amazonia. *Goeldiana Zoologia*, 12: 1-3.

Ferrari, S. F., Sena, L., Schneider, M. P. C., and J. S. Silva-Jr. 2010. Rondon's marmoset, *Mico*

rondoni sp. n., from southwestern Brazilian Amazônia. International Journal of Primatology 31:693–714.

Freese, C., Heltne, P., Castro, P. N., Whitesides, G. Patterns And Determinants Of Monkey Densities In Peru And Bolivia With Notes On Distributions. Int. J. Primatol. V. 3, P. 53–90, 1982.

Garbino G. S. T., Casali D. M., Nascimento F. O & Serrano-Villavicencio J. E. 2019. Taxonomy of the pygmy marmoset (*Cebuella* Gray, 1866): geographic variation, species delimitation, and nomenclatural notes. Mammalian Biology 95: 135-142.

Garbino G. S. T. & Matins-Júnior A. M. G. 2018. Phenotypic evolution in marmoset and tamarin monkeys (Cebidae, Callitrichinae) and a revised genus-level classification. Molecular Phylogenetics and Evolution 118: 156-171.

Gippoliti S., Cotterill F. P. D. & Groves C. P. 2013. Mammal taxonomy without taxonomists: a reply to achos and Lovari. Hystrix 24: 145-147.

Goeldi, E. A. On some new and insufficiently known species of marmoset monkeys from the Amazonian region. Proc. Zool. Soc. London, p. 88-99, 1907.

Gregorin R. & Vivo, M. 2013. Revildation of *Saguinus ursula* Hoffmannsegg (Primates: Cebidae: Callitrichinae). Zootaxa 3721: 172-182.

Groves C. Primate Taxonomy. Smithsonian Institution Press, Whashington DC, 350 p.

Groves C. 2004. The what, why and how of primate taxonomy. Int. J. .Primat. v. 25, p. 1105-1126.

Groves C. 2012. Species concept in Primates. American Journal of Primatology 74: 687-691.

Groves C. 2012. Species concept in Primates. American Journal of Primatology

Hershkovitz, P. Living New World Monkeys (Platyrrhini). Vol. 1, The Chicago University Press, Chicago, 1977.

- Hershkovitz, P. Races of the emperor tamarin, *Saguinus imperator* Goeldi (Callitrichidae, Primates). *Primates*, v. 20, n. 2, p. 277–287, 1979.
- Isaac NJB, Mallet J, Mace GM (2004) Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *TREE* 19
- Izawa, K., And Bejarano G. Distribution ranges and patterns of nonhuman primates in Western Pando, Bolivia. *Kyoto Univ. Overseas Res. Rep. New World Monkeys*, p.1–12 1981.
- Jacobs, S.C., Larson, A. & Cheverud, J.M. (1998) Phylogenetic relationships and orthogenetic evolution of coat color among tamarins (genus *Saguinus*). *Systematic Biology*, 44, 5153–4532.
- Katoh K, Rozewicki J, Yamada KD (2017) MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, bbx108.
- Kumar S, Steche, G, Li M, Knyaz C, Tamura K (2018) MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Mol. Biol. Evol.* 35(6):1547–1549. Lönnberg E (1940) Notes on marmosets. *Ark Zool* 32A:1–22,.
- Lanfear, R., Frandsen, P.B., Wright, A.M., Senfeld, T. & Calcott, B. (2017) PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 34, 772–773. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>.
- Matauschek, C., Roos, C., Heymann, E.W. Mitochondrial phylogeny of tamarins (*Saguinus*, Hoffmannsegg 1807) with taxonomic and biogeographic implications for the *S. nigricollis* species group. *Am. J. Phys. Anthropol.* V. 144, p. 564–574, 2011.
- Mittermeier, R. A., Schwarz, M., and J. M. Ayres. 1998. A new species of marmoset, genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates) from the Rio Maués region, State of Amazonas, central Brazilian Amazônia. *Goeldiana Zoologia* 14:1–17.
- Moore, A.J. & Cheverud, J.M. Systematics of the *Saguinus oedipus* Group of the Bare-Face Tamarins: Evidence From Facial Morphology. *Am. J. Phys. Anthropol.* 89:73–84. 1992.
- Natori M. 1986. Interspecific relationships of *Callithrix* based on the dental characters. *Primates* 27: 321–336.

Natori M. & Hanihara T. 1988. An analysis of interspecific relationships of *Saguinus* based in cranial measurements. *Primates* 29: 255-262.

Natori M. & Hanihara T. 1992. Variations in dental measurements between *Saguinus* species and their systematic relationships. *Folia Primatologica* 58: 84-92.

Padial, J.M., A. Miralles, I. De La Riva, M. Vences. 2010. The Integrative Future Of Taxonomy. **Frontiers In Zoology** 7: E16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>

Paynter, R. A., Jr; Ornithological Gazetteer Of Bolivia. Museum Of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, 1992.

Paynter, R.A.; Traylor, M. A. Jr. Ornithological Gazetteer Of Brazil. Harvard, Harvard College, 1991.

Perelman P., Warren E. J., Roos C., Seuánez H., Horvath J. E., Moreira M. A. M., Kessing B., Pontius J., Roelke M., Rmpler Y., Schneider M. P. C., Silva A., O'Brien S. J. & Pecon-Slatery J. 2011. A molecular phylogeny of living primates. *PloS genetics* 7:e1001342. Doi 10.1371/journal.pgen.1001342.

PINNA, M. C. C. 1999. Species concepts and phylogenetics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, v. 9, p. 353-373.

Rambaut A., Suchard M.A., Drummond A. J. (2018) Tracer v1.7.1: Molecular evolution, phylogenetics and epidemiology. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.

Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard, and J.P. Huelsenbeck. (2012) MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Syst. Biol.* 61:539- 542.

Roosmalen M. G. M., v. & Roomalen, T., v. 2003. The description of a new marmoset genus, *Callibella* (Callitrichinae, Primates), including its molecular phylogenetic analysis. *Neotropical Primates* 11: 1-10.

Rylands A. B., Coimbra-Filho A. F. & Mittermeier R. A. 1993. Systematics, geographic distribution, and some notes of the conservation status of the Callitrichidae. In: Groves C. 2012. Species concept in Primates. American Journal of Primatology

Rylands A. B. (ed.) Marmosets and Tamarins: Systematics, Behavior, and Ecology. Oxford University, Oxford. Pp11-77.

Rylands, A. B., Heymann E. W., Alfaro J. L., Buckner J. C., Roos C., Matauschek C., Boufford J. P., Sampaio R. & Mittermeier R. A. (2016) Taxonomic review of the New World tamarins (Primates: Callitrichidae). Zoological Journal of the Linnean Society 177: 1003-1028
Sambrook, J., Russel, D.W. (2001) Molecular Cloning: A Laboratory Manual. CSH Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY.

Sampaio R., Röhe F. & Rylands A. B. 2018. Diversity of Primates and other mammals in the middle Purus basin in the Brazilian Amazon. Mammalia. DOI: 10.1515/mammalia-2016-0136.
<http://dx.doi.org/10.1515/mammalia-2016-0136>

Santos Júnior, J.E., Santos, F.R. & Silveira, F.A. (2015) Hitting an unintended target: Phylogeography of *Bombus brasiliensis* Lepeletier, 1836 and the first new Brazilian bumblebee species in a century (Hymenoptera: Apidae). PLoS One, 10, e0125847.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125847>

Silva Júnior, J. S. Especiação nos macacos-pregos e caiararas, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae). Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2000 (Tese de Doutorado).

Sneathlidge E. 1908. Sobre uma collecção de aves do rio Purús. Boletim do Museu Goeldi de Historia Natural e Ethnographia 5: 43-78.

Stephéns, L.; Traylor, M. A. Jr., Ornithological Gazetteer Of Peru. Cambridge, 1983.

Tagliaro C. H., Schneider H., Sampaio I., Schneider M. P. C., vallinoto M. & Stanhope M. 2005. Molecular phylogeny of the genus *Saguinus* (Platyrrhini, Primates) based on the ND1 mitochondrial gene and implication for conservation. Genetics and Molecular Biology 28: 46-53.

Terborgh, J. W.; Fitzpatrick, J. W.; Emmons, L. Annotated checklist of bird and mammal species of Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. *Fieldiana (Zoology)* new series, 21, 1984.

Thorington R. W., Jr. 1988. \taxonomic stratus of *Saguinus tripartitus* (Milne-Edwards, 1878). *American Journal of Primatology* 15: 367-371.

Vaidya G., Lohman D.J., Meier R. (2011) SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics*. 27:171–180.

Vallinoto M., Araripe J., Rego P. S., Tagliaro C. H., Sampaio I. & Schneider H. 2006. Tocantins river as an effective barrier to gene flow in *Saguinus niger* populations. *Genetics and Molecular Biology* 29: 215-219.

Vanzolini, P. E. A Supplement To The Ornithological Gazetteer Of Brazil. Museu De Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1992.

Zachos F. E. 2016. Tree thinking and species delimitation: guidelines for taxonomy and phylogenetic terminology. *Mammalian Biology* 81: 185-188.

Zachos F. E. 2018. (New) Species concepts, species delimitation and the inherent limitations of taxonomy. *Journal of Genetics*. Doi: 10.1007/s12041-018-0965-1

Appendix 1 – Records of *S. imperator* and *S. subgriseus* based on studied specimens, except literature as indicated in parenthesis. Geographical coordinates and elevation are provided as possible. Map with localities in Fig. 9.

Saguinus imperator: BRASIL: 1) Monte Verde, mouth of Acre River (opposite side of Acre River), type-locality (08°43'S, 67°20'W, 99 m) (see Hershkovitz 1979); 2) Manoel Urbano (08°53'S, 69°19'W, 100 m); 3) Rio Branco (09°58'S, 67°48'W, 60 m);

4) Parque

Zoobotânico da Universidade Federal do Acre (09°56'S, 67°52'W - Bicca- Marques et al. 1997);

5) 6) Rio São Pedro (10°55'S, 69°28'W - Izawa and Bejarano 1981). PERU:

7) Right margin Acre River (record needs confirmation) (11°06'S, 69°57'W -Izawa and Bejarano 1981).

Saguinus subgriseus: BRASIL: 8) Pedra Preta, near Taumaturgo (08°55'S, 72°48'W, 200 m); 9) Seringal Oriente (08°48'S, 72°46'W, 200 m); 10) Igarapé Porangaba (08°48'S, 72°46'W); 11) Feijó (08°16'S, 70°31'W, 153 m); 12)

Monte Verde, upper Rio Purus (08°47'S, 67°25'W); 13) Santo Antônio, Rio Eiru, (type-locality - 06°41'S, 69°53'W, 130 m); 14) Santa Cruz, Rio Eiru (07°30'S, 70°49'W, 130 m); 15) Rio Jurupari (07°54'S, 69°57'W, 150

m); 16) Reserva Extrativista Arapixi (05°83'S, 67°49'W) (Sampaio et al., 2018), 18);

17) Pauini (07°42'S, 66°58'W). 18) Parque Nacional Serra do Divisor (08°16'S, 60°31'W); 19)

Rio Paiuni (08°09'S, 69°18'W); BOLÍVIA: 20) Rio Muyumanu (11°31'S, 69°03'W)

(Buchanan-Smith et al. 2000). PERU: 21) Balta, Rio Curanja (10°08'S, 71°13'W, 300 m); 22)

Estação Biológica de LosAmigos (12°34'09"S, 70°06'W) (Matauschek, 2011); 23 Zona Boca

Amigo (12°36'S, 70°06'W); 24) “Altamira”, Rio Manu (12°12'S,

71°08'W, 400 m); 25)

Atalaya, mouth of Rio Urubamba (10°42'25"S, 73°45'W, 220 m); 26) Rio Inuya (10°40'S,

73°37'W, 228 m); 27) Rio Tambo (10°42'S , 73°47'W, 250 m); 28)

Rio La Novia

(12°34'09"S, 70°06'W, 259 m); 29) Estação Biológica Chocha Cashu (11°44'S, 71°22'W, 400 m - Terborgh 1984).

CAPÍTULO 3

Filogenia Morfológica de *Saguinus Hoffmannsegg*, 1807 (Primates, Callithrichidae)

Daysa Athaydes
Renato Gregorin
Fernando Perini
Cayo Dias
Daniel Casali



Filogenia Morfológica de *Saguinus* Hoffmannsegg, 1807 (Primates, Callithrichidae)

INTRODUÇÃO

O gênero *Saguinus* Hoffmannsegg, 1807 constitui um grupo de primatas sul-americanos (clado Platyrrhini), pertencentes à família Callitrichidae Thomas, 1903, que conta atualmente com 33 táxons reconhecidos. Suas espécies ocorrem em florestas tropicais da América do Sul, tendo distribuição desde o Panamá até a Bolívia, incluindo a região Norte do Brasil (Rylands, 2016).

A primeira tentativa de estabelecimento das relações evolutivas das espécies do gênero *Saguinus* utilizando caracteres morfológicos foi realizada por Hershkovitz (1977), com base em diferenças nos padrões de pelagem. As espécies foram inicialmente separadas em três grupos: os “hairy-faced” (faces-peludas), “mottled-faced” (faces-manchadas) e os “bare-faced” (faces-nuas). Os primeiros abrangeriam três subgrupos: 1. grupo *S. nigricollis* que incluiria, de acordo com Hershkovitz (1977), as espécies consideradas por ele “mais primitivas” (*S. nigricollis* e *S. fuscicollis*); 2. um segundo grupo de saguis-bigodudos, com cobertura circumbuccal de pêlos brancos, que seria uma especialização do grupo *S. nigricollis* e conteria três espécies, *S. mystax*, *S. labiatus* e *S. imperator* e; 3. um terceiro grupo, contendo uma única espécie, *S. midas*, que seria outro desdobramento do estoque ancestral do grupo *S. nigricollis*. Os saguis “mottled-faced” incluiriam apenas a espécie *S. inustus* e, finalmente, os saguis “bare-faced” compreenderia os grupos *S. bicolor* e *S. oedipus*. A maioria desses grupos teve seu monofiletismo confirmado posteriormente em estudos moleculares, com exceção de *S. inustus*, que passou a ser incluído no grupo *S. mystax* (Cropp et al., 1999; Boubli et al., 2015; Buckner et al., 2015; Athaydes et al. 2021).

Diferentes tipos de caracteres morfológicos têm sido utilizados em estudos taxonômicos e filogenéticos em mamíferos. Em primatas em geral, e Platyrrhini em particular, a utilização da pelagem para a proposição de hipóteses evolutivas é altamente difundida (Hershkovitz, 1977; 1987; 1988; Garbino et al. 2015), inclusive para delimitação de espécies (Hershkovitz, 1977; 1983; Röhe et al, 2009; Gregorin e De Vivo, 2013 Garbino et al. 2019). Apesar disso, caracteres de pelagem nem sempre apresentam sinal filogenético, como pode ser observado, por exemplo, nos casos em que as hipóteses evolutivas de Hershkovitz (1977) baseadas em caracteres de pelagem são refutadas por filogenias que utilizam uma variedade maior de fontes de dados (e.g. Athaydes et al., 2021).

Herskovitz (1968) propôs uma hipótese baseada no Princípio do Metacromismo, em que a evolução da coloração da pelagem e tegumento dos mamíferos segue uma progressão direcional de desenvolvimento que seria em grande parte independente da seleção natural, o que caracterizaria seu caráter ortogenético, algo que era mais difundido à época da publicação. Além disso, o Princípio do Metacromismo apregoa que mudanças de cor dos pêlos seguiriam um caminho ordenado começando com bandeamento agouti como o estado primitivo e terminando com uma perda completa de pigmento (“bleaching”) com pelagem branca. Os estágios intermediários seriam a saturação de feomelanina (coloração vermelha, alaranjada, castanho) ou eumelanina (coloração enegrecida, marrom escuro, cinza). Outra premissa do metacromismo é que a mudança seria unidirecional, ou seja, uma vez alcançado um estágio não haveria mais reversão. Desta forma, os pêlos e a pelagem branca seriam sempre o estado mais derivado da série de transformação (Herskovitz, 1968).

Embora estudos pioneiros de filogenia molecular em *Saguinus*, como o de Jacobs et al. (1995), sejam condizentes com a sequência de mudanças de cor observadas por Herskovitz (1968, 1977) no gênero, estudos posteriores de reconstrução da cor da pelagem não suportam a teoria do metacromismo (Mundy e Kelly, 2001), tanto em termos de série de transformação como na reversão dos estados. Portanto, a realização de análises que comportem caracteres morfológicos de pelagem ainda é necessária para que possamos avaliar sua evolução ao longo dos táxons de mamíferos ou o seu papel na obtenção de informações a respeito da evolução de primatas.

De uma forma geral, o crânio tem sido a maior fonte de dados para estudos de evolução morfológica em mamíferos (Cheverud, 1982; Marroig e Cheverud, 2001; Ackermann e Cheverud, 2004). Dois motivos são geralmente citados para a utilização dessa estrutura: primeiramente, o crânio é formado por diversos ossos, o que permite uma riqueza de dados morfológicos discretos pelos encontros entre suturas, localização de forâmens, ou áreas de inserção muscular (Elbroch, 2006); segundo, esses ossos são majoritariamente homólogos entre praticamente todos os mamíferos, permitindo comparações em larga escala (Smith, 1996; Elbroch, 2006). Toda essa complexidade observada nos crânios de mamíferos permite explorar uma ampla diversidade de aspectos vinculados à sua evolução (Cheverud, 1995; Ackermann e Cheverud, 2004; Marroig e Cheverud, 2005; Marroig et al., 2009; Porto et al., 2009).

No entanto, em contraste com outros grupos de mamíferos, o uso do crânio em estudos filogenéticos em primatas é relativamente escasso, quando comparado com outras fontes de caracteres morfológicos, como características externas. Análises morfológicas detalhadas sobre a evolução craniana em *Saguinus* foram realizadas por Hershkovitz (1977), Natori (1986 e 1988), Nogami & Natori (1986), Moore e Chernerud (1992) e Cheverud (1996).

Em sua descrição comparativa das espécies de *Saguinus*, Hershkovitz (1977) define como caráter diagnóstico craniano do gênero a arcada dentária em forma de “U”. Hershkovitz (1977) também considera que os crânios de *Saguinus* são bastante conservados em relação aos outros gêneros de Callitrichidae, mas é possível diferenciá-los de, por exemplo, *Leontopithecus* pela menor complexidade do seio esfenoidal (Figura 1).

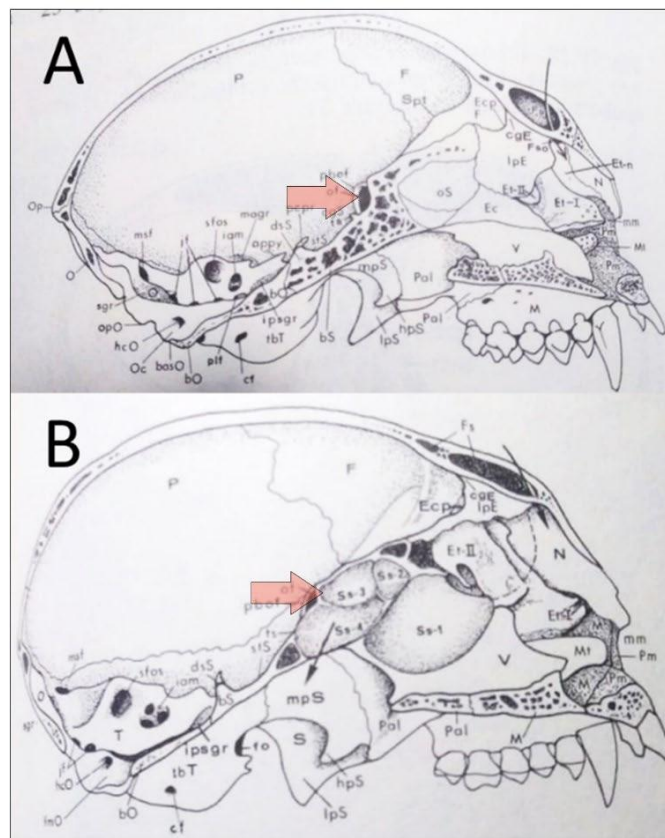


FIGURA 1. REPRODUÇÃO DAS ILUSTRAÇÕES DE HERSHKOVITZ (1977), EVIDENCIANDO A DIFERENÇA DE COMPLEXIDADE DO SEIO ESFENOIDAL (INDICADO PELAS SETAS), QUE É SIMPLES EM *SAGUINUS* (A) E SUBDIVIDIDO EM *LEONTOPITHECUS* (B).

Jacobs et al. (1995) ilustraram as relações baseadas em dados morfológicos anteriormente propostas por Hershkovitz (1977), Hanihara e Natori (1987), Natori e Hanihara (1988), Cheverud e Moore (1990, 1992) na filogenia mostrada na Figura 2. Através dos dados morfológicos, esses estudos resultaram no grupo *S. nigracollis* associado aos grupos *S. bicolor*

e *S. midas*. O grupo *S. mystax* não foi recuperado com a inclusão de *S. inustus*, contrastando com estudos moleculares recentes (Buckner et al., 2015, Athaydes et al, 2021) e também com a filogenia morfológica obtida em Athaydes et al. (2021). No entanto, o monofiletismo do grupo *S. oedipus* é suportado com o uso dos caracteres morfológicos.

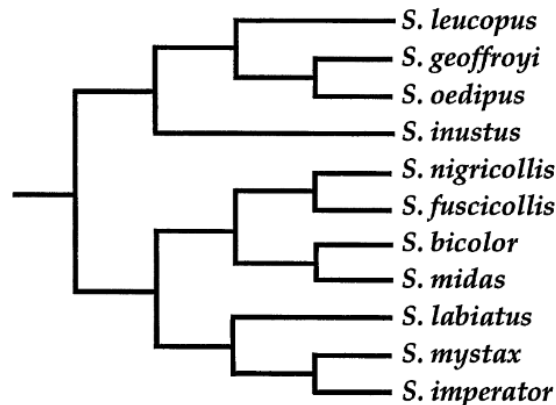


FIGURA 2. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DE *SAGUINUS* BASEADAS EM DADOS MORFOLÓGICOS ANTERIOREMENTE PROPOSTAS POR HERSKOVITZ (1977), HANIHARA E NATORI (1987), NATORI E HANIHARA (1988), CHEVERUD E MOORE (1990, 1992) NO TRABALHO DE JACOBS ET AL. (1995)

Através da análise por parcimônia com dois marcadores mitocondriais, Cropp et al. (1999) obtiveram a filogenia mostrada na Figura 3, onde a espécie *S. inustus* já aparece como grupo irmão do grupo *S. mystax*. Novamente, é recuperado o monofiletismo do grupo *S. oedipus*, sendo *S. geoffroyi* e *S. oedipus* espécies irmãs (como já ocorria em estudos morfológicos já citados anteriormente), assim como as espécies *S. midas* e *S. bicolor*.

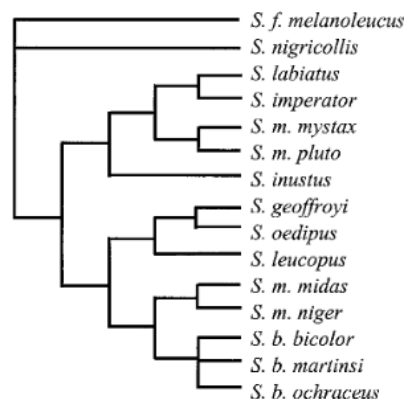


FIGURA 3. FILOGENIA MAIS PARCIMONIOSA DE *SAGUINUS* OBTIDA POR CROPP ET AL. (1999) PELA ANÁLISE DE DADOS CONTENDO AS SEQUÊNCIAS DE 2 GENES MITOCONDRIAIS (CYTB E DLOOP).

Tagliaro et al. (2005) obtiveram uma filogenia de *Saguinus* a partir da análise de um gene mitocondrial (ND1). Os métodos usados foram máxima parcimônia, *neighbor joining*, e máxima verossimilhança. O consenso da filogenia obtida através desses três métodos é mostrado na Figura 4. A amostragem utilizada por esses autores foi reduzida tanto no número de espécies utilizadas, quanto na amostragem intraespecífica, o que torna os seus resultados pouco esclarecedores.

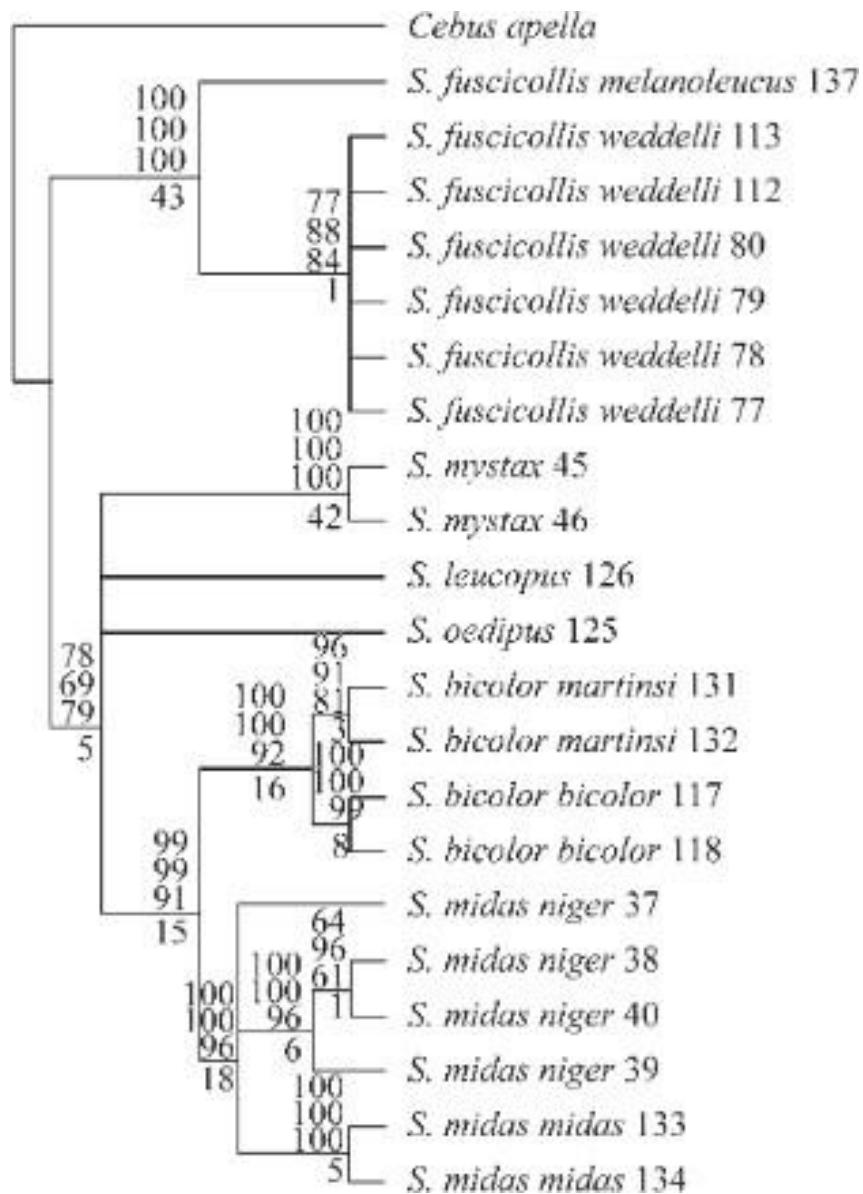


FIGURA 4. CONSENSO DAS FILOGENIAS DE *SAGUINUS* OBTIDAS A PARTIR DAS ANÁLISES DE MÁXIMA PARSIMÔNIA, *NEIGHBOR JOINING*, E MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA COM O GENE MITOCONDRIAL ND1. RESULTADO DE TAGLIARO ET AL., (2005)

Em 2015, Buckner et al. utilizaram 10 marcadores moleculares para obtenção de uma filogenia para Callitrichidae (Figura 5), com implicações nas relações filogenéticas para o gênero *Saguinus*, incluindo o monofiletismo do grupo *S. nigricollis* e do clado formado pelo restante das espécies de *Saguinus*. Também é recuperado o monofiletismo dos outros grupos tradicionais de *Saguinus* (*S. mystax*, *S. midas*, *S. bicolor*, *S. oedipus*) e *S. inustus* aparece como integrante do grupo *S. mystax*.

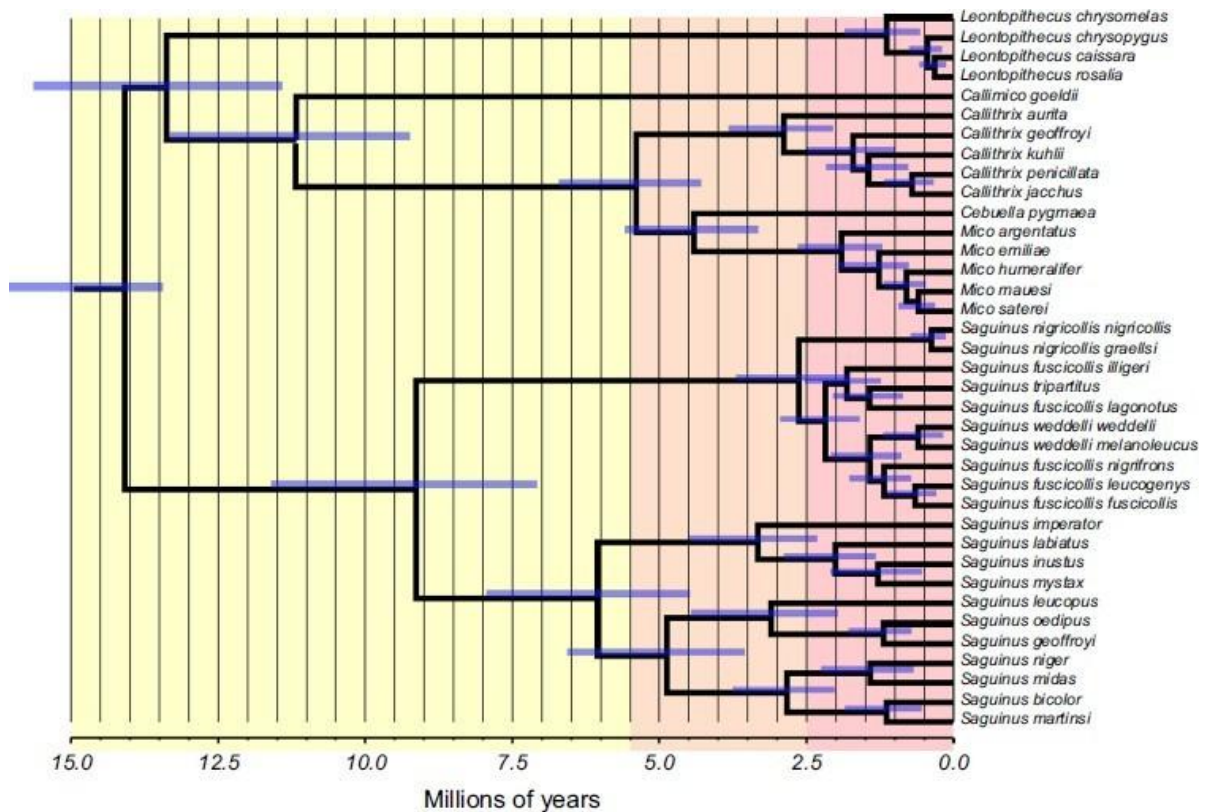


FIGURA 5. FILOGENIA DE CALLITRICHIDAE OBTIDA POR BUCKNER ET AL. (2015) EM UMA ANÁLISE A PARTIR DE 10 MARCADORES MOLECULARES.

As relações internas obtidas por Athaydes et al. (2021), a partir da utilização de 63 marcadores moleculares, entre nucleares e mitocondriais, diferenciam das de Buckner (2015) nos seguintes aspectos específicos: a topologia interna do grupo *S. mystax*, que em Buckner (2015) mostra *S. inustus* como grupo irmão de *S. mystax*, enquanto que em Athaydes et al. (2021) recupera *S. mystax* como grupo irmão de *S. labiatus*. Os grupos *S. oedipus* e *S. midas* são grupos irmãos em Athaydes et al. (2021), com o grupo *S. bicolor* externo a esse último clado, enquanto que em Buckner (2015) os grupos *S. midas* e *S. bicolor* são grupos irmãos (Figura 6). No entanto, em Athaydes et al. (2021), as análises eram focadas nas relações internas

do grupo *S. mystax* e muitas espécies, como *S. leucopus*, integrante do grupo *S. oedipus*, não foram incluídas, podendo ter implicações para as relações mais abrangentes do gênero *Saguinus*.

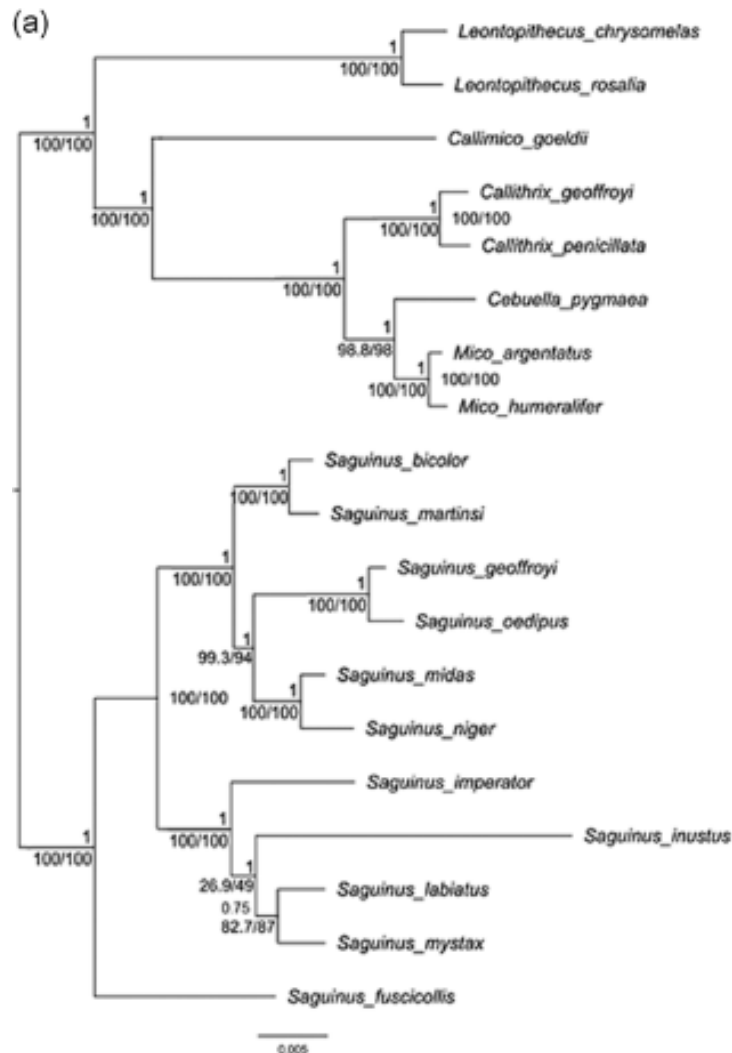


FIGURA 6. FILOGENIA MOLECULAR OBTIDA POR ATHAYDES ET AL (2021) A PARTIR DA ANÁLISE BAYESIANA DE 63 MARCADORES MOLECULARES, PARA O GÊNERO *SAGUINUS*.

Natori (1988) elaborou uma filogenia morfológica de *Saguinus*, descrevendo alguns caracteres cranianos e dentários e estabelecendo, a partir de sua matriz, hipóteses para a evolução desses caracteres em Callitrichidae (Figura 7). No entanto, essas propostas não apresentam boa resolução para grande parte do gênero. Ela recuperou o grupo *S. mystax* conforme definido por Hershkovitz (1977), em uma politomia com as espécies do grupo *S.*

nigricollis. Apesar da baixa resolução da árvore obtida, o estudo de Natori (1988) representa uma das poucas reconstruções filogenéticas utilizando dados morfológicos para espécies de *Saguinus*, servindo de fundamento para estudos posteriores.

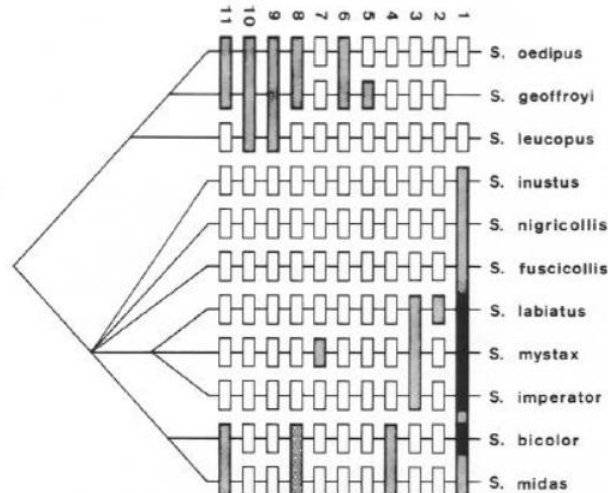


FIGURA 7. FILOGENIA DO GÊNERO *SAGUINUS* OBTIDA PELO TRABALHO DE NATORI (1988) POR MEIO DE CARACTERES DENTÁRIOS E CRANIANOS.

Estudos cranianos em *Saguinus* são escassos de uma maneira geral. Cheverud (1996), em uma análise morfológica craniana comparativa entre *S. fuscicollis* e *S. oedipus*, ilustrou algumas diferenças cranianas notáveis entre as duas espécies, conforme mostrado na Figura 8. A face de *Saguinus oedipus* foi descrita como sendo prognata ou alongada, o que serviria para o alargamento da abertura bucal de modo a aprimorar a apreensão de porções maiores de alimentos. De acordo com o autor, a seleção diferencial que teria produzido diferenças entre os crânios de *S. oedipus* e *S. fuscicollis* sugeriria a tendência de um aumento da eficiência da mastigação com uma dentição mais anterior e uma abertura bucal maior. Ele também afirma que os indicadores de um músculo temporal anterior avantajado são também vistos em espécies relacionadas com *S. oedipus*, como *S. geoffroyi* e *S. leucopus*, mas não em outras espécies do mesmo clado, conforme observou Hershkovitz (1977). Isso parece indicar a ocorrência de seleção para aprimoramento da eficiência da preparação da comida pelos dentes incisivos na origem do grupo *S. oedipus* dentro de *Saguinus* (Cheverud, 1996). No entanto, o estabelecimento dessas tendências evolutivas em direção ao prognatismo em *S. fuscicollis* requereria uma amostragem bem mais extensa e um contexto filogenético.

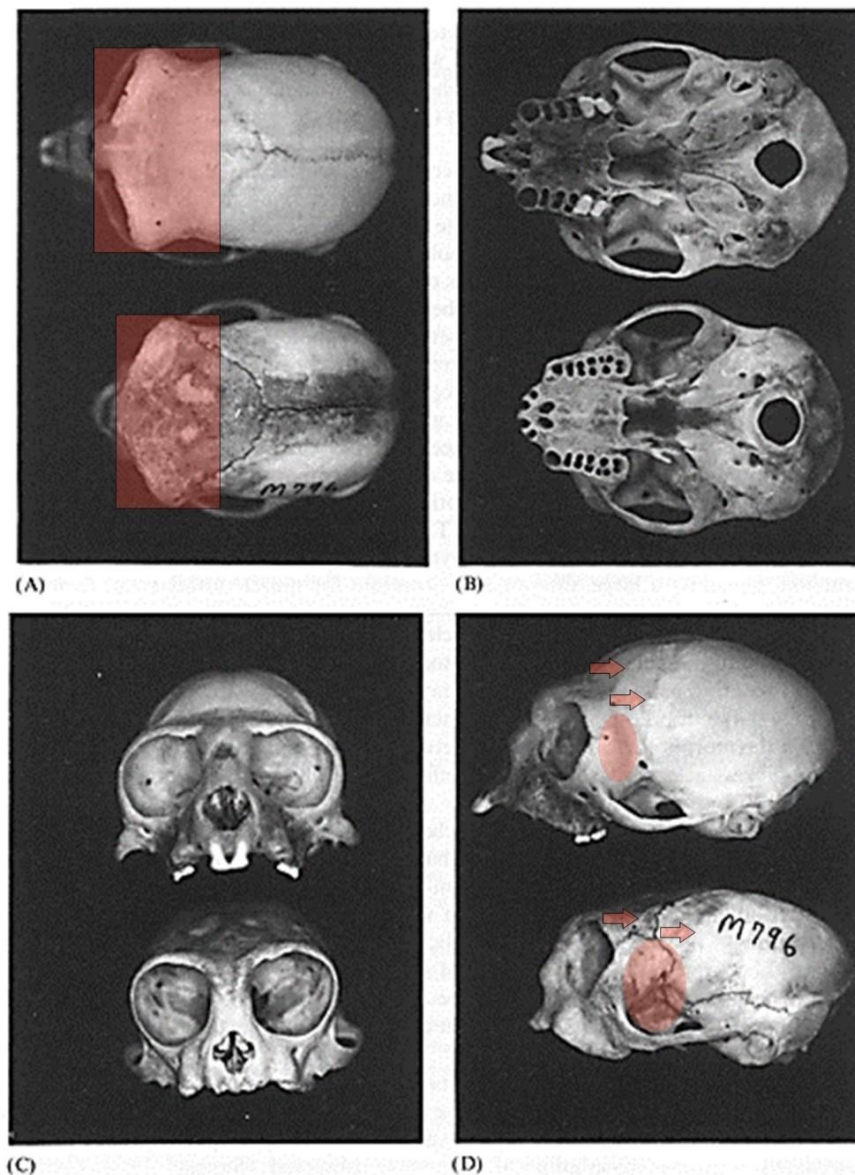


FIGURA 8. FOTOS RETIRADAS DO TRABALHO DE CHEVERUD (1996), ILUSTRANDO AS DIFERENÇAS OBSERVADAS ENTRE AS ESPÉCIES *S. OEDIPUS* (CUJOS CRÂNIOS SÃO MOSTRADOS NA PARTE SUPERIOR NAS FIGURAS 3.A, 3.B, 3.C E 3.D) E *S. FUSCICOLLIS* (CUJOS CRÂNIOS SÃO MOSTRADOS NA PARTE INFERIOR NAS FIGURAS 3.A, 3.B, 3.C E 3.D), INCLUINDO UM GRANDE NEUROCRÂNIO ANTERIOR PARA FIXAÇÃO DO MÚSCULO TEMPORAL ANTERIOR (3.A), POSICIONAMENTO ANTERIOR DAS LINHAS TEMPORAIS (EM 3.D., ONDE AS SETAS INDICAM AS LINHAS TEMPORAIS), UMA AMPLA FOSSA TEMPORAL ANTERIOR (ÁREAS HACHURADAS EM VERMELHO EM 3.D.) E UMA UNIÃO ANTERIOR DAS LINHAS TEMPORAIS PARA FORMAR UMA CRISTA SAGITAL ANTERIOR EM *S. OEDIPUS* (3.D.). OS DESTAQUES EM VERMELHO FORAM ACRESCENTADOS NESTE TRABALHO.

Em um dos poucos estudos filogenéticos utilizando dados morfológicos para o gênero, Athaydes et al. (2021) revelaram sinapomorfias morfológicas para o grupo *S. mystax*, incluindo *S. inustus* pela primeira vez. As sinapomorfias morfológicas se referem à morfologia dentária e também à posição da sutura jugal-maxilar. Ainda assim, a peculiaridade morfológica de *S. inustus* foi mencionada por esses autores, já que foram encontradas seis autapomorfias da espécie, o que poderia justificar a separação dessa espécie

de todos os demais grupos de *Saguinus* por Hershkovitz (1977). Ainda que Athaydes et al. (2021) tenham encontrado sinapomorfias inéditas para o grupo *S. mystax*, sua análise baseada somente em dados morfológicos não foi suficiente para esclarecer as relações internas no grupo (Figura 9). Outra limitação desse estudo é que a utilização de caracteres morfológicos se limitou em grande medida às espécies integrantes do grupo *S. mystax*, que consistia no foco da análise desses autores.

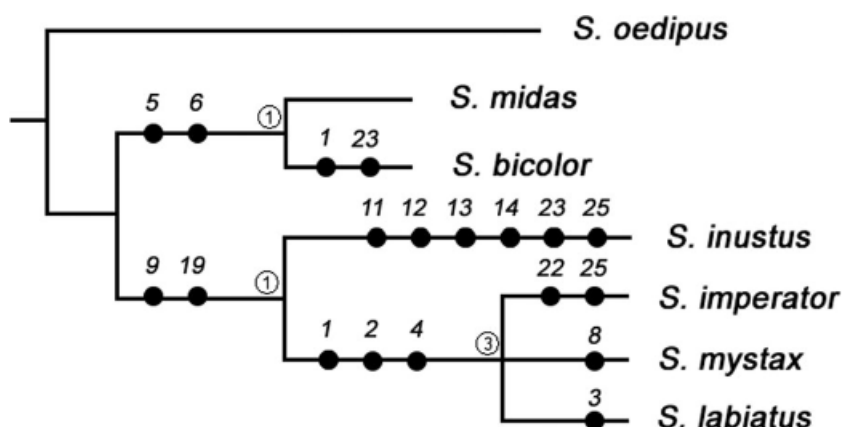


FIGURA 9. FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021) ATRAVÉS DA UTILIZAÇÃO DE DADOS MORFOLÓGICOS PARA O GRUPO *S. MYSTAX* E ESPÉCIES RELACIONADAS. NOTAM-SE DUAS SINAPOMORFIAS PARA O CLADO FORMADO ENTRE OS GRUPOS *S. MIDAS* E *S. BICOLOR*, TRÊS PARA O GRUPO *S. MYSTAX* MENOS *S. INUSTUS* E DUAS SINAPOMORFIAS MORFOLÓGICAS PARA A INCLUSÃO DE *S. INUSTUS* NO GRUPO *S. MYSTAX*.

A despeito da existência de estudos filogenéticos moleculares para o gênero, e conforme mencionado aqui, pouco foi realizado para investigar o papel filogenético da evolução de caracteres morfológicos em *Saguinus*. Os principais estudos morfológicos existentes, como os de Hershkovitz (1977) carecem de suporte filogenético, por serem meramente descritivos. Portanto, nosso objetivo é propor uma filogenia morfológica para *Saguinus* e estabelecer sinapomorfias para os grupos intragenéricos propostos e/ou encontrados.

MATERIAIS E MÉTODOS

1.1. ESPÉCIMES

Foram analisados espécimes disponíveis em instituições brasileiras (Museu Paraense Emílio Goeldi- MPEG, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro – MN e Coleção de Mamíferos do Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG). Em cada uma dessas coleções foram analisados espécimes pertencentes aos gêneros *Saguinus* e *Lentocebus*, além de espécimes pertencentes ao gênero *Callithrix* como grupo externo. A escolha desse último gênero como grupo externo para as análises filogenéticas ocorreu com base em estudos filogenéticos recentes (e.g. Buckner et al., 2015). Uma lista contendo todos os espécimes analisados consta no Apêndice I deste trabalho.

TABELA 1: SUMÁRIO DAS ESPÉCIES E SUBESPÉCIES UTILIZADAS NESTE ESTUDO

Espécies	Nº de crânios analisados	Nº de peles analisadas
<i>S. imperator imperator</i> (Goeldi, 1907)	3	3
<i>S. imperator subgriseus</i> (Lönnberg, 1940)	33	33
<i>S. mystax mystax</i> (Spix, 1823)	49	49
<i>S. mystax pileatus</i> I. Geoffroy & Deville, 1848	3	3
<i>S. labiatus labiatus</i> (E. Geoffroy in Humboldt, 1812)	13	13
<i>Saguinus inustus</i> (Schwartz, 1951)	2	2
<i>Saguinus bicolor</i> Spix, 1823	18	18
<i>Saguinus martinsi</i> (Thomas, 1912)	2	2
<i>Saguinus midas</i> (Linnaeus, 1758)	129	129
<i>Saguinus niger</i> (É. Geoffroy, 1803)	120	120
<i>Saguinus oedipus</i> (Linnaeus, 1758)	2	2
<i>Saguinus geoffroyi</i> (Pucheran, 1845)	2	2
<i>Saguinus leucopus</i> (Günther, 1877)	1	1
<i>Saguinus fuscicollis</i> (Spix, 1823)	19	19
<i>Saguinus weddelli</i> (Dewille, 1849)	28	28
<i>Saguinus nigricollis</i> (Spix, 1823)	4	4
<i>Saguinus melanoleucus</i> Ribeiro, 1912	21	21
<i>Callithrix geoffroyi</i> (E. Geoffroy in Humboldt, 1812)	26	26
<i>Callithrix jacchus</i> (Linnaeus, 1758)	31	31
<i>Callithrix penicillata</i> (É. Geoffroy, 1812)	17	17
Total	523	523

Apenas espécimes considerados adultos foram examinados. Essa classe etária foi determinada pela ocorrência de todos os dentes eclodidos e a sutura basiesfenoide/basioccipital fundida (Garbino, 2015). Também foram analisadas informações da literatura, como em Hershkovitz (1977) ou nos trabalhos de Natori (1986, 1988), Natori e Nogami (1988) e Athaydes et al. (2021).

1.2. ANÁLISE CRANIANA

A terminologia utilizada para a descrição qualitativa craniana seguiu Hershkovitz (1977) e Natori (1986). Foram avaliados os aspectos gerais dos crânios, em vistas superior, lateral, frontal e inferior, a posição das suturas, o formato geral, bem como o formato de estruturas específicas, como do osso nasal, da estrutura orbital, outros ossos específicos, posição de forames, prognatismos, entre outros.

2.2. ANÁLISE DE PELAGEM

Para a análise das características de pelagem, foi adotado o sistema de divisão do corpo em campos cromatogénéticos de Garbino (2015). As peles foram avaliadas individualmente quanto à coloração geral, disposição da pelagem e bandejamento dos pelos. As áreas foram, em princípio, consideradas independentes entre si. Os campos cromatogénéticos e sua localização topológica estão indicados na Figura 10.

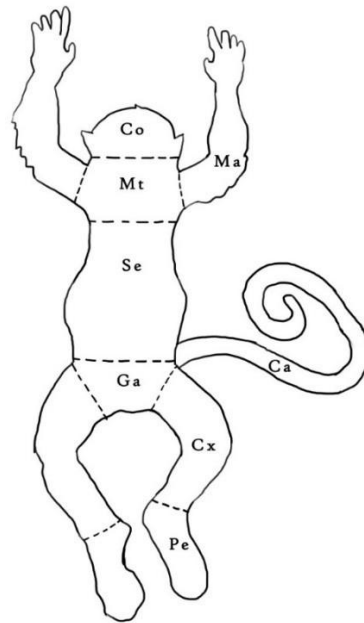


FIGURA 10. CAMPOS CROMATOGENÉTICOS DEFINIDOS PARA ESTABELECIMENTO DE CARACTERES DE PELAGEM (GARBINO, 2015). AS SIGLAS REPRESENTADAS NA FIGURA REPRESENTAM AS SEGUINTE DENOMINAÇÕES DOS CAMPOS CROMATOGENÉTICOS: CO = COROA, MT = MANTO, MA = MEMBROS ANTERIORES, SE = SELA, GA = GAUPA, CX = COXA, PE = PÉS, CA = CAUDA.

Garbino (2015) considerou a região da cabeça como um campo cromatogênico. Porém, devido ao fato de que sub-regiões de pelagem facial e cranial já foram utilizadas como caracteres independentes para estabelecimento de hipóteses filogenéticas em *Saguinus* (Hershkovitz, 1977), e pelo fato de observarmos uma heterogeneidade na disposição de pelos na face e no crânio desses primatas, neste trabalho consideraremos uma subdivisão do campo cromatogênico da face nas seguintes regiões: face, crânio e região de entorno bucal, sendo essas também consideradas independentes entre si, para fins de estabelecimento de caracteres.

2.3. ANÁLISE FILOGENÉTICA

Após a análise individual de cada espécime, foram estabelecidas homologias primárias (Pinna, 1991) através da observação dos espécimes, definindo assim os caracteres e seus estados.

A matriz de dados foi montada no programa Mesquite 3.61 (Maddison e Maddison, 2018) e serviu de base para a realização de análises filogenéticas no programa TNT versão 1.5

(Goloboff, P., Catalano, S., 2016). Uma segunda análise foi realizada, retirando-se os caracteres de pelagem, como forma de testar o papel desse tipo de caráter na resolução das relações evolutivas entre as espécies analisadas. O grupo externo escolhido para esse conjunto de dados foi *Callithrix geoffroyi* (E. Geoffroy in Humboldt, 1812), com base em estudos filogenéticos recentes, como os de Bucker et al. (2015).

Foram realizadas análises com o critério de busca exata para obtenção da árvore mais parcimoniosa (Goloboff, 1998) para os seguintes conjuntos de dados, sucessivamente: uma matriz contendo todos os caracteres e uma matriz de onde foram retirados os caracteres de pelagem, como forma de verificar a importância desse tipo de caráter na resolução da filogenia. Para verificar a consistência dos ramos, foram calculados os índices de decaimento (Bremer, 1988; Bremer et al., 1994) e Bootstrap (Grant e Kluge, 2008).

2.4. COMPORTAMENTO DOS DADOS MORFOLÓGICOS EM FILOGENIAS MOLECULARES

Os 27 caracteres utilizados aqui também foram otimizados na filogenia molecular obtida por Athaydes et al. (2021) como forma de obter mais informações a respeito da evolução desses caracteres à luz das informações moleculares. Os critérios para a escolha dessa filogenia foram a data de publicação e a quantidade de dados utilizada. A otimização foi realizada no programa Mesquite (Maddison e Maddison, 2001), onde foram rodados os métodos de parcimônia e máxima verossimilhança para cada caráter. Todas os mapeamentos de caracteres constam neste trabalho, no Material Suplementar II.

RESULTADOS

Foram utilizados 27 caracteres, dos quais quatro são inéditos em filogenias de *Saguinus*. Dez foram obtidos a partir de análise na literatura e os outros, apesar de já terem sido utilizados em filogenias anteriores, foram aqui reanalisados e tiveram sua distribuição ou consistência alterada, de acordo com as análises dos espécimes nas instituições visitadas. (Tabela 2).

TABELA 2. RESUMO DOS CARACTERES MORFOLÓGICOS UTILIZADOS NESTE ESTUDO.

Nº	Caráter	Tipo:
1	Presença e formato das hastes e aglomerados na superfície do esmalte dentário.	Osteológico
2	Cíngulo lingual pronunciado nos incisivos superiores	Osteológico
3	Formato dos incisivos inferiores	Osteológico
4	Premetacristídeo apontando bruscamente para baixo no segundo pré-molar	Osteológico
5	Profundidade do sulco do terceiro pré-molar.	Osteológico
6	Tamanho do hipoconídeo do primeiro molar	Osteológico
7	Tamanho do entoconídeo	Osteológico
8	Espessura da camada de esmalte dos incisivos inferiores	Osteológico
9	Posição dos caninos inferiores	Osteológico
10	Proporções do osso nasal	Osteológico
11	Proporção entre o comprimento e a largura da caixa craniana	Osteológico
12	Ângulo formado entre o plano virtual de localização das órbitas e um plano retilíneo longitudinal	Osteológico
13	Posição das suturas coronais em relação às linhas temporais	Osteológico
14	Elevação do arco supraciliar	Osteológico
15	Visibilidade do forame lacerum	Osteológico
16	Posição da sutura jugal-maxilar inferior	Osteológico
17	Formato da margem orbital superior	Osteológico
18	Posição dos forames do infraorbitais	Osteológico
19	Grau de pronunciamento do espinho nasal posterior	Osteológico
20	Pigmentação da genitália	Tegumento
21	Padrão da pelagem facial	Pelagem
22	Presença de despigmentação facial	Pelagem
23	Tufos de pelos auriculares	Pelagem
24	Distinção visual do manto em relação à região da sela	Pelagem
25	Presença de bandeamento individual dos pelos no manto	Pelagem
26	Presença de bandeamento individual dos pelos na região da sela	Pelagem
27	Coloração da cauda	Pelagem

1.3. DESCRIÇÃO DOS CARACTERES

Caráter 1: Presença e formato das hastes e aglomerados na superfície do esmalte dentário (correspondente ao caráter 1 de Natori, 1988).

Hastes formando aglomerados retos (0); hastes formando aglomerados com grau de dobramento intermediário (1); hastes formando aglomerados fortemente dobrados na região mesiodistal (2); padrão não serial de hastes (3).

Segundo Natori (1988), em *S. oedipus* e *S. leucopus*, as hastes ou fileiras do prisma do esmalte dentário são quase retas a um tanto irregularmente convexas, e não fortemente

dobradas na direção mesiodistal, enquanto que em *S. labiatus*, *S. mystax*, *S. imperator* e *S. bicolor*, várias hastes adjacentes são reunidas para construir dois tipos de aglomerados: um é bastante reto, estendendo-se da junção esmalte-dentina em direção à superfície do esmalte, enquanto o outro é dobrado irregularmente em uma direção mesiodistal. Ainda de acordo com Natori

(1988), *S. inustus*, *S. fuscicollis*, *S. nigricollis* e *S. midas* são consideravelmente mais fracos do que o grupo *S. labiatus* no grau de dobramento, porém mais fortes do que o grupo *S. oedipus*. Para esta análise, consideramos o estado zero “0” para as espécies *S. leucopus* e *S. oedipus*, o estado um “1” para *S. midas*, *S. nigricollis* e *S. fuscicollis*. O estado dois “2” foi atribuído às espécies *S. imperator*, *S. mystax*, *S. labiatus* e *S. bicolor*. Como não foi possível a verificação desse caráter durante este estudo, optamos por considerar os caracteres consistentes conforme a amostragem utilizada pelos autores originais (Tabela 3).

TABELA 3. PLANILHA DO NÚMERO DE EXEMPLARES DE CADA ESPÉCIE UTILIZADA POR NATORI (1988) PARA DEFINIÇÃO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS, COMO FORMATO DAS HASTES QUE FORMAM O ESMALTE DENTÁRIO E FORMATO GERAL DOS DENTES.

Table 1. Summary of specimens of Callitrichidae examined in this study.	
	<i>N</i>
<i>Callimico goeldii</i>	7
<i>Saguinus oedipus</i>	108
<i>S. leucopus</i>	30
<i>S. inustus</i>	9
<i>S. nigricollis</i>	34
<i>S. fuscicollis</i>	68
<i>S. labiatus</i>	21
<i>S. mystax</i>	44
<i>S. imperator</i>	14
<i>S. bicolor</i>	19
<i>S. midas</i>	26
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	16
<i>L. rosalia</i>	24
<i>L. chrysopygus</i>	7
<i>Callithrix argentata</i>	24
<i>C. humeralifer</i>	15
<i>C. aurita</i>	13
<i>C. flaviceps</i>	3
<i>C. geoffroyi</i>	36
<i>C. penicillata</i>	48
<i>C. jacchus</i>	43
<i>Cebuella pygmaea</i>	20

Caráter 2: Cíngulo lingual pronunciado nos incisivos superiores (correspondente ao caráter 2 de Natori, 1988)

Ausente (0); Presente (1).

Segundo Natori (1988), os incisivos superiores de *Saguinus* tem um cíngulo lingual relativamente desenvolvido (Figura 11). A exceção seria a espécie *S. labiatus*, cujos incisivos apresentam cíngulo reduzido, assim como aqueles encontrados em *Callithrix* e *Cebuella*.

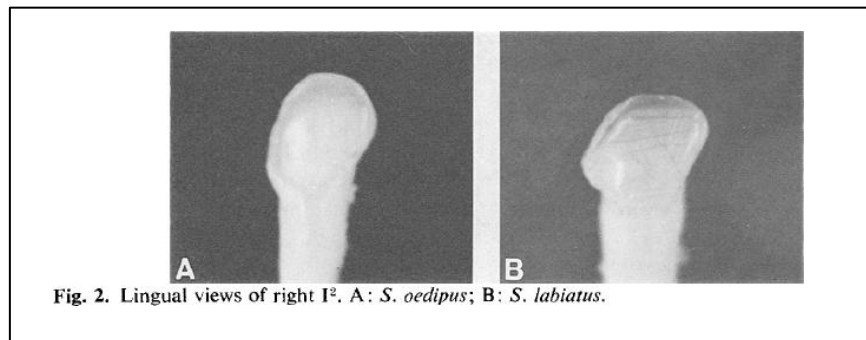


FIGURA 11. VISTAS DOS CÍNGULOS LINGUAIS DE *S. OEDIPUS* (A) E *S. LABIATUS* (B), OBTIDA NO TRABALHO DE NATORI (1988). A FIGURA MOSTRA A NÍTIDA REDUÇÃO DO CÍNGULO NA ESPÉCIE *S. LABIATUS* (B).

Para esta análise, consideramos o estado zero “0” para *S. labiatus* e para as espécies de *Callithrix* utilizadas. O estado “1” foi atribuído às espécies do grupo *S. mystax*, incluindo *S. inustus* e excluindo *S. labiatus*.

Caráter 3: Formato dos incisivos inferiores (correspondente ao caráter 3 de Natori, 1988).

Largura um pouco maior que o comprimento (0); Largura muito maior que o comprimento. (1);
Largura menor que o comprimento (2)

Natori (1988) afirma que os incisivos inferiores de *Saguinus* apresentam diferenças interespecíficas em suas proporções, da seguinte forma: apresentando largura maior que comprimento em *S. labiatus*, *S. mystax*, e *S. imperator* e comprimento maior que a largura em outros *Saguinus*. Ele também menciona que esses mesmos dentes em *Callithrix* e *Cebuella* são mais curtos e mais especializados que os de *Saguinus*.

Com base em Natori (1998), atribuímos estados às diferenças intraespecíficas citadas por ele dentro de *Saguinus* e o caráter citado para *Callithrix*, como sendo distinto, descrito por ele como “muito especializado” e particularmente mais curto em relação aos outros gêneros.

Para as espécies *S. labiatus*, *S. mystax*, e *S. imperator* atribuímos então o estado de caráter “0”, e para as outras espécies de *Saguinus* analisadas por Natori (1988) o caráter “1” foi aplicado. Atribuímos a condição especializada “2” para as espécies de *Callithrix* neste estudo.

Caráter 4: Premetacristídeo apontando bruscamente para baixo no segundo pré-molar (correspondente ao caráter 4 de Natori, 1988).

Ausente (0); Presente (1)

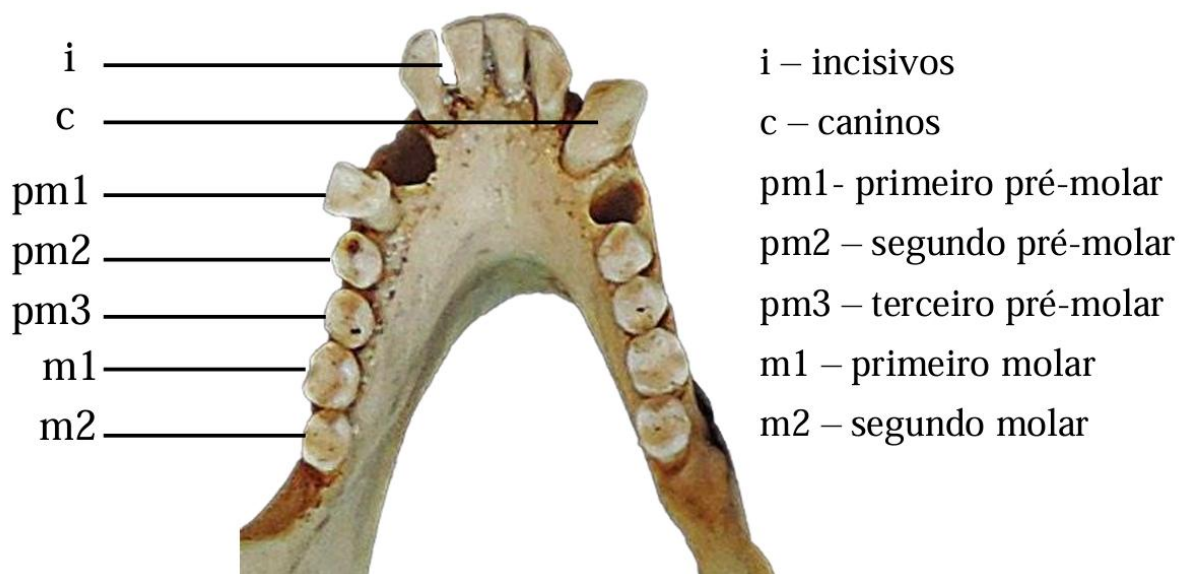


FIGURA 12. VISTA SUPERIOR DA MANDÍBULA DE UM DOS ESPÉCIMES DE *SAGUINUS* ANALISADOS NESTE ESTUDO. INDICANDO A FÓRMULA BUCAL, COM DOIS INCISIVOS, UM CANINO, TRÊS PRÉ-MOLARES E DOIS MOLARES, CONFORME INDICADO NA FIGURA.

Como forma de facilitar a visualização da disposição dos dentes de *Saguinus*, conforme descrito por Natori (1988), produzimos a Figura 12.

Segundo Natori (1988), o premetacristídeo de *S. midas* e *S. bicolor* percorre uma trajetória da região mediana superior em direção à parte inferior do segundo pré-molar, de maneira acentuada, enquanto que em outros *Saguinus* essa trajetória é orientada um pouco mais horizontalmente (ver Figura 13). Ainda de acordo com Natori (1988), as condições de *Callimico*, *Leontopitheeus*, *Callithrix* e *Cebuella* seriam semelhantes às do último estado deste caráter.

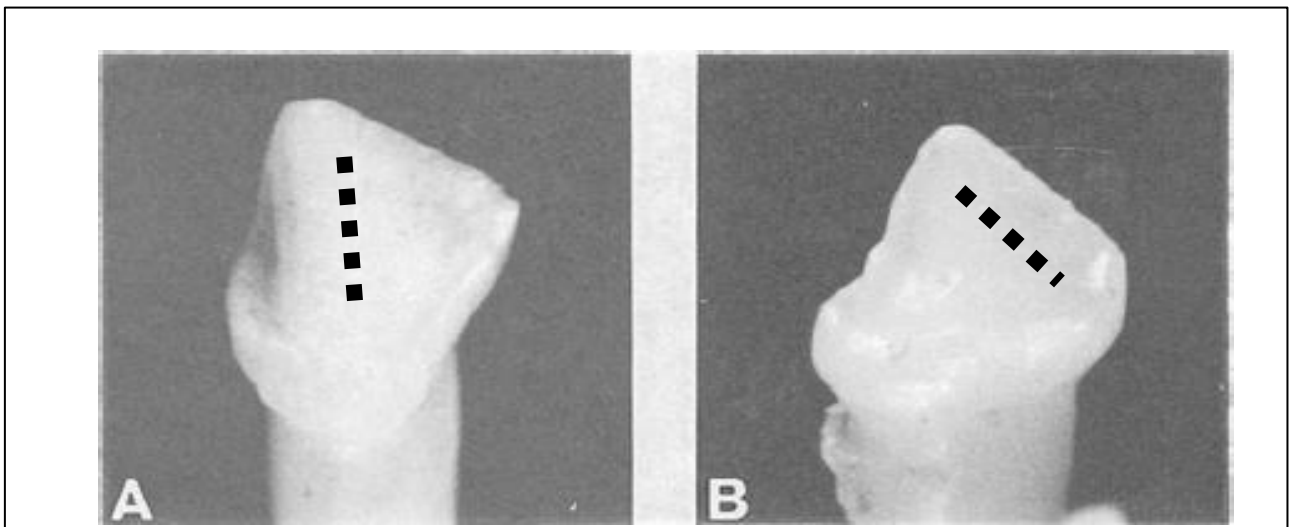


FIGURA 13. FIGURA EXTRAÍDA DO TRABALHO DE NATORI (1988), MOSTRANDO A VISTA LINGUAL DOS SEGUNDO PRÉ-MOLARES DE *S. MIDAS* (A) E *S. OEDIPUS* (B). ACRESCENTAMOS LINHAS TRACEJADAS PARA INDICAR AS DIFERENÇAS DA PREMETACRISTA.

Para as espécies *S. midas* e *S. bicolor* foi atribuído o estado “0”, enquanto para as outras espécies de nossa análise (e que foram analisadas por Natori (1988), conforme Tabela 1), incluindo *Callithrix*, foi atribuído o estado “1”.

Caráter 5: Profundidade do sulco do terceiro pré-molar (correspondente ao caráter 5 Natori, 1988).

Sulco profundo (0); sulco raso por redução do metaconídeo (1); sulco raso (2)

Conforme Natori (1988), no terceiro pré-molar (pm3 na Figura 12) de *S. geoffroyi*, o sulco situado entre o metaconídeo e protoconídeo é raso, enquanto que em outros *Saguinus* esse sulco é mais profundo (Figura 14). No entanto, um sulco raso também pode ocorrer em *S.*

nigricollis, *S. fuscicollis*, *S. bicolor* e *S. midas*, mas nessas espécies essa aparência se dá pela presença de um metaconídeo reduzido. Quando verificamos esse caráter nos espécimes estudados, ele se mostrou consistente, conforme é mostrado na Figura 15.

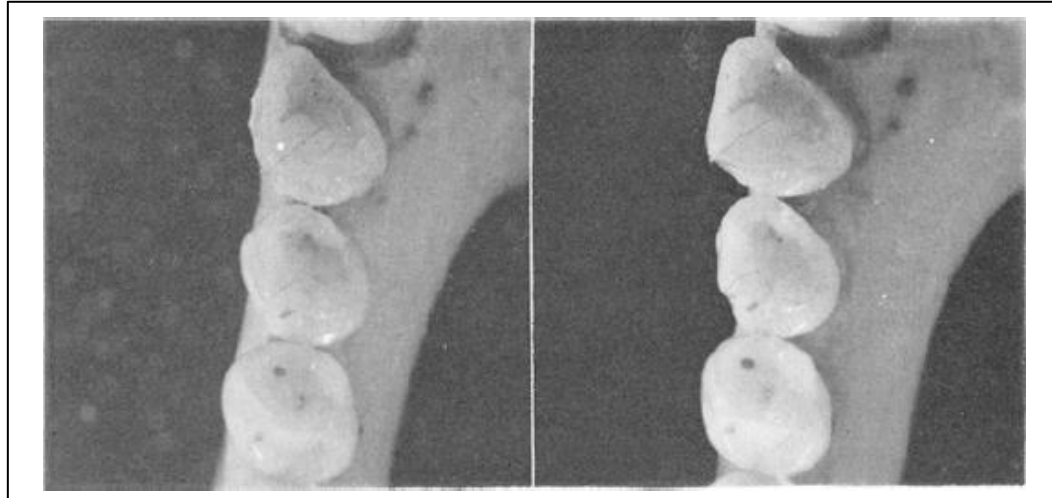


FIGURA 14. VISTA SUPERIOR DOS PRE-MOLARES INFERIORES DE *S. GEOFFROYI*. FIGURA EXTRAÍDA DO TRABALHO DE NATORI (1988).



FIGURA 15. FOTOS DAS MANDÍBULAS DE *S. GEOFFROY* E *S. MIDAS* ILUSTRANDO AS DIFERENÇAS NOS SULCOS DOS RESPECTIVOS TERCEIROS PRÉ-MOLARES. ENQUANTO QUE EM *S. GEOFFROYI* OCORRE UM SULCO RASO. EM *S. MIDAS* É POSSÍVEL VERIFICAR A REDUÇÃO DA REGIÃO DO HIPOCONÍDEO.

Caráter 6: Tamanho do hipoconídeo do primeiro molar (correspondente ao caráter 6 Natori, 1988).

Proporcional ao de outras cúspides (0); Menor que outras cúspides (1).

De acordo com Natori (1988) o hipoconídeo (Figura 16) é muito reduzido no primeiro molar de *S. oedipus* e *S. geoffroyi*, enquanto a mesma estrutura dos outros *Saguinus* é um pouco maior. O hipoconídeo em *Callithrix* e *Cebuella* está quase ausente.

Quando analisamos esse caráter, verificamos que *S. leucopus* apresenta um hipoconídeo de tamanho semelhante aos de *S. geoffroyi* e *S. leucopus*. Quando observamos o primeiro molar dessas espécies em vista superior, constatamos que o hipoconídeo é menos proeminente que as outras cúspides (Figura 17). No restante das espécies de *Saguinus* analisadas e em *Callithrix*, concordamos com a distribuição de estados de Natori (1988).

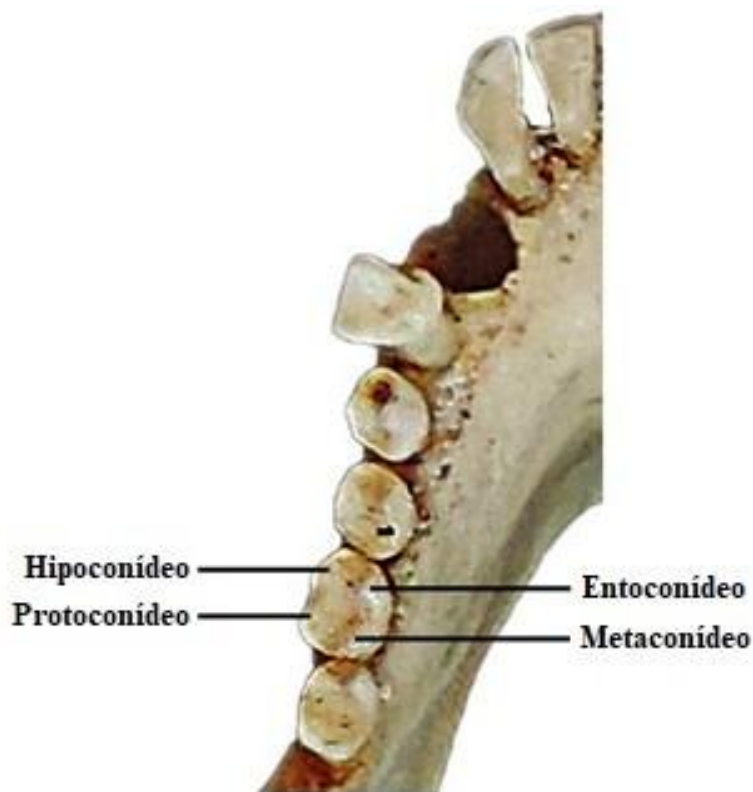


FIGURA 16. VISTA SUPERIOR DE METADE DA MANDÍBULA DE UM DOS ESPÉCIMES DE *SAGUINUS* ANALISADO NESTE ESTUDO, PARA INDICAR AS POSIÇÕES DO HIPOCONÍDEO, PROTOCONÍDEO, ENTOCONÍDEO E METACONÍDEO.

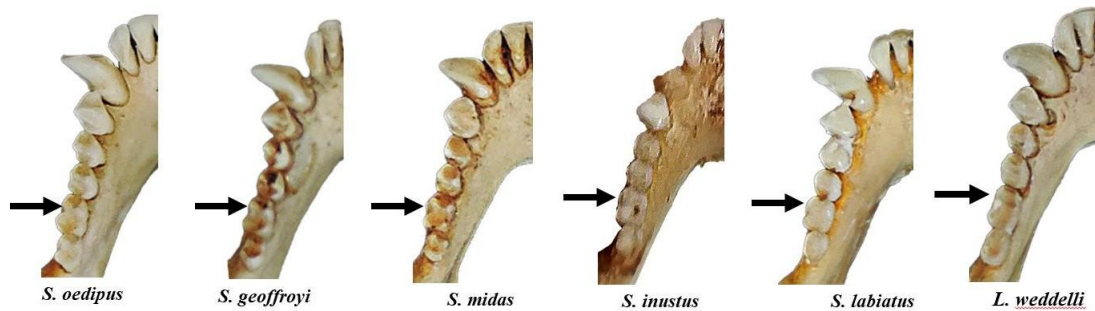


FIGURA 17. VISTAS SUPERIORES DE ESPÉCIMES ANALISADOS NESTE ESTUDO, COMPARANDO O TAMANHO DO HIPOCONÍDEO (INDICADOS PELAS SETAS) NAS DIFERENTES ESPÉCIES ANALISADAS (INDICADAS NA FIGURA).

Caráter 7: Tamanho do entoconídeo (modificado do caráter 8 de Natori, 1988).

Proporcional ao de outras cúspides (0); Menor que outras cúspides (1).

Natori (1988) afirma que *S. leucopus*, *S. inustus*, *S. nigricollis*, *S. fuscicollis*, *S. labiatus*, *S. mystax*, e *S. imperator* têm um entoconídeo (Figura 16) “relativamente desenvolvido” no primeiro molar enquanto o entoconídeo de *S. oedipus*, *S. geoffroyi*, *S. bicolor* e *S. midas* é reduzido. Consideramos consistente em nossas análises a distribuição de estados entre as espécies citadas por Natori (1988), mas alteramos aqui a descrição do estado desse caráter, que Natori (1988) considera como “reduzido” ou “não reduzido”, pressupondo uma polaridade de caráter.

Caráter 8: Espessura da camada de esmalte dos incisivos inferiores (modificado Nogami e Natori, 1986)

Espesso (0); Delgado (1); Muito delgado (2).

A partir da análise dos dentes de um indivíduo de *S. bicolor*, Nogami e Natori (1986) observaram que (Tabela 4) o esmalte dos incisivos inferiores é moderado na porção bucal e delgado na porção lingual. Em *S. mystax*, *S. labiatus* e *S. imperator* o esmalte dos incisivos inferiores é moderado a espesso na porção vestibular, mas delgado na porção lingual. Em *S. midas* o esmalte é fino na porção bucal e muito fino na porção lingual. Em *S. inustus*, a microestrutura do esmalte não é visível ao longo de todo o comprimento e largura do esmalte oral. Nogami e Natori (1986) justificam a falta de conspicuidade do esmalte em *S. inustus* pelo esmalte ser representado por um único corte vestibulo-lingual através do incisivo superior.

Como Natori utilizou apenas um indivíduo de *S. bicolor*, decidimos desconsiderar essa espécie na distribuição de estados, já que também não nos foi possível a verificação de sua consistência. Podemos traduzir a descrição de Nogami e Natori (1986) na seguinte ordem decrescente de espessura de esmalte: *S. mystax*, *S. labiatus* e *S. imperator* (espesso) > *S. midas* (delgado) > *S. inutus* (muito delgado).

TABELA 4. LISTA DE ESPÉCIES E ESPÉCIMES UTILIZADOS POR NOGAMI E NATORI (1986), E RESPECTIVOS ESTADOS DE CARÁTER EM RELAÇÃO À ESTRUTURA DO ESMALTE DENTÁRIO.

Species	Teeth	Reg. No.	Enamel of lower incisor		Type
			Labial side	Lingual side	
<i>Saimiri sciureus</i>	I C P M	SEM-1175	thin	thin	primitive non.
<i>Leontopithecus rosalia</i>	I	SEM-1171	thin	very thin	primitive non.
<i>L. rosalia</i>	I	SEM-1172	thin	very thin	primitive non.
<i>Callimico goeldii</i>	I	ICN-850	thin-moderate	thin	modified non.
<i>C. goeldii</i>	I	SEM-1177	thin-moderate	thin	modified non.
<i>Saguinus midas</i>	I	SEM-1138	thin	very thin	modified non.
<i>S. midas</i>	I	SEM-1178	thin	very thin	modified non.
<i>Saguinus nigricollis</i>	I	SEM-1139	thin-moderate	thin	modified non.
<i>Saguinus fuscicollis</i>	I	SEM-1145	thin-moderate	thin	modified non.
<i>Saguinus mystax</i>	I	SEM-1168	moderate-thick	thin	highly modified non.
<i>Saguinus imperator</i>	I	SEM-1134	moderate-thick	thin	highly modified non.
<i>Saguinus labiatus</i>	I C P M	SEM-1127	moderate-thick	thin	highly modified non.
<i>S. labiatus</i>	I C P M	SEM-1130	moderate-thick	thin	highly modified non.
<i>Saguinus inustus</i>	I	SEM-1170			modified non.
<i>Saguinus bicolor</i>	I C M	SEM-1169	moderate	thin	highly modified non.
<i>Saguinus leucopus</i>	I	SEM-1136	thin-moderate	very thin	modified non.
<i>S. leucopus</i>	I	SEM-1137	thin-moderate	very thin	modified non.
<i>S. leucopus</i>	I	SEM-1181	thin-moderate	very thin	modified non.
<i>Saguinus oedipus</i>	I C P M	SEM-1128	thin-moderate	very thin	modified non.
<i>S. oedipus</i>	I C P M	SEM-1129	thin-moderate	very thin	modified non.
<i>S. oedipus</i>	I C P M	SEM-1140	thin-moderate	very thin	modified non.
<i>S. oedipus</i>	I	SEM-1179	thin-moderate	very thin	modified non.
<i>Callithrix jacchus</i>	I	JMC-1482			primitive multi.
<i>C. jacchus</i>	I	SEM-1144	very thick	extremely thin	primitive multi.
<i>C. jacchus</i>	I	SEM-1176	very thick	extremely thin	primitive multi.
<i>Callithrix argentata</i>	I	SEM-1150	very thick	extremely thin	primitive multi.
<i>C. argentata</i>	I	SEM-1167	very thick	extremely thin	primitive multi.
<i>Callithrix humeralifer</i>	C	SEM-1166			primitive multi.
<i>Cebuella pygmaea</i>	C P M	ICN-3533			primitive multi.
<i>C. pygmaea</i>	C	SEM-1142			primitive multi.
<i>C. pygmaea</i>	C	SEM-1143			primitive multi.
<i>C. pygmaea</i>	I	SEM-1173	very thick	extremely thin	primitive multi.

Caráter 9: Posição dos caninos inferiores (Rosenberger, 1977)

Acima do nível de oclusão dos incisivos inferiores (0); Abaixo do nível de oclusão dos incisivos inferiores (1).

De acordo com Rosenberger (1977), os caninos observados no gênero *Saguinus* são maiores que aqueles de *Callithrix*. Isso porque, segundo ele, em *Saguinus*, os caninos inferiores são muito mais altos do que o nível oclusal dos incisivos inferiores enquanto que em *Callithrix*, os incisivos inferiores e os caninos inferiores estão no mesmo nível oclusal (Figura 18). Pudemos constatar a consistência desse caráter nos espécimes utilizados neste estudo.

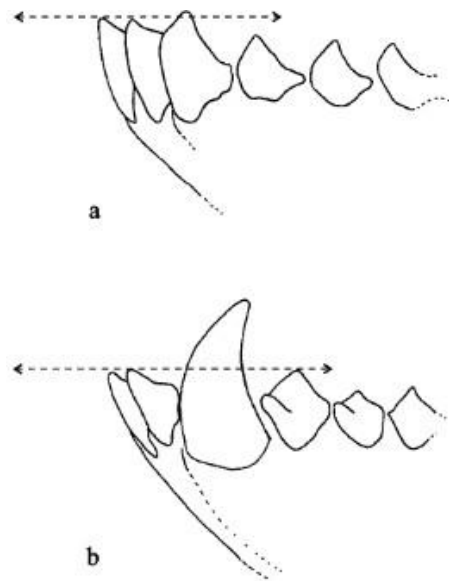


Fig. 6.6. Canine-incisor relations in the Callitrichinae. (a) Short-tusked marmoset, b) long-tusked tamarin. Reprinted from Swindler, D. R. (1976) *Dentition of Living Primates*, with the permission of Academic Press.

FIGURA 18. FIGURA OBTIDA DO TRABALHO DE ROSENBERGER (1977) PARA ILUSTRAR O CARÁTER NÚMERO 9 UTILIZADA NESTE ESTUDO.

Caráter 10: Proporções dos ossos nasais

Altura maior que a largura (0); altura semelhante à largura (1).

Conforme exemplificado na Figura 19, os ossos nasais das espécies do grupo *S. mystax* (com exceção de *S. inustus*) são mais finos, caráter definido aqui como uma maior proporção entre a altura e a largura, enquanto que nas outras espécies analisadas o nasal apresenta largura mais significativa.

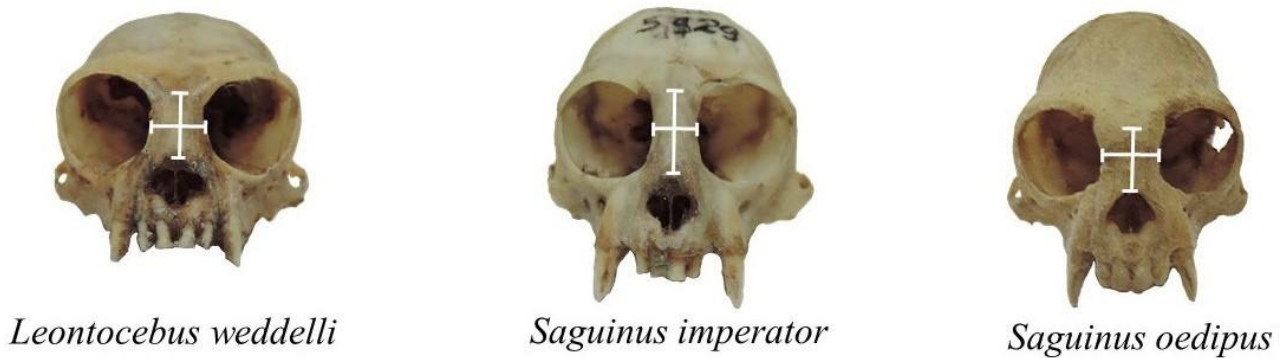


FIGURA 19. VISTA FRONTAL DOS CRÂNIOS DE *S. WEDDELLI*, *S. IMPERATOR* E *S. OEDIPUS*, RESPECTIVAMENTE. É POSSÍVEL OBSERVAR NA FIGURA AS DIFERENÇAS NÍTIDAS DOS FORMATOS DOS OSSOS NAIAS ENTRE AS ESPÉCIES, EM ESPECIAL A DIFERENÇA NAS PROPORÇÕES EXISTENTES ENTRE AS ALTURAS E RESPECTIVAS LARGURAS.

Caráter 11: proporção entre o comprimento e a largura da caixa craniana

Maior que 1,8 (1); Menor que 1,68 (0)

A forma da caixa craniana de *S. inustus* é afilada lateralmente, parecendo ser menos volumosa. Isso é facilmente observado ao se calcular a razão entre o comprimento (direção ântero-posterior em vista dorsal) e a largura (direção látero-lateral em vista dorsal). *S. inustus* apresenta um valor de proporção superior a 1,8 cm enquanto os crânios de todas as outras espécies analisadas sempre apresentam este valor inferior a 1,68 cm. As larguras foram medidas no ponto do bregma (encontro entre a sutura coronal e a sutura sagital) (Figura 20).

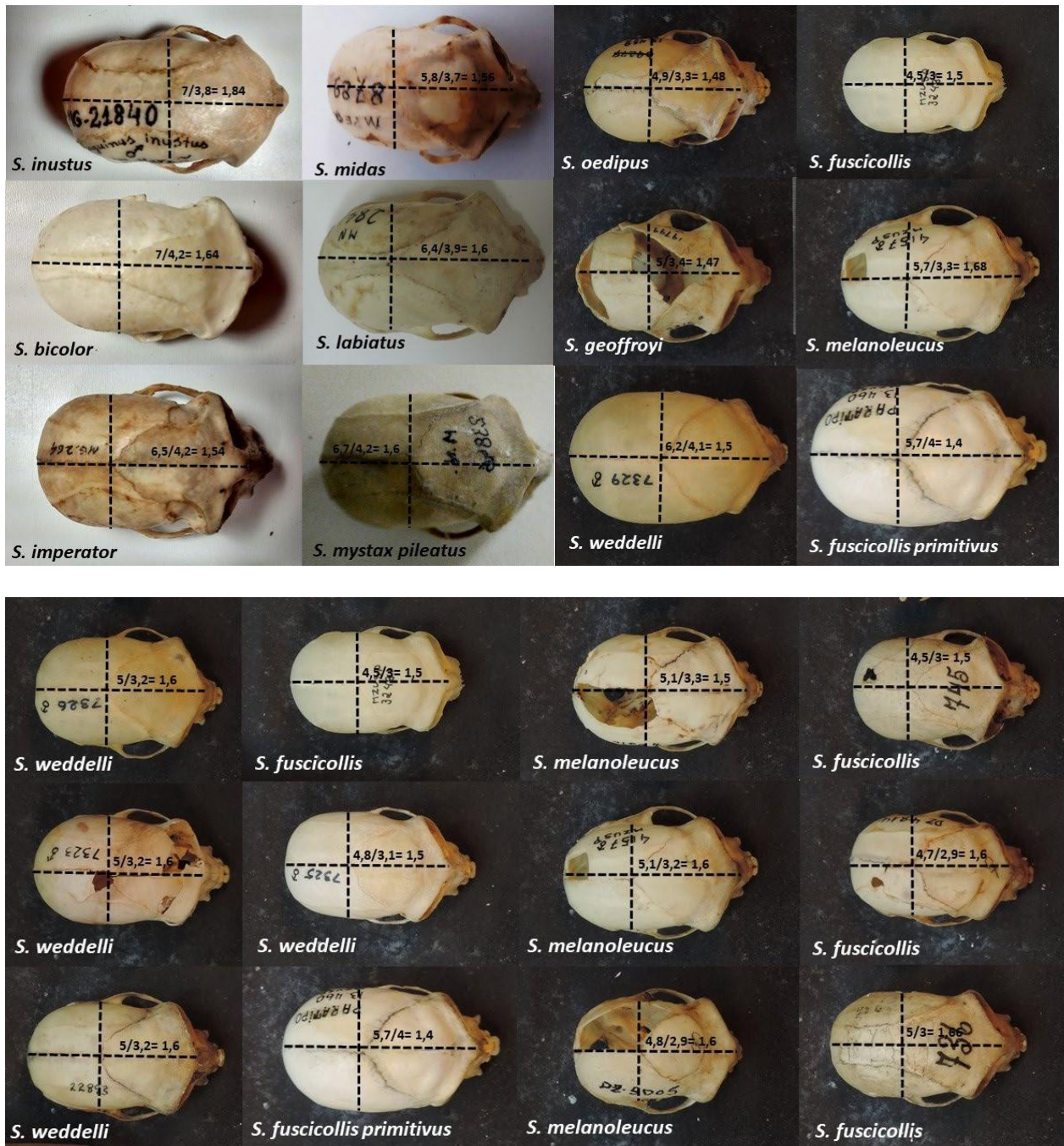


FIGURA 20. VISTA SUPERIOR DOS CRÂNIOS DE VÁRIAS ESPÉCIES DE *SAGUIUS* ANALISADAS, ILUSTRANDO AS DIFERENÇAS NAS PROPORÇÕES ENTRE AS MEDIDAS DOS CRÂNIOS ENTRE AS ESPÉCIES. OS NÚMEROS MOSTRADOS EM CADA CRÂNIO, MOSTRAM A DIVISÃO ENTRE O COMPRIMENTO E A LARGURA DO CRÂNIO.

Caráter 12: Ângulo formado entre o plano virtual de localização das órbitas e um plano retilíneo longitudinal

Grande angulação da face, com proeminência anterior do osso nasal (0); menor angulação da face, sem proeminência do nasal (2).

O crânio das espécies pertencentes ao grupo *S. oedipus* tem formato nitidamente distinto em vista lateral, quando comparado com o de outras espécies, apresentando uma forma mais globosa, enquanto que em outras espécies o crânio é mais alongado. É possível confirmar essa diferença traçando o plano virtual onde se localizam as órbitas e criando um ângulo com um plano retilíneo longitudinal, como se pode observar nas Figuras 21, 22, 23 e

24. É importante também ressaltar que nas espécies do grupo *S. oedipus* a parte inferior do osso nasal é mais proeminente, devido a essa maior angulação da face.

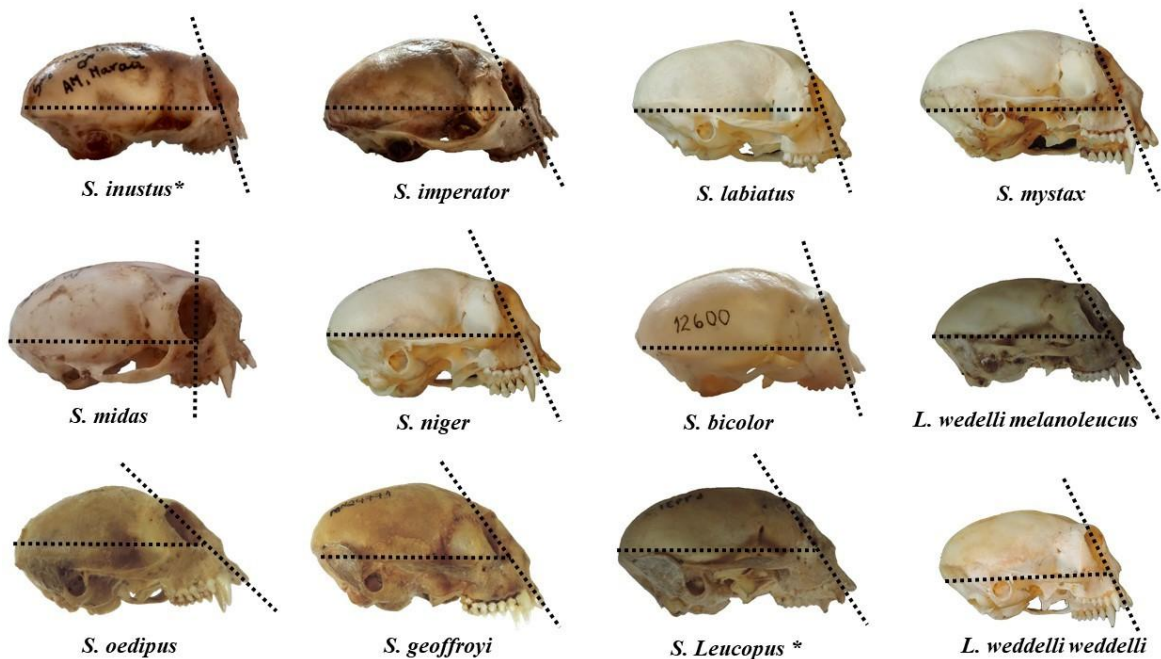


FIGURA 21. ILUSTRAÇÃO DO CARÁTER 12. VISTAS LATERAIS DOS CRÂNIOS DE DIFERENTES ESPÉCIES ANALISADAS. AS LINHAS TRACEJADAS SERVEM PARA ILUSTRAR OS ÂNGULOS FORMADOS ENTRE O PLANO HORIZONTAL VIRTUAL DAS ÓRBITAS E UM PLANO RETILÍNEO MEDIANO LONGITUDINAL.

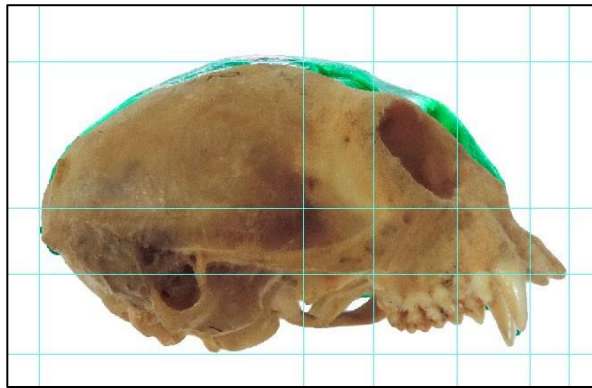


FIGURA 22. SOBREPOSIÇÃO DAS FOTOS DOS CRÂNIOS DE *S. OEDIPUS* (À FRENTE, EM COLORAÇÃO REAL) COM O CRÂNIO DE *S. IMPERATOR* (ATRÁS, EM VERDE). É POSSÍVEL VERIFICAR AS DIFERENÇAS DAS ANGULAÇÕES DO PLANO ORBITAL ENTRE AS DUAS ESPÉCIES, SENDO A FACE DE *S. OEDIPUS* BASTANTE INCLINADA EM RELAÇÃO AO PLANO HORIZONTAL.



FIGURA 23. SOBREPOSIÇÃO DAS FOTOS DOS CRÂNIOS DE *S. INUSTUS* (EM VERDE, À FRENTE) COM *S. OEDIPUS* (ATRÁS, EM VERMELHO). É POSSÍVEL PERCEBER QUE OS INCISIVOS SUPERIORES DE *S. OEDIPUS* APARECEM BEM MAIS PRONUNCIADOS ANTERIORMENTE, O QUE REFLETE A SUA MAIOR ANGULAÇÃO DO PLANO ORBITAL.

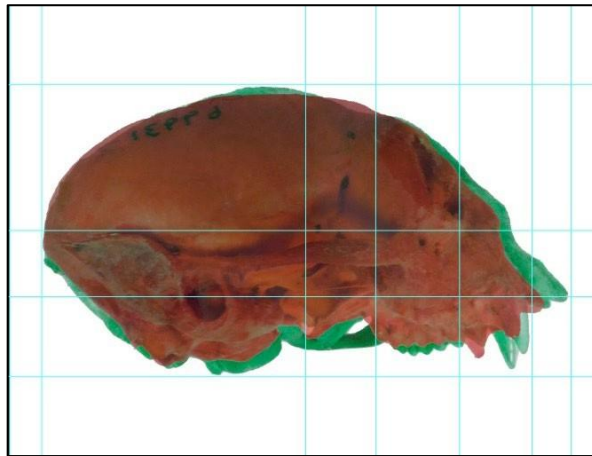


FIGURA 24. SOBREPOSIÇÃO DAS FOTOS DOS CRÂNIOS DE *S. LEUCOPUS* (AVERMELHADO, À FRENTE) E *S. OEDIPUS*. NESSA FIGURA É POSSÍVEL OBSERVAR QUE OS PLANOS ORBITAIS TEM INCLINÇÃO BASTANTE SEMELHANTE, COM LEVE PRONUNCIAMENTO DE *S. OEDIPUS*.

Caráter 13: Posição das suturas coronais em relação às linhas temporais

Intercepta em um único ponto (0); Parcialmente coincidente (1)

As suturas coronais de *S. inustus* seguem as cristas temporais até um pouco antes da parte média do crânio, onde se unem, formando um "U" aberto, ao contrário das suturas coronais de todas as outras espécies analisadas, que interceptam as cristas temporais em um único ponto. Em *S. inustus* é impossível distinguir as cristas temporais das suturas coronais, porque elas têm trajetórias parcialmente coincidentes (Figura 25).

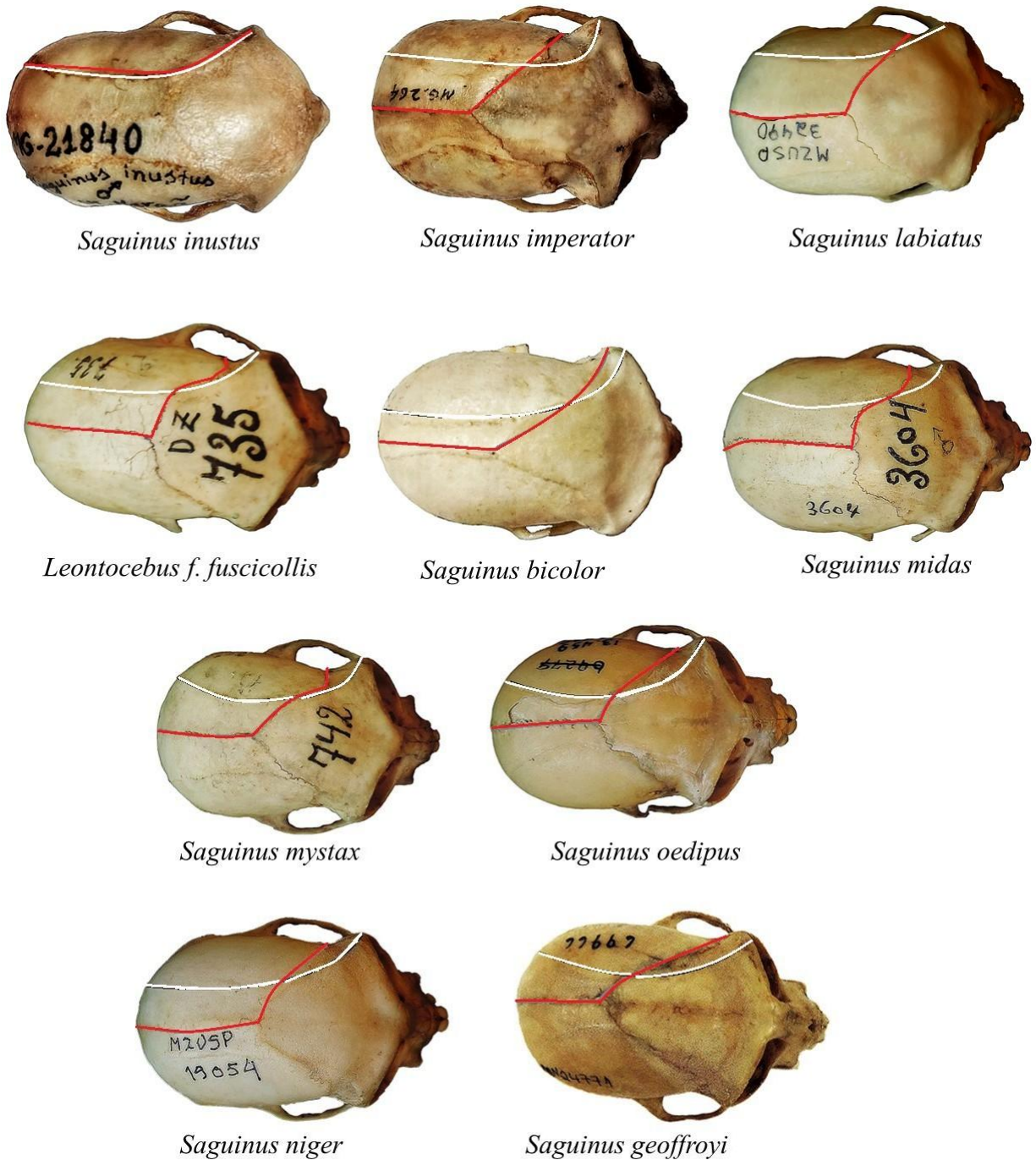


FIGURA 25. CARÁTER 13. VISTA SUPERIOR DOS CRÂNIOS DAS ESPÉCIES CUJOS NOMES SÃO INDICADOS NAS FIGURAS. AS LINHAS BRANCAS TRAÇADAS EM CADA CRÂNIO INDICAM AS POSIÇÕES DAS LINHAS TEMPORAIS, ENQUANTO AS LINHAS EM VERMELHO INDICAM O “PERCURSO” DAS SUTURAS CORONAIS. EM *S. INUSTUS* AS DUAS ESTRUTURAS SÃO BASTANTE COINCIDENTES EM TODO A SUA EXTENSÃO, ENQUANTO NAS OUTRAS ESPÉCIES, AS DUAS ESTRUTURAS SE TOCAM EM UM ÚNICO PONTO.

Caráter 14: Elevação do arco supraciliar

Ausente (0); Ligeiramente pronunciado (1); Proeminente (2)

A elevação do arco supraciliar é ausente nas espécies do grupo *S. oedipus* e do grupo *S. mystax* (com exceção de *S. inustus*), é sutil nas espécies dos grupos *S. midas* e *S. bicolor* e significativo em *S. inustus*, *S. melanoleucus* e *S. weddelli* (Figura 26).

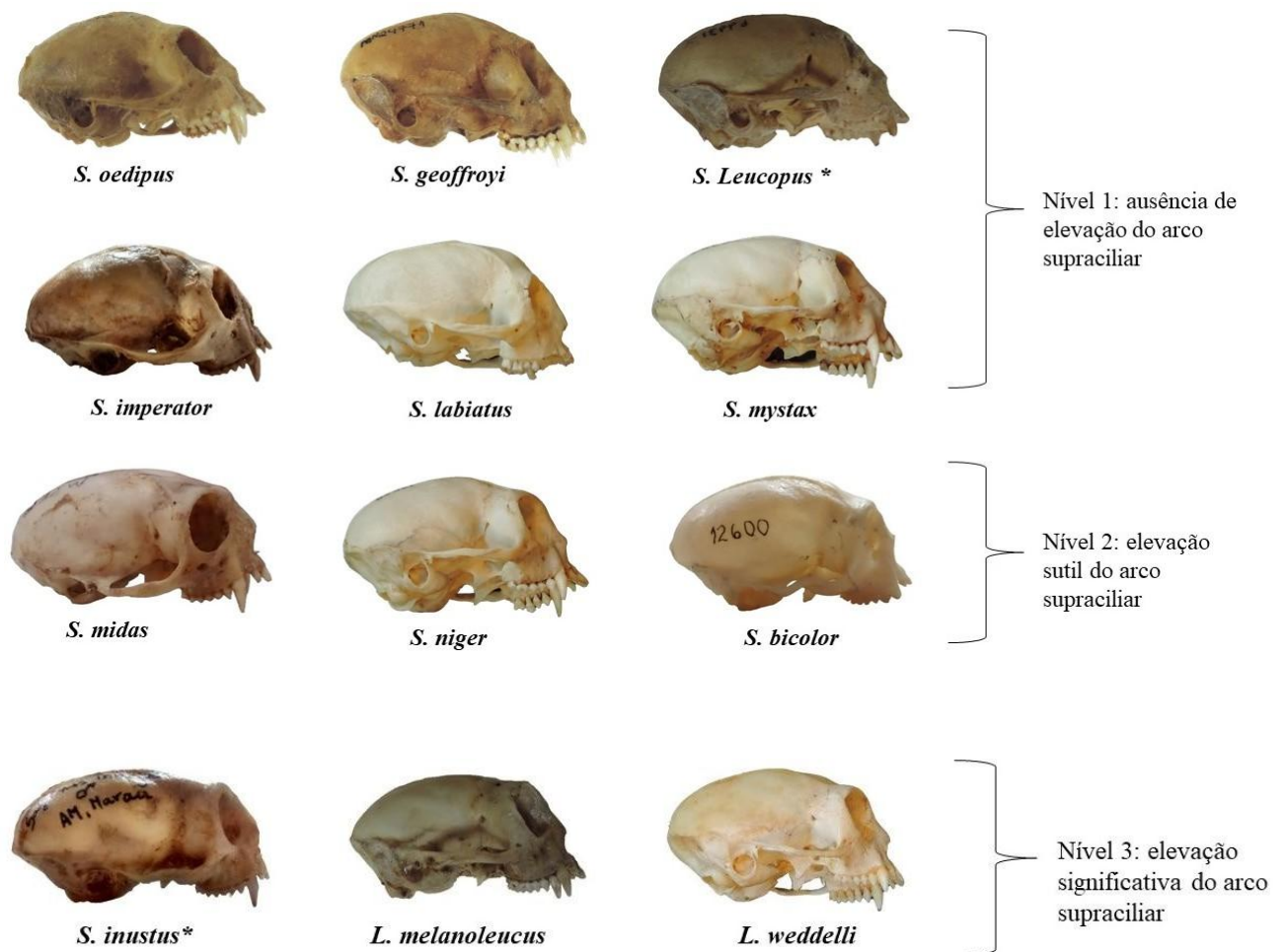
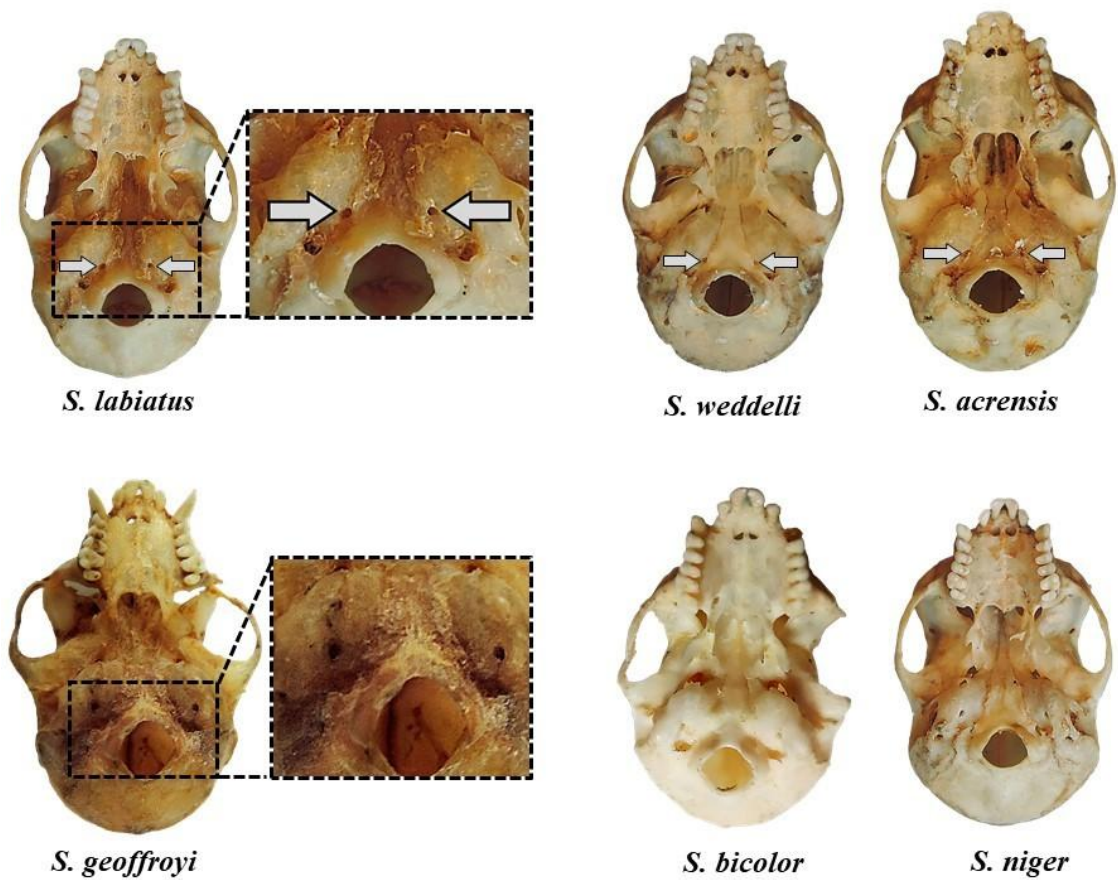


FIGURA 26. CARÁTER 14. VISTA LATERAL DOS CRÂNIOS DE ESPÉCIMES CUJAS ESPÉCIES APARECEM INDICADAS NA FIGURA. A FIGURA ILUSTRA O GRAU DE ELEVÇÃO DO ARCO SUPRACILIAR, QUE APRESENTA TRÊS DIFERENTES NÍVEIS, CONFORME DESCRITO DE ACORDO COM AS CHAVES E DESCRIÇÃO CORRESPONDENTE.

Caráter 15: Visibilidade do forame lacerum

Conspícuo (0); não conspícuo (1)

O forame lacerum é conspicuamente visível em vista da base craniana nas seguintes espécies: *S. imperator*, *S. labiatus*, *S. acrensis*, *S. fuscicollis*, *S. melanoleucus*, *S. weddelli*; e inconspícuo em *S. geoffroyi*, *S. bicolor*, *S. niger* e *S. oedipus* (Figura 27).



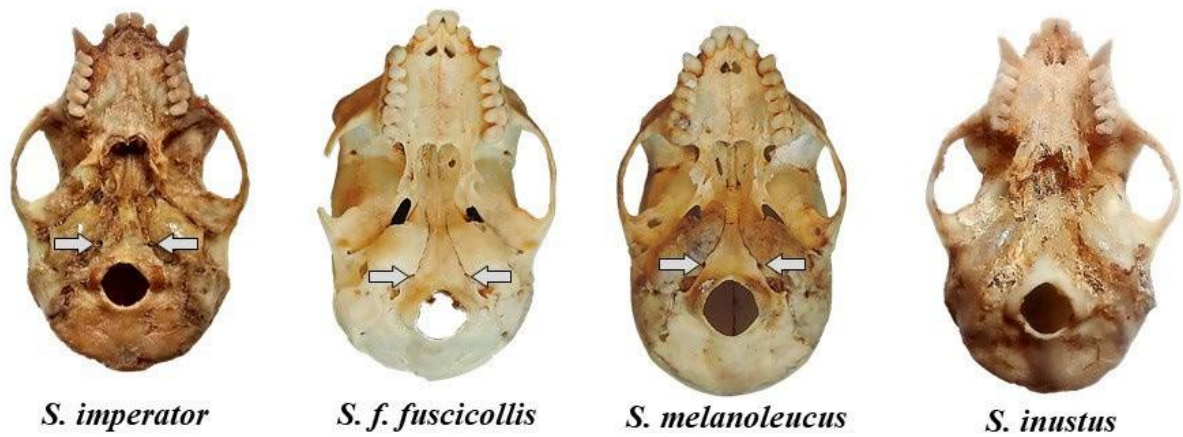


FIGURA 27. VISTAS INFERIORES DOS CRÂNIOS DE ESPÉCIMES PERTENCENTES ÀS ESPÉCIES INDICADAS NAS FIGURAS. OS CRÂNIOS ONDE ESTÃO INCLUÍDAS SETAS SÃO AQUELES EM QUE É POSSÍVEL A OBSERVAÇÃO DO FORAME LACERUM AO SE ANALISAR CADA CRÂNIO.

Caráter 16: Posição da sutura jugal-maxilar inferior (modificado do caráter 9 de Natori, 1988). Localizada posteriormente ao osso jugal (0); anteriormente no osso jugal (1).

A porção posterior da sutura jugal-maxilar corre posteriormente ao longo do arco zigomático em *S. oedipus*, *S. geoffroyi* e *S. leucopus*, enquanto em outros *Saguinus* esta porção da sutura é posicionada mais anteriormente (Figura 28).

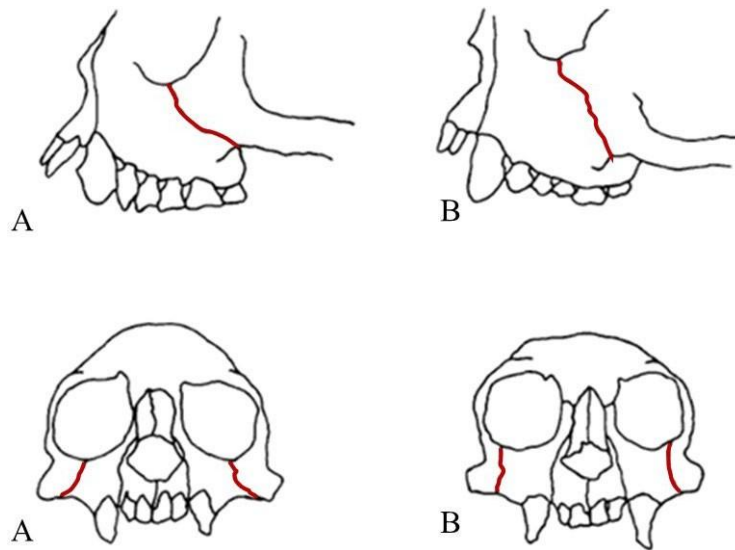


FIGURA 28. CARÁTER 16. ILUSTRAÇÃO ADAPTADA DE NATORI (1988), INDICANDO AS POSIÇÕES DAS SUTURAS MAXILARES DAS ESPÉCIES DO GRUPO *S. OEDIPUS* (A) E DE OUTROS *SAGUINUS* (B).

Caráter 17: Formato da margem orbital superior

Retilínea (0); Arredondada (1).

A linha superior da abertura orbital de *S. geoffroyi*, *S. oedipus*, *S. labiatus* e *S. leucopus* é quase retilínea, sendo paralela a um plano horizontal. Já a linha superior orbital de *S. imperator*, *S. mystax*, *S. inustus*, *S. midas*, *S. weddelli* e das espécies de *Callithrix* analisadas é arredondada (Figura 29).

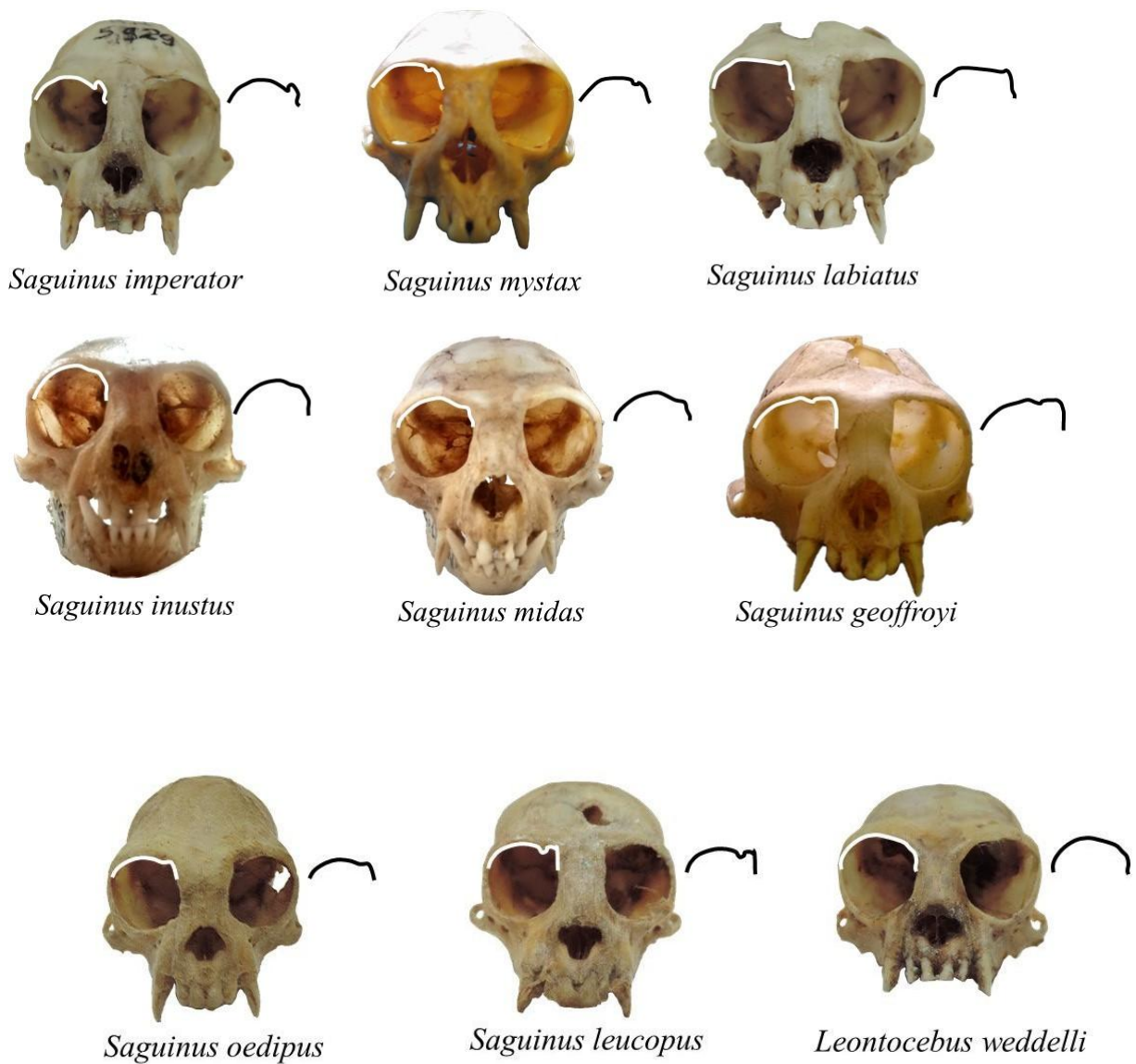


FIGURA 29. CARÁTER 22. VISTAS FRONTAIS DOS CRÂNIOS FOTOGRAFADOS DURANTE AS ANÁLISES DOS ESPÉCIMES NAS INSTITUIÇÕES VISITADAS. AQUI AS LINHAS BRANCAS E PRETAS SERVEM PARA DESTACAR OS FORMATOS DAS ÓRBITAS QUE VARIAM ENTRE AS ESPÉCIES ANALISADAS

É relevante mencionar que, nos espécimes analisados, a parte superior da abertura ocular de *S. geoffroyi*, mesmo sendo retilínea – o que coincide com as outras espécies do mesmo grupo, *S. oedipus* e *S. leucopus* – é diferente na sua porção mais lateral, que se apresenta mais baixa em relação à borda superior mediana.

Caráter 18: Posição dos forames infraorbitais

Dois forames separados (0); um forame (1).

Os forames infraorbitais (ao lado da raiz do canino) aparecem separados em *S. oedipus* e *S. melanoleucus* (dois forames) e coalescidos em *S. imperator*, *S. mystax*, *S. labiatus*, *S. inustus*, *S. bicolor*, *S. midas*, *S. niger*, *S. o. geoffroyi* e *S. weddelli* (Figura 30).



FIGURA 30. CARÁTER 23. REGISTROS EM VISTA ANGULAR DOS CRÂNIOS DE *S. GEOFFROYI* E *S. OEDIPUS*. AS SETAS INDICAM A PRESENÇA DOS FORAMOS PRESENTES NO OSSO MAXILAR.

Caráter 19: Grau de pronunciamento do espinho nasal posterior

Presente (0); Reduzido ou ausente (1)

Em uma análise filogenética da tribo Callitrichinae, Garbino (2015) apontou a presença do espinho nasal posterior como característica presente em *Saguinus* e reduzida ou ausente em *Callithrix*, distribuição de estados cuja consistência foi confirmada neste estudo. Entre *Saguinus* e *Lentocebus* não notamos diferença na distribuição desse caráter.

Garbino (2015) inclui na sua matriz uma série de caracteres que diferenciam morfologicamente os gêneros *Saguinus* e *Callithrix*. No entanto, suas análises contaram com apenas duas espécies de *Saguinus* (*S. midas* e *S. weddelli*), já que este não era o foco do seu estudo. Então, somente utilizamos aqui os caracteres cuja consistência intragenérica pôde ser verificada.

Caráter 20. Pigmentação da genitália (masculina e feminina)

Inteiramente ou majoritariamente pigmentada (0); Pouca ou nenhuma pigmentação (1).

De acordo com Hershkovitz (1977), as espécies do grupo *S. nigricollis*, *S. bicolor*, *S. oedipus* e do grupo *S. midas* possuem intensa pigmentação na região genital. Já os integrantes do grupo *S. mystax* possuem pouca ou nenhuma pigmentação, incluindo *S. inustus*. *Callithrix* apresenta pouca ou nenhuma pigmentação.

Caráter 21: Padrão da pelagem facial

Face e crânio completamente cobertos de pelos, com expansão dos pelos circumbucais (bigode) (0); Face, crânio completamente cobertos de pelos, sem bigode (1); Face glabra e crânio densamente coberto (2); Face e crânio glabros (3);

Saguinus imperator representa animais com face e crânios completamente cobertos de pelagem e com os pelos circumbucais expandidos na forma de um bigode (estado 0). *S. mystax*, *S. labiatus*, *S. niger*, *S. midas*, *S. nigricollis*, *S. fuscicollis*, *S. weddelli*, *S. melanoleucus*, *Callimico goeldi*, as espécies de *Callithrix* e *Cebuella pygmaea* apresentam tanto a face quanto o crânio completamente cobertos de pelagem, mas sem expansão dos pelos (sem bigode). *S. inustus*, *S. geoffroyi* e *S. oedipus* apresentam a face desprovida ou com esparsa pelagem e crânio densamente coberto. Somente *S. bicolor* e *S. martinsi* apresentam ausência de pelagem tanto na face quanto no crânio (Figura 31).



FIGURA 31. ILUSTRAÇÕES RETIRADAS DO SITE [HTTPS://WWW.INATURALIST.ORG](https://www.inaturalist.org), AS QUAIS SERVEM PARA AUXILIAR NA AVALIAÇÃO DAS CARACTERÍSTICAS DA PELAGEM FACIAL DAS ESPÉCIES. A PRIMEIRA ESPÉCIE DA FIGURA, *S. IMPERATOR* ILUSTRA AQUELES QUE POSSUEM EXPANSÃO DOS PELOS CIRCUMBUCALIS (BIGODE). OUTROS NÃO APRESENTAM BIGODE, MAS POSSUEM A FACE DENSAMENTE COBERTA DE PELAGEM, COMO PODE-SE VER EM *S. MYSTAX*, *S. LABIATUS*, *S. NIGER*, *S. MIDAS*, *S. FUSCICOLLIS* E *S. NIGRICOLLIS*. A FACE GLABRA AQUI É REPRESENTADA POR *S. INUSTUS*, *S. GEOFFROYI* E *S. OEDIPUS*. A ESPÉCIE *S. BICOLOR* É A ÚNICA QUE APRESENTA FACE E CRÂNIO GLABROS.

Caráter 22: Presença de despigmentação facial

Presentes (0); Ausentes (1).

Como pode ser visualizado na Figura 31, as espécies *S. imperator*, *S. mystax*, *S. labiatus*, *S. inustus*, *S. fuscicollis*, *S. nigracollis*, *S. melanoleucus* e *S. weddelli* apresentam alguma quantidade coloração branca facial. Às outras espécies analisadas será atribuído o estado “1”, corresponde à ausência de despigmentação.

Caráter 23: Tufos de pelos auriculares

Presentes (0); Ausentes (1).

Esse caráter é conhecido por caracterizar o gênero *Callithrix*, e não está presente em nenhuma espécie de *Saguinus*.

Caráter 24: Distinção visual do manto em relação à região da sela

Indistinguível da sela ou fracamente definido (0), distinção gradual (1), distinção nítida (2). *S. imperator*, *S. inustus*, e *S. martinsi* não apresentam distinção das regiões da sela e do manto em análise visual. *S. mystax*, *S. labiatus*, *S. midas* e *S. niger* apresentam as duas regiões, mas com separação gradual entre elas. A única espécie que apresenta separação abrupta entre as duas regiões é *S. bicolor* (Figura 32).



FIGURA 32. CARÁTER 19. REGISTROS REALIZADOS DURANTE AS VISITAS ÀS INSTITUIÇÕES. AS FOTOS MOSTRAM A REGIÃO DORSAL (SELA E MANTO) DA PELAGEM DOS ESPÉCIMES ANALISADOS. É POSSÍVEL PERCEBER, POR EXEMPLO, A TRANSIÇÃO DE COLORAÇÃO ENTRE AS REGIÕES DA SELA E DO MANTO, QUE É ABRUPTA EM *S. BICOLOR* E GRADUAL EM *S. MYSTAX*.

Caráter 25: Presença de bandeamento individual dos pelos no manto

Pelo colorido uniformemente (0); Pelo com bandeamento de cores (diferentes faixas de coloração em um único pelo) (1).

As espécies que não apresentam um padrão bandeado de pelagem na região do manto são: *S. niger*, *S. midas*, *S. mystax*, *S. labiatus*, *S. inustus*, o grupo *S. bicolor*, *S. fuscicollis*, *S. nigracollis*, *S. melanoleucus* e *S. weddelli*. Já as espécies *S. imperator*, *S. geoffroyi*, *S. oedipus*, *S. leucopus*, *C. geoffroyi*, *C. jachus* e *C. penicillata* apresentam pelos bandeados tanto nos pelos do manto quanto nos pelos da sela. Nenhuma espécie aqui estudada apresenta a combinação de pelos bandeados no bando e pelos unicoloridos na sela (Figura 32).

Caráter 26: Presença de bandeamento individual dos pelos na região da sela

Pelo colorido uniformemente (0); Pelo com bandeamento de cores (diferentes faixas de coloração em um único pelo) (1).

As espécies que não apresentam um padrão bandeado de pelagem na sela são: *S. inustus*, *S. martinsi*, *S. bicolor* e *S. melanoleucus*. As que apresentam: *S. imperator*, *S. mystax*, *S. labiatus*, *S. niger*, *S. midas*, *S. geoffroyi*, *S. oedipus*, *S. leucopus*, *C. geoffroyi*, *C. jachus* e *C. penicillata* (Figura 32).

Caráter 27: Coloração da cauda

Cauda não contrasta com o dorso, exibindo coloração igual a esta (0), cauda difere do dorso, mas com separação gradual (1), Cauda nítida e drasticamente mais clara ou mais escura que o dorso (2).

Em *S. inustus* e *S. melanoleucus* a cor da cauda é indistinguível da coloração do resto da região dorsal. Apenas *S. imperator* mostra a coloração da cauda abruptamente separada da coloração da parte dorsal do corpo. O restante das espécies analisadas possui cauda diferenciada do dorso, mas com alteração gradual.

1.4. MATRIZ DE DATOS

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
<i>Saguinus imperator</i>	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2
<i>Saguinus mystax</i>	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>Saguinus labiatus</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>Saguinus inustus</i>	?	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	2	?	1	1	?	0	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>Saguinus martinsi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	1	0	?	?	1	?	1	0	0	3	1	1	0	0	0	1
<i>Saguinus bicolor</i>	2	1	1	0	1	0	1	?	0	1	0	1	0	1	1	1	?	?	0	0	3	1	1	2	0	0	1
<i>Saguinus niger</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1	0	1	1	1	?	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1
<i>Saguinus midas</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	?	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1
<i>Saguinus geoffroyi</i>	?	?	?	1	2	1	1	?	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	1	1	0	1	1	1
<i>Saguinus oedipus</i>	0	1	1	1	?	1	1	?	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	1
<i>Saguinus leucopus</i>	0	1	1	1	?	1	0	?	0	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	?	1	1	0	1	1	1
<i>Saguinus fuscicollis</i>	1	1	1	1	1	0	0	?	0	1	0	1	0	?	0	1	?	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Saguinus nigricollis</i>	1	1	1	1	1	0	0	?	0	?	?	1	?	?	?	1	?	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Saguinus melanoleucus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	1	?	2	0	?	?	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Saguinus weddelli</i>	?	?	?	?	?	0	?	?	0	1	?	1	?	2	0	?	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Callithrix geoffroyi</i>	?	0	2	1	?	0	1	?	1	?	?	1	?	?	?	?	1	?	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Callithrix jacchus</i>	?	0	2	1	?	0	1	?	1	?	?	1	?	?	?	?	1	?	1	1	1	0	0	?	1	1	1
<i>Callithrix penicillata</i>	?	0	2	1	?	0	1	?	1	?	?	1	?	?	?	?	1	?	1	1	1	0	0	1	1	1	1

ANÁLISE FILOGENÉTICA

A primeira análise filogenética, contendo 27 caracteres (osteológicos, de tegumento e pelagem) e 18 táxons, resultou em 4 árvores mais parcimoniosas, com 49 passos cada uma. O consenso estrito dessas árvores (Figura 33) recupera o monofiletismo de *Saguinus* em relação ao gênero *Callithrix*, com alto valor de suporte (5 para índice de decaimento e 98 de Bootstrap). Existem 3 sinapomorfias não ambíguas sustentando esse último clado: a posição dos caninos inferiores (9), o grau de pronunciamento do espinho nasal posterior (19) e a presença de tufos de pelos auriculares em *Callithrix* (23).

A filogenia também recupera o parafiletismo do grupo de saguis maiores, pela inclusão das espécies do grupo *S. nigricollis*, com a espécie *S. inustus* (que pertence ao grupo *S. mystax* em estudos moleculares recentes) associada a *S. melanoleucus*, sendo que esse clado apresenta valor de índice de decaimento 4, mas sustentado apenas por sinapomorfias ambíguas (ver Buckner et al., 2015 e Athaydes et al., 2021).

A maior parte das espécies do grupo *S. nigricollis* é recuperada em uma politomia juntamente com os grupos de *Saguinus*, com exceção de *S. imperator*, *S. mystax* e *S. labiatus*, que aparecem divergindo na base, em uma politomia. O primeiro clado é sustentado pelas sinapomorfias 5 (profundidade do sulco do terceiro pré-molar) e 10 (diferenças nas proporções do osso nasal), mas com baixo valor de suporte.

Existem duas sinapomorfias não ambíguas (caracteres 15 e 22) sustentando a junção dos grupos *S. geoffroyi*, *S. bicolor* e *S. midas*, mas esse clado não é fortemente sustentado pelos índices de suporte. O caráter 15 corresponde à visibilidade do forame lacerum e o caráter 22 representa a presença de pelos despigmentados na face.

Apesar da topologia interna do grupo *S. geoffroyi* não ser bem resolvida aqui, o grupo aparece sustentado morfológicamente por três caracteres não ambíguos que correspondem à diferença no tamanho do hipocónideo do primeiro molar (caráter 6), diferenças no ângulo formado entre o plano virtual de localização das órbitas e um plano retilíneo longitudinal (caráter 12) e diferenças na posição da sutura jugal-maxilar inferior (caráter 16). O valor de Bootstrap para esse clado reflete a presença das sinapomorfias, mas o índice de Bremer é baixo.

A reunião dos grupos *S. bicolor* e *S. midas* é sustentada pela sinapomorfia não ambígua correspondente ao caráter 4 (Premetacristídeo apontando bruscamente para baixo no segundo pré-molar) e apresenta baixo valor de suporte.

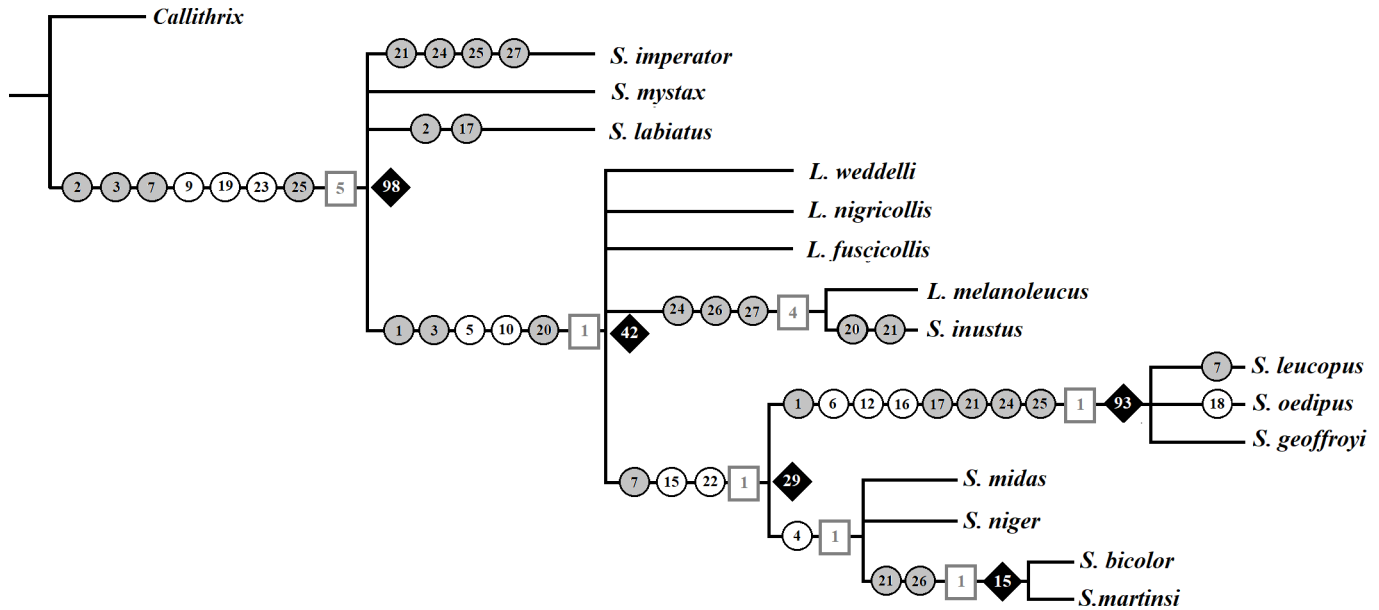


FIGURA 33. CONSENSO ESTRITO OBTIDO A PARTIR DA ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DO CONJUNTO DE DADOS MORFOLÓGICOS COMPLETO, COM 27 CARACTERES E 18 TÁXONS. OS NÚMEROS CONTIDOS DENTRO DOS CÍRCULOS ILUSTRAM AS SINAPOMORFIAS, SENDO QUE AQUELES NÃO HACHURADOS DE CINZA REPRESENTAM AS SINAPOMORFIAS NÃO AMBÍGUAS ENCONTRADAS. OS NÚMEROS CONTIDOS DENTRO DOS QUADRADOS REPRESENTAM OS VALORES DE ÍNDICE DE DECAIMENTO PARA CADA CLADO E OS NÚMEROS DENTRO DOS LOSANGOS REPRESENTAM OS VALORES DE BOOTSTRAP.

A análise filogenética por parcimônia através de dados exclusivamente osteológicos, dentários e de tegumento (um caráter) apresentou-se menos resolvida que a anterior (Figura 34). As relações entre as espécies do grupo *S. nigricollis* aqui novamente não apresentam resolução, sendo recuperadas em uma politomia. Na Figura 36 pode-se observar o consenso estrito resultante das 20 árvores mais parcimoniosas obtidas, com melhor score no valor de 31.

O monofiletismo do grupo *S. geoffroyi* é suportado novamente por três sinapomorfias não ambíguas e por valor de Bootstrap de 65. Essas sinapomorfias são as mesmas obtidas na análise anterior.

Aqui *S. inustus* não aparece associado a *S. melanoleucus*, indicando que a pelagem exercia um papel relevante na associação dessas duas espécies. De fato, os caracteres que sustentam esse clado na filogenia anterior são caracteres associados a pelagem (caracteres 24, 26 e 27).

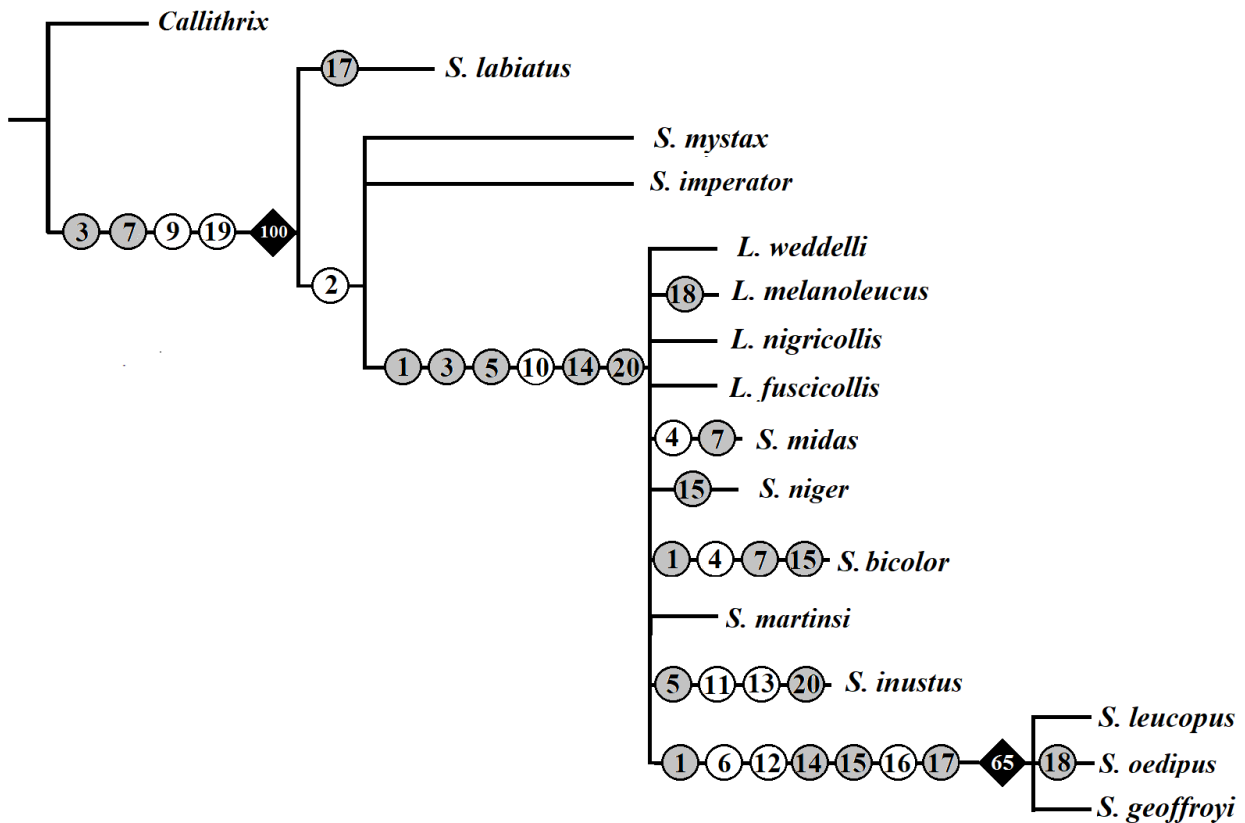


FIGURA 34. CONSENSO ESTRITO OBTIDO A PARTIR DA ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DO CONJUNTO DE DADOS MORFOLÓGICOS OSTEOLÓGICOS (E DE TEGUMENTO). OS NÚMEROS CONTIDOS DENTRO DOS CÍRCULOS ILUSTRAM AS SINAPOMORFIAS, SENDO QUE AQUELES NÃO HACHURADOS DE CINZA REPRESENTAM AS SINAPOMORFIAS NÃO AMBÍGUAS.

EVOLUÇÃO DOS DADOS MORFOLÓGICOS NAS FILOGENIAS MOLECULARES

Somente os caracteres 1, 2, 5 e 8 não tiveram seus estados ancestrais bem definidos pela sua otimização na filogenia molecular de Athaydes et al. (2021) (Material Suplementar II).

Em relação ao formato dos incisivos inferiores (caráter 3), o estado “2” (largura menor que o comprimento) aparece tanto no grupo externo a *Saguinus* (*Callithrix*) quanto na espécie *S. geoffroyi*. No entanto, o estado ancestral de *Saguinus* é provavelmente o estado “1” (largura muito maior que o comprimento), tanto de acordo com a análise de parcimônia quanto com a de máxima verossimilhança. No grupo *S. mystax*, a única espécie a apresentar estado diferente de “0” é *S. inustus*, que apresenta o estado ancestral.

Para o caráter 4, de acordo com as duas análises, o estado ancestral em *Saguinus* (e também do clado *Saguinus* + *Callithrix*) é provavelmente, o estado “1” (presença de premetacristídeo apontando bruscamente para baixo no segundo pré-molar) e esse estado só é alterado no ancestral do clado formado pelos grupos *S. bicolor* + *S. midas*.

Na otimização do caráter 5 (Figura 35) ocorre indefinição do estado ancestral de *Saguinus*, pela incongruência dos resultados dos dois métodos, conforme já citado, mas é relevante notar que tal caráter se comporta como uma sinapomorfia para o grupo *S. mystax*, incluindo *S. inustus*. O estado de caráter “0” (sulco profundo no terceiro pré-molar) é bem definido nos dois métodos como sendo uma condição ancestral desse grupo.

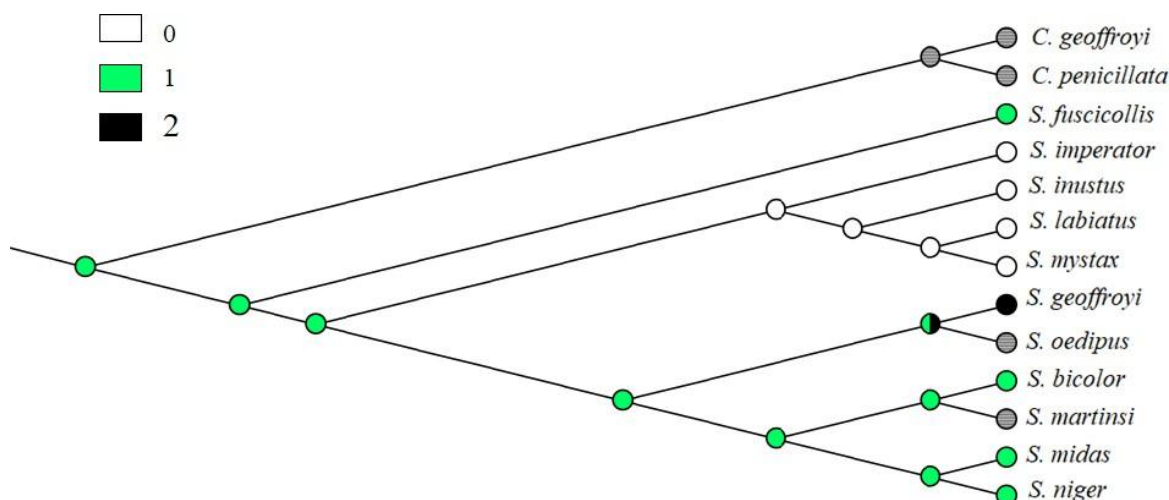


FIGURA 35. OTIMIZAÇÃO POR PARCIMÔNIA DO CARÁTER 5 (PROFUNDIDADE DO SULCO DO TERCEITO PRÉ-MOLAR) NA FILOGENIA MOLECULAR DE ATHAYDES ET AL. (2021). AS CORES INDICAM OS ESTADOS DE CARÁTER: BRANCO INDICA ESTADO “0”, VERDE INDICA ESTADO “1” E PRETO REPRESENTA O ESTADO “2”.

Para o caráter 6, tem-se que o estado ancestral definido nos dois métodos (parcimônia e máxima verossimilhança) para *Saguinus*, para *Saguinus* + *Callithrix*, para o grupo dos *Saguinus* maiores (grupos *S. mystax* + *S. oedipus* + *S. bicolor* + *S. midas*), para o grupo *S. mystax* (com *S. inustus*) e para a associação entre os grupos *S. oedipus*, *S. bicolor* e *S. midas* é o estado “0”. A mudança de estado de “0” para “1” ocorre somente no ancestral do grupo *S. oedipus*, já que *S. oedipus* e *S. geoffroyi* apresentam um hipocónideo reduzido no primeiro molar, em relação às outras espécies.

O estado ancestral de *Saguinus* em relação ao caráter 7 permanece indefinido para os dois métodos, mas é importante ressaltar que o estado “0” (entoconídeo do m1 proporcional ao de outras cúspides) é outra sinapomorfia morfológica do grupo *S. mystax*, incluindo *S. inustus*. O grupo *S. oedipus* também apresenta somente um estado (estado “1”), mas o restante da evolução do caráter permanece indefinido, devido à ausência de dados para *S. bicolor*, *S. martinsi* e *S. niger*.

O caráter 9 seria uma sinapomorfia do gênero *Saguinus* em relação a ao grupo externo. Aqui fica confirmada a afirmação de Rosenberger (1977) de que o ponto de oclusão dos caninos inferiores é eficiente para separar *Saguinus* de *Callithrix*.

O estado ancestral de *Saguinus* para o caráter 10 (proporções dos ossos nasais) é provavelmente o estado “1” (altura do nasal semelhante à largura). Um nasal mais estreito surge no grupo *S. mystax*, excetuando-se *S. inustus*. O estado ancestral provável do grupo *S. mystax* é “0”. A espécie *S. martinsi* aparece indefinida em muitas otimizações, já que a amostragem de espécimes desse táxon foi reduzida.

O estado “1” do caráter 11 se comporta como uma autapomorfia de *S. inustus*, em relação a todos os outros *Saguinus* e representa uma diferença na proporção da largura craniana, que em *S. inustus* é proporcionalmente menor que o comprimento do crânio, aparentando um crânio mais alongado que as demais espécies. Também se trata de uma autapomorfia de *S. inustus* o estado “1” do caráter 13, que representa a interceptação da sutura coronal em relação à linha temporal em um único ponto, em vista superior do crânio. Para o caráter 14, a otimização também resulta em uma autapomorfia de *S. inustus* (estado “2”, representando o arco supraciliar elevado). No entanto, a ausência das espécies *S. melanoleucus* e *S. weddelli* na filogenia torna esse resultado ambíguo, já que foi descrito anteriormente neste trabalho que essas duas espécies apresentam a mesma característica de *S. inustus*. A indefinição do estado de *S. fuscicollis* também previne a obtenção de informação mais clara a respeito da evolução desse caráter.

A otimização do caráter 12 (Figura 36) ilustra uma sinapomorfia do grupo *S. oedipus*, que apresenta sozinho o estado “0” (grande angulação da face, com proeminência anterior do osso nasal).

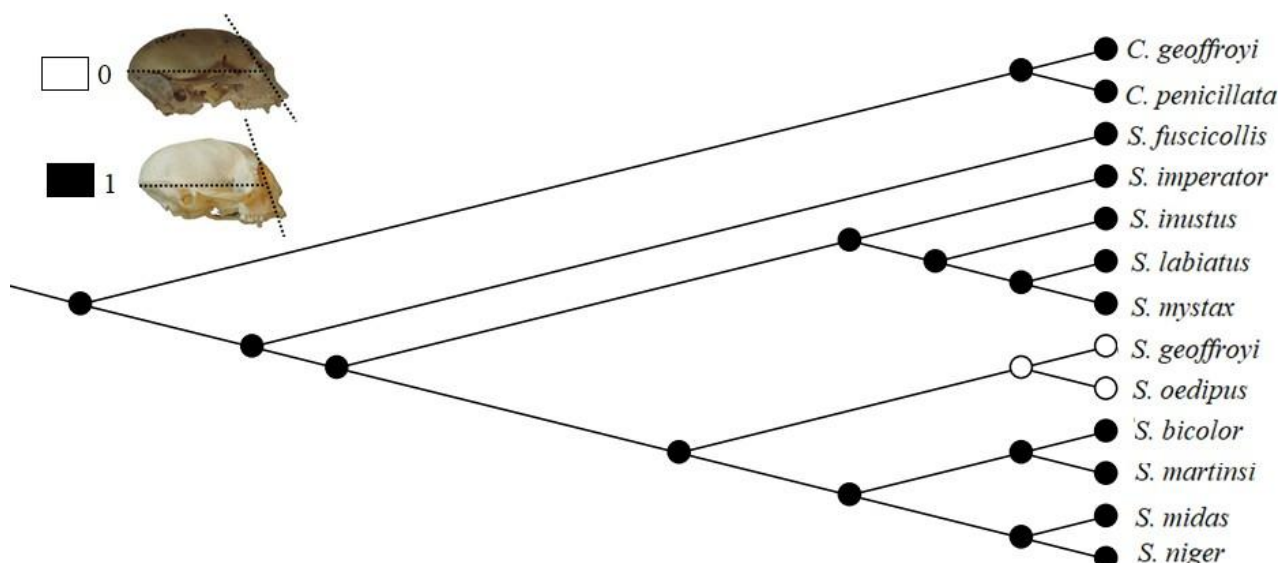


FIGURA 36. OTIMIZAÇÃO POR PARCIMÔNIA DO CARÁTER 12 (GRAU DE ANGULAÇÃO DA FACE) NA FILOGENIA MOLECULAR DE ATHAYDES ET AL. (2021). AS CORES INDICAM OS ESTADOS DE CARÁTER: BRANCO INDICA ESTADO “0”, E PRETO REPRESENTA O ESTADO “1”.

A otimização do caráter 15 não estabelece a sua ancestralidade em *Saguinus*, provavelmente devido à ausência de dados para as espécies de *Callithrix*, *S. inustus*, *S. mystax*, *S. martinsi* e *S. midas*. Mesmo assim, considerando as espécies para as quais os dados puderam ser obtidos, o estado “0” se comporta como uma sinapomorfia do grupo *S. mystax*. O estado ancestral provável desse caráter é a presença de um forame lacerum visível (estado 1).

O caráter 16 se comporta como uma sinapomorfia do grupo *S. oedipus*, mostrando que a porção inferior da sutura jugal-maxilar é posicionada posteriormente ao osso jugal nessas espécies e no restante de *Saguinus* se localiza mais anteriormente.

Para o caráter 17 (formato da margem orbital superior) a condição ancestral é provavelmente o estado “1” – margem arredondada. Essa condição se mantém no grupo *S. mystax*, com exceção de *S. inustus* e se mantém na origem dos grandes saguis (*S. mystax* + *S. oedipus* + *S. bicolor* + *S. midas*) e também no ancestral comum entre os grupos *S. oedipus* + *S. bicolor* + *S. midas*. A ausência de definição de estados para o grupo *S. bicolor* e para a espécie *S. niger* nos previne de interpretar a evolução do caráter para o grupo *S. geoffroyi*, cujas espécies possuem a margem orbital superior mais retilínea (estado “0”).

O estado “0” do caráter 18 se comporta como uma autapomorfia da espécie *S. oedipus* e o caráter ancestral estimado para *Saguinus* é o estado “1”, ou seja, a presença de apenas dois forames infraorbitais.

O caráter 19, conforme esperado, se comporta como um caráter diferenciador dos gêneros *Saguinus* e *Callithrix*, sendo o espinho nasal posterior presente em *Saguinus* e ausente ou muito reduzido em *Callithrix*.

Para o caráter 20 (Figura 37), que representa a presença de pigmentação da genitália, conforme descrito por Hershkovitz (1977), não foi possível a definição do estado ancestral de *Saguinus* em nenhum dos métodos. No entanto a presença de pigmentação é a condição ancestral que reúne os grupos *S. oedipus*, *S. bicolor* e *S. midas* enquanto a ausência de genitália pigmentada é o provável caráter ancestral de *S. mystax*, incluindo *S. inustus*.

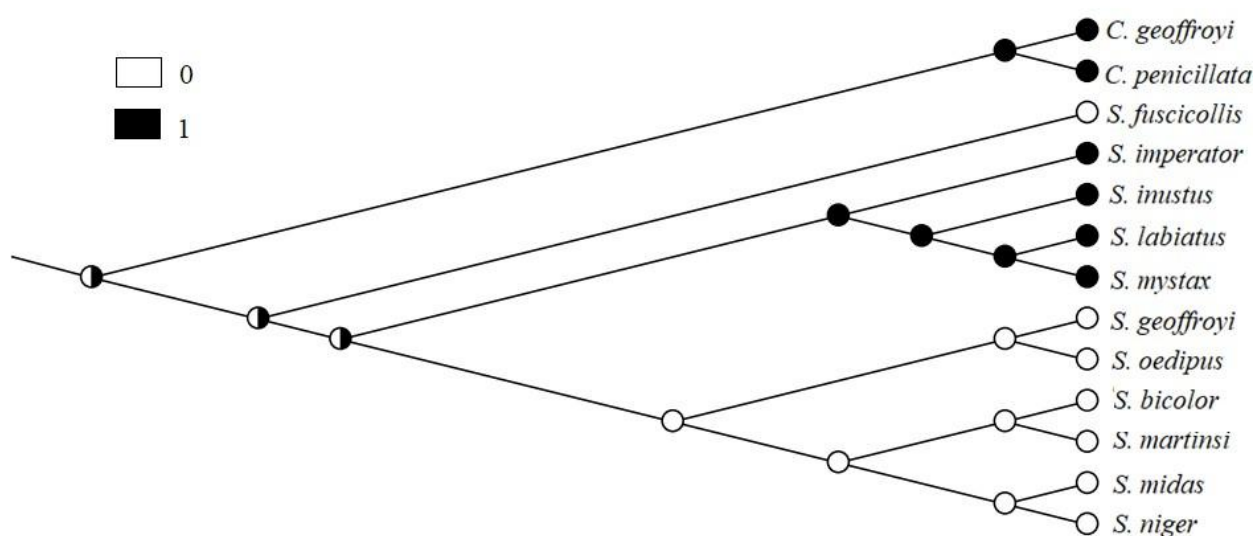


FIGURA 37. OTIMIZAÇÃO POR PARCIMÔNIA DO CARÁTER 20 (PIGMENTAÇÃO DA GENITÁLIA) (HERSHKOVITZ, 1977) NA FILOGENIA MOLECULAR DE ATHAYDES ET AL. (2021). AS CORES INDICAM OS ESTADOS DE CARÁTER: BRANCO INDICA ESTADO “0”, E PRETO REPRESENTA O ESTADO “1”.

Nossos resultados (Figura 38) indicam também que a provável condição ancestral relativa ao caráter 21 é a presença de cobertura de pelos na face e no crânio, sem a presença de bigode, semelhante ao que se observa hoje no grupo *S. nigracollis*. O ancestral do grupo *S. mystax* teria se mantido igual ao ancestral de *Saguinus*; em *S. imperator*, a evolução teria sido em sentido ao aparecimento de um bigode e em *S. inustus* teria havido perda de pelagem facial. O ancestral do clado *S. mystax* + *S. oedipus* + *S. bicolor* + *S. midas* também teria se mantido como o ancestral do gênero, e as mudanças teriam ocorrido no ancestral do grupo *S. oedipus*, no sentido da perda dos pelos faciais e no grupo *S. bicolor*, no sentido da perda dos pelos tanto da face quanto do crânio.

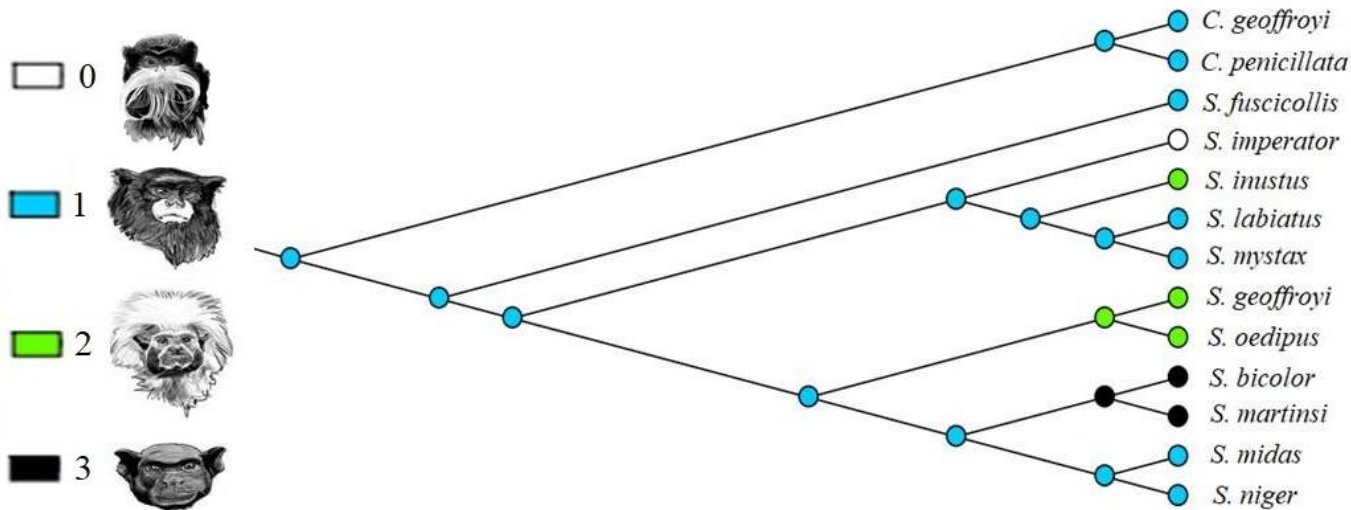


FIGURA 38. OTIMIZAÇÃO POR PARCIMÔNIA DO CARÁTER 21 (PRESENÇA DE PELAGEM NA FACE E NO CRÂNIO) NA FILOGENIA MOLECULAR DE ATHAYDES ET AL. (2021). AS CORES INDICAM OS ESTADOS DE CARÁTER: BRANCO INDICA ESTADO “0”, AZUL INDICA ESTADO “1”, VERDE REPRESENTA O ESTADO “2” E PRETO REPRESENTA O ESTADO “3”.

A otimização do caráter relativo à presença de algum grau de despigmentação facial (caráter 22) (Figura 39) mostra um ancestral de *Saguinus* com face despigmentada, assim como ocorre com o ancestral do clado formado pelos grupos *S. mystax*, *S. oedipus*, *S. bicolor* e *S. midas*. A perda da despigmentação aparece no ancestral do grupo *S. oedipus* + *S. bicolor* + *S. midas* somente.

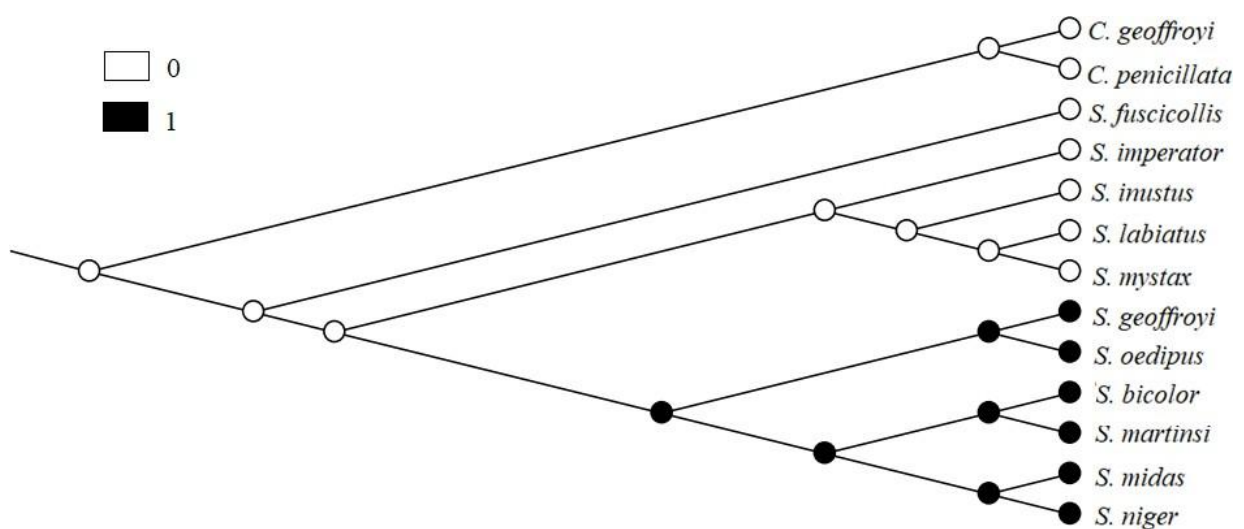


FIGURA 39. OTIMIZAÇÃO POR PARCIMÔNIA DO CARÁTER 22 (PRESENÇA ALGUM GRAU DE DESPIGMENTAÇÃO FACIAL) NA FILOGENIA MOLECULAR DE ATHAYDES ET AL. (2021). AS CORES INDICAM OS ESTADOS DE CARÁTER: BRANCO INDICA ESTADO “0” E PRETO REPRESENTA O ESTADO “1”.

Para o caráter 23, referente à presença de tufos de pelos auriculares, o ancestral de *Saguinus* tem estado “1” (ausência desses tufos de pelagem), enquanto *Callitrix*, como grupo externo, possui estado “0”.

A definição da ancestralidade de *Saguinus* referente ao caráter 24 não é resolvida pelo método de máxima verossimilhança. Já a análise de parcimônia aponta um ancestral de *Saguinus* com estado “1” (distinção gradual de pelos do manto para a sela). Depois, o ancestral de *S. mystax* + *S. oedipus* + *S. bicolor* + *S. midas* tem sua condição alterada para o estado “0” (nenhuma ou fraca distinção gradual entre a sela e o manto). Esse último estado é revertido para o estado “1” em *S. labiatus* + *S. mystax* e também no ancestral do grupo *S. midas*. Uma terceira mudança ocorre somente em *S. bicolor*, que apresenta estado “2”, referente à sua divisão abrupta entre as colorações de pelagem da sela e do manto.

Já com relação à presença de bandejamento na coloração dos pelo do manto, a parcimônia é incapaz de definir as características ancestrais. A máxima verossimilhança aponta uma maior probabilidade para um ancestral de *Saguinus* com estado “0” (pelo sem bandejamento).

A presença de bandeamentos de pelagem na sela é o estado ancestral de *Saguinus*, de acordo com os dois métodos de otimização utilizados. O estado somente é revertido na espécie *S. inustus* e no grupo *S. bicolor*.

A distinção gradual e sutil da coloração da cauda é o estado mais frequente em *Saguinus*, sendo também a característica ancestral do gênero, bem como dos ancestrais de todos os grupos de espécies. A mudança ocorre somente em *S. imperator*, que apresenta a coloração da cauda abruptamente separada da parte dorsal do corpo e em *S. inustus*, que não apresenta nenhuma distinção.

DISCUSSÃO

A filogenia morfológica obtida neste trabalho resultou na recuperação do grupo *S. oedipus*, do clado formado pelos grupos *S. bicolor* e *S. midas* e do grupo *S. bicolor*, o que evidencia o valor dos dados morfológicos para o estabelecimento de relações evolutivas em *Saguinus*, principalmente considerando que, em comparação com as análises moleculares, o

conjunto de dados é relativamente escasso, devido à dificuldade para a obtenção de informações morfológicas em primatas.

Com base nas otimizações dos caracteres morfológicos na filogenia molecular, podemos inferir que o ancestral do gênero *Saguinus* já possuía as seguintes características: incisivos inferiores com largura bem maior que o comprimento; premetacristídeo apontando bruscamente para baixo no segundo pré-molar; metaconídeo reduzido no terceiro pré-molar; hipoconídeo do primeiro molar com tamanho proporcional ao de outras cúspides; caninos inferiores maiores que os incisivos; largura e comprimento semelhantes no osso nasal; proporção entre o comprimento e largura da caixa craniana menor que 1,68 cm; suturas coronais interceptando as linhas temporais em um único ponto; arco supraciliar pouco proeminente; forame lacerum conspícuo em vista ventral do crânio; formato arredondado da margem orbital superior; dois forames infraorbitais de cada lado da face; espinho nasal posterior proeminente; face e crânio completamente cobertos de pelos, sem bigode; distinção gradual da coloração dos pelos do rosto em relação aos da sela; pelagem da sela com bandejamento individual; cauda com coloração diferente do dorso, com separação gradual e; presença de algum grau de despigmentação da pelagem facial.

Se considerarmos o branqueamento facial como parte do processo de branqueamento corporal descrito por Hershkovitz (1977), podemos inferir, com base na otimização do caráter 22 (Figura 39), que a hipótese do metacromismo não se aplica às nossas análises, sendo possível supor a ordem evolutiva inversa: algum grau de descoloração da pelagem facial já estava presente no estoque ancestral de *Saguinus* e somente foi perdida no ancestral dos grupos *S. oedipus* + *S. bicolor* + *S. midas*.

O grupo *S. oedipus* foi recuperado com alto valor de suporte de Bootstrap na primeira análise filogenética morfológica e apresenta algum suporte mesmo quando excluimos da análise os caracteres de pelagem. Apesar de ter sido utilizada uma amostragem pequena das espécies que compõem esse grupo, os resultados sugerem uma distinção morfológica dessas espécies em relação às demais.

Jacobs et al. (1995) sintetizaram as relações entre *Saguinus*, baseando-se em estudos morfológicos anteriores (Hershkovitz (1977), Hanihara e Natori (1987), Natori e Hanihara (1988), Cheverud e Moore (1990, 1992)), em uma filogenia que já suportava o monofiletismo do grupo *S. oedipus*. Com base em dados moleculares, Cropp et al. (1999) também

recuperaram o monofiletismo do grupo, sendo *S. geoffroyi* e *S. oedipus* espécies irmãs (como também ocorria em estudos morfológicos já citados anteriormente). Tagliaro et al. (2005), no entanto, não obtiveram o mesmo resultado, obtendo as espécies desse grupo em uma politomia. Porém, estudos moleculares mais recentes novamente recuperaram o monofiletismo do grupo (Buckner et al., 2015; Athaydes et. al, 2021). Nesses estudos, as espécies *S. geoffroyi* e *S. oedipus* aparecem mais estreitamente relacionadas entre si que de *S. leucopus*. Em nossas análises, os dados morfológicos foram suficientes para recuperar o monofiletismo do grupo, mas não para resolver as suas relações internas.

Herskovitz (1977) considerou os seguintes caracteres como distintivos do grupo, além das características de pelagem:

“Contorno frontal bem arredondado a abobadado, cristas temporais fortemente convergentes e frequentemente se fundindo em uma crista sagital; perfil nasal ligeiramente côncavo; seios frontais bem inflados, forame malar de 1 a 2 mm no maior diâmetro; borda ventral da mandíbula mais próxima da forma de V do que da forma de U; os ramos horizontais moderadamente arqueados, o processo angular ligeiramente flexionado para dentro, mas geralmente bem desviado para baixo”.

Neste trabalho, as sinapomorfias não ambíguas obtidas na primeira filogenia morfológica para o grupo foram os caracteres 6, 12 e 16. O caráter 6, que trata **do tamanho do hipoconídeo do primeiro molar**, já havia sido citado por Natori (1988) como sendo uma característica distintiva do grupo. Aqui confirmamos essa distinção em nossa filogenia morfológica. O caráter 12 corresponde ao ângulo formado entre o **plano virtual de localização das órbitas** e um plano retilíneo longitudinal (Figuras 21, 22, 23 e 24). Na prática, esse caráter indica que a parte frontal da face das espécies do grupo *S. oedipus* é mais inclinada que de todas as outras. O caráter 16, outra sinapomorfia não ambígua que sustenta o grupo, representada pela **posição posterior da sutura jugal-maxilar inferior**, já havia sido citada por Natori (1988) como uma característica presente nas três espécies do grupo. Quanto otimizamos os caracteres morfológicos na filogenia molecular de Athaydes et al. (2021), aqueles que se comportam como sinapomorfias do grupo são os mesmos obtidos anteriormente, durante a análise filogenética morfológica, o que reforça a ideia de que esses caracteres são mesmos distintivos do grupo.

Baseado em estudos morfológicos anteriores, *S. insutus* foi considerado como sendo pertencente a um grupo à parte, devido à sua singularidade morfológica (Herskovitz, 1977).

Somente Athaydes et al. (2021) incluíram essa espécie no grupo *S. mystax* através de caracteres morfológicos, finalmente concordando com as análises moleculares mais recentes (e.g. Buckner et al., 2015).

S. inustus apresenta peculiaridade morfológica não somente no que se refere aos caracteres de pelagem como também às suas características cranianas (Athaydes et al., 2021). Em nossa primeira análise morfológica, essa espécie se associa a *S. melanoleucus* por meio das seguintes sinapomorfias: 24, 26 e 27, todos caracteres relacionados à pelagem. Provavelmente o caráter uniforme da pelagem de *S. inustus* gera uma convergência com *S. melanoleucus*, que também apresenta cobertura corporal uniforme e sem bandejamento. Quando retiramos os caracteres de pelagem da análise, as duas espécies caem em uma grande politomia. Como Athaydes et al. (2021) não utilizaram características morfológicas para espécies além do grupo *S. mystax*, *S. inustus* é associado ao grupo *S. mystax* naquele trabalho, mesmo quando somente caracteres morfológicos são utilizados.



FIGURA 40. DESENHO DAS FACES DAS ESPÉCIES DE *S. INUSTUS* E *S. IMPERATOR*, DA ESQUERDA PARA A DIREITA, RESPECTIVAMENTE. NO DESENHO FORAM REPRODUZIDAS AS REGIÕES DESPIGMENTADAS DAS FACES DESSAS ESPÉCIES. É POSSÍVEL PERCEBER QUE O PADRÃO DE BRANQUEAMENTO CIRCUMBUCAL DE *S. INUSTUS*, AINDA QUE SUTIL, É SEMELHANTE AO PADRÃO DE *S. LABIATUS*.

A respeito da pelagem de *S. inustus*, é relevante observar que apesar de sua peculiaridade morfológica, seu padrão de branqueamento circumbucal é bastante semelhante ao da espécie *S. labiatus*, conforme se observa na Figura 40. Portanto, não descartamos a necessidade de análises morfológicas mais detalhadas dessa espécie, para esclarecer melhor a sua evolução em relação à demais espécies de *Saguinus*.

A peculiaridade de *S. inustus* também é evidenciada pelas autapomorfias morfológicas obtidas na filogenia molecular: Os caracteres 8 (espessura da camada de esmalte dos incisivos inferiores), 11 (proporção entre o comprimento e a largura da caixa craniana), 13 (posição das suturas coronais em relação às linhas temporais), 14 (elevação do arco supraciliar) e 27 (coloração da cauda) são exclusivos da espécie. Desses, destaca-se o caráter 11, já que *S. inustus* visivelmente apresenta um crânio mais alongado que os das demais espécies de *Saguinus*. O caráter 27 possivelmente teria um comportamento diferente, caso utilizássemos uma filogenia molecular que contivesse a espécie *S. melanoleucus*, pertencente ao grupo *S. nigricollis*, que também apresenta uniformidade na coloração da pelagem corporal.

Athaydes et. al (2021) realizaram uma análise filogenética do grupo *S. mystax*, incluindo tanto caracteres morfológicos quanto moleculares. A sua filogenia morfológica, no entanto, não resolveu as relações internas do grupo, embora tenham obtido sinapomorfias incluindo *S. inustus*. A sua filogenia molecular, baseada em 63 marcadores, obteve uma associação entre as espécies *S. mystax* e *S. labiatus*, seguida de *S. inustus* e então, *S. imperator*, como táxon mais externo. A inclusão dos dados morfológicos naquele trabalho, em uma análise concatenada, altera a topologia anterior, colocando *S. inustus* como táxon mais externo, no lugar de *S. imperator*.

Diferentemente de Athaydes et al. (2021), neste trabalho as análises morfológicas abrangeram todo o gênero *Saguinus*. No entanto, a filogenia morfológica obtida aqui não recupera o monofiletismo do grupo *S. mystax*. Na otimização dos caracteres na filogenia molecular de Athaydes et al. (2021), os seguintes caracteres se comportam como sinapomorfias não ambíguas do grupo: 5 (profundidade do sulco do terceiro pré-molar) e 20 (pigmentação da genitália).

Na filogenia morfológica, o grupo *S. midas* não é recuperado, mas a associação das suas espécies com o grupo *S. bicolor* apresenta-se sustentada por uma sinapomorfia não ambígua, representada pelo caráter 4, que se trata de uma característica dentária levantada por Natori (1988). O grupo *S. bicolor* é recuperado na filogenia morfológica, mas com baixo suporte. No entanto, quando otimizamos os caracteres na filogenia molecular, os caracteres 4 e 14 se comportam como sinapomorfias não ambíguas do clado *S. bicolor* + *S. midas*. Portanto, é possível supor que um premetacristídeo apontando bruscamente no primeiro molar e a elevação do arco supraciliar surgiram no ancestral desses grupos.

Aqui, a retirada dos caracteres de pelagem afetou fortemente a resolução das relações internas de *Saguinus*. No entanto, algumas sinapomorfias não são alteradas entre as duas filogenias, de modo a merecerem destaque. Sustentando o gênero, na primeira filogenia, aparecem os caracteres 9, 19 e 23, que correspondem, respectivamente a: posição dos caninos inferiores; grau de pronunciamento do espinho nasal posterior (esse caráter já havia sido utilizado na matriz de dados de Garbino (2015), embora não tenha havido uma discussão clara sobre essa distinção) e; à presença de tufos de pelos auriculares, caráter já associado historicamente ao grupo externo dessa análise (Hershkovitz, 1977).

Conclusões

A utilização de caracteres morfológicos pode ser útil para o estabelecimento de relações evolutivas em primatas. Ao mesmo tempo, é preciso considerar que o tipo de codificação pode interferir nos resultados filogenéticos. Neste trabalho, utilizamos as diferenças nos padrões de distribuição de pelagem corporal e presença de bandejamento individual do pelo, além da presença de branqueamento da pelagem facial. A uniformidade da pelagem gerou convergência entre espécies não relacionadas molecularmente e que apresentam colorações distintas, de forma que não descartamos a necessidade de mais investigações sobre o uso desses caracteres no estabelecimento de relações filogenéticas.

Caracteres morfológicos são suficientes para estabelecer o monofiletismo do grupo *S. oedipus*, que claramente apresenta face mais inclinada que os demais *Saguinus*, assim como para suportar a associação entre os grupos *S. midas* e *S. bicolor*, espécies que apresentam em comum um premetacristídeo apontando bruscamente no primeiro molar e um grau intermediário em *Saguinus* de elevação do arco supraciliar.

Apesar de Athaydes et al. (2021) terem descrito sinapomorfias morfológicas para a inclusão de *S. inustus* no grupo *S. mystax*, o seu comportamento em filogenias morfológicas mais abrangentes, como a realizada neste trabalho, ilustra a necessidade de mais estudos relativos a essa espécie.

Por este trabalho, é possível inferir que o ancestral de *Saguinus* possuía algum grau de descoloração da pelagem facial, contrariando as ideias de Hershkovitz (1977), que considerava o branqueamento como uma característica mais recente em *Saguinus*. O ancestral também possuía a face e crânio cobertos de pelagem, diferente do que se observa nos grupos *S. bicolor* e *S. oedipus*, caninos destacando-se dos demais dentes inferiores, arco supraciliar pouco proeminente, distinção gradual da coloração dos pelos do rosto em relação aos da sela, pelagem da sela com bandejamento individual, cauda com coloração diferente do dorso, dentre outras características.

REFERÊNCIAS

- Ackermann, R. R., & Cheverud, J. M. (2004). Morphological integration in primate evolution. *Phenotypic integration: Studying the ecology and evolution of complex phenotypes*, 302, 319.
- Athaydes, D., Dias, C. A., Gregorin, R., & Perini, F. A. (2021). Evolution and biogeographic history of the *Saguinus mystax* group (Primates, Callitrichidae). *American Journal of Primatology*, 83(2), e23226.
- Boubli JP, Ribas C, Alfaro JW, et al (2015) Spatial and temporal patterns of diversification on the Amazon: A test of the riverine hypothesis for all diurnal primates of Rio Negro and Rio Branco in Brazil. *Mol Phylogenet Evol* 82:400– 412.
- Bremer, K. (1988). The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, 42(4), 795-803.
- Bremer, K. R. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10(3), 295-304.
- Buckner JC, Alfaro JW, Rylands AB, Alfaro ME (2015) Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). *Mol Phylogenet Evol* 82:413–425.
- Cheverud, J. M. (1982). Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, 499-516.
- Cheverud, J. M. (1995). Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *The American Naturalist*, 145(1), 63-89.
- Cheverud, J. M. (1996). Quantitative genetic analysis of cranial morphology in the cotton-top (*Saguinus oedipus*) and saddle-back (*S. fuscicollis*) tamarins. *Journal of Evolutionary Biology*, 9(1), 5-42.
- Cheverud, J. M., & Moore, A. J. (1990). Subspecific morphological variation in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology*, 21(1), 1-15.
- Cropp SJ, Larson A, Cheverud JM (1999) Historical biogeography of tamarins, genus *Saguinus*: the molecular phylogenetic evidence. *Am J Phys Anthropol* 108:65– 89.
- De Pinna, M. C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7(4), 367-394.
- Elbroch, M. (2006). *Animal skulls: a guide to North American species*. Stackpole Books.
- Garbino, G. S. (2015). How many marmoset (Primates: Cebidae: Callitrichinae) genera are there? A phylogenetic analysis based on multiple morphological systems. *Cladistics*, 31(6), 652-678.
- Garbino, G. S., & Martins-Junior, A. M. (2018). Phenotypic evolution in marmoset and tamarin monkeys (Cebidae, Callitrichinae) and a revised genus-level classification. *Molecular phylogenetics and evolution*, 118, 156-171.
- Goloboff, P. A. (1998). Tree searches under Sankoff parsimony. *Cladistics*, 14(3), 229-237.
- Garbino, G. S., Casali, D. M., Nascimento, F. O., & Serrano-Villavicencio, J. E. (2019). Taxonomy of the pygmy marmoset (*Cebuella* Gray, 1866): geographic variation, species delimitation, and nomenclatural notes. *Mammalian Biology*, 95(1), 135-142.
- Goloboff, P. A., & Catalano, S. A. (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3), 221-238.
- Grant, T., & Kluge, A. G. (2008). Clade support measures and their adequacy. *Cladistics*, 24(6), 1051-1064.

- Gregorin, R., & De Vivo, M. (2013). Revalidation of *Saguinus ursula* Hoffmannsegg (Primates: Cebidae: Callitrichinae). *Zootaxa*, 3721(2), 172-182.
- Hanihara, T., & Natori, M. (1987). Preliminary analysis of numerical taxonomy of the genus *Saguinus* based on dental measurements. *Primates*, 28(4), 517-523.
- Hershkovitz P (1977) Living new world monkeys (Platyrrhini). University of Chicago Press.
- Hershkovitz P (1979) Races of the emperor tamarin, *Saguinus imperator* Goeldi (Callitrichidae, Primates). *Primates* 20:277–287.
- Hershkovitz, P. (1968). Metachromism or the principle of evolutionary change in mammalian tegumentary colors. *Evolution*, 556-575.
- Hershkovitz, P. (1983). Two new species of night monkeys, genus *Aotus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report on *Aotus* taxonomy. *American journal of primatology*, 4(3), 209-243.
- Hershkovitz, P. (1988). Origin, speciation, and distribution of South American titi monkeys, genus *Callicebus* (Family Cebidae, Platyrrhini). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 240-272.
- Jacobs, S. C., Larson, A., & Cheverud, J. M. (1995). Phylogenetic relationships and orthogenetic evolution of coat color among tamarins (genus *Saguinus*). *Systematic Biology*, 44(4), 515-532.
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2018). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.4.
- Marroig, G., & Cheverud, J. M. (2001). A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution*, 55(12), 2576-2600.
- Marroig, G., & Cheverud, J. M. (2005). Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys. *Evolution*, 59(5), 1128-1142.
- Marroig, G., Shirai, L. T., Porto, A., de Oliveira, F. B., & De Conto, V. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull II: evolutionary consequences. *Evolutionary Biology*, 36(1), 136-148.
- Moore, A. J., & Cheverud, J. M. (1992). Systematics of the *Saguinus oedipus* group of the bare-face tamarins: Evidence from facial morphology. *American journal of physical anthropology*, 89(1), 73-84.
- Mundy, N. I., & Kelly, J. (2001). Phylogeny of lion tamarins (*Leontopithecus* spp) based on interphotoreceptor retinol binding protein intron sequences. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 54(1), 33-40.
- Natori, M. (1986). Interspecific relationships of *Callithrix* based on the dental characters. *Primates*, 27(3), 321-336.
- Natori, M. (1988). A cladistic analysis of interspecific relationships of *Saguinus*. *Primates*, 29(2), 263-276.
- Natori, M., & Hanihara, T. (1988). An analysis of interspecific relationships of *Saguinus* based on cranial measurements. *Primates*, 29(2), 255-262.
- Nogami, Y., & Natori, M. (1986). Fine structure of the dental enamel in the family Callitrichidae (Cebioidea, Primates). *Primates*, 27(2), 245-258.
- Porto, A., de Oliveira, F. B., Shirai, L. T., De Conto, V., & Marroig, G. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull I: morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology*, 36(1), 118- 135.

- Röhe, F., e Silva, J. D. S., Sampaio, R., & Rylands, A. B. (2009). A new subspecies of *Saguinus fuscicollis* (Primates, Callitrichidae). *International journal of primatology*, 30(4), 533-551.
- Rylands, A. B., Heymann, E. W., Lynch Alfaro, J., Buckner, J. C., Roos, C., Mataushek, C., ... & Mittermeier, R. A. (2016). Taxonomic review of the new world tamarins (primates: Callitrichidae). *Zoological journal of the Linnean Society*, 177(4), 1003-1028.
- Tagliaro, C. H., Schneider, H., Sampaio, I., Schneider, M. P. C., Vallinoto, M., & Stanhope, M. (2005). Molecular phylogeny of the genus *Saguinus* (Platyrrhini, Primates) based on the ND1 mitochondrial gene and implications for conservation. *Genetics and Molecular Biology*, 28(1), 46-53.
- Rosenberger, A. L. (1977). *Xenothrix* and ceboid phylogeny. *Journal of Human Evolution*, 6(5), 461-481.

MATERIAL SUPLEMENTAR I – MATERIAL EXAMINADO

***Saguinus imperator imperator* (3) MZUSP:** 11238, 11239, 11340;

***Saguinus imperator subgriseus* (33)**

MZUSP: 4812, 4864, 4923, 4925, 4929, 4931, 4932, 5012, 5017, 5023, 5024, 7115, 9967, 11386, 32396, 4806; **MN:** 5929, 5930; **MPEG:** 264, 735, 1915, 1916, 7099, 7100, 21846, 21847, 21848, 21849, 22002, 22963, 22964, 22965, 23202;

***Saguinus mystax* (52)**

MZUSP: 742, 743, 4797, 4807, 4810, 4924, 4934, 4938, 4949, 5001, 11346, 11372, 11377, 19018, 4920; **MN:** 401, 402, 935, 1713, 2860, 2861, 2862, 2863, 5935, 5938, 5941, 5943, 23851, 23852, 23855, 24789, 25013, 25656, **MPEG:** 305, 307, 21850, 21851, 21852, 737, 747, 7081, 1088, 1556, 1593, 1594, 1595, 1822, 1823, 15270, 22947, 22948, 22949;

***Saguinus labiatus* (13)**

MZUSP: 7315, 7316, 7317, 7318, 7319, 7320, 7322; **MN:** 408, 2841, 2842, 19702, 19703; **MPEG:** 22002;

***Saguinus inustus* (2)**

MPEG: 8789, 21840

***Saguinus martinsi* (2)**

MPEG: 1244; **MN:** 2844.

***Saguinus bicolor* (18)**

MPEG: 947, 1450, 1642, 1650, 1660, 1670, 1702, 1770, 1771, 7069, 7071, 7072, 7073, 7075, 7077, 7078, 7079, 12600; **UFMG:** 3121.

***Saguinus niger* (120)**

MZUSP: 4749, 4750, 4790, 4792, 4793, 4794, 4795, 4796, 4825, 4922, 4926, 4933, 4937, 4946, 4950, 4951, 4954, 4955, 7170, 8923, 8924, 8925, 8926, 8927, 8928, 8929, 8930, 8931, 8932, 8933, 8934, 8935, 10658, 11247, 13471, 19035, 19036, 19037, 19038, 19039, 19040, 19041, 19042, 19043, 19044, 19045, 19046, 19047, 19048, 19049, 19050, 19051, 19052, 19054, 19055, 19056, 19057, 19058, 19059, 19060, 19076, 20042, 21321, 21322, 25477, 35403; **MN:** 2766, 2767, 2768, 2769, 2770, 2771, 2863, 5933, 5945, 24764, 24765, 24766, 24767, 24768, 77963, 77964, 77965, 77966, 77967, 77968, 77969, 77970, 77971, 77972, 77973, 77974, 77975, 77976, 77977, 77978, 77979, 77980, 77981; **MPEG:** 37, 138, 145, 146, 359, 362, 1045, 1072, 1592, 1746, 1747, 2321, 2322, 2414, 2415, 1745, 8771, 8788, 9043, 12202, 15269;

***Saguinus midas* (129)**

MZUSP: 3604, 3605, 3606, 3607, 3608, 3609, 3610, 3611, 3612, 4306, 4791, 4799, 4823, 4826, 4827, 4828, 4830, 4834, 4835, 4863, 4866, 4867, 4868, 4869, 4870, 4871, 4872, 4873, 4874, 4875, 4876, 4877, 4878, 4879, 4921, 4930, 4935, 4936, 4939, 4941, 4942, 4943, 4944, 4945, 4947, 4948, 4952, 4953, 4958, 4960, 4961, 4962, 4963, 5000, 5002, 5011, 5013, 5021, 5025, 7107, 9968, 11273, 11274, 11275, 11276, 11277, 11278, 11292, 11293, 11334, 11335, 11336, 11341, 11342, 11343, 11344, 11388, 18934; **MN:** 2843, 5931, 5932, 20544, 20545, 20546, 20547, 20548, 20549, 20550, 20551, 20552, 20553, 20554, 20555, 20556, 20557, 20558, 20559, 21511, 23837, 23838, 23839, 23840, 23841, 23842, 23843, 23844, 23854, 24769, 59913; **MPEG:** 350, 351, 353, 355, 1959, 2411, 3541, 6871, 6872, 6876, 8483, 15269, 21428, 21429, 21812, 22053; **UFMG:** 3123;

***Saguinus geoffroyi* (2)**

MZUSP: 4316; **MN:** 24771;

***Saguinus oedipus* (2)**

MZUSP: 13459; **MN:** 24770;

Saguinus leucopus* (1)*MN:** 28845***Saguinus fuscicollis* (19)****MZUSP:** 735, 736, 738, 745, 4809, 4814, 4822, 4928, 32106, 32491; **MN:** 5934, 5937, 5939, 5940, 23856, 23857, 23858, 27958, 27959;***Saguinus nigricollis* (4)****MN:** 197, 198, 54841, 54846***Saguinus melanoleucus* (21)****MZUSP:** 4156, 4157, 4158, 4803, 4808, 4839, 4841, 4842, 4843, 4844, 4845, 4846, 4847, 5005, 5015, 5016, 5027; **MN:** 5955, 5956, 5957, 5958;***Saguinus weddelli* (28)****MZUSP:** 7323, 7324, 7325, 7326, 7327, 7328, 7329, 7330, 7331, 18952, 18953, 22898; **MN:** 2865, 2866, 2869, 2870, 2871, 2872, 2873, 2874, 2875, 2876, 2877, 28481, 28482, 28483, 28484, 28485;***Callithrix geoffroyi* (26)****MZUSP:** 2228, 2230, 2231, 2232, 2234, 2235, 2392, 2394, 2395, 2396, 2397, 5922, 7881, 2390, 2923, 5924, 5925, 5926, 5927, 5923, 2729, 2730;***Callithrix jacchus* (31)****MZUSP:** 8289, 3855, 11359, 8573, 8574, 8575, 8693, 8694, 8695, 8696, 8697, 11746, 8689, 8690, 8691, 8692, 8441, 8442, 8443, 8444, 8445, 8448, 8446, 8447, 8449, 11365, 11366, 4285, 4286, 11362, 11363, 11364;***Callithrix penicillata* (17)****MZUSP:** 2592, 3921, 3923, 2155, 11286, 11289, 11287, 11283, 11285, 11282, 3062, 1424, 1425, 1426, 11352, 1422, 1423.

MATERIAL SUPLEMENTAR II

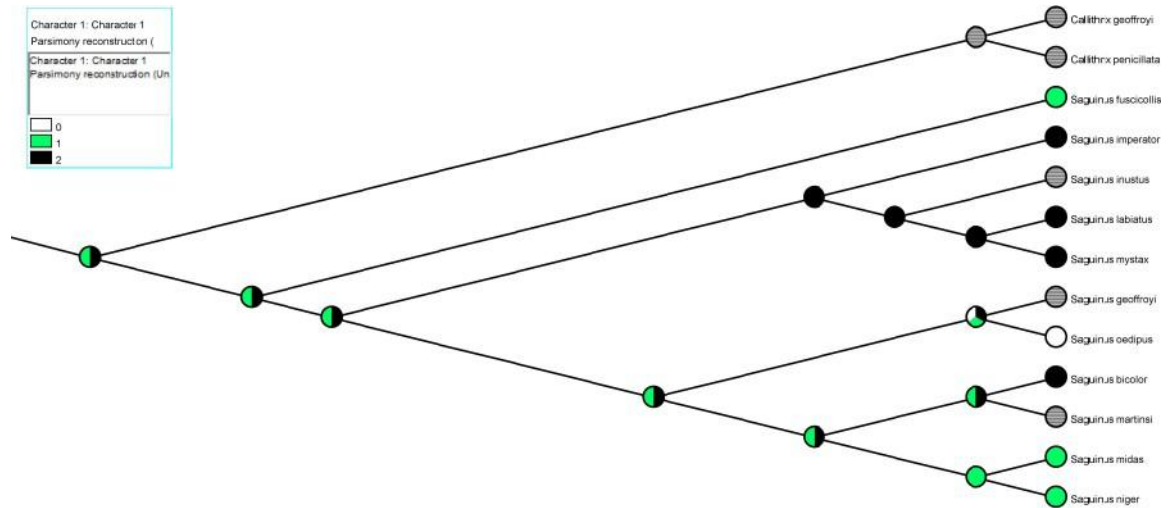


FIGURA SUPLEMENTAR 1. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 1 (PRESENÇA E FORMATO DAS HASTES E AGLOMERADOS NA SUPERFÍCIE DO ESMALTE DENTÁRIO) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

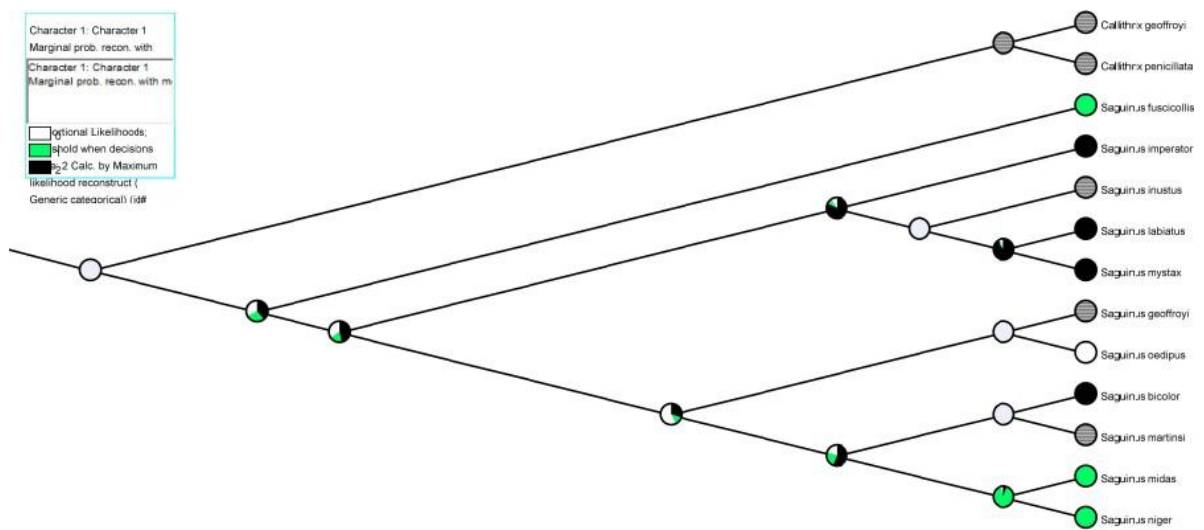


FIGURA SUPLEMENTAR 2. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 1 (PRESENÇA E FORMATO DAS HASTES E AGLOMERADOS NA SUPERFÍCIE DO ESMALTE DENTÁRIO) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

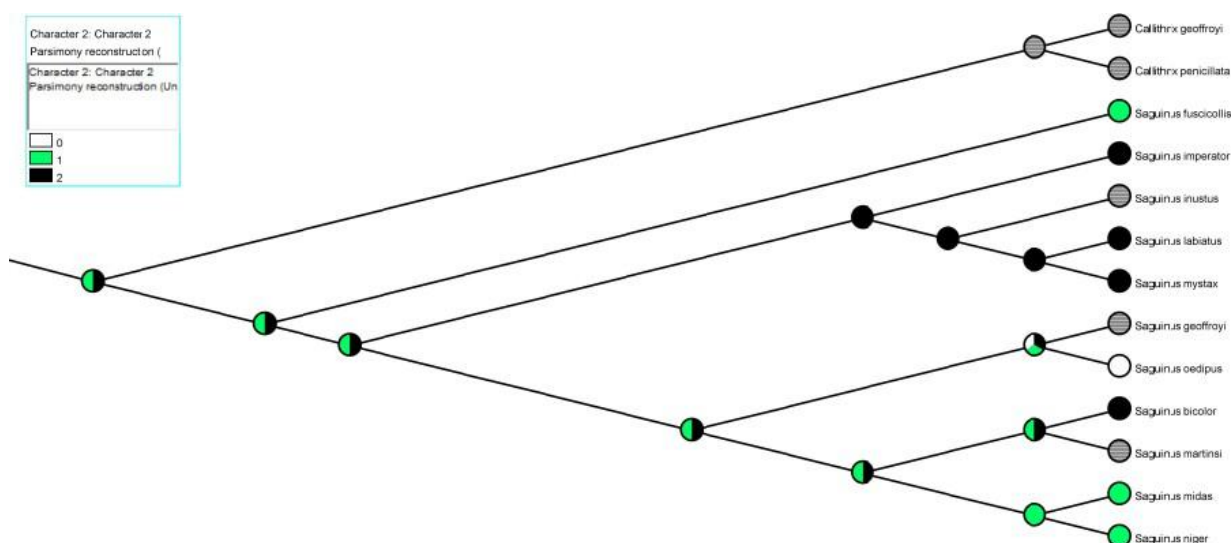


FIGURA SUPLEMENTAR 3. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 2** (CÍNGULO LINGUAL PRONUNCIADO NOS INCISIVOS SUPERIORES) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

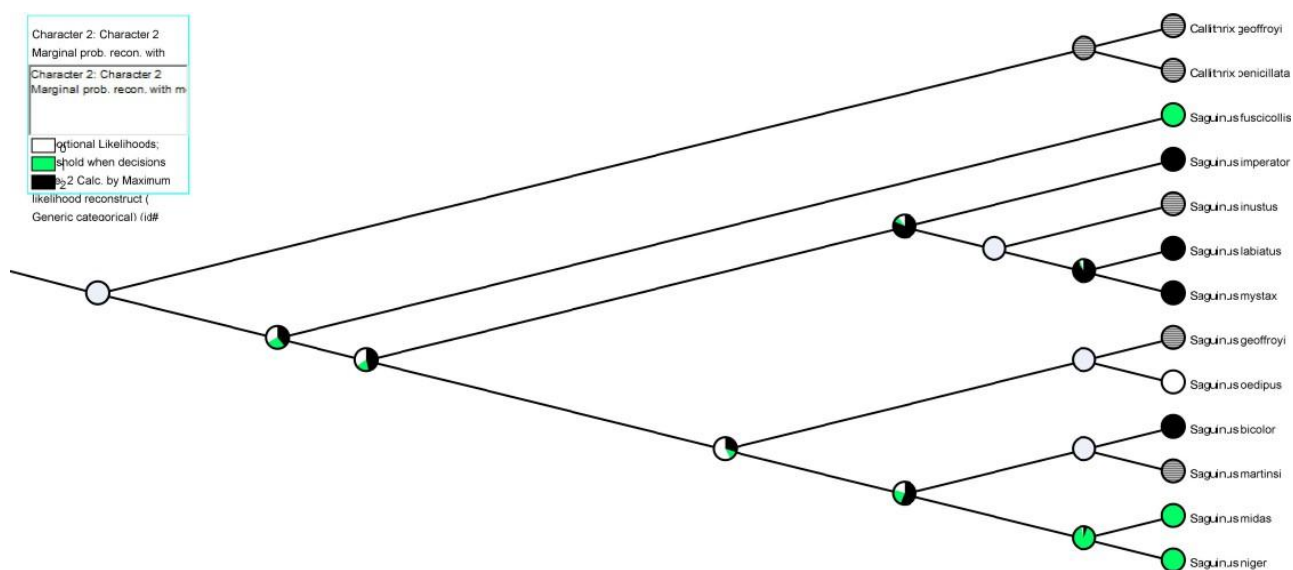


FIGURA SUPLEMENTAR 4. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 2** (CÍNGULO LINGUAL PRONUNCIADO NOS INCISIVOS SUPERIORES) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

Character 3: Character 3
Marginal prob. recon. with

Character 3: Character 3
Marginal prob. recon. with m

Optional Likelihoods;
Solid when decisions
2 Calc. by Maximum
likelihood reconstruct (Generic categorical) fidf

Callithrix geoffroyi
Callithrix penicillata
Saguinus fuscicollis
Saguinus imperator
Saguinus inustus
Saguinus labiatus
Saguinus mystax
Saguinus geoffroyi
Saguinus oedipus
Saguinus bicolor
Saguinus maritinsi
Saguinus midas
Saguinus niger

FIGURA SUPLEMENTAR 6. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 3** (FORMATO DOS INCISIVOS INFERIORES) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

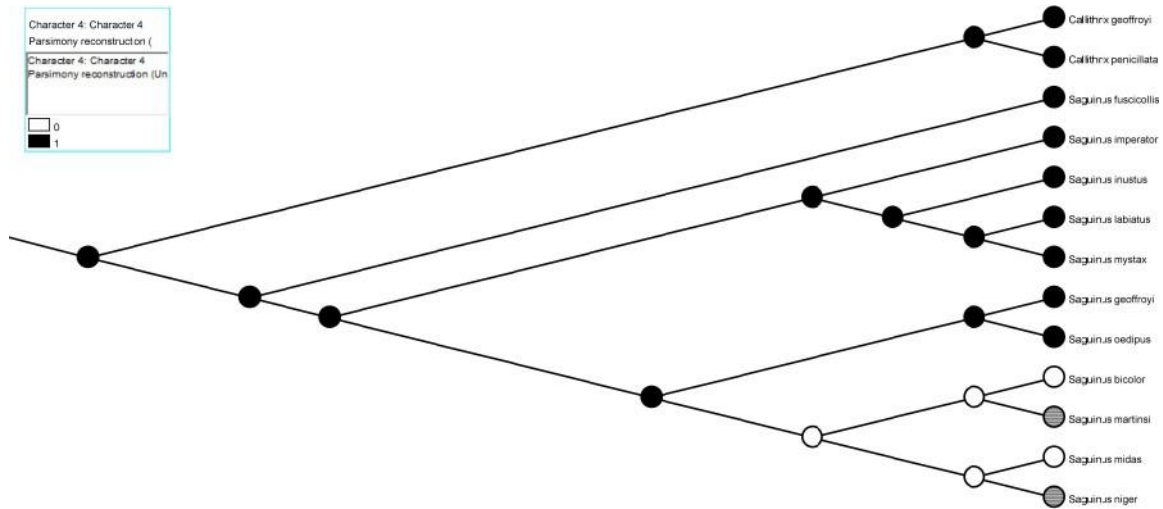


FIGURA SUPLEMENTAR 7. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 4** (PREMETACRISTÍDEO APONTANDO BRUSCAMENTE PARA BAIXO NO SEGUNDO PRÉ-MOLAR) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

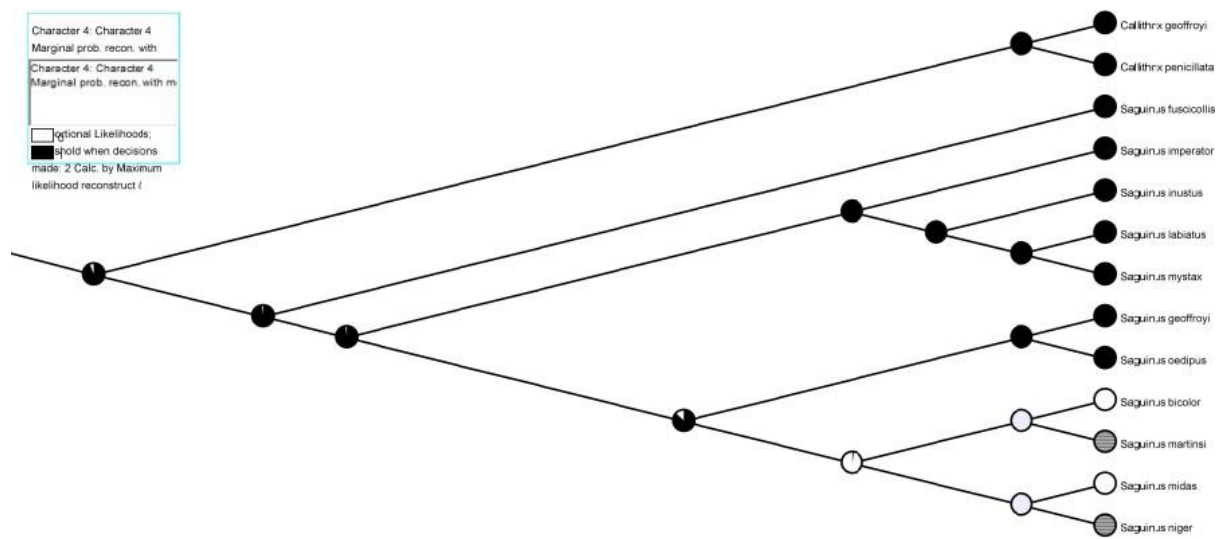


FIGURA SUPLEMENTAR 8. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 4** (PREMETACRISTÍDEO APONTANDO BRUSCAMENTE PARA BAIXO NO SEGUNDO PRÉ-MOLAR) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

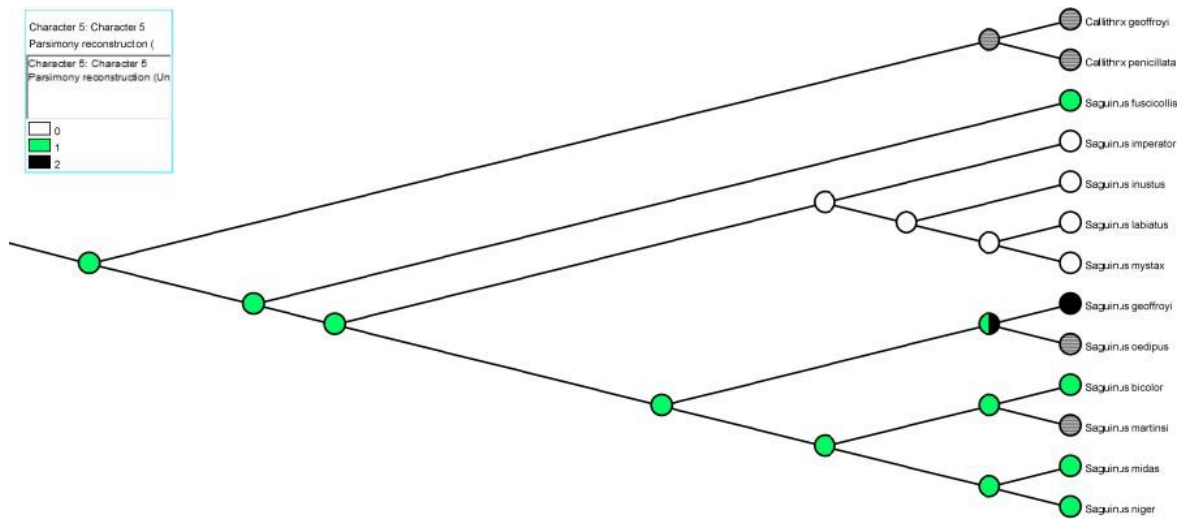


FIGURA SUPLEMENTAR 9. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 5** (PROFUNDIDADE DO SULCO DO TERCEIRO PRÉ-MOLAR) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

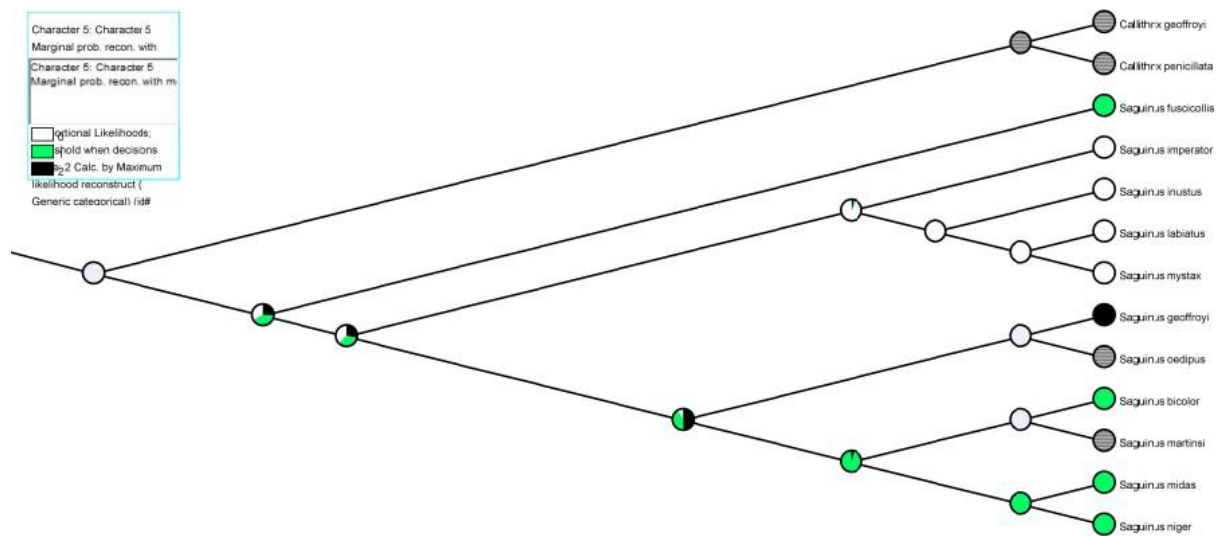


FIGURA SUPLEMENTAR 10. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 5** (PROFUNDIDADE DO SULCO DO TERCEIRO PRÉ-MOLAR) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

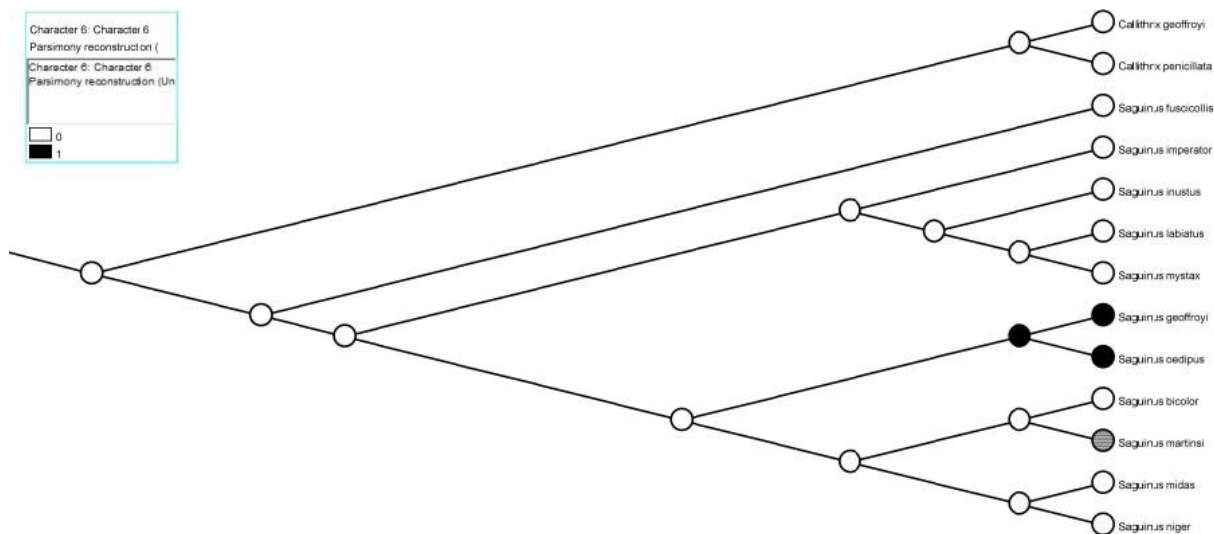


FIGURA SUPLEMENTAR 11. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 6** (TAMANHO DO HIPOCONÍDEO DO PRIMEIRO MOLAR) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

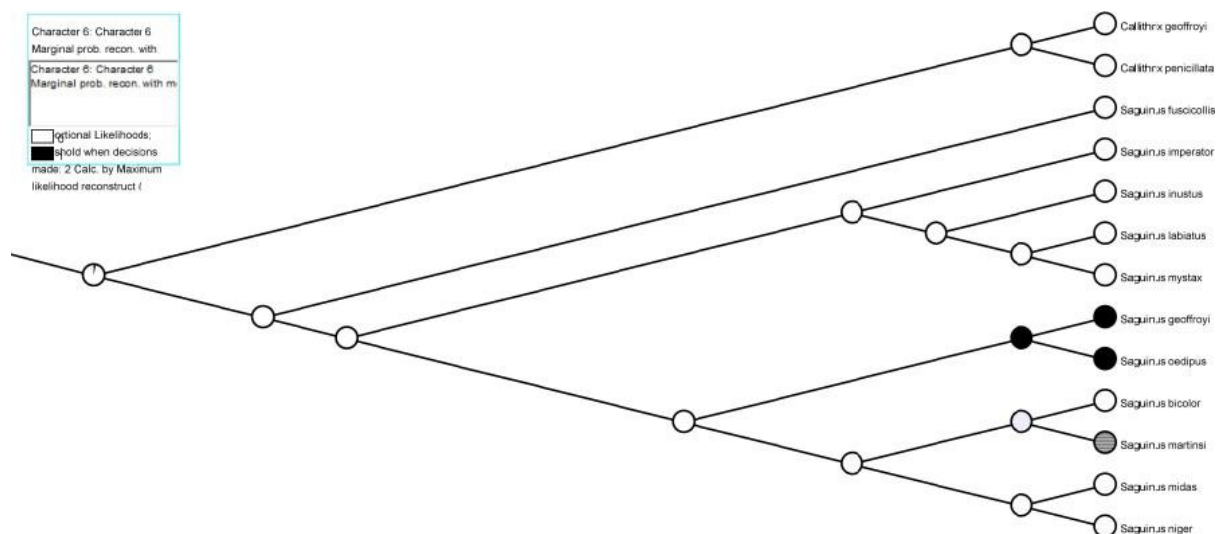


FIGURA SUPLEMENTAR 12. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 6** (TAMANHO DO HIPOCONÍDEO DO PRIMEIRO MOLAR) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

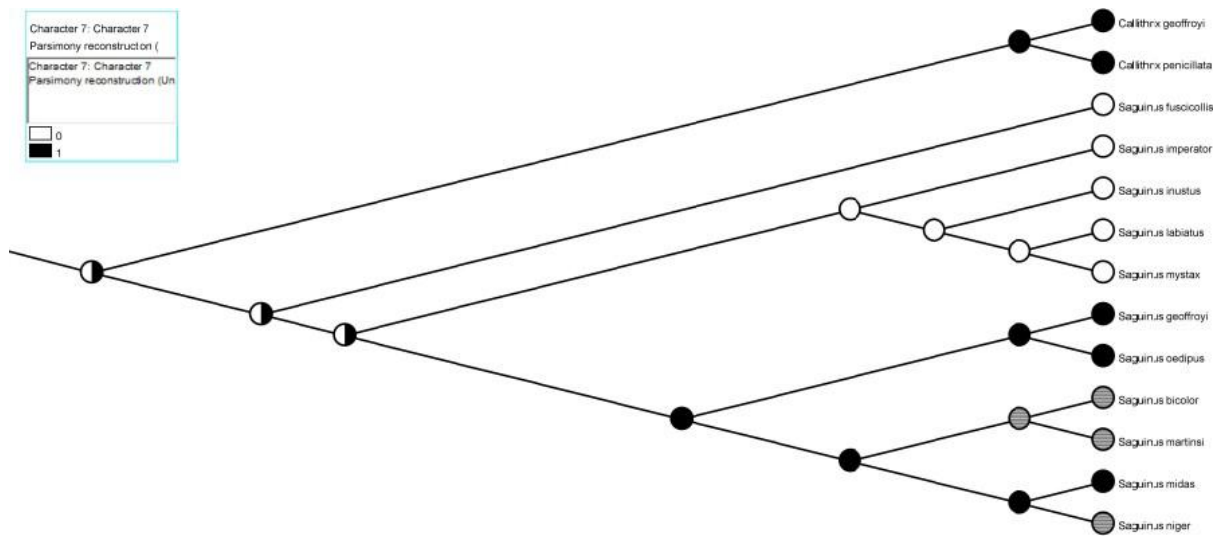


FIGURA SUPLEMENTAR 13. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 7** (TAMANHO DO ENTOCONÍDEO) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

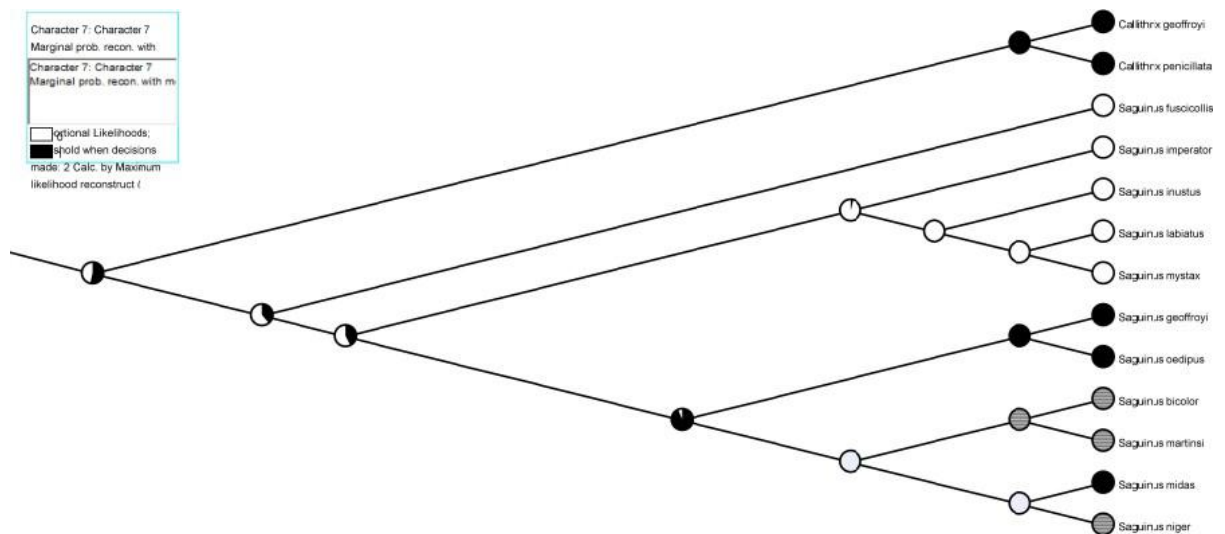


FIGURA SUPLEMENTAR 14. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 7** (TAMANHO DO ENTOCONÍDEO) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

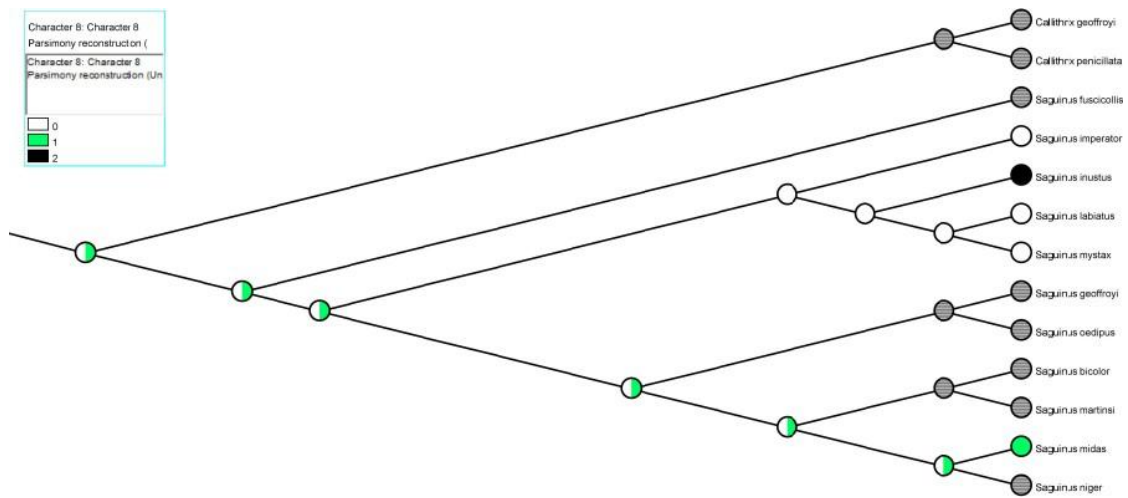


FIGURA SUPLEMENTAR 15. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 8** (ESPESSURA DA CAMADA DE ESMALTE DOS INCISIVOS INFERIORES) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

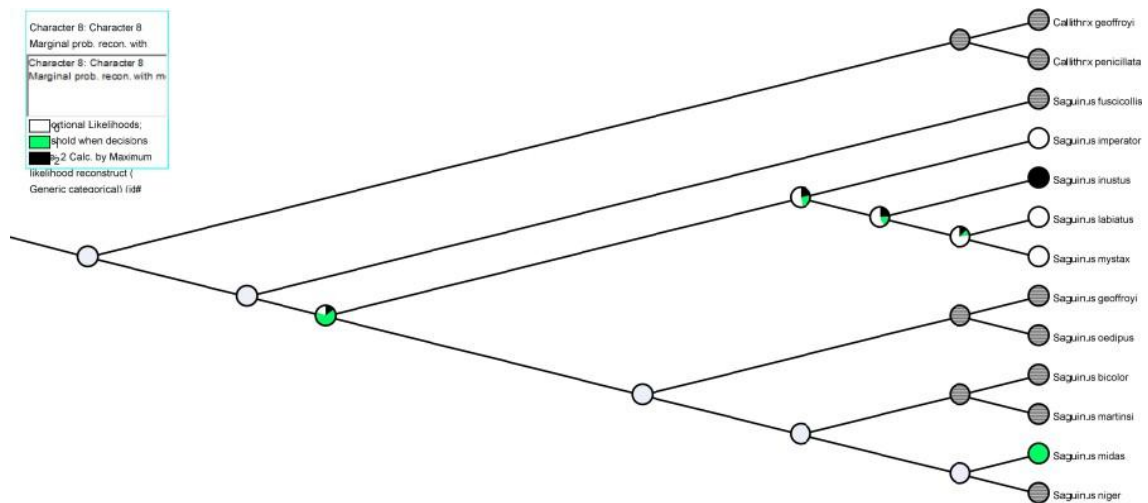


FIGURA SUPLEMENTAR 16. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 8** (ESPESSURA DA CAMADA DE ESMALTE DOS INCISIVOS INFERIORES) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

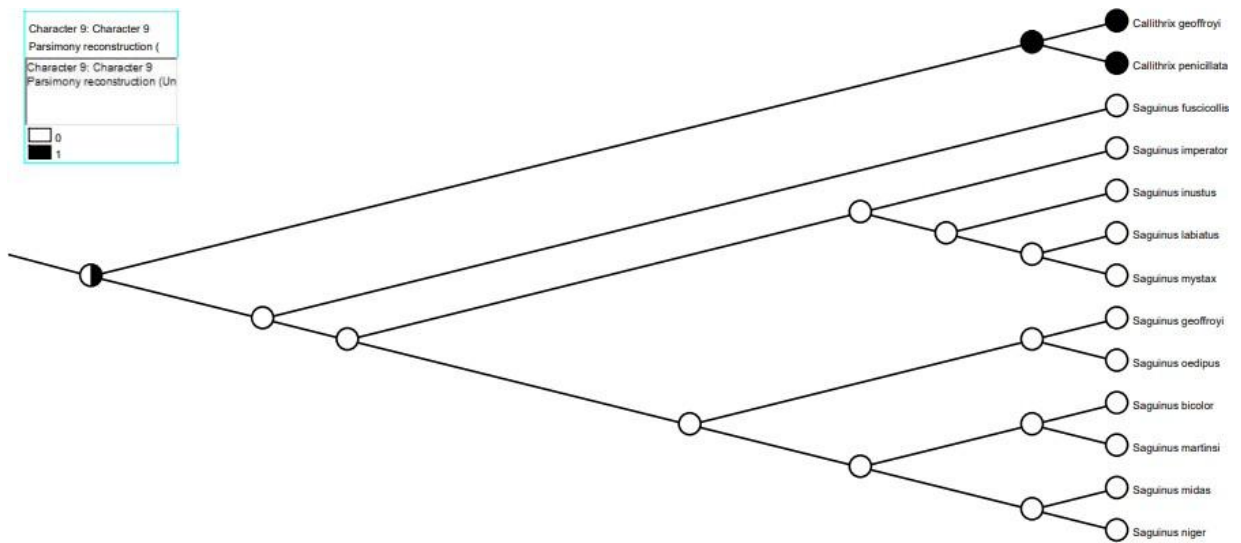


FIGURA SUPLEMENTAR 17. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 9** (POSIÇÃO DOS CANINOS INFERIORES) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

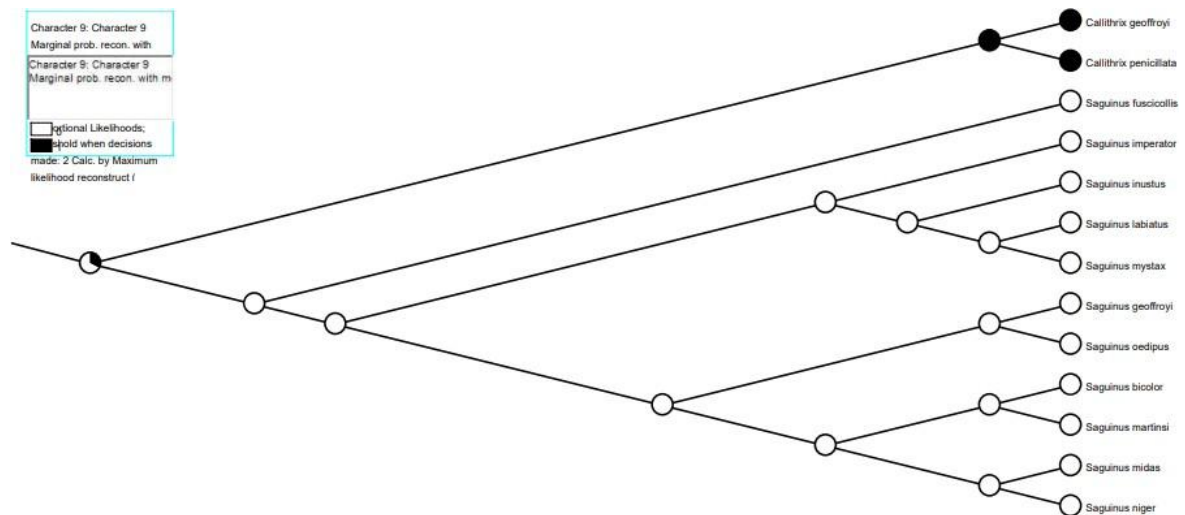


FIGURA SUPLEMENTAR 18. OTIMIZAÇÃO DO **CARÁTER 9** (POSIÇÃO DOS CANINOS INFERIORES) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

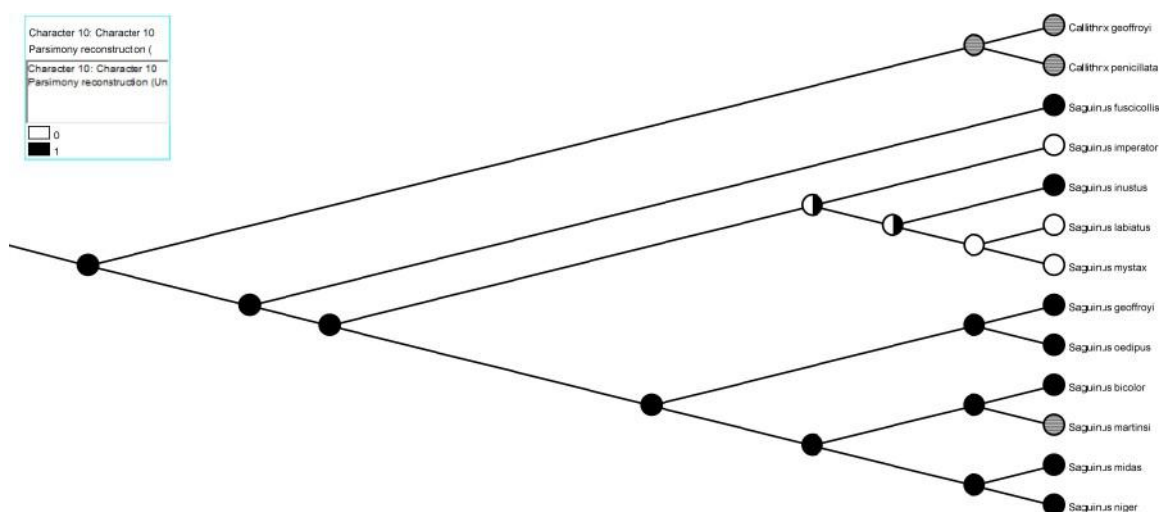


FIGURA SUPLEMENTAR 19. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 10 (PROPORÇÕES DO OSSO NASAL) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

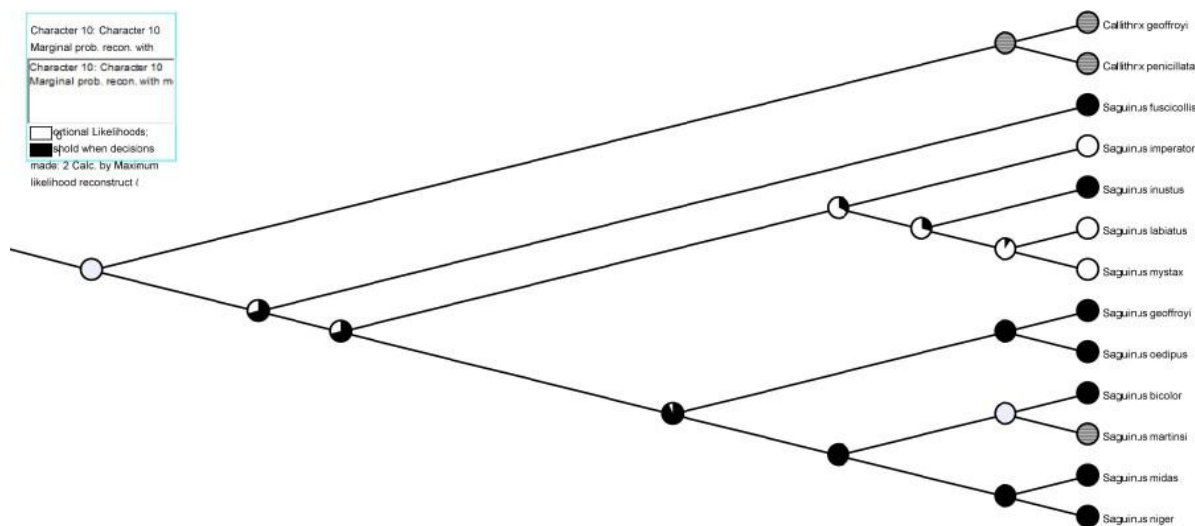


FIGURA SUPLEMENTAR 20. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 10 (PROPORÇÕES DO OSSO NASAL) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

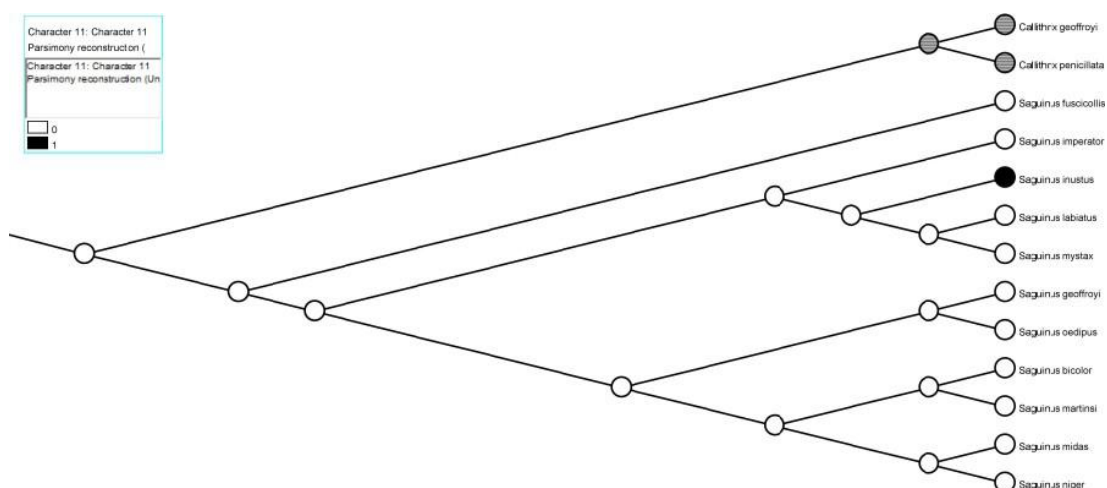


FIGURA SUPLEMENTAR 21. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 11 (PROPORÇÃO ENTRE O COMPRIMENTO E A LARGURA DA CAIXA CRANIANA) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

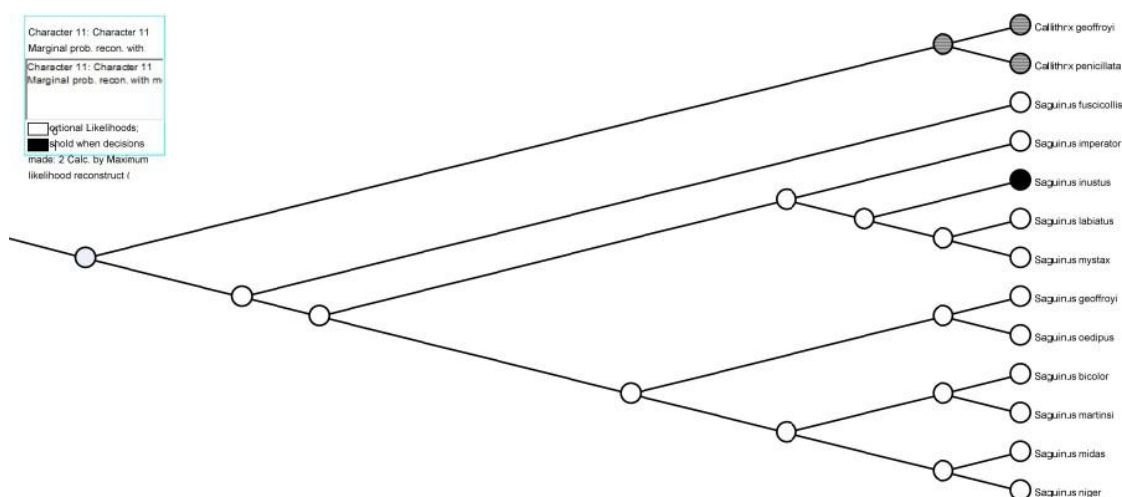


FIGURA SUPLEMENTAR 22. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 11 (PROPORÇÃO ENTRE O COMPRIMENTO E A LARGURA DA CAIXA CRANIANA) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

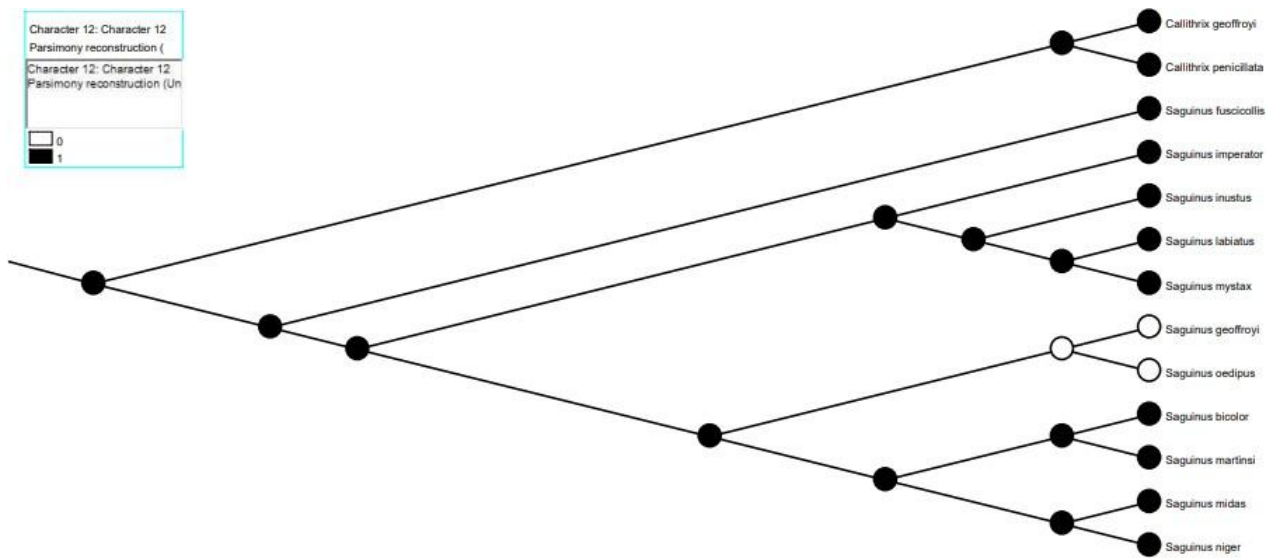


FIGURA SUPLEMENTAR 23. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 12 (ÂNGULO FORMADO ENTRE O PLANO VIRTUAL DE LOCALIZAÇÃO DAS ÓRBITAS E UM PLANO RETILÍNEO LONGITUDINAL) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

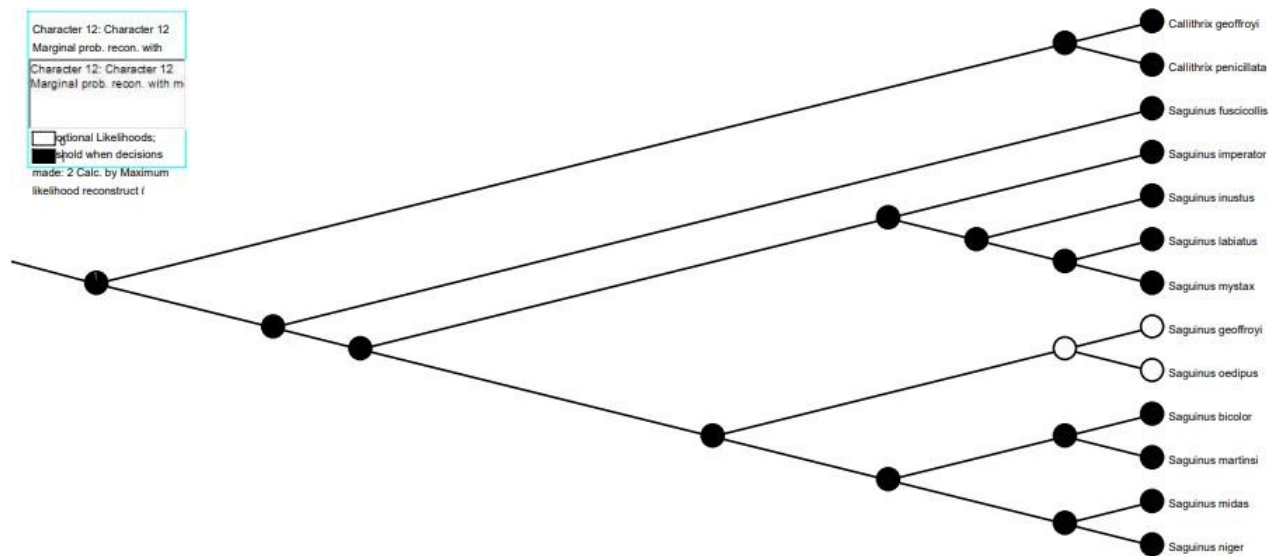


FIGURA SUPLEMENTAR 24. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 12 (ÂNGULO FORMADO ENTRE O PLANO VIRTUAL DE LOCALIZAÇÃO DAS ÓRBITAS E UM PLANO RETILÍNEO LONGITUDINAL) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

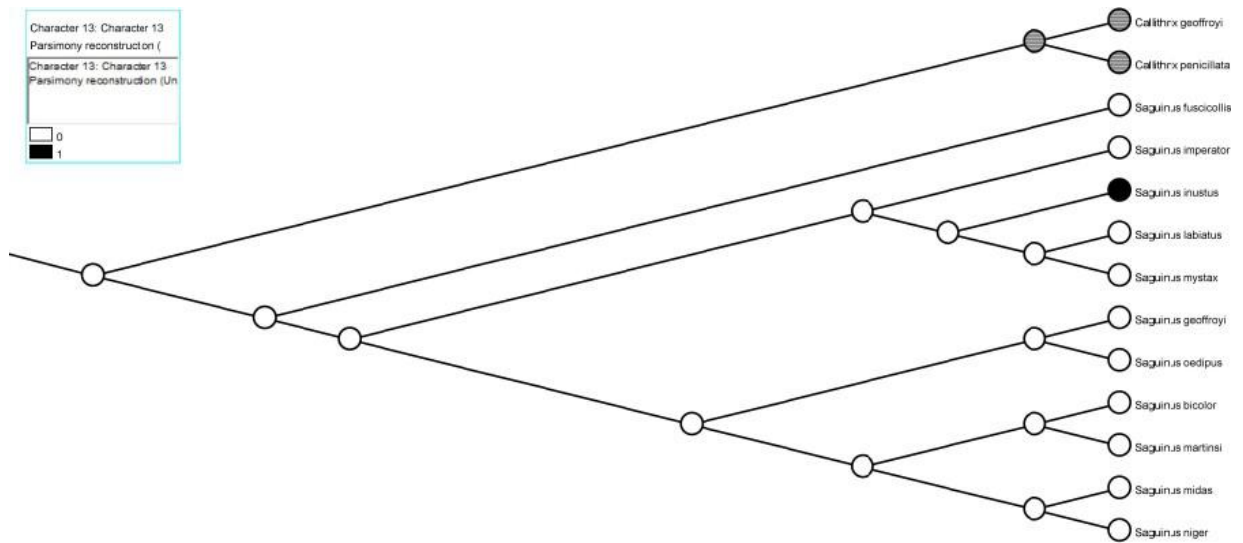


FIGURA SUPLEMENTAR 25. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 13 (POSIÇÃO DAS SUTURAS CORONAIS EM RELAÇÃO ÀS LINHAS TEMPORAIS) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

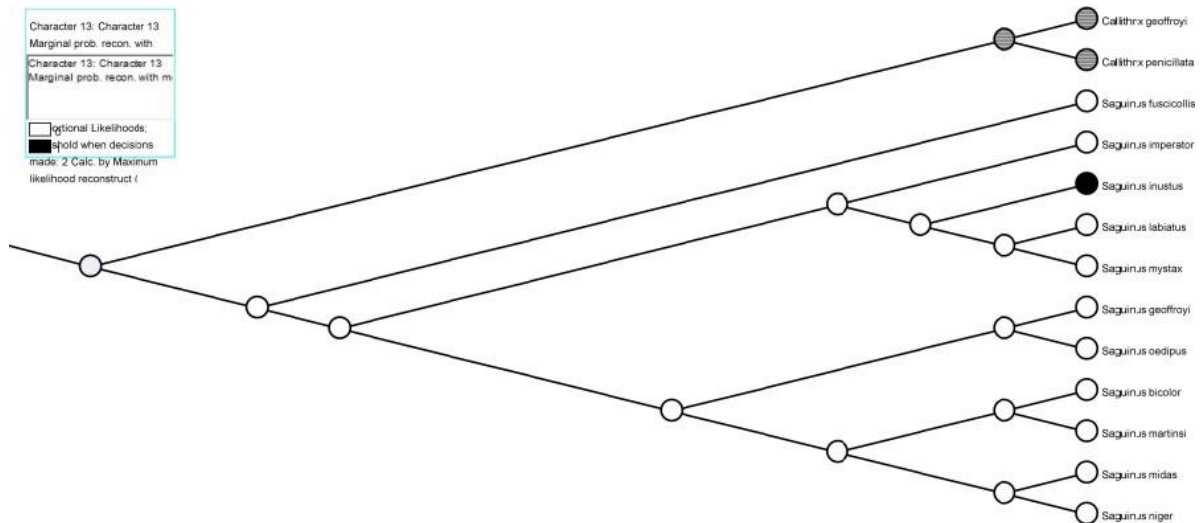


FIGURA SUPLEMENTAR 26. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 13 (POSIÇÃO DAS SUTURAS CORONAIS EM RELAÇÃO ÀS LINHAS TEMPORAIS) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

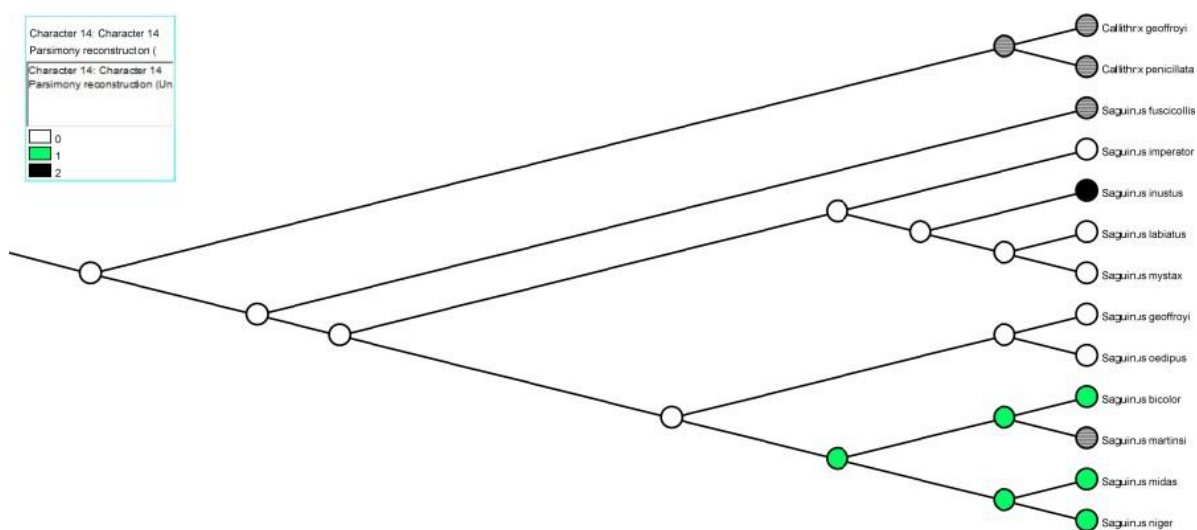


FIGURA SUPLEMENTAR 27. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 14 (ELEVAÇÃO DO ARCO SUPRACILIAR) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

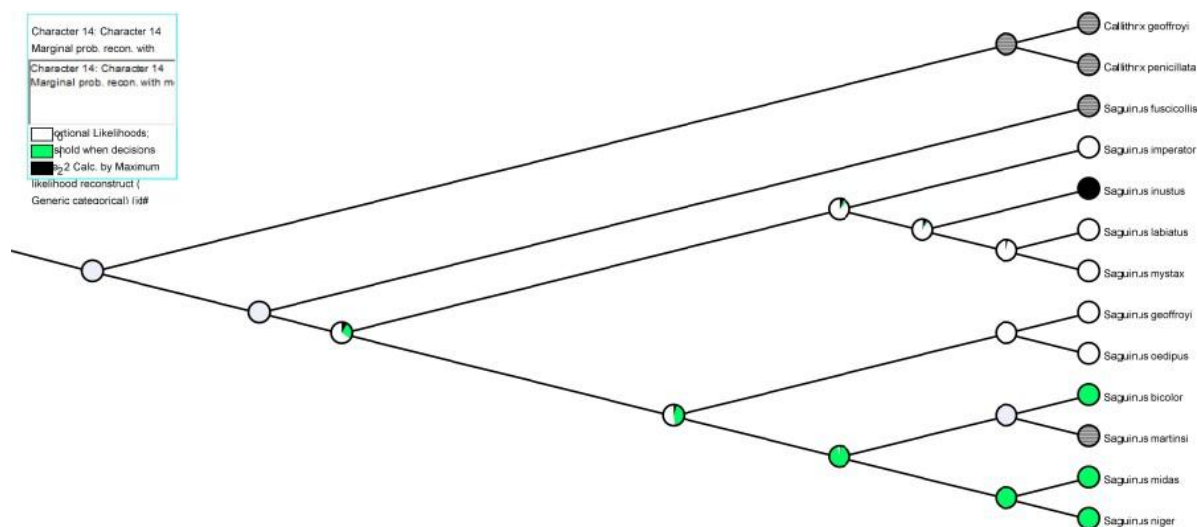


FIGURA SUPLEMENTAR 28. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 14 (ELEVAÇÃO DO ARCO SUPRACILIAR) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

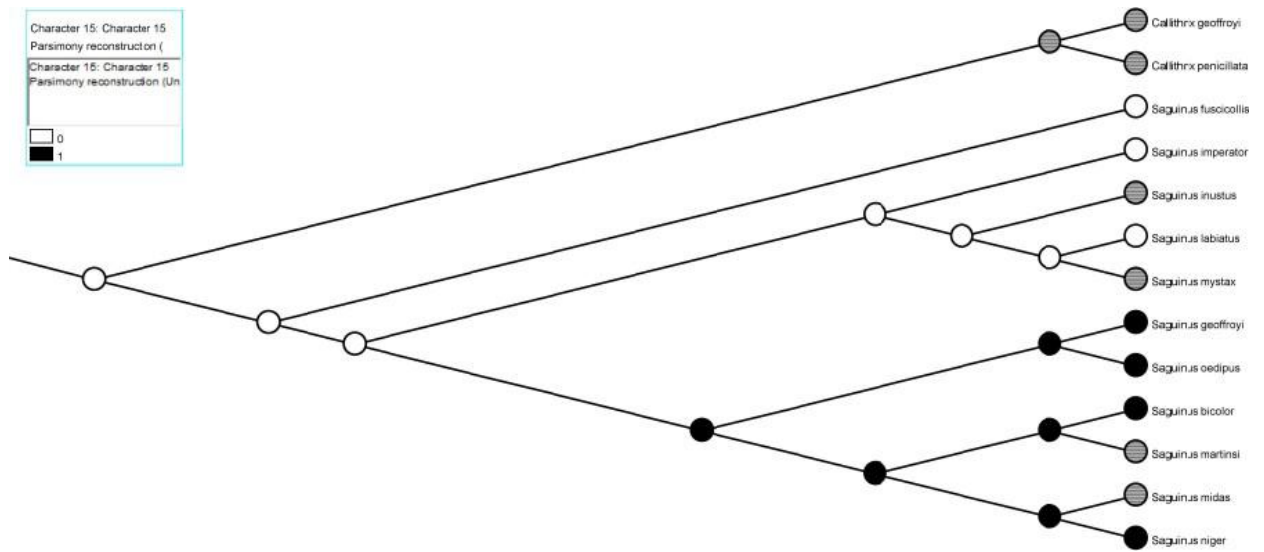


FIGURA SUPLEMENTAR 29. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 15 (VISIBILIDADE DO FORAME LACERUM) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

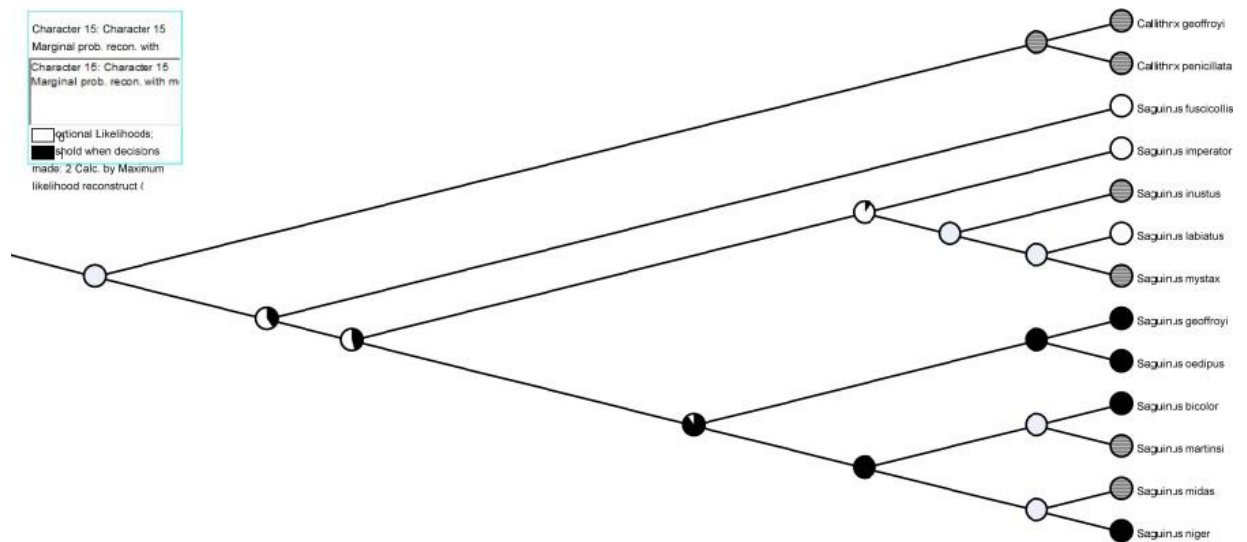


FIGURA SUPLEMENTAR 30. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 15 (VISIBILIDADE DO FORAME LACERUM) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

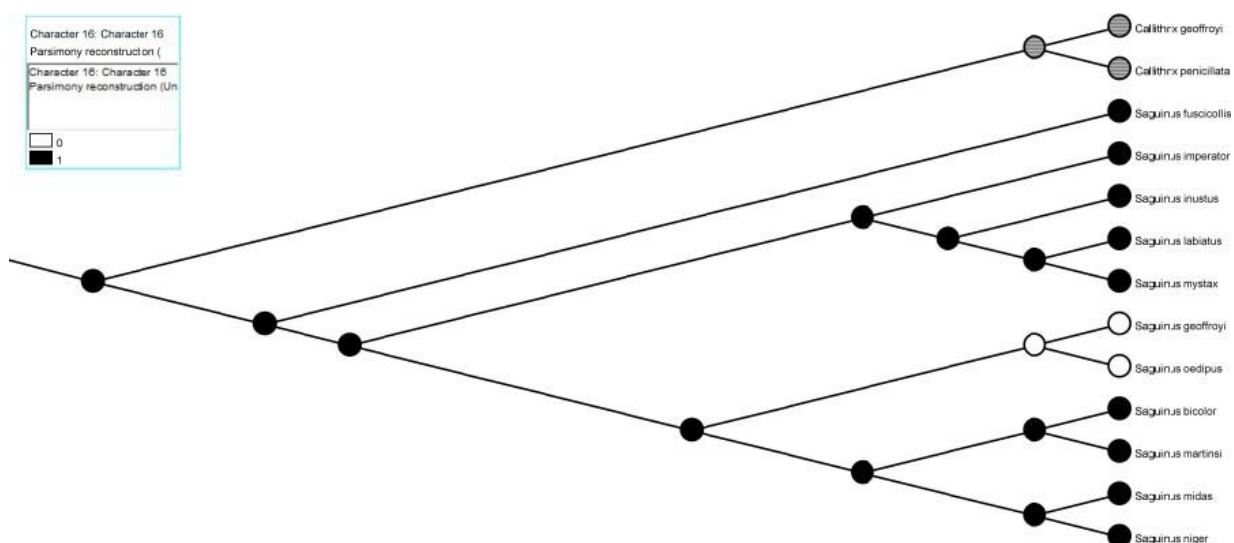


FIGURA SUPLEMENTAR 31. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 16 (POSIÇÃO DA SUTURA JUGAL-MAXILAR INFERIOR) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

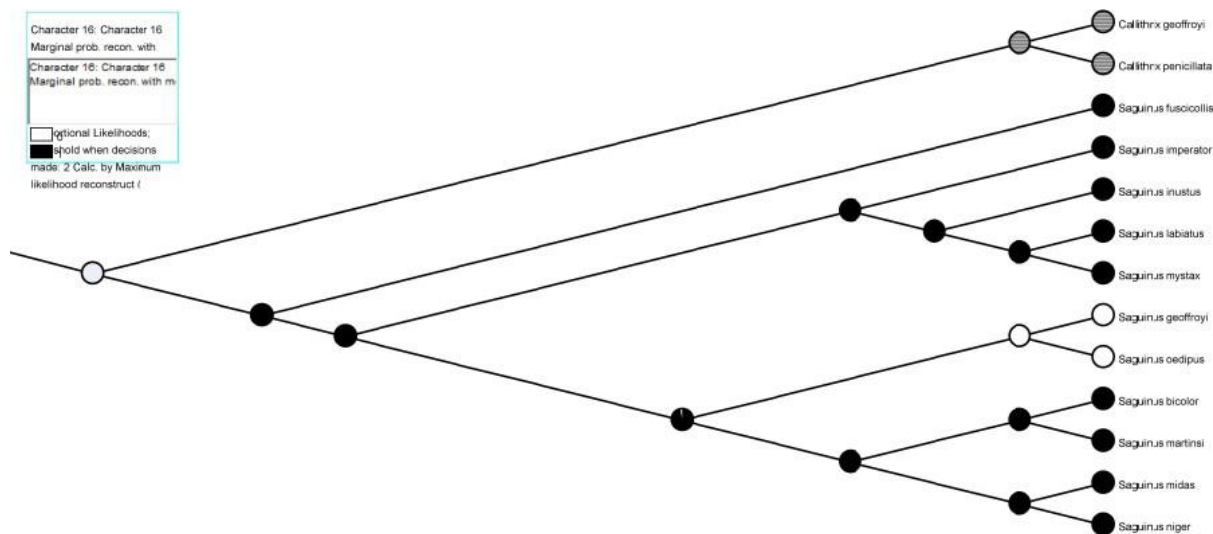


FIGURA SUPLEMENTAR 32. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 16 (POSIÇÃO DA SUTURA JUGAL-MAXILAR INFERIOR) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

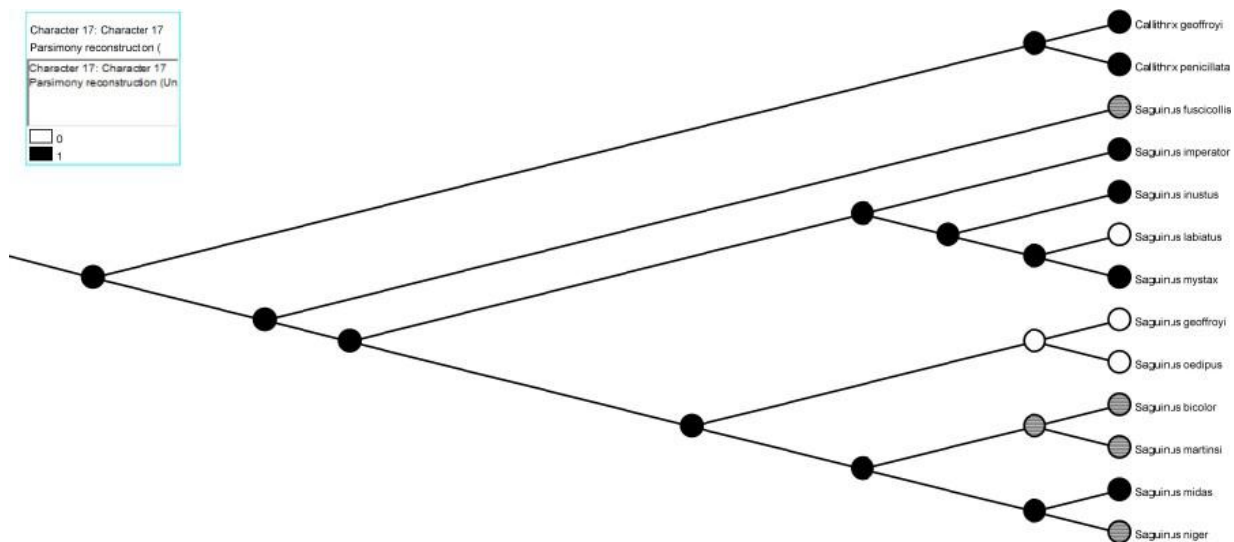


FIGURA SUPLEMENTAR 33. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 17 (FORMATO DA MARGEM ORBITAL SUPERIOR) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

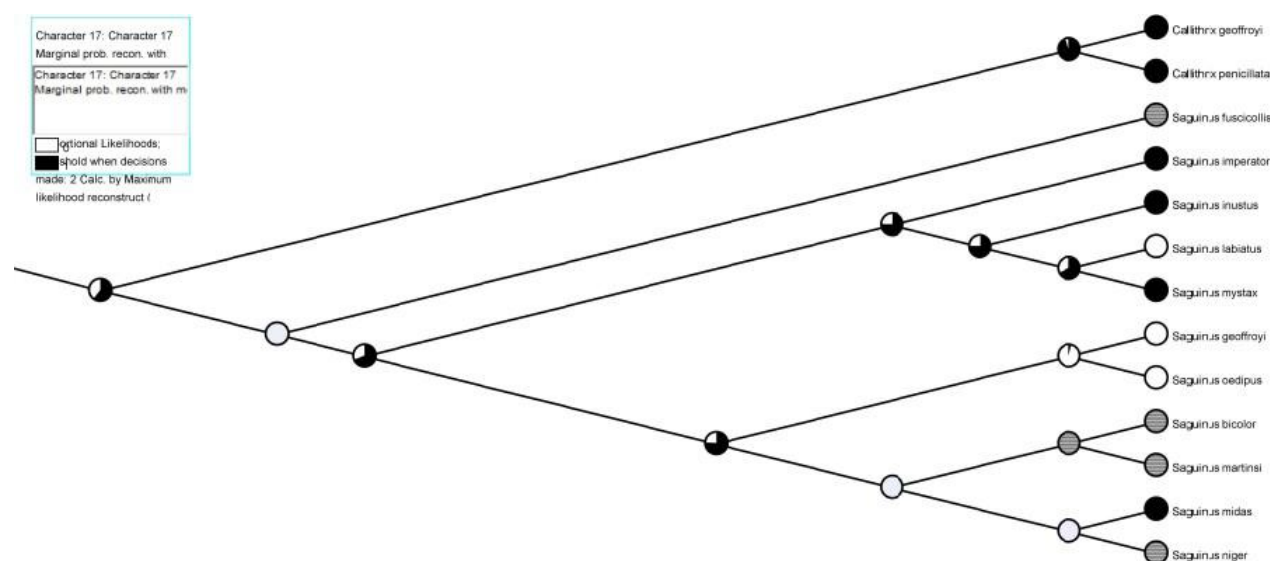


FIGURA SUPLEMENTAR 34. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 17 (FORMATO DA MARGEM ORBITAL SUPERIOR) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

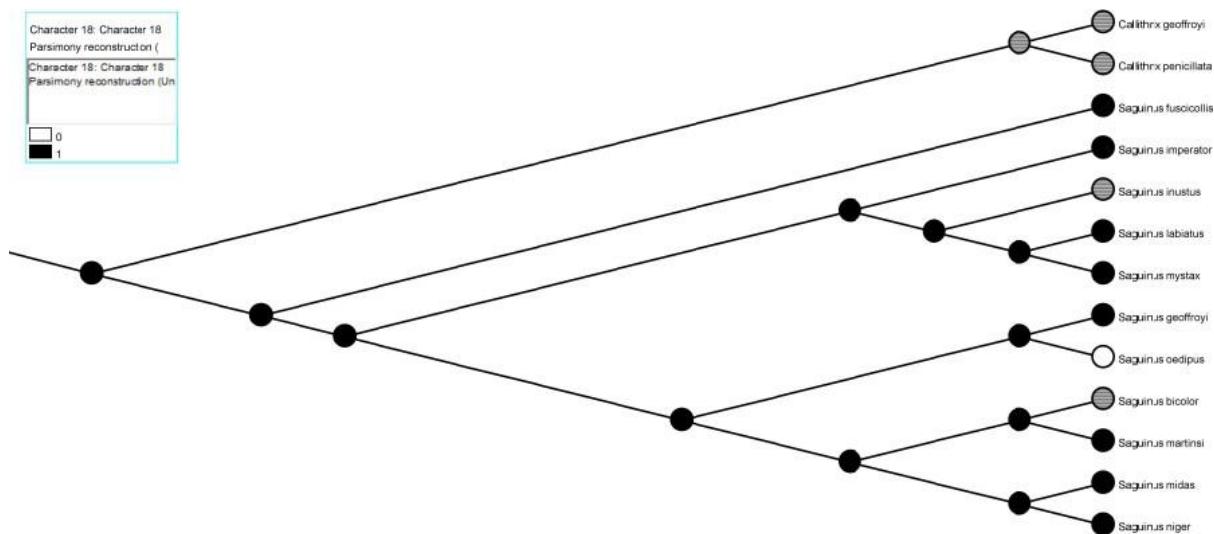


FIGURA SUPLEMENTAR 35. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 18 (POSIÇÃO DOS FORAMES DO INFRAORBITAIS) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

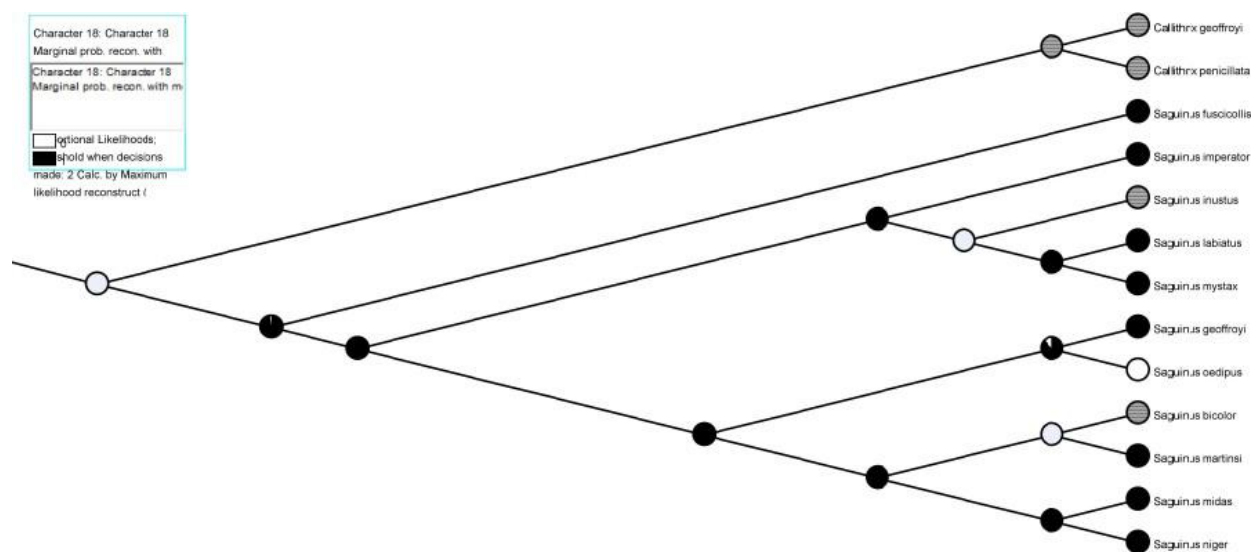


FIGURA SUPLEMENTAR 36. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 18 (POSIÇÃO DOS FORAMES DO INFRAORBITAIS) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

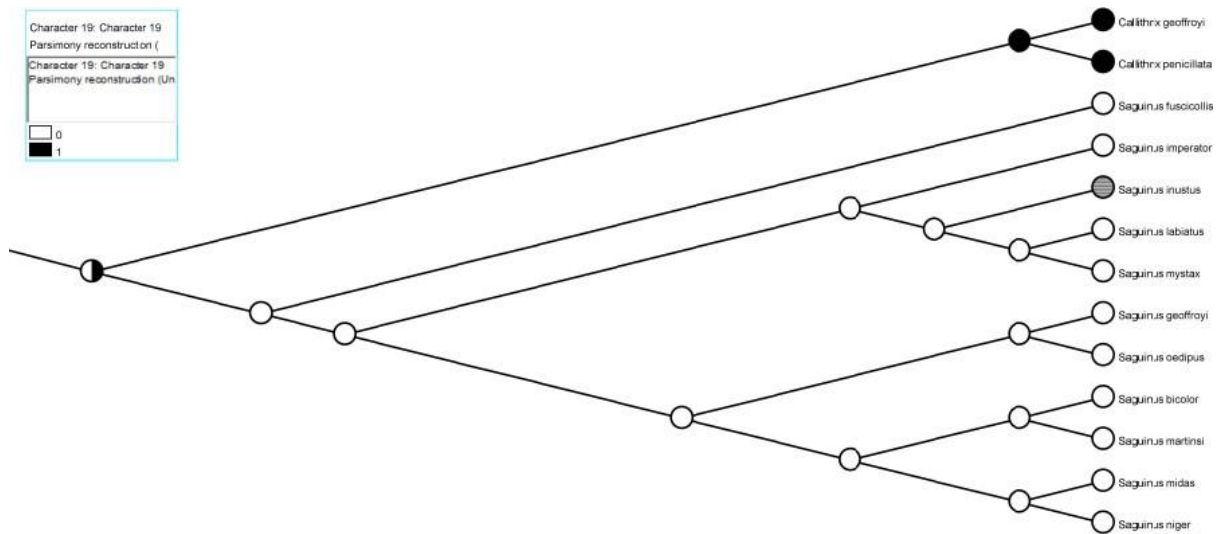


FIGURA SUPLEMENTAR 37. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 19 (GRAU DE PRONUNCIAMENTO DO ESPINHO NASAL POSTERIOR) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

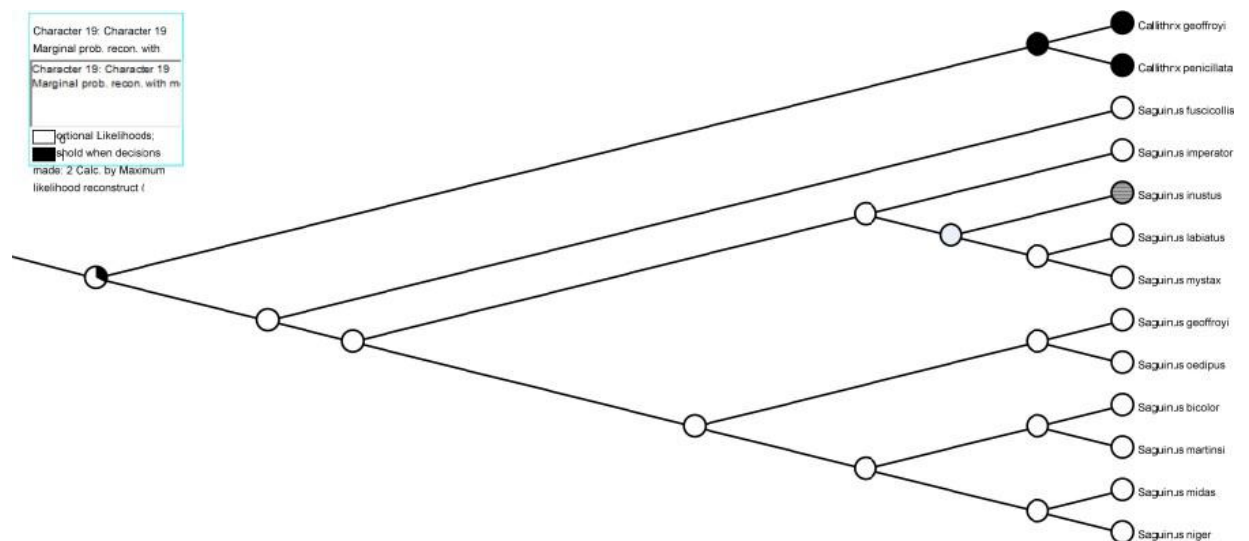


FIGURA SUPLEMENTAR 38. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 19 (GRAU DE PRONUNCIAMENTO DO ESPINHO NASAL POSTERIOR) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

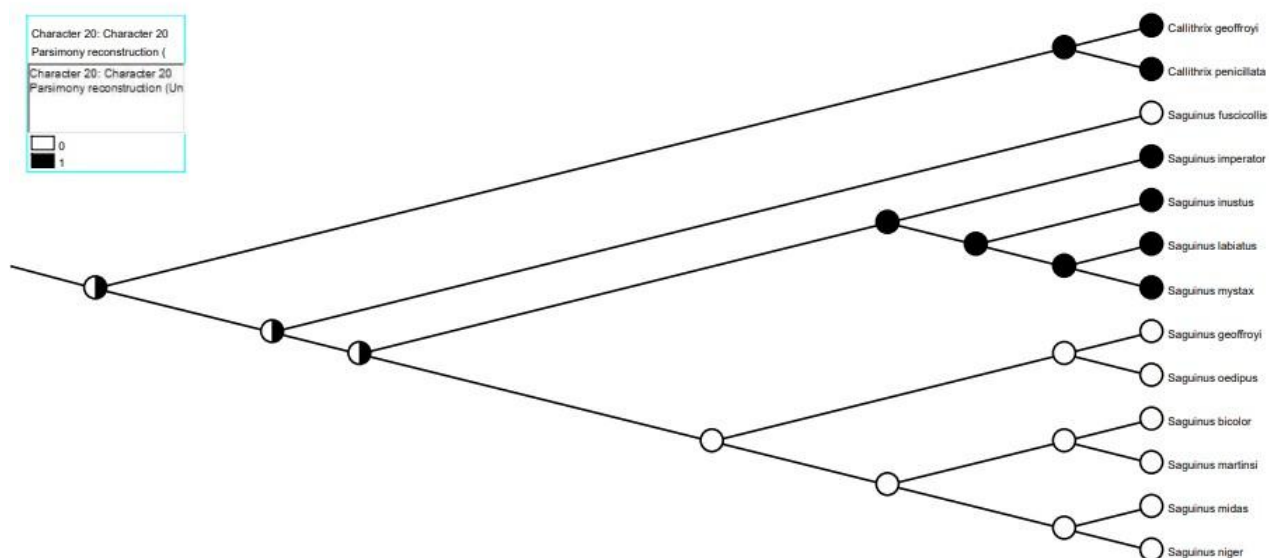


FIGURA SUPLEMENTAR 39. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 20 (PIGMENTAÇÃO DA GENITÁLIA) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

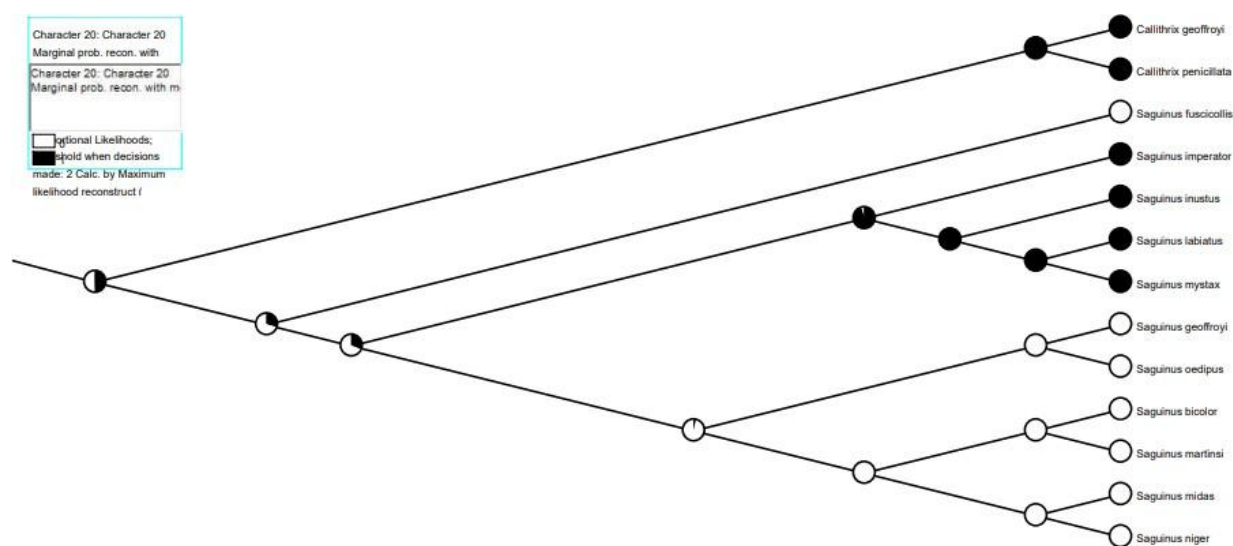


FIGURA SUPLEMENTAR 40. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 20 (PIGMENTAÇÃO DA GENITÁLIA) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

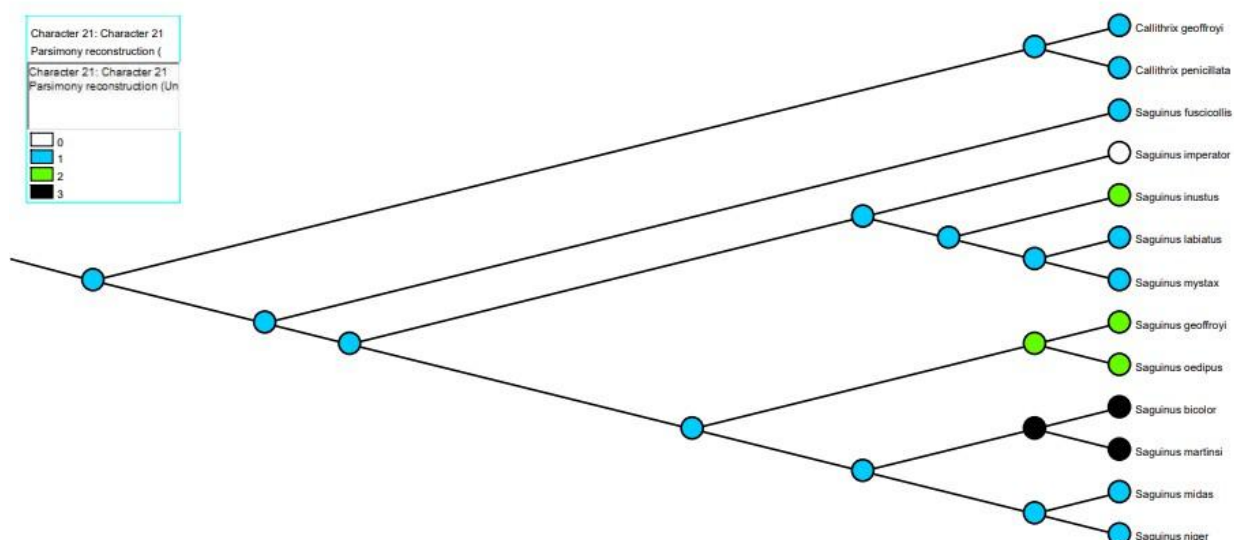


FIGURA SUPLEMENTAR 41. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 21 (PADRÃO DA PELAGEM FACIAL) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

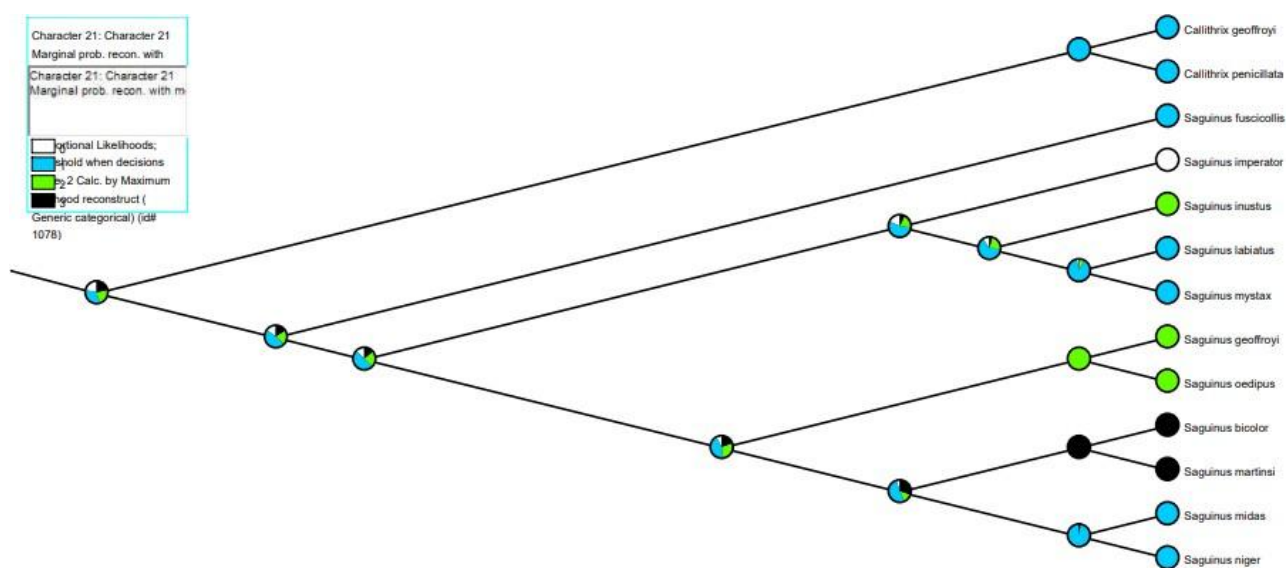


FIGURA SUPLEMENTAR 42. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 21 (PADRÃO DA PELAGEM FACIAL) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

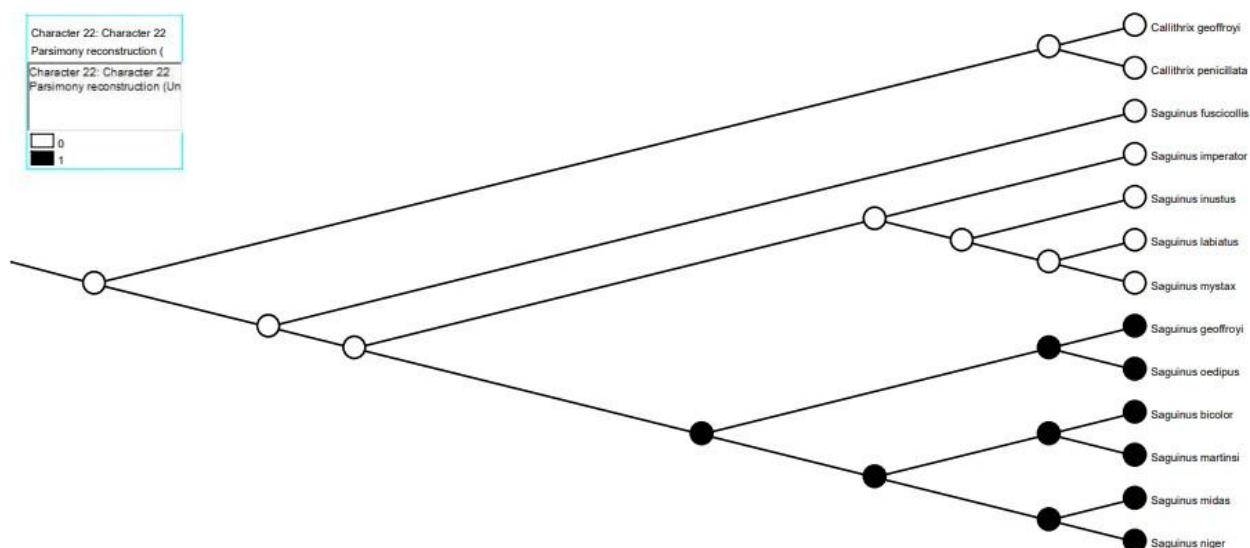


FIGURA SUPLEMENTAR 43. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 22 (PRESENÇA DE PELOS DESPIGMENTADOS NA FACE) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

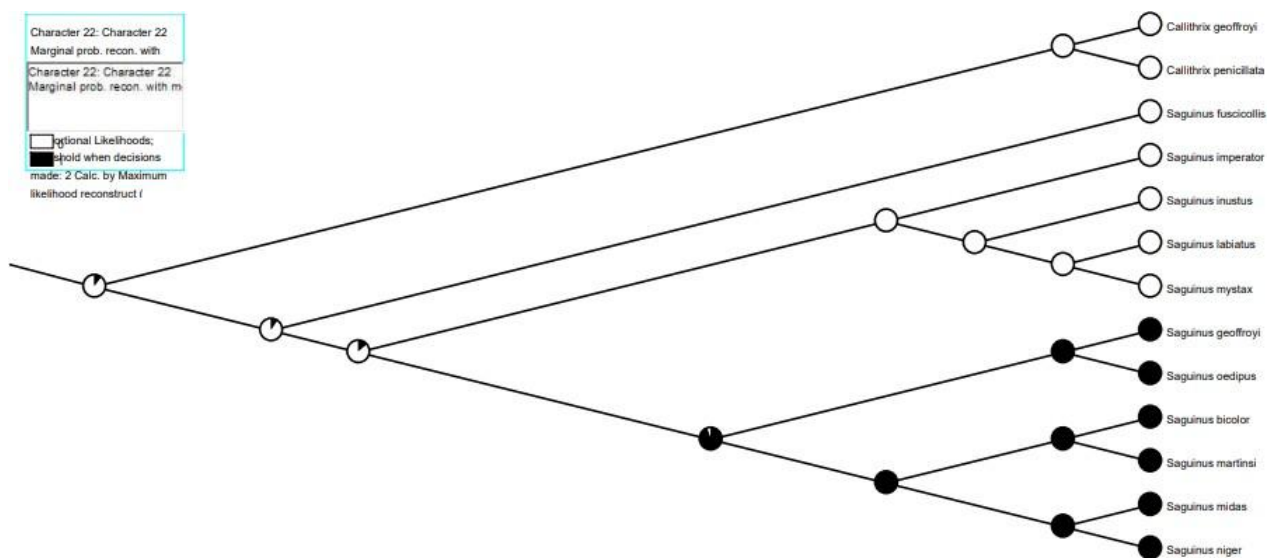


FIGURA SUPLEMENTAR 44. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 22 (PRESENÇA DE PELOS DESPIGMENTADOS NA FACE) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

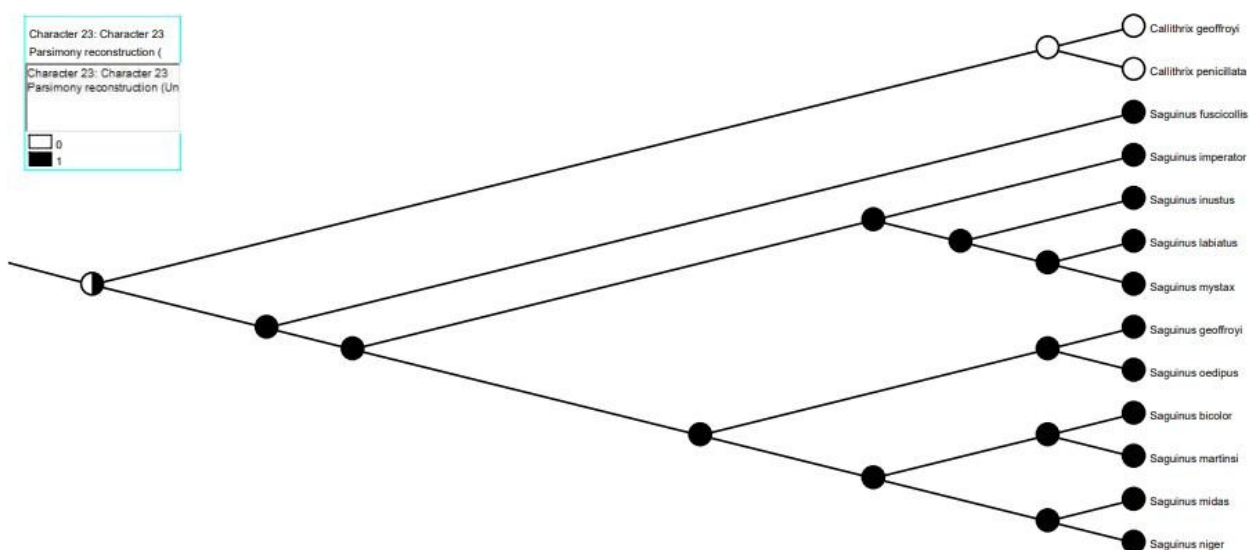


FIGURA SUPLEMENTAR 45. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 23 (TUFOS DE PELOS AURICULARES) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

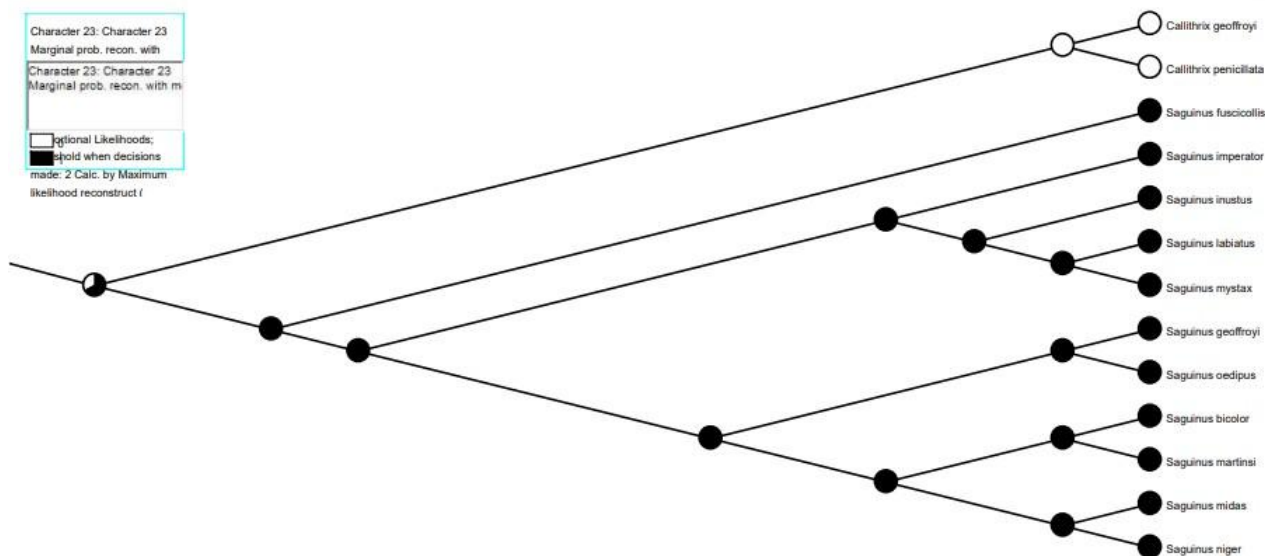


FIGURA SUPLEMENTAR 46. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 23 (TUFOS DE PELOS AURICULARES) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

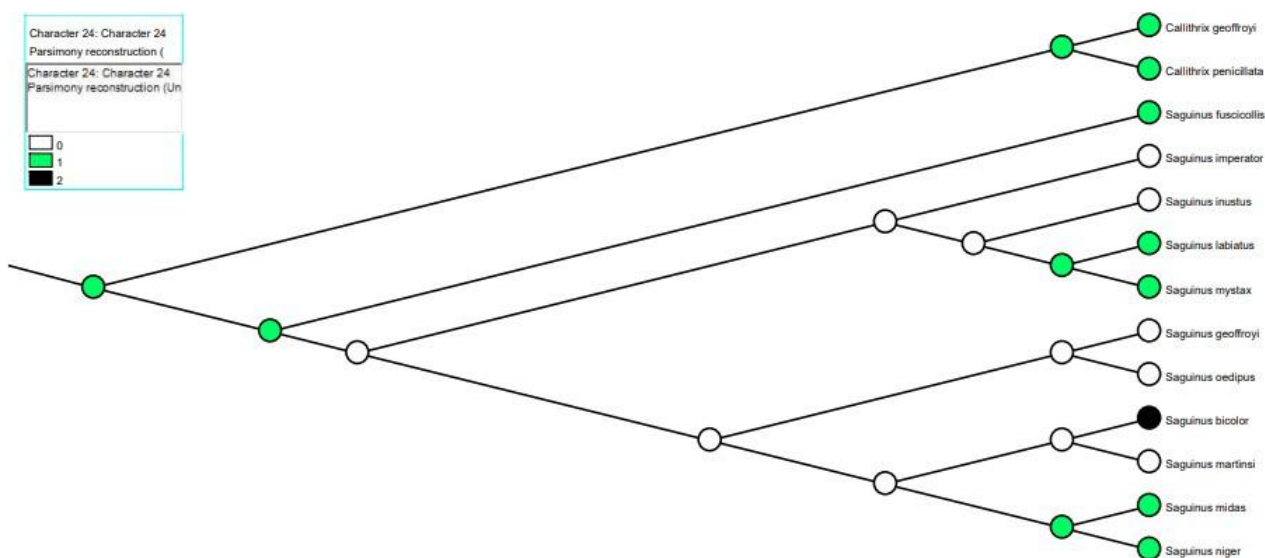


FIGURA SUPLEMENTAR 47. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 24 (DISTINÇÃO VISUAL DO MANTO EM RELAÇÃO À REGIÃO DA SELA) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

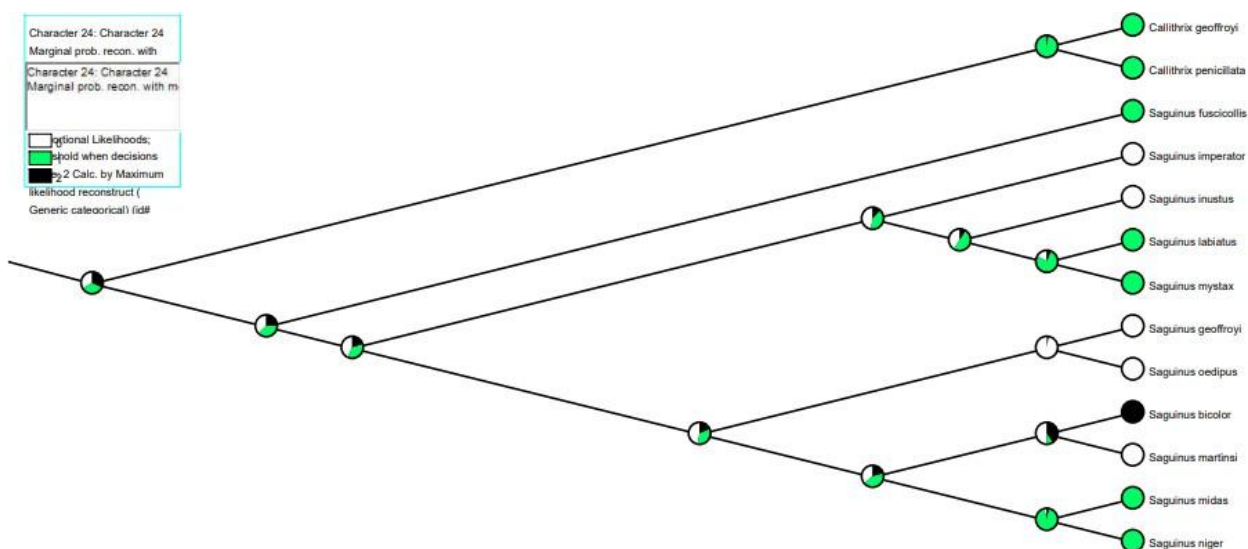


FIGURA SUPLEMENTAR 48. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 24 (DISTINÇÃO VISUAL DO MANTO EM RELAÇÃO À REGIÃO DA SELA) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

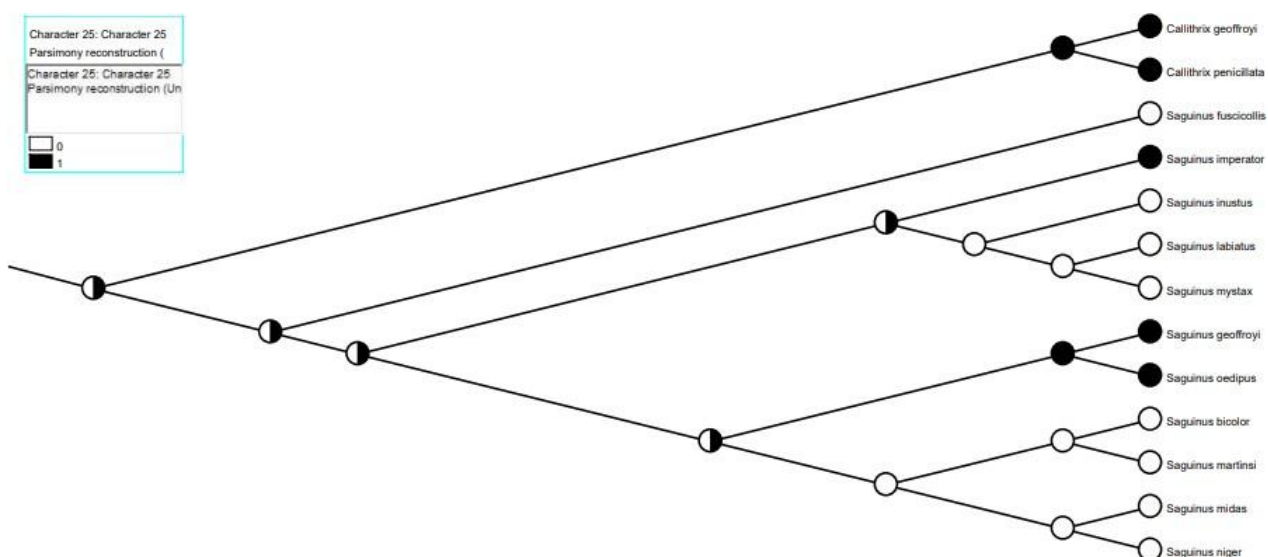


FIGURA SUPLEMENTAR 49. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 25 (PRESENÇA DE BANDEAMENTO INDIVIDUAL DOS PELOS NO MANTO) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

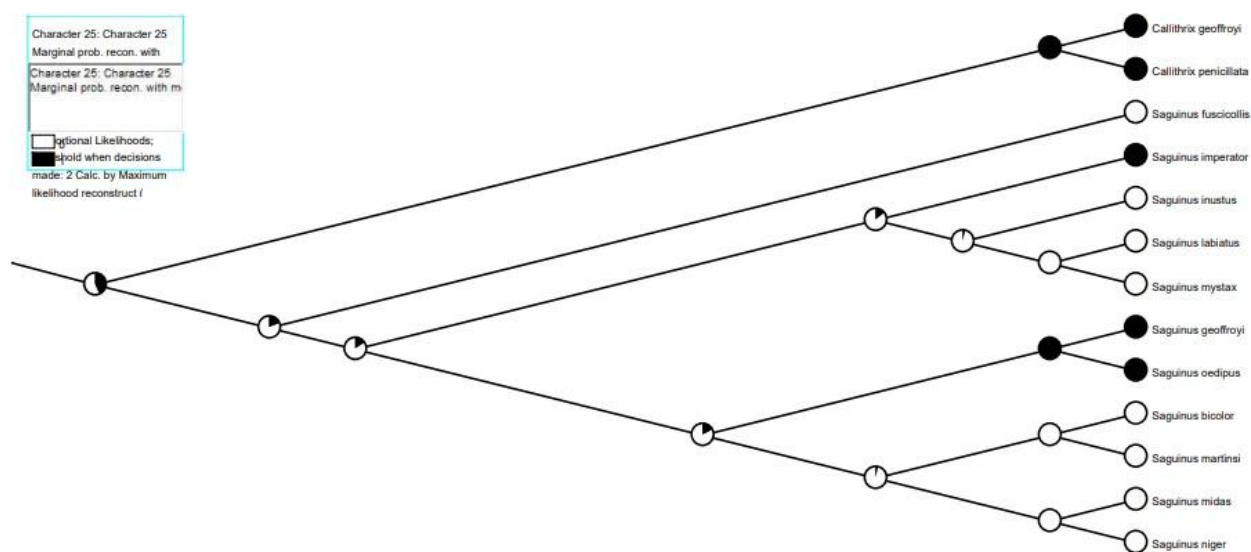


FIGURA SUPLEMENTAR 50. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 25 (PRESENÇA DE BANDEAMENTO INDIVIDUAL DOS PELOS NO MANTO) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

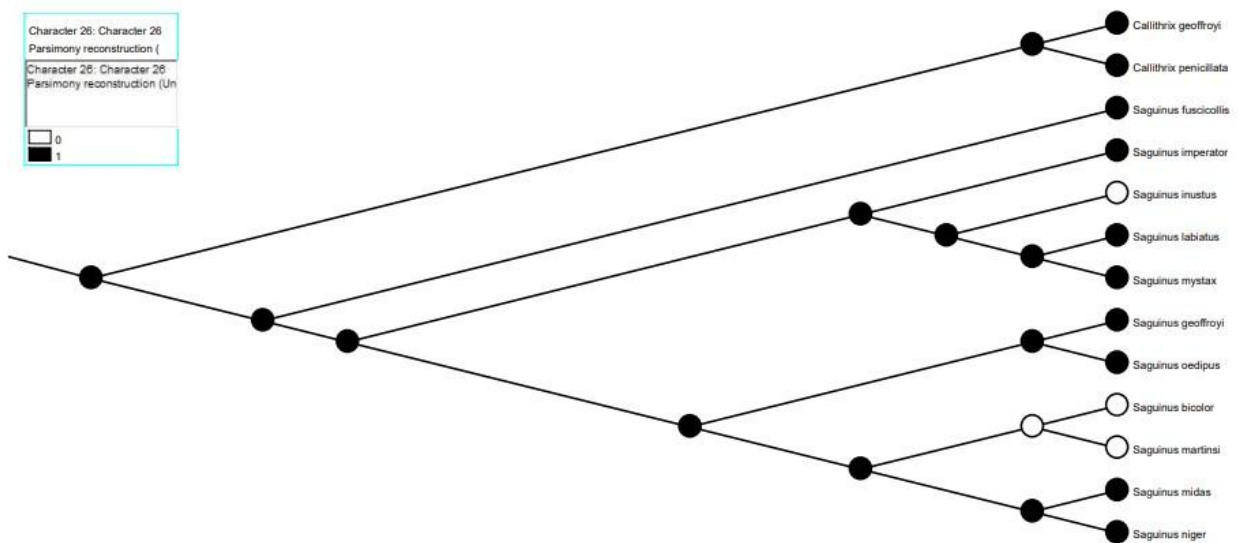


FIGURA SUPLEMENTAR 51. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 26 (PRESENÇA DE BANDEAMENTO INDIVIDUAL DOS PELOS NA REGIÃO DA SELA) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

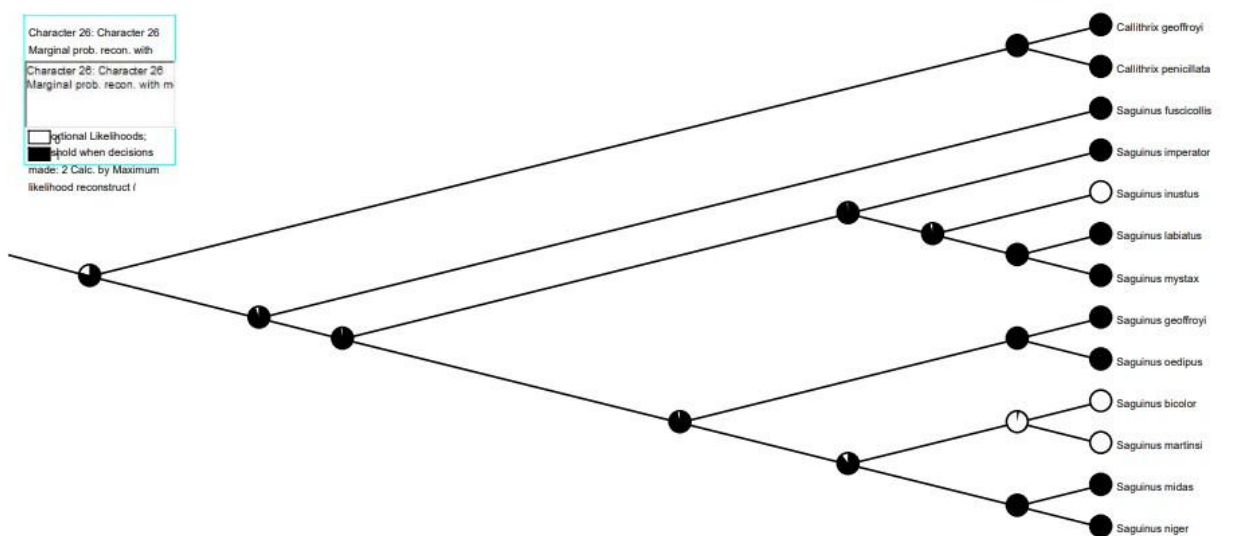


FIGURA SUPLEMENTAR 52. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 26 (PRESENÇA DE BANDEAMENTO INDIVIDUAL DOS PELOS NA REGIÃO DA SELA) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

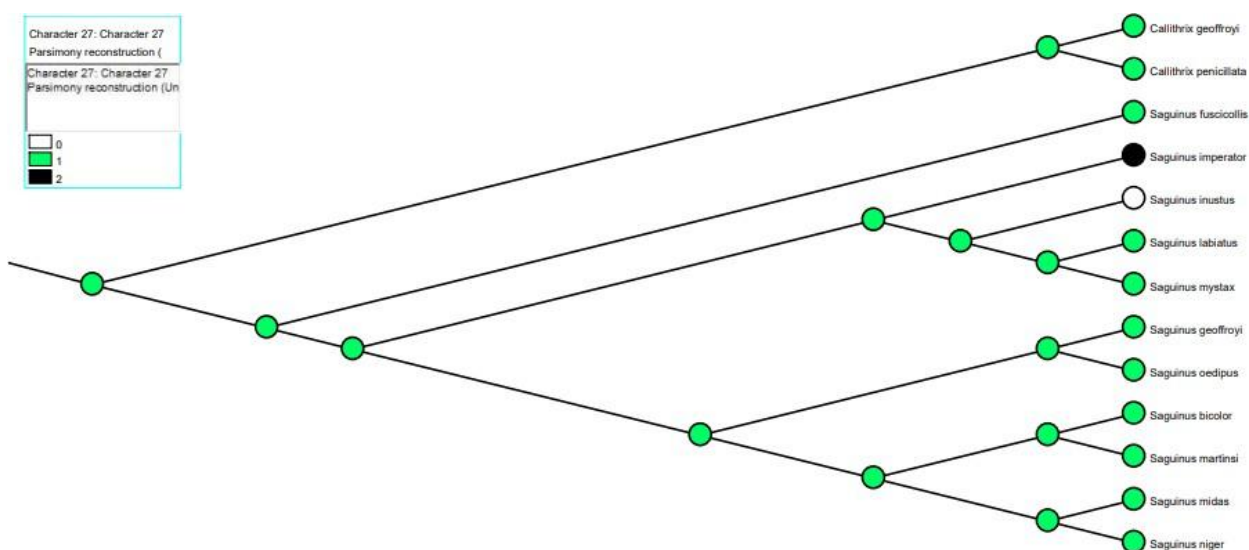


FIGURA SUPLEMENTAR 53. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 27(COLORAÇÃO DA CAUDA) POR PARCIMÔNIA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

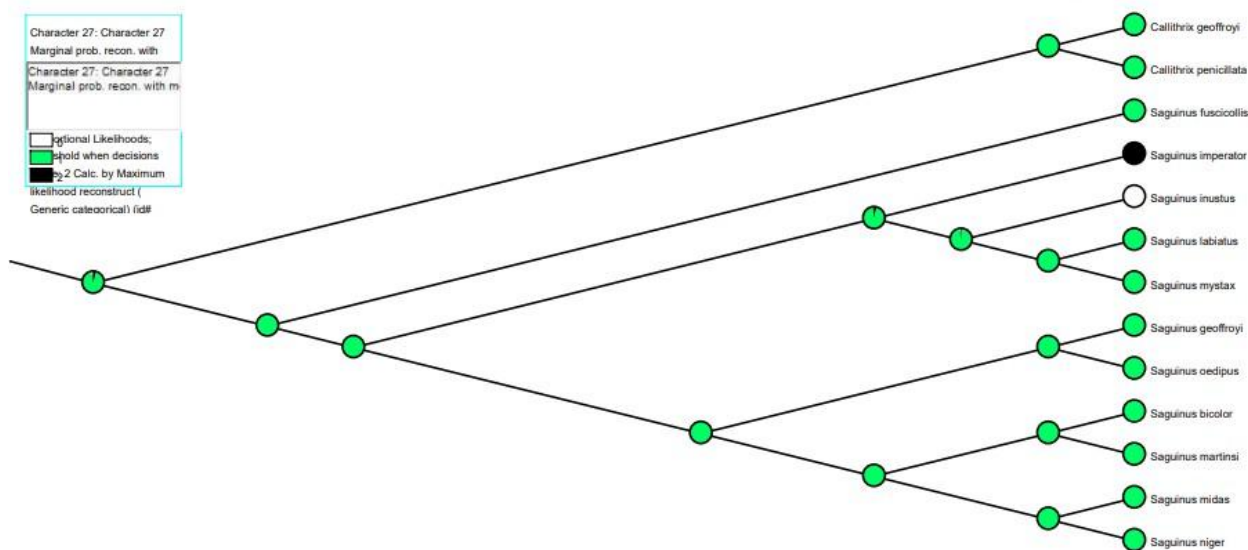
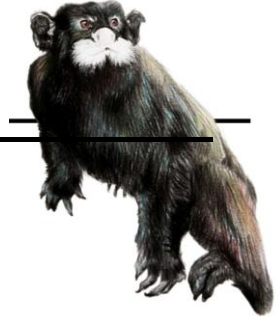


FIGURA SUPLEMENTAR 54. OTIMIZAÇÃO DO CARÁTER 27 (COLORAÇÃO DA CAUDA) POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA NA FILOGENIA OBTIDA POR ATHAYDES ET AL. (2021).

CAPÍTULO 4

Morfometria Geométrica de *Saguinus Hoffmannsegg*, 1807 (Primates, Callithrichidae)

Daysa Athaydes Fernando Perini Daniel Casali Cayo Dias
Pedro Romano Renato Gregorin



Morfometria geométrica craneana de *Saguinus Hoffmannsegg*, 1807 (Primates, Callithrichidae)

INTRODUÇÃO

Saguinus Hoffmannsegg, 1807 constitui um gênero que abrange 22 espécies de primatas sul-americanos, pertencentes à família Callitrichidae, que habitam a região da bacia amazônica, parte da Colômbia, sul do Panamá e Guianas. O conhecimento a respeito de suas espécies é profundamente influenciado pelo tratado publicado por Hershkovitz (1977), que investigou extensivamente a taxonomia e a morfologia desses animais. Hershkovitz (1977) baseou-se primariamente na morfologia craniana e nas características de pelagem para descrever a diversidade de *Saguinus* e, com base nesse último tipo de caráter, dividiu os *Saguinus* em três grupos: os “hairy-faced” (faces-peludas), “mottled-faced” (faces-manchadas) e os “bare-faced” (faces-nuas). Esses, por sua vez, foram subdivididos em seis subgrupos: *S. nigricollis*, *S. mystax*, *S. midas*, *S. bicolor*, *S. oedipus* e *S. inustus*. Baseado nas evidências apresentadas em estudos moleculares posteriores (Cropp et al., 1999; Boubli et al., 2015; Buckner et al., 2015; Athaydes et al. 2021), *S. inustus* faz parte do grupo *S. mystax*, restando, então cinco subgrupos de *Saguinus* reconhecidos atualmente: grupos *S. mystax*, *S. bicolor*, *S. midas*, *S. oedipus* e *S. nigricollis* (Boubli et al., 2015; Buckner et al., 2015; Athaydes et al. 2021).

Após a publicação do tratado Hershkovitz (1977), outros estudos utilizaram a anatomia craniana como fonte de dados para a compreensão da diversidade e evolução do gênero (Hanihara e Natori, 1987, Natori e Hanihara, 1988, Natori, 1988, Cheverud e Moore, 1990, 1992, Ackermann e Cheverud, 2002, Athaydes et al., 2021). A anatomia craniana, portanto, desempenha um papel central nos estudos de *Saguinus*. A maioria desses estudos utilizou características morfológicas cranianas qualitativas de *Saguinus* como fonte de dados para estudos cladísticos. No entanto, poucos trabalhos, como os de Cheverud (1990) e Ackermann e Cheverud (2002), avaliaram a diversidade morfométrica craniana para todo o gênero. Esses últimos autores concluíram que as diferenças na forma craniana existentes entre os grupos de *Saguinus* podem ter um importante componente adaptativo, não podendo ser explicadas somente por um processo de deriva genética, mas não puderam obter conclusões detalhadas a respeito dessas diferenças. Outra questão intrigante é que os estudos recentes tem demonstrado que padrões de variação craniofacial observados em *Saguinus* não correspondem estritamente às relações filogenéticas baseadas

em dados moleculares (Ackermann e Cheverud, 2002, Athaydes et al., 2021), o que pode indicar um papel importante de processos evolutivos, como convergência e adaptação, na evolução do grupo.

Após os estudos de Ackermann e Cheverud (2002), nenhuma investigação significativa do gênero foi realizada a partir de dados morfométricos e, apesar de os caracteres cranianos de *Saguinus* já terem sido utilizados para análises morfológicas anteriormente, pouco se sabe sobre as causas e tendências dessas diferenças anatômicas. Neste trabalho, portanto, optamos pela utilização de técnicas mais recentes de investigação morfológica, através da realização de um estudo de variação da forma do crânio de *Saguinus* pelos métodos de morfometria geométrica e projeção de filomorfoespaço, como forma de investigar possíveis tendências evolutivas nas diferenças morfológicas entre as espécies do gênero.

METODOLOGIA

Este estudo foi baseado em 87 crânios de *Saguinus* (Tabela 1), dos quais foram realizados registros fotográficos. As amostras foram escolhidas considerando sua integridade e disponibilidade nas instituições visitadas (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP e Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro – MN). Apenas espécimes considerados adultos foram examinados. A classe etária foi determinada pela presença de todos os dentes eclodidos e a sutura basiesfenoide/basioccipital fundida (Garbino, 2015).

As fotos foram padronizadas para evitar ou reduzir a introdução de variações não oriundas dos processos biológicos que estavam sendo investigados. A distância focal entre a câmera e o objeto também foi padronizada em 50mm (Zelditch et al., 2012).

Foram definidas landmarks de acordo com os seguintes critérios: possibilidade de definição do mesmo ponto em todos os espécimes estudados; abrangência significativa da forma craniana e associação com estruturas existentes, como regiões de suturas, assegurando a homologia dos landmarks.

Baseado no estudo mais recente sobre a morfologia craniana de *Saguinus*

(Athaydes et al., 2021) consideramos as regiões mais variáveis entre as espécies, para obter a maior quantidade possível de informação sobre as diferenças morfológicas no gênero. Ainda com base nesse último critério, utilizamos as vistas laterais e ventrais dos crânios de *Saguinus* para realização da nossa análise, que podem capturar diferentes padrões de variação. Para as análises da vista lateral, todos os marcos bilaterais foram digitalizados no lado direito do crânio. O programa utilizado para a definição das landmarks foi o tpsDIG versão 2.32 (F. Rohlf, 2021). Após isso, foram submetidas a uma transformação de procrustes (Frost et al., 2003; Harvati et al., 2004) e então a uma análise de componentes principais (PCA).

As landmarks das vistas laterais e ventrais podem ser visualizadas nas Figuras 1 e 2, respectivamente e suas descrições constam nas Tabelas 2 e 3.

Os dois primeiros componentes principais foram projetados em um filomorfoespaço (Sidlauskas, 2008), utilizando a filogenia de Buckner et al. 2015, restringindo aos terminais que foram amostrados com dados morfométricos. Os dados de *S. acrensis* não foram considerados nesta avaliação uma vez que o terminal está ausente na árvore de trabalho.

As análises foram conduzidas utilizando os programas PAST.4.03. (Hammer et al., 2020) e R (R Core Team, 2021), utilizando os pacotes *geomorph* (Adams et al. 2021) e *phytools* (Revell, 2012). Os gráficos produzidos no R utilizaram os pacotes *ggplot* (Wickham, 2016) e *pphylomorpho* (Barr, 2021) .

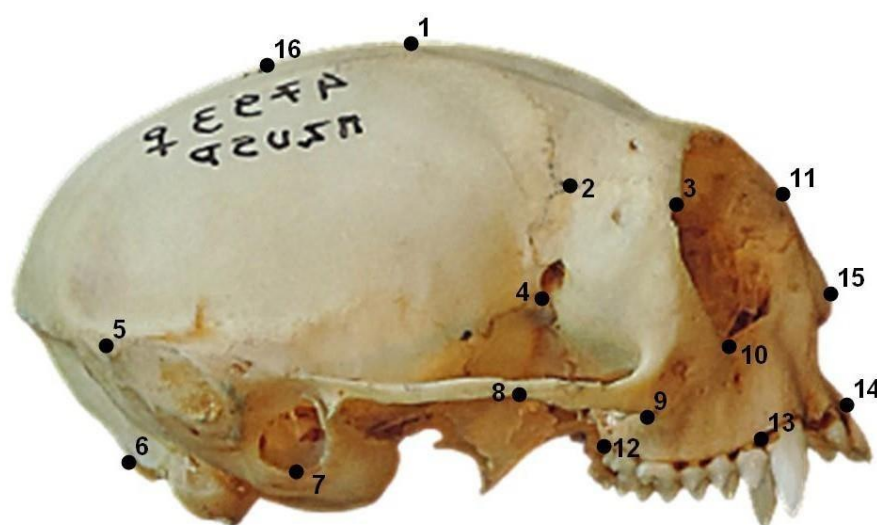


FIGURA 1. CRÂNIO DE *SAGUINUS IMPERATOR* ILUSTRANDO AS LANDMARKS QUE FORAM DEFINIDAS NESTE ESTUDO EM VISTA LATERAL.

TABELA 1. AMOSTRAGEM DE ESPÉCIES DO GÊNERO *SAGUINUS* UTILIZADA PARA AS ANÁLISES DE MORFOMETRIA GEOMÉTRICA.

Espécies	º de crânios analisados
<i>Saguinus imperator</i>	14
<i>Saguinus mystax</i>	11
<i>Saguinus labiatus</i>	4
<i>Saguinus inustus</i>	1
<i>Saguinus bicolor</i>	2
<i>Saguinus midas</i>	11
<i>Saguinus niger</i>	15
<i>Saguinus oedipus</i>	1
<i>Saguinus geoffroyi</i>	2
<i>Saguinus leucopus</i>	1
<i>Saguinus fuscicollis</i>	6
<i>Saguinus weddelli</i>	9
<i>Saguinus melanoleucus</i>	14

TABELA 2. LANDMARKS DEFINIDAS NA VISTA LATERAL DO CRÂNIO DE *SAGUINUS*.

Número	Descrição
1	Parte mais superior da sutura coronal
2	Ponto de encontro entre as suturas coronal e esfenofrontal
3	Ponto frontal da sutura frontozigomática (frontomalar)
4	Ponto de encontro entre Esfenomaxilar e esfenozigomática
5	Asterion (ponto de encontro entre os ossos temporal, parietal e occipital)
6	Opstion (último ponto posterior no forame magno)
7	Último ponto inferior da abertura auricular
8	Ponto inferior da sutura zigomaticotemporal
9	Ponto inferior da sutura zigomaticomaxilar
10	Ponto superior da sutura zigomaticomaxilar
11	Nasion (ponto superior da sutura frontonasal)
12	Ponto no maxilar imediatamente posterior ao ponto de oclusão do segundo molar

- | | |
|----|---|
| 13 | Ponto no maxilar imediatamente posterior ao ponto de oclusão do canino |
| 14 | Ponto mais frontal do maxilar, entre os pontos de oclusão dos incisivos |
| 15 | Ponto mais proeminente frontalmente do osso nasal |
| 16 | Bregma |
-

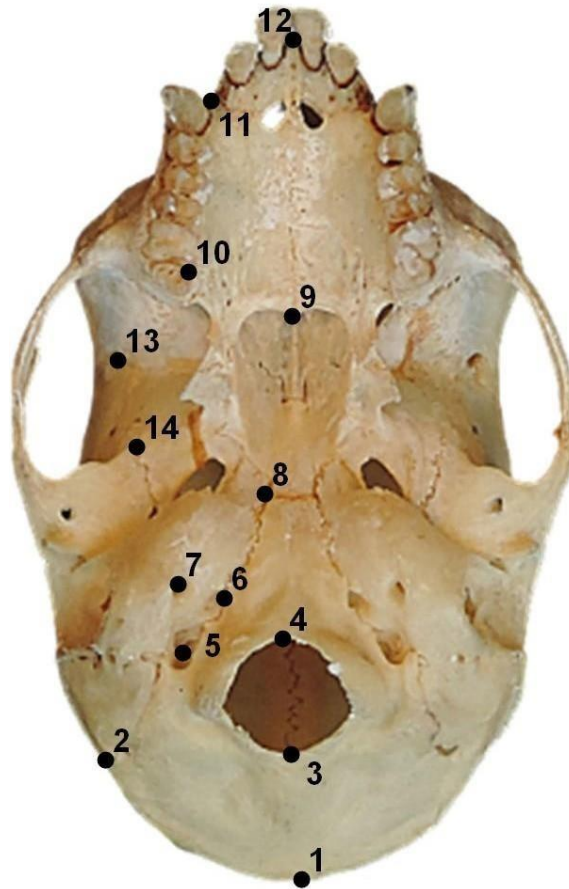


FIGURA 2. CRÂNIO DE *SAGUINUS IMPERATOR* ILUSTRANDO AS LANDMARKS QUE FORAM DEFINIDAS NESTE ESTUDO EM VISTA INFERIOR.

TABELA 3. LANDMARKS DEFINIDAS NA VISTA DA BASE DO CRÂNIO DE *SAGUINUS*.

Número	Descrição
1	Ponto posterior no crânio no plano medial
2	Final posterior da sutura lambdoide
3	Ponto posterior no forame magno
4	Ponto anterior no forame magno
5	Forame jugular
6	Ponto na extrema lateral ao nível do forame jugular
7	Forame estilomastóideo
8	Ponto lateral da sutura do esfenoide
9	Espinho nasal
10	Ponto bucal entre as oclusões dos molares
11	Ponto anterior da oclusão do canino
12	Ponto no maxilar entre as oclusões dos incisivos anteriores
13	Forame localizado na sutura temporo-parietal
14	Ponto anterior da sutura localizada na fossa mandibular

RESULTADOS

Assim como em Ackermman (2002), não foram encontradas diferenças morfométricas significativas entre os sexos, o que foi verificado através da realização do teste Mann-Witney.

As análises de PCA resultaram em uma sobreposição morfológica. Mesmo assim, para a vista lateral (Figura 3), não ocorre sobreposição entre *S. imperator* e as espécies *S. weddelli*, *S. fuscicollis* e *S. melanoleucus*. *S. labiatus* e *S. imperator* são as espécies mais abrangentes morfológicamente. Para a vista ventral (Figura 4), não ocorre sobreposição entre *S. weddelli* e as espécies *S. mystax* e *S. imperator* e entre *S. labiatus* e *S. fuscicollis*. Somente *S. bicolor* aparece destacado das demais espécies.

As proporções da variância para as análises de PCA, baseada na vista lateral dos espécimes analisados, foram de 38% para PC1 e 16% para PC2. Para as análises da vista ventral, obtivemos PC1 responsável por 56,5% e PC2 por 28% da variância. As proporções de variância constam no Material Suplementar 1 deste trabalho.

As análises de PCA realizadas para as espécies (vista lateral), projetadas no filomorfoespaço, indicam que o eixo PC1 explica 42,31% de variância, enquanto PC2 explica 22,79% (Figura 5). Para os dados da vista ventral, PC1 foi responsável por 50,49% e o PC2 por 29,3% (Figura 6).

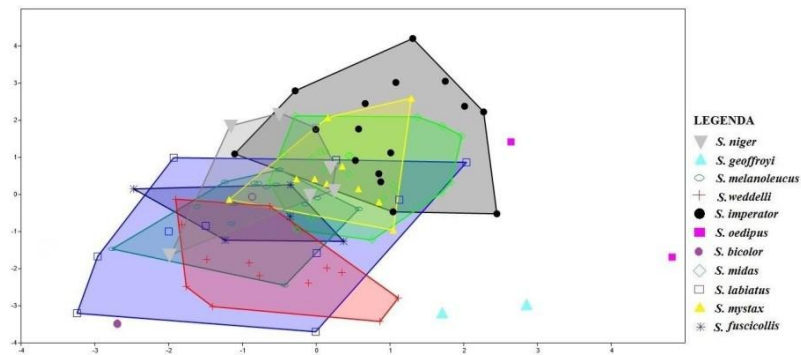


FIGURA 3. GRÁFICO RESULTANTE DA PCA A PARTIR DAS LANDMARKS DA VISTA LATERAL DO CRÂNIO DAS ESPÉCIES DE *SAGUINUS*.

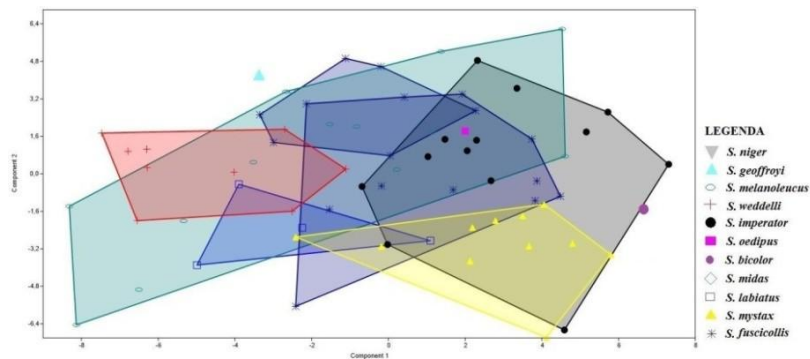


FIGURA 4. GRÁFICO RESULTANTE DA PCA A PARTIR DAS LANDMARKS DA VISTA VENTRAL DO CRÂNIO DAS ESPÉCIES DE *SAGUINUS*.

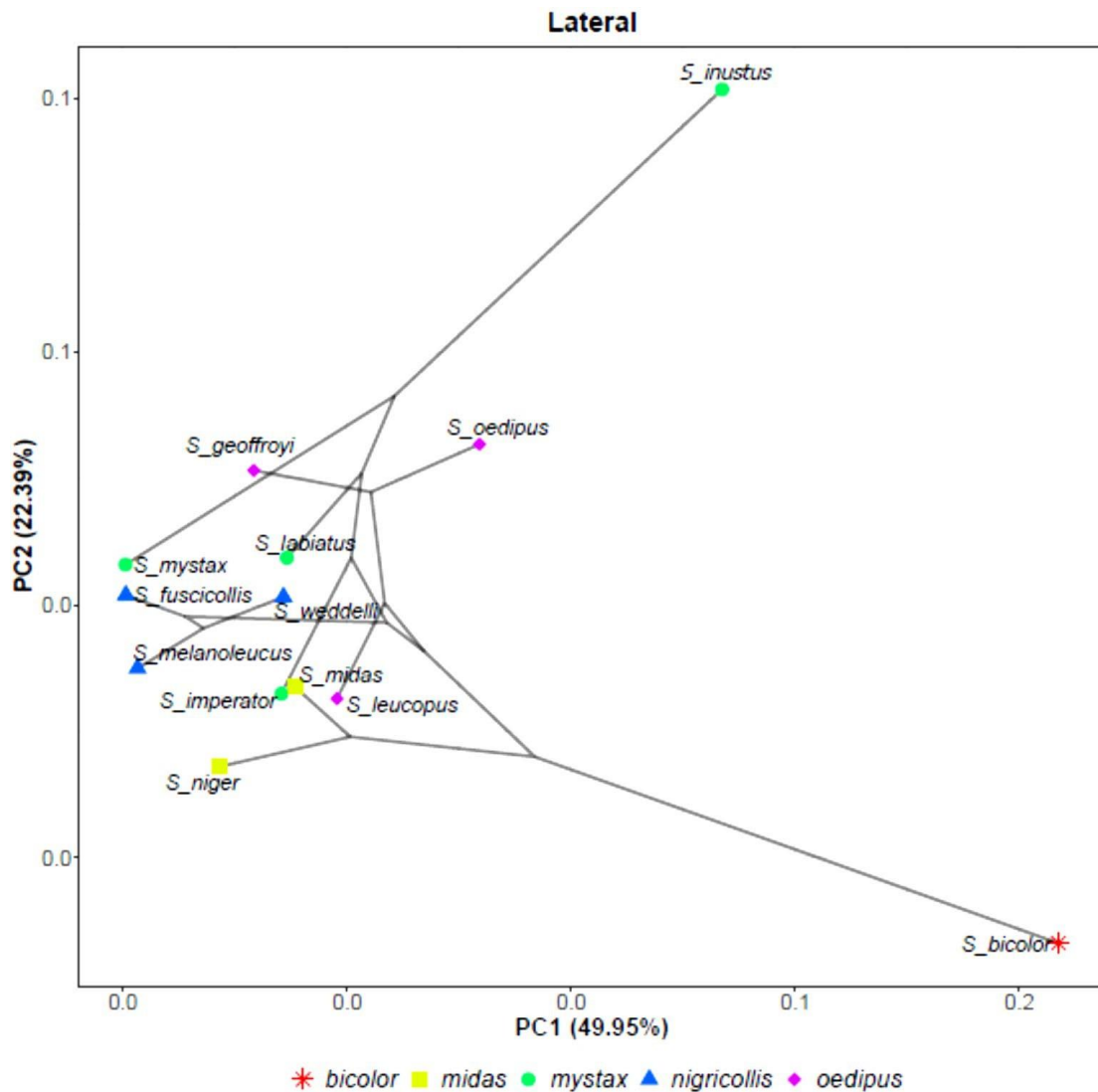


FIGURA 5. OS PRIMEIROS DOIS EIXOS DO FILOMORFOSPAÇO CRANIANO, OBTIDOS APÓS UMA ANÁLISE DAS COORDENADAS PRINCIPAIS DA VISTA LATERAL DO CRÂNIO, PARA ESPÉCIES. OS GRUPOS DE *SAGUINUS* ESTÃO SEPARADOS POR CORES, CONFORME LEGENDA NA FIGURA.

No filomorfoespaço obtido a partir da vista lateral dos crânios observamos uma grande densidade morfológica entre a maioria das linhagens amostradas. No entanto, fica evidente a existência de uma diferença na magnitude das mudanças morfológicas de *S. inustus*, que, de acordo com estudos moleculares (Buckner, 2015; Athaydes, 2021), está associado às outras espécies do grupo *S. mystax* (*S. mystax*, *S. labialis* e *S. imperator*). É também intrigante a disparidade de *S. bicolor* em relação às demais espécies, inclusive de *S. midas* e *S. niger*, espécies também associadas a *S. bicolor* em filogenias moleculares

(Buckner, 2015, Athaydes et al, 2021).

Os grupos *S. nigricollis*, *S. mystax* (com exceção de *S. inustus*) e *S. midas* ficam concentrados em uma porção do morfoespaço, enquanto o grupo *S. oedipus* apresenta maior disparidade: enquanto *S. leucopus* se aproxima de *S. midas*, *S. geoffroyi* e *S. oedipus* apresentam tendência divergente entre si e das demais espécies analisadas.

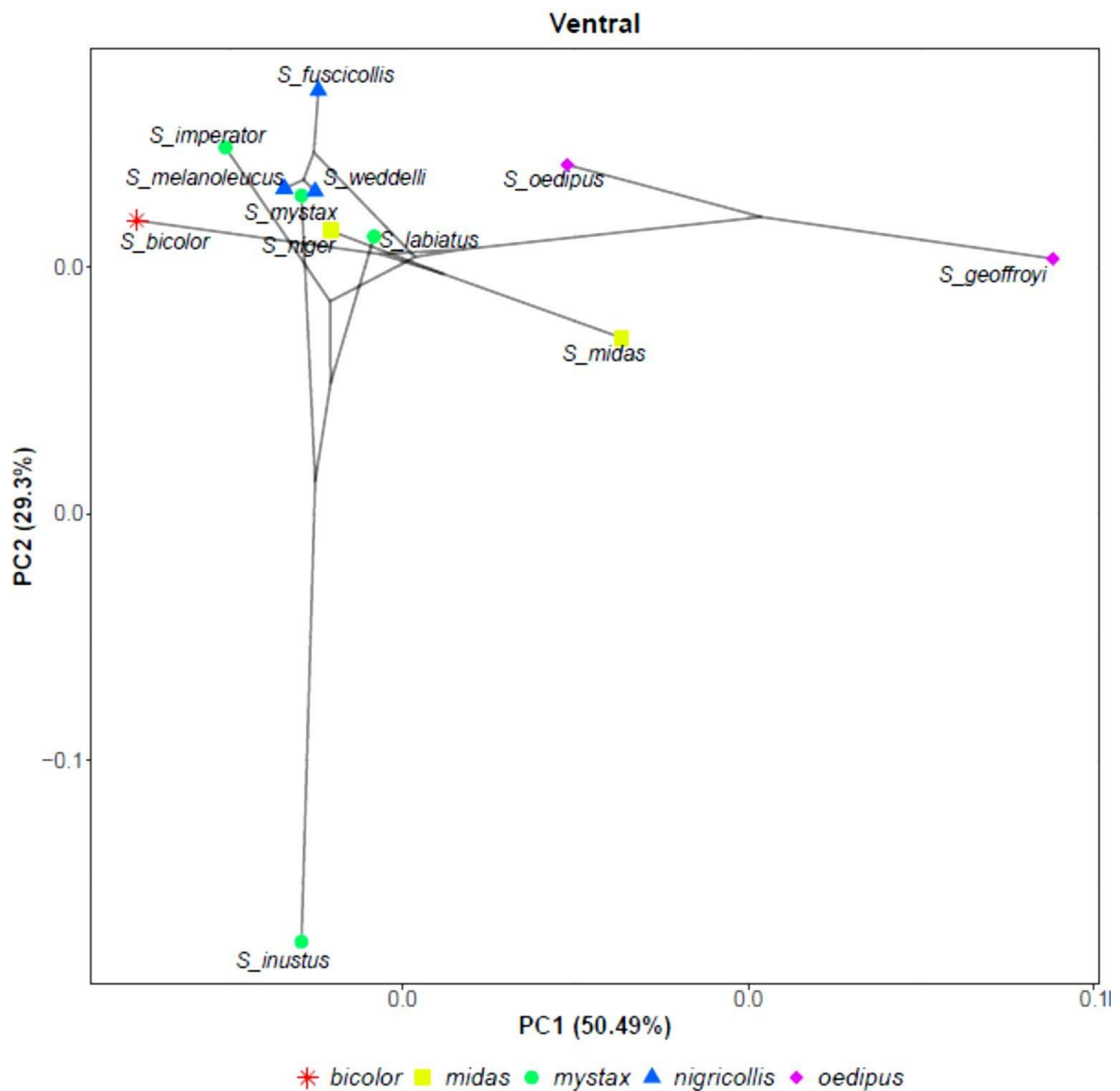


FIGURA 6. OS PRIMEIROS DOIS EIXOS DO FILOMORFOSPAÇO CRANIANO, OBTIDOS APÓS UMA ANÁLISE DAS COORDENADAS PRINCIPAIS DA VISTA VENTRAL DO CRÂNIO, PARA ESPÉCIES. OS GRUPOS DE *SAGUINUS* ESTÃO SEPARADOS POR CORES, CONFORME LEGENDA NA FIGURA.

No filomorfoespaço obtido através dos dados da vista ventral dos crânios, a mesma sobreposição observada entre os grupos *S. nigricollis*, *S. mystax* e *S. midas* na vista lateral está presente, e novamente é evidenciada uma forte divergência de *S. inustus*. As espécies *S. mystax* e *S. labiatus* convergem para uma morfometria média em *Saguinus* (juntamente com o grupo *S. nigricollis* e *S. niger*), enquanto *S. imperator* apresenta tendência mais divergente. Novamente ocorre uma clara divergência das espécies *S. geoffroyi* e *S. oedipus*, entre si e dessas do restante das linhagens.

DISCUSSÃO

Mesmo com a sobreposição geral resultante das análises de PCA, é relevante considerar que *S. inustus*, *S. bicolor*, *S. geoffroyi* e *S. oedipus* não apresentam nenhuma sobreposição com as demais espécies. No caso de *S. bicolor*, acreditamos que estudos mais detalhados devam ser realizados para investigar a divergência observada aqui, não somente nos gráficos resultantes da PCA, mas também nas análises de filomorfoespaço, já que tamanha divergência morfométrica não havia sido ainda documentada. As análises realizadas aqui contaram apenas com um espécime de *S. bicolor*, já que outros espécimes apresentavam-se demasiado danificados para serem utilizados. Além disso, não foi analisado nenhum espécime de *S. martinsi*, a espécie mais estreitamente relacionada a *S. bicolor* em estudos filogenéticos (Buckner, 2015; Athaydes et al, 2021), que poderia apresentar morfologia intermediária, diminuindo a divergência morfológica observada para *S. bicolor*.

A disparidade do grupo *S. oedipus* em todas as análises aqui realizadas é suportada por outras análises morfológicas que incluíram essas espécies (Athaydes, 2021). Em Athaydes et al. (2021), os autores descrevem a diferença do crânio dessas espécies em vista lateral, principalmente em relação à região facial, que se apresenta bastante inclinada quando comparada com outros *Saguinus*. No entanto, destaca-se a ausência da espécie *S. leucopus* nas análises da vista ventral, devido ao estado do único espécime analisado, cuja parte ventral do crânio estava bastante destruída, impedindo a definição das landmarks.

A projeção das coordenadas morfométricas em um filomorfoespaço é interessante pelo fato de indicar tanto a magnitude quanto a direção da mudança morfológica (Sidlauskas, 2008). Esses aspectos, em cada linhagem, foram bastante semelhantes neste trabalho, quando comparamos os dados oriundos das duas vistas dos crânios de *Saguinus* – lateral e ventral. Em ambas, os grupos *S. nigricollis*, *S. mystax* e *S. midas* ocupam juntos uma região restrita do gráfico, com uma magnitude de mudanças similar entre as espécies.

S. mystax e *S. labiatus*, do grupo *S. mystax*, parecem convergir morfológicamente em direção ao espaço morfométrico do grupo *S. nigricollis*. Destaca-se esse fato, já que os grupos *S. nigricollis* e *S. mystax* ocorrem em simpatria na região centro - sudoeste da Amazônia, o que pode estar relacionado a semelhantes pressões seletivas entre essas espécies.

Em todas as análises, *S. inustus* diverge morfometricamente das demais espécies. A singularidade morfológica do crânio de *S. inustus* é bem documentada (Athaydes et al, 2021). Além disso, trata-se de uma espécie muito peculiar também em relação à pelagem, o que fez com que fosse inicialmente incluída em um grupo à parte (HersHKovitz, 1977). Athaydes et al. (2021) foram os primeiros autores a documentarem sinapomorfias morfológicas para a inclusão de *S. inustus* no grupo *S. mystax*, mesmo destacando uma quantidade significativa de autapomorfias. No entanto, em uma segunda análise, Athaydes et al. (2021, Capítulo 3), não obtiveram essas mesmas sinapomorfias, quando incluíram caracteres morfológicos para as espécies de saguis menores, o que não havia sido feito anteriormente. Nesse caso, *S. inustus* é recuperado como irmão de *S. melanoleucus*, espécie pertencente ao grupo *S. nigricollis*.

A divergência morfológica de *Saguinus inustus* em relação às demais espécies do grupo *S. mystax* também é condizente com a distribuição geográfica dessas espécies: enquanto *S. inustus* ocorre ao norte do Rio Amazonas, a maior parte das demais espécies do grupo se situam abaixo do Amazonas, delimitadas lateralmente pelos rios Solimões e Juruá. Somente uma população de *S. labiatus pileatus* ocorre também acima do Amazonas, mas é separada da distribuição de *S. inustus* pelo Rio Japurá. O mesmo pode

ser dito a respeito da divergência do grupo *S. oedipus*, cujas espécies ocorrem no extremo noroeste da Colômbia.

REFERÊNCIAS

- Rylands, A. B., Heymann, E. W., Lynch Alfaro, J., Buckner, J. C., Roos, C., Matauschek, C., & Mittermeier, R. A. (2016). Taxonomic review of the new world tamarins (primates: Callitrichidae). *Zoological journal of the Linnean Society*, 177(4), 1003-1028. Herskovitz, P. (1977). *Living New World monkeys (Platyrrhini)*. vol. I.
- Hanihara, T., & Natori, M. (1987). Preliminary analysis of numerical taxonomy of the genus *Saguinus* based on dental measurements. *Primates*, 28(4), 517-523.
- Natori, M. (1988). A cladistic analysis of interspecific relationships of *Saguinus*. *Primates*, 29(2), 263-276.
- Natori, M., & Hanihara, T. (1988). An analysis of interspecific relationships of *Saguinus* based on cranial measurements. *Primates*, 29(2), 255-262.
- Cheverud, J. M. (1996). Quantitative genetic analysis of cranial morphology in the cotton-top (*Saguinus oedipus*) and saddle-back (*S. fuscicollis*) tamarins. *Journal of Evolutionary Biology*, 9(1), 5-42.
- Rogers Ackermann, R., & Cheverud, J. M. (2002). Discerning evolutionary processes in patterns of tamarin (genus *Saguinus*) craniofacial variation. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 117(3), 260-271.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. H. (2012). *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. academic press.
- Slice, D. E. (2005). Modern morphometrics. In *Modern morphometrics in physical anthropology* (pp. 1-45). Springer, Boston, MA.
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 129-132.
- Garbino, G. S. (2015). How many marmoset (Primates: Cebidae: Callitrichinae) genera are there? A phylogenetic analysis based on multiple morphological systems. *Cladistics*, 31(6), 652-678.

- Fleagle, J. G., Gilbert, C. C., & Baden, A. L. (2010). Primate cranial diversity. *American Journal of Physical Anthropology*, 142(4), 565-578.
- Athaydes, D., Dias, C. A., Gregorin, R., & Perini, F. A. (2021). Evolution and biogeographic history of the *Saguinus mystax* group (Primates, Callitrichidae). *American Journal of Primatology*, 83(2), e23226.
- Rohlf, F. J. (2021). Why Clusters and Other Patterns Can Seem to be Found in Analyses of High-Dimensional Data. *Evolutionary Biology*, 48(1), 1-16.
- Frost, S. R., Marcus, L. F., Bookstein, F. L., Reddy, D. P., & Delson, E. (2003). Cranial allometry, phylogeography, and systematics of large-bodied papionins (primates: Cercopithecinae) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 275(2), 1048-1072.
- Harvati, K. (2004). 3-D geometric morphometric analysis of temporal bone landmarks in Neanderthals and modern humans. In *Morphometrics* (pp. 245-258). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2020). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9 p.
- Barr W.A. 2017. ggphylomorpho. <https://github.com/wabarr/ggphylomorpho>.
- Buckner, J.C., Alfaro, J.W.L., Rylands, A.B. and Alfaro, M.E., 2015. Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 82, pp.413-425.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. <https://www.r-project.org/>.
- Revell LJ (2012). Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217-223.
- Sidlauskas, B. 2008. Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of characiform fishes: a phylomorphospace approach. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(12), pp.3135-3156.
- Wickham H. 2016. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. <https://ggplot2.tidyverse.org>.

Material Suplementar 1

TABELA 1. MATERIAL SUPLENTAR 1. VALORES DE VARIÂNCIA POR EIXO, OBTIDAS NAS ANÁLISES DE COMPONENTES PRINCIPAIS A PARTIR DAS COORDEDNADAS MORFOMÉTRICAS DA VISTA LATERAL DO CRÂNIO DE SAGUINUS.

PC	Valor próprio	Variância (%)
1	12,1278	38
2	5,08114	16
3	3,91978	12
4	3,82193	12
4	2,46461	8

TABELA 2. MATERIAL SUPLENTAR 1. VALORES DE VARIÂNCIA POR EIXO, OBTIDAS NAS ANÁLISES DE COMPONENTES PRINCIPAIS A PARTIR DAS COORDEDNADAS MORFOMÉTRICAS DA VISTA VENTRAL DO CRÂNIO DE SAGUINUS.

PC	Valor próprio	Variância (%)
1	15,862	56,65
2	7,88622	28,165
3	2,85897	10,211

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho representou um esforço abrangente na revisão sistemática e análise morfológica do gênero *saguinus*, contribuindo significativamente para a compreensão das relações filogenéticas, taxonômicas e biogeográficas deste grupo. Por meio da integração de dados morfológicos, moleculares e morfométricos, foi possível esclarecer a história evolutiva de táxons-chave, como o grupo *s. Mystax*, e propor avanços no entendimento das divergências e processos de diversificação dentro do gênero.

Os resultados aqui apresentados destacam o papel crucial das mudanças paleogeográficas na amazônia e regiões adjacentes na configuração da biodiversidade atual, reforçando a importância de abordagens interdisciplinares para a elucidação de questões taxonômicas complexas. A identificação de diferenças morfológicas consistentes, associadas a dados moleculares robustos, fornece uma base sólida para revisões futuras do status taxonômico de diversas espécies e subespécies dentro do gênero.

Apesar das limitações impostas pela disponibilidade de amostras e recursos, o trabalho se posiciona como uma referência para estudos futuros, oferecendo dados e metodologias que poderão ser aplicados em contextos semelhantes. Além disso, reforça a relevância da conservação da biodiversidade amazônica e do suporte às instituições de pesquisa dedicadas a esse objetivo.

Por fim, espera-se que esta tese sirva de incentivo para novos estudos, especialmente aqueles que busquem integrar dados adicionais de comportamento, ecologia e genômica, ampliando ainda mais o conhecimento sobre os primatas neotropicais e contribuindo para a preservação de seu patrimônio biológico e ecológico.

BIBLIOGRAFIA

- Cracraft, J. (1983). Species concepts and speciation analysis. In *Current ornithology* (pp. 159-187). Springer, New York, NY.
- Cropp SJ, Larson A, Cheverud JM (1999) Historical biogeography of tamarins, genus *Saguinus*: the molecular phylogenetic evidence. *Am J Phys Anthropol* 108:65– 89.
- Garbino, G. S., & Martins-Junior, A. M. (2018). Phenotypic evolution in marmoset and tamarin monkeys (Cebidae, Callitrichinae) and a revised genus-level classification. *Molecular phylogenetics and evolution*, 118, 156-171.
- Gregorin, R., & De Vivo, M. (2013). Revalidation of *Saguinus ursula* Hoffmannsegg (Primates: Cebidae: Callitrichinae). *Zootaxa*, 3721(2), 172-182.
- GROVES*, C. O. L. I. N. (2012). Species concept in primates. *American Journal of Primatology*, 74(8), 687-691.
- Groves, C. (2001). Why taxonomic stability is a bad idea, or why are there so few species of primates (or are there?). *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 10(6), 192-198.
- Hershkovitz P (1977) Living new world monkeys (Platyrrhini). University of Chicago Press.
- Hershkovitz P (1979) Races of the emperor tamarin, *Saguinus imperator* Goeldi (Callitrichidae, Primates). *Primates* 20:277–287.
- Moore, A. J., & Cheverud, J. M. (1992). Systematics of the *Saguinus oedipus* group of the bare-face tamarins: Evidence from facial morphology. *American journal of physical anthropology*, 89(1), 73-84.
- Natori, M., & Hanihara, T. (1988). An analysis of interspecific relationships of *Saguinus* based on cranial measurements. *Primates*, 29(2), 255-262.
- Peres, C. A., Patton, J. L., & da Silva, M. N. F. (1996). Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddle-back tamarins. *Folia Primatologica*, 67(3), 113-124.
- Röhe, F., e Silva, J. D. S., Sampaio, R., & Rylands, A. B. (2009). A new subspecies of *Saguinus fuscicollis* (Primates, Callitrichidae). *International journal of primatology*, 30(4), 533-551.
- Rylands, A. B., & Mittermeier, R. A. (2014). Primate taxonomy: species and conservation. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 23(1), 8-10.

Rylands, A. B., Heymann, E. W., Lynch Alfaro, J., Buckner, J. C., Roos, C., Matauschek, C., ... & Mittermeier, R. A. (2016). Taxonomic review of the new world tamarins (primates: Callitrichidae). *Zoological journal of the Linnean Society*, 177(4), 1003-1028.

Rylands, A. B., Heymann, E. W., Lynch Alfaro, J., Buckner, J. C., Roos, C., Matauschek, C., ... & Mittermeier, R. A. (2016). Taxonomic review of the new world tamarins (primates: Callitrichidae). *Zoological journal of the Linnean Society*, 177(4), 1003-1028.

Thorington Jr, R. W. (1988). Taxonomic status of *Saguinus tripartitus* (Milne-Edwards, 1878). *American Journal of Primatology*, 15(4), 367-371

van Roosmalen, M. (2003). The description of a new marmoset genus, *Callibella* (Callitrichinae, Primates), including its molecular phylogenetic status. *Neotrop Primates*, 11, 1-10.

ANEXO I

Artigo publicado na revista American Journal of Primatology, disponível ao final dessa tese. <https://doi.org/10.1002/ajp.23226>

Evolution and biogeographic history of the *Saguinus mystax* group (Primates, Callithrichidae)

Daya Athaydes¹ | Cayo A. R. Dias¹  | Renato Gregorin²  | Fernando A. Perini¹ 

¹Departamento de Zoologia, Laboratório de Evolução de Mamíferos, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil
²Departamento de Biologia, Setor de Zoologia Comparada, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil

Correspondence

Cayo A. R. Dias, Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Laboratório de Evolução de Mamíferos, Universidade Federal de Minas Gerais, Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, MG 31270-010, Brazil.
Email: cayodias@gmail.com

Funding Information

Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Grant/Award Number: Finance Code 001; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Grant/Award Number: 304907/2019-7

Abstract

The *Saguinus mystax* group traditionally includes three species, *S. mystax*, *S. labiatus*, and *S. imperator*. The additional inclusion of *S. inustus* is argued on molecular grounds, which have an important impact on our comprehension of the phenotypological evolution and biogeography of the group. Here, we investigate the evolutionary events leading to the diversification of the *S. mystax* group, integrating phylogenetic, temporal, and geographic information with the current knowledge of the Amazonian paleogeographical history. The examination of 208 specimens of *Saguinus* resulted in 25 morphological characters, of which 13 were used for the first time in a phylogenetic analysis of the genus. Morphological characters were also combined with molecular data and analyzed using Bayesian and Maximum Likelihood methods. Trees resulting from morphological and combined data recovered a monophyletic *S. mystax* group, including *S. inustus*, whose inclusion was supported by two morphological synapomorphies. Molecular based age estimates place the origin of *Saguinus* in the middle Miocene (17.4–13 million years ago [mya]), whereas the *S. mystax* group originated in an interval between 12 and 6 mya. Our results also suggest that the ancestral area of *Saguinus* was western Amazon, from where they dispersed to their current distribution after the end of the Pebas lakes system. The diversification events in the *S. mystax* group are related to the Pliocene development of the modern Amazon river network associated to the uplift of Fitzcarrald Arch.

KEYWORDS

biogeography, combined phylogenetic analysis, morphological characters, moustached and mottle-face tamarin, western Amazon

1 | INTRODUCTION

The genus *Saguinus* comprises about 22 currently recognized species (Rylands et al., 2016) distributed in tropical forests of southern Central and northern South America, from Panama to Bolivia, including most of the Amazon basin. Hershkovitz (1977) used differences in the facial pelage to classify species of *Saguinus* into six species groups: *S. nigricollis*, *S. midas*, *S. bicolor*, *S. oedipus*, *S. inustus*, and *S. mystax*.

Most of these groups had their monophyly confirmed in molecular studies, with the only main modification being the inclusion of

S. inustus in the *S. mystax* group (Boubli et al., 2015; Buckner et al., 2015; Cropp et al., 1999). Despite the overwhelming molecular support, currently, there is no known morphological synapomorphy for this relationship.

As defined by Hershkovitz (1977), the *S. mystax* group included *S. mystax*, *S. labiatus*, and *S. imperator*. Hershkovitz (1977) proposed that *S. mystax* and *S. imperator* as sister species and *S. labiatus* would be more distantly related, whereas *S. inustus*, as summarized above, was placed in a group of its own. On the basis of cranial and dental characters, Natori (1988) failed to elucidate the internal phylogenetic relationships of the *S. mystax* group, obtaining a polytomy among

S. imperator, *S. labiatus*, and *S. mystax*. Cropp et al. (1999) suggested *S. inustus* as a sister group of the clade formed by the other three species, with *S. labiatus* and *S. imperator* more closely related to each other, whereas Buckner et al. (2015) recovered *S. inustus* as the sister group of *S. mystax*, with *S. imperator* as the first diverging species. Therefore, despite most molecular studies having recovered the monophyly of the *S. mystax* group (Boubli et al., 2015; Buckner et al., 2015; Springer et al., 2012), the phylogenetic relationships within this group are not yet established.

Species of the *S. mystax* group are widely distributed in western Amazon, in Bolivia, Brazil, and Peru. The distribution of these species seems to be highly influenced by the rivers of the region, including the Amazonas, Madre de Dios, Madeira, Japurá, and Huallaga (Hershkovitz, 1977). However, the only biogeographic hypothesis advanced to explain the distribution of the species group was that of Hershkovitz (1977), based on his proposal for evolution of facial coat patterns. He suggested that the divergence of the *S. mystax* group from the *S. nigracollis* group would have occurred progressively through the intensification of depigmentation of the circumbuccal region, with concomitant elongation and bleaching of the mustaches, culminating with the very long mustaches observed in *S. imperator*, with *S. labiatus* showing the most primitive condition and *S. mystax* an intermediate in the lineage. The distribution of the species would be the result of successive dispersion events from an ancestral area in the Peruvian Andes (Hershkovitz, 1977).

The lack of detailed studies based on a phylogenetic framework for *Saguinus* prevents the evolutionary history of these primates from being understood under a paleogeographic context related to the history of western Amazon, hindering any conclusion regarding their phenotypic and biogeographic evolution. With this in mind, we investigated the diversification of the species of *Saguinus* occurring throughout the Amazon and, particularly, the *S. mystax* group, whose species distributions are thought to be limited by the main rivers in western Amazon. To understand the processes underlying the diversification of these taxa, we employed techniques of analytical biogeography, integrating phylogenetic, geographic, and temporal information with the current knowledge of the Amazonian paleogeographical history, and also incorporating information about the phenotypic evolution in the species of the *S. mystax* group.

2 | METHODS

2.1 | Morphological phylogenetic analysis

We analyzed a total of 208 specimens from four Brazilian institutions: Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN), and the mammal collection of the Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) (Supporting Information). We analyzed specimens belonging to all species currently included in the *S. mystax* group: *S. imperator* (including representatives of the two

subspecies, *S. i. imperator*, and *S. i. subgriseus*), *S. mystax* (including *S. m. mystax* and *S. m. pileatus*), *S. labiatus* (including *S. l. labiatus* and *S. l. thomasi*), and *S. inustus*. As outgroup for the *S. mystax* group, we included *S. bicolor* and *S. martinsi* from the *S. bicolor* group, *S. midas* and *S. niger* from the *S. midas* group, and *S. oedipus* species representing the *S. oedipus* group. Of the 208 specimens examined, 150 belonged to the *S. mystax* group and 60 from the outgroup. We only examined adult specimens, which were determined by the occurrence of all erupted teeth and the fusion of the basiesphenoid/basioccipital suture (de Vivo, 1991). As we only examined specimens deposited in museum collections, no protocol for animal care and welfare was necessary. The data matrix included characters obtained from the literature (Hershkovitz, 1977; Natori, 1986; Nogami & Natori, 1986) for *S. geoffroyi*, *S. edipus*, *S. leucopus*, *S. fuscicollis*, and *S. nigracollis*, as well as characters for *Callimico*, *Callithrix*, and *Leontopithecus*.

We followed Hershkovitz (1977) and Natori (1986) for the nomenclature of skull structures. For the analysis of pelage color, we adopted the division of the body in chromatogenetic fields of Garbino (2015), which considers that each chromatogenetic field evolves independently from each other. The skins were evaluated individually for the general coloration, hair arrangement, and banding, and we obtained data for pelage coloration by direct observation of specimens and from the literature (Natori, 1986; Nogami & Natori, 1986).

We scored a total of 13 original morphological characters, six of them related to the coat color and seven related to the skull. In addition, we included 12 characters from previously published studies (Natori, 1986; Nogami & Natori, 1986). This resulted in a total of 25 characters, six related to fur coloration, nine related to qualitative dental morphology, and 10 related to cranial morphology. The data set and character descriptions are presented in Supporting Information. Sampling problems resulted in missing data for *S. martinsi*, which was then removed from the analysis due to the lack of definition of character states (Nixon & Wheeler, 1992; Stamatakis et al., 2012).

We formalized morphological characters in character states (Pinna, 1991) and we treated multistate characters as unordered. Then we scored the morphological characters in a matrix using NDE software (Nexus Data Editor) (Page, 2001), and we analyzed them with the Maximum Parsimony (MP) method using TNT (Tree analyses using New Technology) (Goloboff et al., 2008). We used the exact search criterion (implicit enumeration) to obtain the most parsimonious tree. Branch support was assessed using the decay index (di) (Bremer, 1988; Bremer, 1994), which was calculated from suboptimal trees up to 10 steps longer. We also calculated consistency and retention indexes for the MP tree using TNT.

2.2 | Molecular phylogenetic analysis

Molecular analyses were based on four mitochondrial and 59 nuclear markers (Table S1). We obtained the sequences from all species groups of *Saguinus* from GenBank (Table S2). We also used sequences from other Callitrichidae species as an outgroup for the phylogenetic

and molecular dating analyses (Table S2). Multiple sequence alignments (MSA) were performed using MAFFT 7 (Katoh et al., 2002) implemented in Aliview 1.18 (Larsson, 2014), the latter also being used for visual inspection of MSA. We removed the regions of ambiguous alignment using Gblocks (Talavera & Castresana, 2007) with default options for most parameters, except for the type of sequence (which was set to DNA) and allowing the presence of gap positions in less than 50% of the sequences. We used SequenceMatrix 1.7 (Vaidya et al., 2010) to concatenate aligned sequences from all molecular markers in a supermatrix consisting of 19 taxa, 11 of which were *Saguinus* species (*S. bicolor*, *S. fuscicollis*, *S. geoffroyi*, *S. imperator*, *S. inustus*, *S. labiatus*, *S. martinsi*, *S. midas*, *S. mystax*, *S. niger*, and *S. oedipus*). This supermatrix also comprised species of the following Callitrichidae genera: *Callimico*, *Callithrix*, *Cebuella*, *Leontopithecus*, and *Mico*.

The molecular analyses were based on a partitioned data set determined using PartitionFinder 2 (Lanfear et al., 2012), which selects the best-fit partitioning scheme as well as the substitution models for each given partition based on the Akaike Information Criterion (AIC). We employed the Bayesian Inference (BI) and Maximum Likelihood (ML) methods in phylogenetic reconstruction, and we carried out those analyses in MrBayes 3.2 (Ronquist et al., 2012) and IQ-Tree (Nguyen et al., 2015), respectively, both implemented on CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2010). ML search consisted of optimizations over 200 maximum parsimony starting trees using the combined hill-climbing and stochastic perturbation algorithms. Partitions and substitution models were set according to PF2 output. We calculated the branch support using 10,000 replicates of ultrafast bootstrap (Hoang et al., 2017) and Shimodaira-Hasegawa-like approximate likelihood ratio (SH-aLRT) test (Guindon et al., 2010). BI analyses consisted of two independent Markov chain Monte Carlo (MCMC) runs, each run composed of four chains sampling every 1000 generations along 50 million generations. Partitioning schemes followed PF2 results and substitution models were averaged using reversible-jump MCMC (rjMCMC). Twenty-five percent of samples were discarded as burn-in. The standard deviation of split frequencies and the potential scale reduction factor for each parameter were used to assess the convergence of the chains.

As we were particularly interested in the phylogenetic position of *S. inustus*, we performed a second set of analyses based on a reduced molecular data set comprising only the six markers available for *S. inustus* (Table S1). Both BI and ML analyses followed the same procedures previously described, except for BI number of generations, which were reduced to 30 million.

2.3 | Combined molecular and morphological phylogenetic analysis

We performed analyses combining molecular and morphological partitions focusing the relationships within *S. mystax* group. We used both data sets in which molecular only analyses were based, but only including *Saguinus* species for which morphological data were

available. This data set comprised seven taxa: *S. bicolor*, *S. imperator*, *S. inustus*, *S. labiatus*, *S. midas*, *S. mystax*, and *S. oedipus*. The same phylogenetic inference methods were applied to this combined data set and the analyses were performed in CIPRES Science Gateway. Besides the partitions and models determined in PartitionFinder 2, we defined a morphological partition to which the Mkv (Lewis, 2001) model was applied. BI and ML analyses were carried out employing the same search strategy and settings applied to those based on molecular only data set.

2.4 | Divergence time analysis

Divergence time analyses were carried out on BEAST 2 (Bouckaert et al., 2014) and were based on molecular data alone. The data set was partitioned following PF2 results and for each partition, the substitution models were averaged using bModelTest (Bouckaert & Drummond, 2017). Yule model was set as the tree prior and an uncorrelated lognormal relaxed clock was set as the clock model (Drummond et al., 2006).

We specified a single calibration point at the root of the Callitrichidae tree based on fossil evidence, and we used the information on the ages of the oldest known fossil callitrichine, *Lagonimico concludatus*, to set the minimum age for the origin of the group at 12 million years ago (mya). A soft maximum bound was set, in a conservative approach, at ca. 24 mya, based on the age of the oldest known crown Platyrrhini, *Panamacebus transitus* (Bloch et al., 2016). We then applied a log-normal distribution with mean = 3.5, standard deviation = 0.8 and an offset = 12 Ma, and a Highest Probability Density 95% (HPD) of 12.5–24.2 mya.

We constrained the monophyly of the *S. mystax* group, the clade composed of *S. midas* and *S. oedipus* group following ML and BI results. We performed two separate MCMC runs along 200 million generations with samples being taken every 5000 generations. We used Tracer 1.7 (Rambaut et al., 2018) to check for convergence, ensuring that all parameters' effective sample sizes were above 200. We used TreeAnnotator to summarize information of sampled trees in a maximum clade credibility tree after discarding 25% as burn-in.

2.5 | Biogeographic analysis

We performed biogeographic analyses under six different models (BayArea-like, BayArea-like + j, DEC, DEC + j; DIVA-like, and DIVA-like + j, where the "+" indicates models accounting for jump dispersal [founder-events] speciation), using BioGeoBEARS (Matzke, 2012). We used Corrected AIC (AICc) as a means of model selection.

The analyses comprised all sampled *Saguinus* species, representing all species groups within the genus, and aimed at answering questions about the ancestral range of each species group. Six biogeographic regions were defined based on the limits supposedly imposed by the rivers over the current distributions of the species groups. Area A comprised the southern Amazon region,

extending to the east limited by the Madeira River, to the north by the Amazon River, and to the west by the Andes; area B was defined as the region between the rivers Amazonas and Japurá; area C encompasses the region at the north of the Japurá river and the south of Rio Negro; area D comprises the region above the Rio Negro; area E comprises the east of the Xingu River and South of the Amazonas river; and area F represents northern Colombia, west to the Andes. We assigned the *Saguinus* species to these areas according to Table S3. We performed unconstrained analyses based on the maximum clade credibility tree returned by BEAST 2 pruned to contain only *Saguinus* species, setting the max range size (maximum number of areas any species may occupy) equal to the number of defined areas (six).

3 | RESULTS

3.1 | Morphological analysis

Maximum Parsimony analysis resulted in a single most parsimonious tree, 37 steps long. This tree recovered the monophyly of the *S. mystax* group including *S. inustus* (Figure 1). Even though it received a low support (DI = 1), this clade was characterized by two unambiguous synapomorphies: Thickness of the enamel layer (characters 9) and position of the petrosal sinus foramen (character 19). *Saguinus inustus* was recovered as the sister taxon of a clade comprising the remaining species of the group. Although the latter received a higher support (DI = 3), the relationships among these species remained unresolved. The results of the consistency and retention indices were 0.865 and 0.737, respectively.

3.2 | Molecular analysis

The combination of individual multiple sequence alignments resulted in a single supermatrix with a total length of 37,002 base pairs (bp), 23% of which consisting of missing sites (Table S4). The reduced data

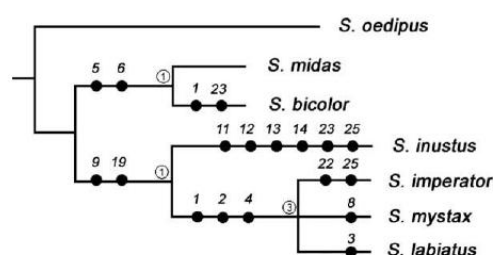


FIGURE 1 Single most parsimonious tree 37-steps-long obtained in the maximum parsimony analysis of the morphological data. Numbers over apomorphies correspond to characters described in Supporting Information. The numbers inside the circles indicate the values of Bremer support.

set (molecular data only), on the contrary, had a total length of 2254 sites with approximately 32% of missing data.

The best-fit partitioning scheme, considering molecular data only, as suggested in PartitionFinder 2 analyses, was composed of 28 partitions for the larger data set and two partitions for the reduced data set. For details about the structure and substitution model chosen for each partition see Tables S5.1 and S5.2.

Bayesian inference majority-rule consensus (BI) and best-scoring ML trees recovered a monophyletic and highly supported genus *Saguinus* ($pp > .95$, $bs > 95$ and $SH-aLRT > 80$). All groups of species of *Saguinus* were also recovered as highly supported clades ($pp > .95$, $bs > 95$ and $SH-aLRT > 80$) in BI and ML analyses based on the larger data set. Although *S. mystax*, *S. midas*, and *S. oedipus* groups had also been recovered as monophyletic in the trees obtained on the analyses (BI and ML) based on the reduced data set, the *S. bicolor* group was not, as *S. martinsi* was recovered as more closely related to the *S. midas* group. This relationship, however, was weakly supported both on BI and ML analyses.

The relationships among species within the *S. mystax* group did not differ when comparing different methods (BI and ML) and data sets with *S. imperator* being always recovered as the sister taxon of the remaining species in a highly supported clade ($pp > .95$) (Figure 2). In BI analyses for both data sets, *S. inustus* is recovered in a highly supported clade also comprising *S. labiatus* and *S. mystax*. Even though the same topology was recovered in the ML tree (for both data sets), the relationship between *S. inustus* and the clade composed of *S. labiatus* and *S. mystax* was weakly supported ($bs < 95$ and $SH-aLRT < 80$). The relationship between *S. labiatus* and *S. mystax* was also not supported in any analysis based on the larger data set but were supported in both BI and ML analyses based on the reduced data set.

3.3 | Combined molecular and morphological phylogenetic analysis

BI and ML analyses based on combined molecular and morphological data sets resulted in identical topologies (Figure 3). Although the well-supported ($pp > .95$, $bs > 95$, and $SH-aLRT > 80$) monophyly of the *S. mystax* group was recovered, relationships within this group differ from those obtained by the analyses based on molecular data alone. Specifically, combined data analyses presented *S. inustus* as the sister taxon to the remaining species, and *S. imperator* as part of a clade comprising *S. labiatus* and *S. mystax*. The relationship between *S. labiatus* and *S. mystax* was highly supported in BI and ML analyses based on the larger data set (Figure 3a), whereas it was poorly supported in the analyses based on the reduced data set (Figure 3b).

3.4 | Divergence times

Molecular dating analyses place the divergence between *Saguinus* and the other Callitrichidae genera in the middle Miocene (12.2–18

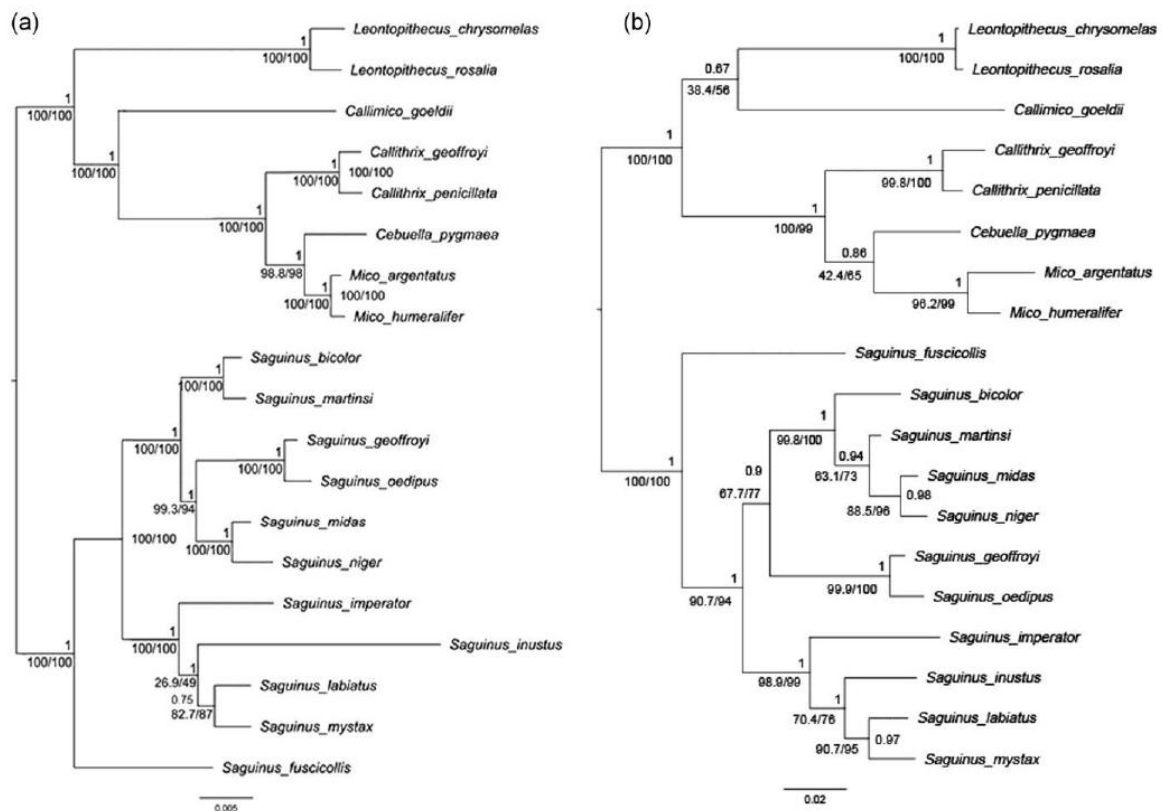


FIGURE 2 Bayesian inference majority-rule consensus tree depicting the topology which was also recovered by the best-scoring maximum likelihood tree. Numbers at the nodes indicate support values: Posterior probability (above) and SH-aLRT/bootstrap. (a) Results based on the complete molecular data set (comprising 63 markers). (b) Results based on the reduced data set (including the six markers available for *Saguinus inustus*)

mya). Within *Saguinus*, the oldest split, between the *S. nigricollis* group and the other species, took place in the late Miocene (5.8–11.6 mya). The separation between *S. mystax* and the clade consisting of *S. bicolor*, *S. midas*, and *S. oedipus* groups occurred between late Miocene and early Pliocene (4.5–9.18 mya). Within the *S. mystax* group, the split between *S. imperator* and the other species of the group was estimated to have taken place between 2.6 and 5.8 mya. The divergence between *S. inustus* and the remaining species is estimated to be between 1.8 and 4.5 mya (Figure 4).

3.5 | Biogeographic analysis

Biogeographic models DIVA-like + j ($\Delta AICc = 0$) and DEC + j ($\Delta AICc = 0.68$) presented the best fit to the data. Even though they disagree on the inferred ancestral range for the genus, both models provide inconclusive hypotheses regarding the inferred ranges for the deeper nodes of the *Saguinus* tree (Tables S6A and S6B). On the contrary, the most probable inferred ancestral ranges for the remaining nodes are congruent among these models (Figure 5a).

As stated before, DIVA-like + j- and DEC + j-based hypotheses differ in regard to the most probable ancestral area for the genus. Though the former suggests a widespread range encompassing west and north Amazon and Guianas (areas A, B, and D in Figure 5), the latter implies a more restricted distribution (area AB in Figure 5a), corresponding to western Amazon. They also differ on the entailed processes leading to the descendant nodes. DIVA-like + j model suggests a vicariant event following the split between the *S. nigricollis* group (west Amazon, area AB in Figure 5a) and the remaining species groups (north Amazon and Guianas, area D in Figure 5a), whereas DEC + j indicates a case of the so-called subset sympatry (Matzke, 2014), where the large-bodied tamarins ancestor occupied an area (area A in Figure 5a) which is contained in the larger area inherited by the ancestor of the small-bodied tamarins.

Both models are in agreement regarding the inferred states for the remaining nodes, therefore allowing us to omit their names in the following paragraphs. North Amazon and Guianas (area D in Figure 5a) comprise the probable range occupied by the most recent common ancestor (MRCA) of the clade consisting of *S. bicolor*, *S. midas*, and *S. oedipus* species groups, which is also the area occupied

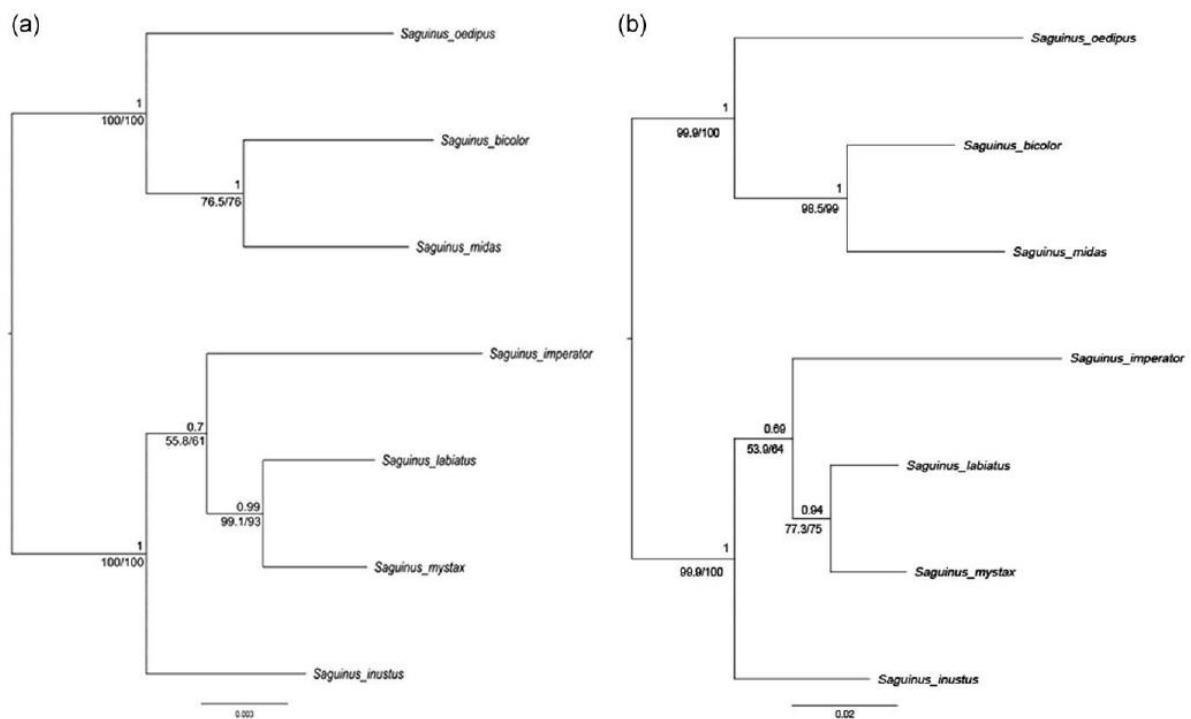


FIGURE 3 Bayesian inference majority-rule consensus trees obtained from concatenated data. Numbers at the nodes indicate support values: posterior probability (above) and SH-aLRT/bootstraps. (a) Results based on the combined morphological and complete molecular data set (comprising 63 markers). (b) Results based on the combined morphological and reduced data set (including the six markers available for *Saguinus inustus*)

by the directly descendant nodes representing the MRCAs of the pairs *S. bicolor* + *S. martinsi* and *S. midas* + *S. niger*, and the clade comprising the species of the groups *S. midas* + *S. oedipus* (Figure 5a), therefore requiring successive events of narrow sympatry (Matzke, 2014). The MRCA of the *S. oedipus* group most probably occurred west to the Andes, in Colombia (area F in Figure 5a), which was occupied after a jump dispersal (founder) event from north Amazon and Guianas (area D in Figure 5a). Jump dispersal would also explain the occupation of the area to the south of the Amazon and east of the Xingu rivers (area E in Figure 5a) after the split between *S. midas* and *S. niger* lineages by the former species.

The *S. mystax* MRCA most probably occurred in the west Amazon (area A) (Figure 5b), which is also the probable range of the MRCA of the remaining clades within this group, suggesting events of subset sympatry (Matzke, 2014). From area A, a jump dispersal event, following the split between *S. inustus* and the clade made up by *S. labiatus* and *S. mystax*, would be required to explain the occurrence of the former in west Amazon north of the Japurá river and the south of Rio Negro (area C) (Figure 5b). Lastly, a range expansion taking place during the *S. labiatus* history would be explained by a dispersal event reaching the interfluvial delimited by the Amazon and Japurá rivers (Figure 5b). Taking into account that the current distribution of *S. labiatus* is disjunct, with *S. l. labiatus* occupying the western part of area A and *S. l. thomasi* occupying area B, it is possible to infer that

subspecies *S. l. labiatus* initially appeared in area A and later expanded to the Amazonas/Japurá interfluvium, giving rise to the existing population of *S. l. thomasi*.

4 | DISCUSSION

4.1 | Phylogeny of the *S. mystax* group

Previously to this study, no morphological characters supported the inclusion of *S. inustus* in the *S. mystax* group, but our results revealed two synapomorphies shared between *S. inustus* and other members of the *S. mystax* group. One of these characters is related to dental morphology, and the other is related to skull morphology. The dental character, previously defined by Natori (1986) and Nogami and Natori (1986), reflects some degree of differentiation of tooth morphology between the *S. mystax* group and other *Saguinus* species. The cranial character consists in the position of the inferior zygomatic maxillary suture, which is farther from the median plane of the skull in the members of the *S. mystax* group. These results suggest that the lack of detailed osteological studies of New World monkeys, especially concerned with the definition of qualitative characters, may lead to the overlook of traits that are important to the delimitation and identification of species groups within *Saguinus*.

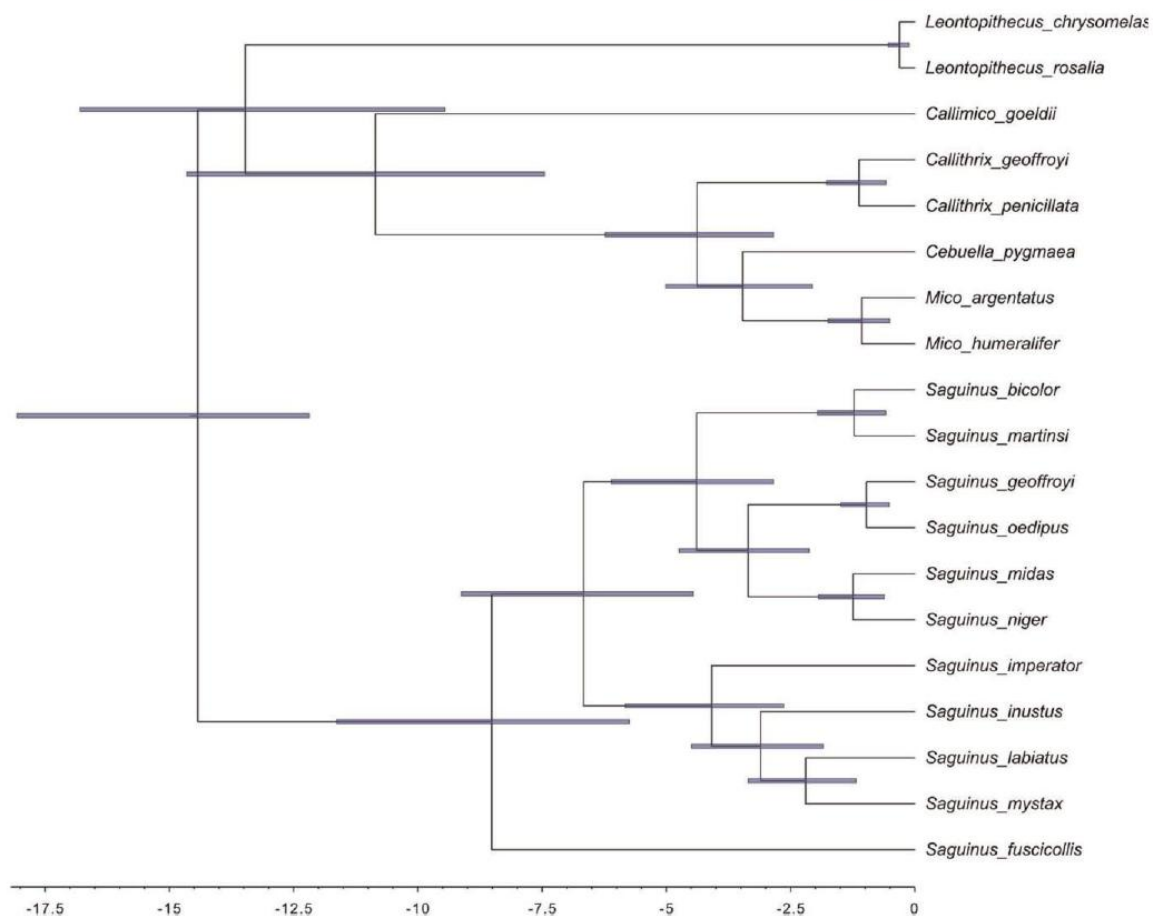


FIGURE 4 Callitrichidae dated phylogeny obtained from molecular dating analyses

Despite being recovered as a member of the *S. mystax* group, *S. inustus* is certainly very distinct from the other species of the group. Six morphological were identified for *S. inustus*, four of them related to the skull and two related to fur. These results highlight the singularity of *S. inustus* when compared to other species of the *S. mystax* group, possibly one of the reasons why this species was previously ascribed to its own species group (Hershkovitz, 1977).

Even though the morphological analysis uncovered two synapomorphies that support the inclusion of *S. inustus* in the *S. mystax* group, the analysis based on morphological data alone does not resolve the relationships among the species within the group. This difficulty is reflected in the low support values obtained in the phylogeny, although the clade formed by the three species that were previously included in the *S. mystax* group (Hershkovitz, 1977), *S. imperator*, *S. mystax*, and *S. labiatus* has a higher support value. The results of the molecular analyses, however, indicate that *S. imperator* is the sister group to the other three species, whereas the tree based on the combined data set recovered *S. inustus* as the sister group to a clade including *S. mystax*, *S. imperator*, and *S. labiatus*. This last clade is

supported by three unambiguous synapomorphies corresponding to dental characters (Natori, 1988): The presence of stem clusters of the enamel microstructure, the highest folding degree of enamel microstructure, and the wider than long lower incisors. These traits might be associated with peculiarities of their diet not shared with *S. inustus*. This hypothesis could not be further explored due to the paucity of precise records on the diet of these species. Additionally, these results possibly reflect the morphological similarities between these three species, which led in the past to the establishment of the original *S. mystax* group, although many of the diagnostic characters were related to depigmentation of different parts of the face (Hershkovitz, 1977).

The different topology obtained in the analyses based on the combined data set for the clade comprising *S. inustus*, *S. labiatus*, and *S. mystax* is probably related to the conflicting information carried by molecular and morphological data. Such conflict may also reflect the morphological differentiation of *S. inustus*, which precluded previous authors to identify this species as member of the *S. mystax* group through morphological characters alone. Our topology based on

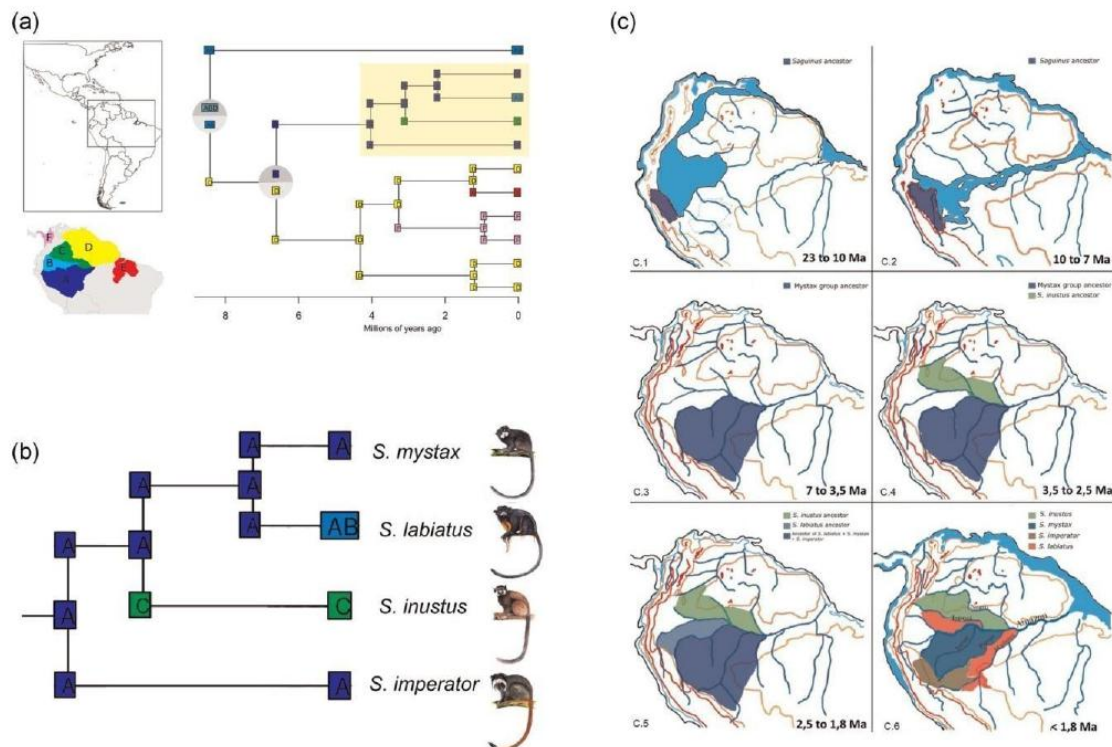


FIGURE 5 Combined results of the biogeographic statistical analyses for *Saguinus* using the DIVA-like + j and DEC + j models, highlighted in yellow for the results of the *S. mystax* group (a), detail of the biogeographic results of ancestral areas obtained for the *S. mystax* group. Circles on the nodes contain the alternative hypotheses inferred using DIVA-like + j (above) and DEC + j (below) (b), and a paleogeographic reconstruction of the Amazonian landscapes in the correspondent periods of diversification of the *S. mystax* group (c) with its temporal distribution

molecular data alone differs from those obtained in previous studies in regard to the relationships of the group *S. midas*, which is more closely related to the *S. oedipus* group according to this study and more related to the *S. bicolor* group according to previous studies (Buckner et al., 2015; Garbino & Martins, 2018; Perelman et al., 2011). This disparity might have arisen as a consequence of variation in methodological approaches. Buckner et al. (2015) based their analyses in a smaller data set, constrained the base topology, and also did not present branch supports, whereas Perelman et al. (2011) and Garbino and Martins (2018), used a comparable data set and based their analyses on different partitioning schemes, which can account for the observed differences. It should be noted that the relationship between *S. midas* and *S. bicolor* groups is not supported ($pp < .95$) in Garbino and Martins (2018). Our molecular tree also differs from that presented on Buckner et al. (2015) with respect to the relationships within the *S. mystax* group. Although both studies recovered *S. imperator* as the sister taxon to the remaining species, our results exhibit a closer relationship between *S. mystax* and *S. labiatus*, whereas Buckner et al. (2015) show a closer relationship between *S. mystax* and *S. inustus*. Nevertheless, our topology is in some way in agreement with studies not including *S. inustus* (Garbino & Martins, 2018; Perelman et al., 2011).

4.2 | Biogeographic history of the *S. mystax* group

Most authors (Hoon et al., 2010; Spikings et al., 2001; Tello Saenz et al., 2002) agree that the Amazonian drainage was directed northwards during most of the Miocene and that the uplift of the Andes changed this scenario during the late Miocene, first forming the Pebas System and subsequently reversing the drainage of the Basin to the east. The Pebas System was a huge system (over one million square km) of lakes and wetlands that occupied most of the western Amazon between 23 and 9 mya (Hoon et al., 2010; Wesselingh & Salo, 2006). This lake system would have ended soon before the establishment of the modern Amazonian system (8 million years), possibly coinciding with a single high-level marine incursion into the Amazonian lowland (Wesselingh & Salo, 2006). As demonstrated by Hoon et al. (2010), these changes in the landscape played a crucial role in the emergence and distribution of Amazonian biodiversity. Despite the uncertainty associated with the inferences of the range of the MRCA of the *Saguinus*, the models presenting the best fit to the data indicate (when not exclusively) the inclusion of the west Amazon among the most probable areas. Other authors, including Hershkovitz (1977) and Buckner et al. (2015) postulated the ancestral area of the genus as being the southwestern region of the

Amazon, partially coinciding with our results. Considering the history and time span of the Pebas system and the interval to which we estimate for the MRCA of *Saguinus* (between 13 and 17.4 Ma), the ancestral range predicted by the biogeographic models would be geographically more limited to the west by the existing lake/wetland system (Figure 5, C.3).

The difference between the average estimated age of the divergence between *Saguinus* and the other Callitrichidae and the age of the first divergence within *Saguinus* is ca. 6 Ma, which is similar to the time interval presented in Buckner et al. (2015). Furthermore, the separation of the lineages that gave rise to *S. nigricollis* and the other *Saguinus* species groups is estimated to have taken place in a time interval including a period following the end of the Pebas system. As a result, with the end of the Pebas system in the late Miocene, it was possible that the distribution of *Saguinus* expanded eastwards, only then allowing the differentiation between the *S. nigricollis* group and the ancestor of the other groups and diversification within the latter clade. This hypothesis is consistent with the diversification within *Saguinus* species groups all taking place after the end of both Pebas and Acre systems (Hoom et al., 2010).

Although we agree with Buckner (2015) that possibly the *Saguinus* MRCA must have existed in the northwest region of the Amazon, limited to the west by the wetlands of Pebas system, our studies disagree in what concerns other aspects of the biogeographic history of *Saguinus*. Though Buckner et al. (2015) indicate that *S. nigricollis* and *S. mystax* invaded central Amazon about 5 mya, our results point to the possibility of an earlier eastward range expansion, during Late Miocene, after the waning of the wetlands and expansion of the forests, around 7 mya.

Although both *S. nigricollis* and *S. mystax* groups would have diversified in western Amazon, the ancestor of the remaining groups (*S. oedipus*, *S. midas*, and *S. bicolor* groups) must have dispersed to the region comprising the northern Amazon and Guianas (area D in Figure 5a) at some time between Late Miocene and early Pliocene (4.5–10 Ma). The ancestor of the *S. oedipus* group, however, would have dispersed to the northwest region of the Amazon to reach the western Andes. The change of river flow from the Amazon Basin into to north-eastern South America, which began between 10 and 7 mya (Hoom et al., 2010) must also have influenced the diversification of the other *Saguinus* groups, especially in relation to the separation of the *S. mystax* group from the ancestor of the other groups, whose dating interval obtained here (6–12 Ma) covers the interval of change of fluvial drainage.

The MRCA of the *S. mystax* group is postulated to western Amazon, area A (Figure 5a). The diversification of the *S. mystax* group, therefore, would have occurred throughout the drastic changes that happened in the Amazonian landscape from the beginning of the late Miocene, derived from the geological phenomena of that period. In a very short period of time, riverine landscapes fed by the uplift of the interior of the Andes to the west replaced the old wetlands of the Pebas, and the modern course to the east of the Amazon came to be established (Hoom et al., 2010; Wesselingh & Salo, 2006). Between 2.6 and 8 mya, the landscape was dominated by river systems, which today are known to delimit species of *Saguinus*.

The biogeographic analyses performed here alone do not clarify the geographic history of the species of the *S. mystax* group, whose distributions remain within the ancestral area (A) in Figure 5b. However, the distribution of these species is, to some extent, limited by the conformation of rivers in the region where they occur. On the basis of the idea that these rivers were shaped during the formation of the arches west of the Andes (Hoom et al., 2010) and also in the divergence times obtained in this study, it is possible to infer that the formation of these rivers may be associated with the speciation within the *S. mystax* group. Here we proposed that the diversification events in this group are related to the Pliocene development of the modern Amazon river network related to the uplift of Fitzcarrald Arch (2.5–7 Ma), which led to the current conformation of the rivers and that currently limit the distribution of the species of the group (Wesselingh & Salo, 2006; Wesselingh et al., 2001; Wesselingh, 2006).

The diversification history of the *S. mystax* group described here is partially corroborated by results obtained for several other Amazonian vertebrates, which had their distribution associated with the same geological events that shaped the Amazonian landscape, including other primates (Ayres & Clutton-Brock, 1992; Boubli et al., 2015; Peres et al., 1996), and birds (Byrne et al., 2018; Hellmayr, 1910, 1912; Mayr, 1942; Sick, 1967; Sneath, 1913). The geographical distribution analyses of *Saguinus* also point to an important result regarding the ecological events related to the diversification of the genus along the Amazonian landscape; whereas many other authors pointed out that vicariance processes generated by the emergence of the fluvial system would be the determinant factor shaping the diversity and distribution of Amazonian primates (Ayres & Clutton-Brock, 1992; Boubli et al., 2015; Casado et al., 2007; Peres et al., 1996; Wallace, 1852), the results presented here indicate that dispersal processes may also have played an important role, at least in the early diversification of the *Saguinus* groups, as observed for other Amazonian primate groups (e.g., Byrne et al., 2018).

ACKNOWLEDGMENTS

We state that this study did not involve human subjects and no animal experimentation or collection was performed. We thank the curators of the visited collections for the support and access to study the specimens under their care: José de Souza e Silva Junior and Suely Marques (MPEG), João Alves de Oliveira and Sergio Maia Vaz (MNRJ), and Juliana Gualda de Barros and Mario de Vivo (MZUSP). We would also like to extend our thanks to an anonymous reviewer whose suggestions greatly improved the manuscript. This study was made possible with the financial support of Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)—Finance Code 001, which provided CARD and DA scholarships, and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq—process 304907/2019-7). As all specimens examined in this study were deposited in museum collections, no protocol for animal care and welfare was necessary, and thus our study conforms with the existing ethical protocols for animal care and use.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data that supports the findings of this study are available in the supplementary material of this article.

ORCID

Cayo A. R. Dias  <http://orcid.org/0000-0002-5956-8843>

Renato Gregorin  <https://orcid.org/0000-0002-2324-3203>

Fernando A. Perini  <https://orcid.org/0000-0002-4336-9284>

REFERENCES

- Ayres, J. M., & Clutton-Brock, T. H. (1992). River boundaries and species range size in Amazonian primates. *The American Naturalist*, 140, 531–537. <https://doi.org/10.1086/285427>
- Bloch, I. J., Woodruff, E. D., Wood, A. R., Rincon, A. F., Harrington, A. R., Morgan, G. S., Foster, D. A., Montes, C., Jaramillo, C. A., Jud, N. A., Jones, D. S., & MacFadden, B. J. (2016). First North American fossil monkey and early Miocene tropical biotic interchange. *Nature*, 533(7602), 243–246. <https://doi.org/10.1038/nature17415>
- Boublil, J. P., Ribas, C., Lynch Alfaro, J. W., Alfaro, M. E., Silva, M. N. F., Pinho, G. M., & Farias, I. P. (2015). Spatial and temporal patterns of diversification on the Amazon: A test of the riverine hypothesis for all diurnal primates of Rio Negro and Rio Branco in Brazil. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 400–412. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.09.005>
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.-H., Xie, D., Suchard, M. A., Rambaut, A., & Drummond, A. J. (2014). BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology*, 10, 1–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>
- Bouckaert, R. R., & Drummond, A. J. (2017). bModelTest: Bayesian phylogenetic site model averaging and model comparison. *BMC Evolutionary Biology*, 17(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0890-6>
- Bremer, K. (1988). The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, 42, 795–803. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1988.tb02497.x>
- Bremer, K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295–304. <https://doi.org/10.1006/clad.1994.1019>
- Buckner, J. C., Lynch Alfaro, J. W., Rylands, A. B., & Alfaro, M. E. (2015). Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 413–425. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.04.031>
- Byrne, H., Lynch Alfaro, J. W., Sampaio, I., Schneider, H., Hrbek, T., & Boublil, J. P. (2018). Titi monkey biogeography: Parallel Pleistocene spread by *Plecturocebus* and *Cheracebus* into a post-Pebas Western Amazon. *Zoologica Scripta*, 47, 499–517. <https://doi.org/10.1111/zsc.12300>
- Casado, F., Bonvicino, C. R., & Seuánez, H. N. (2007). Phylogeographic analyses of *Callicebus lugens* (Platyrrhini, Primates). *Journal of Heredity*, 98, 88–92. <https://doi.org/10.1093/jhered/esl054>
- Cropp, S. J., Larson, A., & Cheverud, J. M. (1999). Historical biogeography of tamarins, genus *Saguinus*: The molecular phylogenetic evidence. *American Journal of Physical Anthropology*, 108, 65–89. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199901\)108:1<65::AID-AJPA4>3.0.CO;2-4](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199901)108:1<65::AID-AJPA4>3.0.CO;2-4)
- de Vivo, M. (1991). *Taxonomia de Callithrix Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates)*. Belo Horizonte, Fundação Biodiversitas.
- Drummond, A. J., Ho, S. Y., Phillips, M. J., & Rambaut, A. (2006). Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLOS Biology*, 4, e88. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040088>
- Garbino, G. S. (2015). How many marmoset (Primates: Cebidae: Callitrichinae) genera are there? A phylogenetic analysis based on multiple morphological systems. *Cladistics*, 31, 652–678. <https://doi.org/10.1111/cda.12106>
- Garbino, G. S., & Martins, A. M. G. Jr. (2018). Phenotypic evolution in marmoset and tamarin monkeys (Cebidae, Callitrichinae) and a revised genus-level classification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 118, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.002>
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- Guindon, S., Dufayard, J.-F., Lefort, V., & Anisimova, M. (2010). New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: Assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, 59(3), 307–321.
- Hellmayr, C. E. (1910). The birds of the Rio Madeira. *Novitates Zoologicae*, 17, 257–428. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.875>
- Hellmayr, C. E. (1912). Ueber neue und seltene Vögel aus Südperu. *Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern*, 11, 159–163.
- Hershkovitz, P. (1977). *Living New World monkeys (Platyrrhini)* (Vol. 1). University of Chicago Press.
- Hoang, D. T., Chernomor, O., von Haeseler, A., Minh, B. Q., & Vinh, L. S. (2017). UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular Biology and Evolution*, 35(2), 518–522. <https://doi.org/10.5281/zenodo.854445>
- Hoon, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevinck, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Sarkinen, T., & Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927–931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K., & Miyata, T. (2002). MAFFT: A novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30, 3059–3066. <https://doi.org/10.1093/nar/gkf436>
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y., & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 1695–1701. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>
- Larsson, A. (2014). AliView: A fast and lightweight alignment viewer and editor for large datasets. *Bioinformatics*, 30, 3276–3278. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu531>
- Lewis, P. O. (2001). A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50, 913–925. <https://doi.org/10.1080/106351501753462876>
- Matzke, N. J. (2012). Founder-event speciation in BioGeoBEARS package dramatically improves likelihoods and alters parameter inference in Dispersal-Extinction-Cladogenesis (DEC) analyses. *Frontiers in Biogeography*, 4(suppl 1), 210.
- Matzke, N. J. (2014). Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*, 63(6), 951–970. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056>
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press.
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 1–8. <https://doi.org/10.1145/2016741.2016785>
- Natori, M. (1986). Interspecific relationships of *Callithrix* based on the dental characters. *Primates*, 27, 321–336. <https://doi.org/10.1007/BF02382074>
- Natori, M. (1988). A cladistic analysis of interspecific relationships of *Saguinus*. *Primates*, 29, 263–276. <https://doi.org/10.1007/BF02381128>
- Nguyen, L. T., Schmidt, H. A., von Haeseler, A., & Minh, B. Q. (2015). IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating

- maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32(1), 268–274. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Nixon, K. C., & Wheeler, Q. D. (1992). Measures of phylogenetic diversity. In M. J. Novacek, & K. C. Nixon (Eds.), *Extinction and phylogeny* (pp. 216–234). University of Chicago Press.
- Nogami, Y., & Natori, M. (1986). Fine structure of the dental enamel in the family Callitrichidae (Cebioidea, Primates). *Primates*, 27, 245–258. <https://doi.org/10.1007/BF02382603>
- Page, R. D. M. (2001). Nexus Data Editor (NDE) for Windows, Version 0.5.0. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html>
- Perelman, P., Johnson, W. E., Roos, C., Seuánez, H. N., Horvath, J. E., Moreira, M. A. M., Kessing, B., Pontius, J., Roelke, M., Rumpel, Y., Schneider, M. P. C., Silva, A., O'Brien, S. J., & Pecon-Slatery, J. (2011). A molecular phylogeny of living primates. *PLOS Genetics*, 7(3), e1001342. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1001342>
- Peres, C. A., Patton, J. L., & da Silva, N. F. (1996). Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddle-back tamarins. *Folia Primatologica*, 67, 113–124. <https://doi.org/10.1159/000157213>
- Pinna, M. C. C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7, 367–394. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1991.tb00045.x>
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5), 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61, 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Rylands, A. B., Heymann, E. W., Lynch-Alfaro, J., Buckner, J. C., Roos, C., Matauschek, C., Boubli, J. P., Sampaio, R., & Mittermeier, R. A. (2016). Taxonomic review of the New World tamarins (Primates: Callitrichidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 177, 1003–1028. <https://doi.org/10.1111/zoj.12386>
- Spikings, R. A., Winkler, W., Seward, D., & Handler, R. (2001). Along-strike variations in the thermal and tectonic response of the continental Ecuadorian Andes to the collision with heterogeneous oceanic crust. *Earth and Planetary Science Letters*, 186, 57–73. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(01\)00225-4](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(01)00225-4)
- Snethlage, E. (1913). Über die Verbreitung der Vogelarten in Unteramazonien. *Journal für Ornithologie*, 61, 469–539. <https://doi.org/10.1007/BF02250374>
- Sick, H. (1967). Rios e enchentes na Amazonia como obstáculo para a avifauna. *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*, *Zoologia*, 5, 495–520.
- Springer, M. S., Meredith, R. W., Gatesy, J., Emerling, C. A., Park, J., Rabosky, D. L., Stadler, T., Steiner, C., Ryder, O. A., Janečka, J. E., Fisher, C. A., & Murphy, W. J. (2012). Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PLOS One*, 7, e49521. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049521>
- Stamatakis, A., Aberer, A. J., Goll, C., Smith, S. A., Berger, S. A., & Izquierdo-Carrasco, F. (2012). RAXML-Light: A tool for computing terabyte phylogenies. *Bioinformatics*, 28, 2064–2066. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts309>
- Talavera, G., & Castresana, J. (2007). Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. *Systematic Biology*, 56(4), 564–577. <https://doi.org/10.1080/10635150701472164>
- Tello Saenz, C. A., Hackspacher, P. C., Hadler Neto, J. C., Lunes, P. J., Guedes, S., Ribeiro, L. F. B., & Paulo, S. R. (2002). Recognition of Cretaceous, Paleocene and Neogene tectonic reactivation through apatite fission-track analysis in Precambrian areas of southeast Brazil: Association with the opening of the South Atlantic Ocean. *Journal of South American Earth Sciences*, 15, 765–774. [https://doi.org/10.1016/S0895-9811\(02\)00131-1](https://doi.org/10.1016/S0895-9811(02)00131-1)
- Vaidya, G., Lohman, D. L., & Meier, R. (2010). SequenceMatrix: Concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics*, 27, 171–180. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2010.00329.x>
- Wallace, A. R. (1852). On the monkeys of the Amazon. *Annals and Magazine of Natural History, Series*, 2(14), 451–454. <https://doi.org/10.1080/037454809494374>
- Wesselingh, F. P. (2006). Molluscs from the Miocene Pebas formation of Peruvian and Colombian Amazonia. *Scripta Geologica*, 133, 19–290.
- Wesselingh, F. P., Räsänen, M. E., Irion, G., Vonhof, H. B., Kaandorp, R., Renema, W., Romero Pittman, L., & Gingras, M. (2001). Lake Pebas: A palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainozoic Research*, 1, 35–81.
- Wesselingh, F. P., & Salo, J. A. (2006). A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica*, 133, 439–458.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section.

How to cite this article: Athaydes D, Dias CAR, Gregorin R, Perini FA. Evolution and biogeographic history of the *Saguinus mystax* group (Primates, Callitrichidae). *Am J Primatol*. 2021;e23226. <https://doi.org/10.1002/ajp.23226>

Supporting Information

Evolution and biogeographic history of the *Saguinus mystax* group (Primates, Callithrichidae) Daysa Athaydes, Cayo A. R. Dias, Renato Gregorin, and Fernando A. Perini

Specimens examined

Saguinus imperator imperator (N=3): MZUSP: 11238, 11239, 11340;

Saguinus imperator subgriseus (N=25): MZUSP: 4806, 4864, 4923, 4925, 4931, 5012, 5017, 9967; MPEG: 264, 735, 1915, 1916, 7099, 7100, 21846, 21847, 21848, 21849, 22002, 22963, 22964, 22965, 23202; MN: 5929, 5930;

Saguinus labiatus labiatus (N=11): MZUSP: 7315, 7316, 7317, 7318, 7319, 7320, 7322; MPEG: 22002; MN: 408, 2841, 2842;

Saguinus labiatus thomasi (N=2): MPEG: 19702, 19703;

Saguinus mystax pileatus (N=9): MZUSP: 11372, 11377, 19018; MPEG: 305, 307, 21850, 21851, 21852; MN: 25013;

Saguinus mystax mystax (N=24): MZUSP: 4920; MPEG: 737, 747, 7081, 1088, 1556, 1593, 1594, 1595, 1822, 1823, 15270, 22947, 22948, 22949; MN: 2860, 2862, 5935, 5936, 5938, 5941, 5943, 24789.

Saguinus inustus (N=2): MPEG: 8789, 21840

Saguinus midas (N=17): MPEG: 350, 351, 353, 355, 1959, 2411, 3541, 6871, 6872, 6876, 8483, 15269, 21428, 21429, 21812, 22053; UFMG: 3123;

Saguinus niger (N=21): MPEG: 37, 138, 145, 146, 359, 362, 1045, 1072, 1592, 1746, 1747, 2321, 2322, 2414, 2415, 1745, 8771, 8788, 9043, 12202, 15269;

Saguinus bicolor (N=18): MPEG: 947, 1450, 1642, 1650, 1660, 1670, 1702, 1770, 1771, 7069, 7071, 7072, 7073, 7075, 7077, 7078, 7079, 12600; UFMG: 3121.

Saguinus martinsi (N=2): MPEG: 1244; MN: 2844.

Supporting Information 2

Table S1 – List of molecular markers in which molecular phylogenetic analyses were based. “*” indicates markers included in the reduced data set.

Gene name	Description	Origin
12S	12S Ribosomal RNA	Mitochondrial
16S	16S ribosomal RNA	Mitochondrial
CytB*	Cytochrome b	Mitochondrial
D-LOOP	Displacement Loop	Mitochondrial
543NM	543NM X-Linked Opsin	Nuclear
ABCA1	ATP binding cassette subfamily A member 1	Nuclear
ADORA 3	Adenosine A3 receptor	Nuclear
AFF2	AF4/FMR2 family member 2	Nuclear
AFF22	AF4/FMR2 family member 2	Nuclear
Alu1BF3*	SINE (short interspersed elements) Alu1BF3	Nuclear
Alu1D132*	SINE (short interspersed elements) Alu1D132	Nuclear
Alu1D39*	SINE (short interspersed elements) Alu1D39	Nuclear
AluC3*	SINE (short interspersed elements) AluC3	Nuclear
AluSF7*	SINE (short interspersed elements) AluSF7	Nuclear
APP	Amyloid beta precursor protein	Nuclear
ATXN 7	Ataxin 7	Nuclear
AXIN 1	Ataxin 1	Nuclear
BCHE	Butyrylcholinesterase	Nuclear
BCOR	BCL6 Corepressor	Nuclear
BDNF	Brain derived neurotrophic factor	Nuclear
BETA-2-MICROGLOBULIN	Beta 2 Microglobulin Precursor	Nuclear
BRCA2	BRCA2, DNA repair associated	Nuclear
CHRNA1	Cholinergic receptor nicotinic alpha 1 subunit	Nuclear
CNR1	Cannabinoid receptor 1	Nuclear
DACH1	Dachshund family transcription factor 1	Nuclear
DCTN2	Dynactin subunit 2	Nuclear
DENND5A	DENN Domain Containing 5A	Nuclear
DMRT1	Doublesex and mab-3 related transcription factor 1	Nuclear
EDG1	Sphingosine-1-phosphate receptor 1	Nuclear
ERC2	ELKS/RAB6-interacting/CAST family member 2	Nuclear
FAM123B	APC membrane recruitment protein 1	Nuclear
FBN1	Fibrillin 1	Nuclear
FES	FES proto-oncogene, tyrosine kinase	Nuclear
FOXP1	Forkhead box P1	Nuclear
GHR	Growth hormone receptor	Nuclear
integrin alpha 4 exon 5	integrin alpha 4 exon 5	Nuclear
integrin alpha 4 exon 6	integrin alpha 4 exon 6	Nuclear
kcnma1	Potassium calcium-activated channel subfamily M alpha 1	Nuclear

Supporting Information 2

KDM5C	Lysine Demethylase 5C	Nuclear
LRPPRC 171	Leucine rich pentatricopeptide repeat containing	Nuclear
LUC7L	putative RNA-binding protein	Nuclear
mapkap1	Mitogen-activated protein kinase associated protein 1	Nuclear
MBD5	Methyl-CpG binding domain protein 5	Nuclear
ND1	NADH Dehydrogenase SUBUNIT 1	Nuclear
NEGR1	Neuronal growth regulator 1	Nuclear
NPAS3	Neuronal PAS domain protein 3	Nuclear
NPAS3 2	Neuronal PAS domain protein 3	Nuclear
PLCB4	Phospholipase C Beta 4	Nuclear
PNOC	Prepronociceptin	Nuclear
POLA1	DNA Polymerase Alpha 1	Nuclear
RAG1	Recombination Activating 1	Nuclear
RAG2	Recombination Activating 2	Nuclear
RPGRIP1	RPGR Interacting Protein 1	Nuclear
SGMS1	Sphingomyelin Synthase 1	Nuclear
SIM1	SIM BHLH Transcription Factor 1	Nuclear
TEX2	Testis Expressed 2	Nuclear
TTR	Transthyretin	Nuclear
TYR	Tyrosinase	Nuclear
USH2A	Usherin	Nuclear
UTY	Ubiquitously Transcribed Tetratricopeptide	Nuclear
ZFX	Zinc Finger Protein X-Linked	Nuclear
ZFY	Zinc Finger Protein Y-Linked	Nuclear
ZIC3	Zic Family Member 3	Nuclear

Table S2. List of species and their respective GenBank accession numbers.

AccessionSpecies

12S RIBOSOMAL RNA

KC592391*Callimico goeldii*
NC021941*Callithrix geoffroyi*
NC030788*Callithrix penicillata*
NC021942*Cebuella pygmaea*
KC757399*Leontopithecus rosalia*
AF069972*Saguinus geoffroyi*
KX381776*Saguinus midas*
FJ785424*Saguinus oedipus*

16S RIBOSOMAL RNA

KC592391*Callimico goeldii*
NC021941*Callithrix geoffroyi*
NC030788*Callithrix penicillata*
NC021942*Cebuella pygmaea*
NC021952*Leontopithecus rosalia*
EU497280*Saguinus bicolor*
EU497285*Saguinus fuscicollis*
U39008*Saguinus geoffroyi*
EU497288*Saguinus imperator*
EU497289*Saguinus labiatus*
EU497277*Saguinus martinsi*
EU497273*Saguinus midas*
EU497295*Saguinus mystax*
EU497268*Saguinus niger*
NC021960*Saguinus oedipus*

543NM X-LINKED OPSIN

AH012129*Callimico goeldii*
AH012127*Callithrix geoffroyi*
AH012133*Leontopithecus chrysomelas*
AH012135*Leontopithecus rosalia*
AH012138*Saguinus bicolor*
AH012139*Saguinus fuscicollis*
AH012142*Saguinus geoffroyi*
AH012124*Saguinus imperator*
AH012144*Saguinus labiatus*
AH012125*Saguinus mystax*
AH012148*Saguinus oedipus*

563NM X-LINKED OPSIN

AH012130*Callimico goeldii*
AH012117*Callithrix geoffroyi*
AH012132*Cebuella pygmaea*
AH012134*Leontopithecus chrysomelas*
AH012137*Leontopithecus rosalia*
AH012123*Saguinus bicolor*
AH012141*Saguinus fuscicollis*

AH012143*Saguinus imperator*
AH012146*Saguinus labiatus*
AH012126*Saguinus mystax*
AH012149*Saguinus oedipus*

ABCA1

HM765291*Callimico goeldii*
HM765290*Callithrix geoffroyi*
HM765304*Callithrix penicillata*
HM765307*Cebuella pygmaea*
HM765332*Leontopithecus chrysomelas*
HM765337*Leontopithecus rosalia*
HM765279*Mico argentatus*
HM765345*Mico humeralifer*
HM765388*Saguinus bicolor*
HM765391*Saguinus fuscicollis*
HM765392*Saguinus geoffroyi*
HM765394*Saguinus imperator*
HM765395*Saguinus labiatus*
HM765402*Saguinus martinsi*
HM765397*Saguinus midas*
HM765396*Saguinus midas*
HM765398*Saguinus mystax*
HM765399*Saguinus oedipus*

ADORA3

HM765160*Callimico goeldii*
HM765163*Callithrix geoffroyi*
HM765166*Callithrix penicillata*
HM765167*Cebuella pygmaea*
HM765168*Leontopithecus chrysomelas*
HM765169*Leontopithecus rosalia*
HM765161*Mico argentatus*
HM765170*Mico humeralifer*
HM765196*Saguinus bicolor*
HM765197*Saguinus fuscicollis*
HM765198*Saguinus geoffroyi*
HM765199*Saguinus labiatus*
HM765200*Saguinus midas*
HM765202*Saguinus mystax*
HM765203*Saguinus oedipus*

AFF2

HM764934*Callimico goeldii*
HM764933*Callithrix geoffroyi*
HM764949*Callithrix penicillata*
HM764952*Cebuella pygmaea*
HM764980*Leontopithecus chrysomelas*
HM764985*Leontopithecus rosalia*
HM764921*Mico argentatus*
HM764994*Mico humeralifer*
HM765039*Saguinus bicolor*

HM765043 *Saguinus fuscicollis*
HM765044 *Saguinus geoffroyi*
HM765046 *Saguinus imperator*
HM765047 *Saguinus labiatus*
HM765054 *Saguinus martinsi*
HM765049 *Saguinus midas*
HM765050 *Saguinus mystax*
HM765051 *Saguinus oedipus*

AFF2 2

HM764800 *Callimico goeldii*
HM764803 *Callithrix geoffroyi*
HM764806 *Callithrix penicillata*
HM764807 *Leontopithecus chrysomelas*
HM764808 *Leontopithecus rosalia*
HM764801 *Mico argentatus*
HM764834 *Saguinus bicolor*
HM764835 *Saguinus fuscicollis*
HM764836 *Saguinus geoffroyi*
HM764837 *Saguinus imperator*
HM764838 *Saguinus labiatus*
HM764839 *Saguinus martinsi*
HM764840 *Saguinus mystax*
HM764841 *Saguinus oedipus*

APP

HM764632 *Callimico goeldii*
HM764634 *Callithrix geoffroyi*
HM764637 *Callithrix penicillata*
HM764638 *Cebuella pygmaea*
HM764639 *Leontopithecus chrysomelas*
HM764640 *Leontopithecus rosalia*
HM764633 *Mico argentatus*
HM764663 *Saguinus bicolor*
HM764664 *Saguinus fuscicollis*
HM764665 *Saguinus geoffroyi*
HM764666 *Saguinus labiatus*
HM764668 *Saguinus midas*
HM764669 *Saguinus oedipus*

ATXN7

HM764421 *Callimico goeldii*
HM764420 *Callithrix geoffroyi*
HM764430 *Callithrix penicillata*
HM764433 *Cebuella pygmaea*
HM764463 *Leontopithecus chrysomelas*
HM764409 *Mico argentatus*
HM764517 *Saguinus bicolor*
HM764521 *Saguinus fuscicollis*
HM764522 *Saguinus geoffroyi*
HM764524 *Saguinus labiatus*
HM764525 *Saguinus midas*

HM764527*Saguinus mystax*
HM764528*Saguinus oedipus*

AXIN1

HM764302*Callimico goeldii*
HM764305*Callithrix geoffroyi*
HM764308*Callithrix penicillata*
HM764309*Cebuella pygmaea*
HM764310*Leontopithecus chrysomelas*
HM764311*Leontopithecus rosalia*
HM764303*Mico argentatus*
HM764312*Mico humeralifer*
HM764337*Saguinus bicolor*
HM764338*Saguinus fuscicollis*
HM764339*Saguinus geoffroyi*
HM764340*Saguinus labiatus*
HM764341*Saguinus martinsi*
HM764343*Saguinus midas*
HM764344*Saguinus mystax*
HM764345*Saguinus oedipus*

BCHE

HM764218*Callimico goeldii*
HM764208*Callithrix geoffroyi*
HM764090*Callithrix penicillata*
HM764122*Cebuella pygmaea*
HM764075*Leontopithecus chrysomelas*
HM764086*Leontopithecus rosalia*
HM764216*Mico argentatus*
HM764180*Mico humeralifer*
HM764074*Saguinus fuscicollis*
HM764087*Saguinus geoffroyi*
HM764184*Saguinus imperator*
HM764120*Saguinus labiatus*
HM764089*Saguinus midas*
HM764171*Saguinus mystax*
HM764067*Saguinus oedipus*

BCOR

HM763981*Callimico goeldii*
HM763984*Callithrix geoffroyi*
HM763986*Callithrix penicillata*
HM763987*Cebuella pygmaea*
HM763988*Leontopithecus chrysomelas*
HM763989*Leontopithecus rosalia*
HM763982*Mico argentatus*
HM763990*Mico humeralifer*
HM764014*Saguinus bicolor*
HM764015*Saguinus fuscicollis*
HM764016*Saguinus geoffroyi*
HM764017*Saguinus labiatus*
HM764018*Saguinus martinsi*

HM764019*Saguinus midas*
HM764020*Saguinus mystax*
HM764021*Saguinus oedipus*

BDNF

HM763835*Callithrix geoffroyi*
HM763837*Callithrix penicillata*
HM763838*Cebuella pygmaea*
HM763839*Leontopithecus chrysomelas*
HM763840*Leontopithecus rosalia*
HM763834*Mico argentatus*
HM763857*Saguinus bicolor*
HM763858*Saguinus fuscicollis*
HM763859*Saguinus geoffroyi*
HM763860*Saguinus labiatus*
HM763861*Saguinus midas*
HM763862*Saguinus mystax*
HM763863*Saguinus oedipus*

BETA-2-MICROGLOBULIN PRECURSOR

AH006734*Callimico goeldii*
AH007459*Callithrix penicillata*
AH006726*Cebuella pygmaea*
AH007460*Mico humeralifer*
AH008976*Saguinus martinsi*
AH008975*Saguinus bicolor*
AH008977*Saguinus fuscicollis*
AH006731*Saguinus imperator*
AH006716*Saguinus midas*
AH006193*Saguinus niger*
AH008978*Saguinus mystax*
AH006510*Saguinus oedipus*

BRCA2

HM763708*Callimico goeldii*
HM763713*Callithrix penicillata*
HM763714*Cebuella pygmaea*
HM763715*Leontopithecus chrysomelas*
HM763716*Leontopithecus rosalia*
HM763709*Mico argentatus*
HM763717*Mico humeralifer*
HM763740*Saguinus bicolor*
HM763741*Saguinus fuscicollis*
HM763742*Saguinus geoffroyi*
HM763743*Saguinus imperator*
HM763744*Saguinus labiatus*
HM763745*Saguinus midas*
HM763746*Saguinus mystax*

CHRNA1

HM763414*Callimico goeldii*
HM763417*Callithrix geoffroyi*

HM763420*Callithrix penicillata*
HM763421*Cebuella pygmaea*
HM763422*Leontopithecus chrysomelas*
HM763423*Leontopithecus rosalia*
HM763415*Mico argentatus*
HM763424*Mico humeralifer*
HM763451*Saguinus fuscicollis*
HM763452*Saguinus geoffroyi*
HM763453*Saguinus imperator*
HM763454*Saguinus labiatus*
HM763455*Saguinus martinsi*
HM763457*Saguinus midas*
HM763458*Saguinus mystax*
HM763459*Saguinus oedipus*

CNR1

HM763245*Callimico goeldii*
HM763248*Callithrix geoffroyi*
HM763252*Callithrix penicillata*
HM763253*Cebuella pygmaea*
HM763254*Leontopithecus chrysomelas*
HM763255*Leontopithecus rosalia*
HM763246*Mico argentatus*
HM763256*Mico humeralifer*
HM763282*Saguinus bicolor*
HM763283*Saguinus fuscicollis*
HM763284*Saguinus geoffroyi*
HM763285*Saguinus labiatus*
HM763286*Saguinus martinsi*
HM763288*Saguinus midas*
HM763289*Saguinus mystax*
HM763290*Saguinus oedipus*

CYTOCHROME B

KC592391*Callimico goeldii*
HM368005*Callithrix geoffroyi*
NC030788*Callithrix penicillata*
NC021942*Cebuella pygmaea*
KR528398*Leontopithecus chrysomelas*
NC021952*Leontopithecus rosalia*
KR528403*Saguinus bicolor*
HM368072*Saguinus fuscicollis*
AF001931*Saguinus geoffroyi*
HM368019*Saguinus imperator*
KM370853*Saguinus inustus*
HM367998*Saguinus labiatus*
EU232712*Saguinus midas*
HM368073*Saguinus mystax*
HM368007*Saguinus oedipus*

D-LOOP

KC592391*Callimico goeldii*

KJ020028*Callithrix geoffroyi*
NC030788*Callithrix penicillata*
KJ020080*Callithrix penicillata*
KJ020056*Callithrix jacchus*
U89010*Cebuella pygmaea*
U89011*Leontopithecus chrysomelas*
DQ241244*Saguinus bicolor*
HM367972*Saguinus fuscicollis*
JN849632*Saguinus geoffroyi*
DQ241248*Saguinus imperator*
HM367898*Saguinus labiatus*
DQ241247*Saguinus martinsi*
DQ241241*Saguinus midas*
DQ241250*Saguinus mystax*
DQ241238*Saguinus niger*
HM367907*Saguinus oedipus*

DACH1

HM762882*Callimico goeldii*
HM762881*Callithrix geoffroyi*
HM762892*Callithrix penicillata*
HM762895*Cebuella pygmaea*
HM762924*Leontopithecus chrysomelas*
HM762927*Leontopithecus rosalia*
HM762870*Mico argentatus*
HM762978*Saguinus bicolor*
HM762982*Saguinus fuscicollis*
HM762983*Saguinus geoffroyi*
HM762985*Saguinus labiatus*
HM762987*Saguinus midas*
HM762988*Saguinus mystax*
HM762989*Saguinus oedipus*

DCTN2

HM762752*Callimico goeldii*
HM762756*Callithrix geoffroyi*
HM762759*Callithrix penicillata*
HM762760*Cebuella pygmaea*
HM762761*Leontopithecus rosalia*
HM762754*Mico argentatus*
HM762753*Mico humeralifer*
HM762787*Saguinus bicolor*
HM762788*Saguinus fuscicollis*
HM762789*Saguinus geoffroyi*
HM762790*Saguinus imperator*
HM762791*Saguinus labiatus*
HM762793*Saguinus midas*
HM762794*Saguinus mystax*
HM762795*Saguinus oedipus*

DENND5A

HM759257*Callimico goeldii*

HM759260 *Callithrix geoffroyi*
HM759264 *Callithrix penicillata*
HM759265 *Cebuella pygmaea*
HM759266 *Leontopithecus chrysomelas*
HM759267 *Leontopithecus rosalia*
HM759258 *Mico argentatus*
HM759268 *Mico humeralifer*
HM759297 *Saguinus bicolor*
HM759298 *Saguinus fuscicollis*
HM759299 *Saguinus geoffroyi*
HM759300 *Saguinus imperator*
HM759301 *Saguinus labiatus*
HM759302 *Saguinus martinsi*
HM759304 *Saguinus midas*
HM759305 *Saguinus mystax*
HM759306 *Saguinus oedipus*

DMRT1

HM762538 *Callimico goeldii*
HM762537 *Callithrix geoffroyi*
HM762552 *Callithrix penicillata*
HM762555 *Cebuella pygmaea*
HM762585 *Leontopithecus chrysomelas*
HM762590 *Leontopithecus rosalia*
HM762525 *Mico argentatus*
HM762644 *Saguinus bicolor*
HM762648 *Saguinus fuscicollis*
HM762649 *Saguinus geoffroyi*
HM762651 *Saguinus imperator*
HM762652 *Saguinus labiatus*
HM762659 *Saguinus martinsi*
HM762654 *Saguinus midas*
HM762655 *Saguinus mystax*
HM762656 *Saguinus oedipus*

EDG1

AY011724 *Callimico goeldii*
HM762413 *Callimico goeldii*
HM762416 *Callithrix geoffroyi*
HM762419 *Callithrix penicillata*
HM762420 *Cebuella pygmaea*
HM762421 *Leontopithecus rosalia*
HM762414 *Mico argentatus*
HM762422 *Mico humeralifer*
HM762449 *Saguinus bicolor*
HM762450 *Saguinus fuscicollis*
HM762451 *Saguinus geoffroyi*
HM762452 *Saguinus imperator*
HM762453 *Saguinus labiatus*
HM762454 *Saguinus martinsi*
HM762455 *Saguinus midas*
HM762456 *Saguinus mystax*

ERC2

HM762290 *Callithrix geoffroyi*
HM762246 *Callithrix penicillata*
HM762328 *Cebuella pygmaea*
HM762329 *Leontopithecus chrysomelas*
HM762189 *Mico humeralifer*
HM762286 *Saguinus bicolor*
HM762261 *Saguinus fuscicollis*
HM762330 *Saguinus geoffroyi*
HM762177 *Saguinus imperator*
HM762205 *Saguinus labiatus*
HM762191 *Saguinus martinsi*
HM762321 *Saguinus midas*
HM762285 *Saguinus mystax*
HM762287 *Saguinus oedipus*

FAM123B

HM762079 *Callimico goeldii*
HM762081 *Callithrix geoffroyi*
HM762084 *Callithrix penicillata*
HM762085 *Cebuella pygmaea*
HM762086 *Leontopithecus chrysomelas*
HM762087 *Leontopithecus rosalia*
HM762080 *Mico argentatus*
HM762088 *Mico humeralifer*
HM762114 *Saguinus bicolor*
HM762115 *Saguinus fuscicollis*
HM762116 *Saguinus geoffroyi*
HM762117 *Saguinus imperator*
HM762118 *Saguinus labiatus*
HM762119 *Saguinus martinsi*
HM762120 *Saguinus midas*
HM762122 *Saguinus mystax*
HM762123 *Saguinus oedipus*

FBN1

HM761912 *Callimico goeldii*
HM761914 *Callithrix geoffroyi*
HM761916 *Callithrix penicillata*
HM761917 *Cebuella pygmaea*
HM761918 *Leontopithecus chrysomelas*
HM761919 *Leontopithecus rosalia*
HM761913 *Mico argentatus*
HM761920 *Mico humeralifer*
HM761944 *Saguinus bicolor*
HM761945 *Saguinus geoffroyi*
HM761946 *Saguinus imperator*
HM761947 *Saguinus labiatus*
HM761948 *Saguinus martinsi*
HM761950 *Saguinus midas*

HM761951 *Saguinus mystax*
HM761952 *Saguinus oedipus*

FES

HM761754 *Callimico goeldii*
HM761757 *Callithrix geoffroyi*
HM761760 *Callithrix penicillata*
HM761761 *Cebuella pygmaea*
HM761762 *Leontopithecus chrysomelas*
HM761763 *Leontopithecus rosalia*
HM761755 *Mico argentatus*
HM761788 *Saguinus bicolor*
HM761789 *Saguinus fuscicollis*
HM761790 *Saguinus geoffroyi*
HM761791 *Saguinus imperator*
HM761792 *Saguinus labiatus*
HM761793 *Saguinus martinsi*
HM761794 *Saguinus midas*
HM761795 *Saguinus mystax*
HM761796 *Saguinus oedipus*

FOXP1

HM761535 *Callimico goeldii*
HM761534 *Callithrix geoffroyi*
HM761549 *Callithrix penicillata*
HM761552 *Cebuella pygmaea*
HM761582 *Leontopithecus chrysomelas*
HM761522 *Mico argentatus*
HM761595 *Mico humeralifer*
HM761637 *Saguinus bicolor*
HM761641 *Saguinus fuscicollis*
HM761642 *Saguinus geoffroyi*
HM761644 *Saguinus imperator*
HM761645 *Saguinus labiatus*
HM761652 *Saguinus martinsi*
HM761647 *Saguinus midas*
HM761648 *Saguinus mystax*
HM761649 *Saguinus oedipus*

GHR

HM761469 *Callimico goeldii*
HM761474 *Callithrix geoffroyi*
HM761472 *Callithrix penicillata*
HM761475 *Cebuella pygmaea*
HM761467 *Leontopithecus chrysomelas*
HM761457 *Leontopithecus rosalia*
HM761471 *Mico argentatus*
HM761460 *Saguinus bicolor*
HM761462 *Saguinus fuscicollis*
HM761485 *Saguinus geoffroyi*
HM761486 *Saguinus labiatus*
HM761466 *Saguinus midas*

HM761465 *Saguinus oedipus*

KCNMA1

HM761212 *Callimico goeldii*
HM761214 *Callithrix geoffroyi*
HM761216 *Callithrix penicillata*
HM761217 *Cebuella pygmaea*
HM761268 *Leontopithecus chrysomelas*
HM761269 *Leontopithecus rosalia*
HM761213 *Mico argentatus*
HM761258 *Mico humeralifer*
HM761326 *Saguinus bicolor*
HM761327 *Saguinus fuscicollis*
HM761328 *Saguinus geoffroyi*
HM761329 *Saguinus labiatus*
HM761331 *Saguinus midas*
HM761332 *Saguinus mystax*
HM761333 *Saguinus oedipus*

KDM5C

HM758200 *Callimico goeldii*
HM758202 *Callithrix geoffroyi*
HM758204 *Callithrix penicillata*
HM758205 *Cebuella pygmaea*
HM758206 *Leontopithecus chrysomelas*
HM758207 *Leontopithecus rosalia*
HM758201 *Mico argentatus*
HM758232 *Saguinus bicolor*
HM758233 *Saguinus fuscicollis*
HM758234 *Saguinus geoffroyi*
HM758235 *Saguinus labiatus*
HM758236 *Saguinus midas*
HM758237 *Saguinus mystax*
HM758238 *Saguinus oedipus*

LRPPRC 171

HM761000 *Callimico goeldii*
HM761002 *Callithrix geoffroyi*
HM761004 *Callithrix penicillata*
HM761005 *Cebuella pygmaea*
HM761006 *Leontopithecus chrysomelas*
HM761007 *Leontopithecus rosalia*
HM761001 *Mico argentatus*
HM761026 *Saguinus bicolor*
HM761027 *Saguinus fuscicollis*
HM761028 *Saguinus geoffroyi*
HM761029 *Saguinus labiatus*
HM761030 *Saguinus midas*
HM761031 *Saguinus mystax*
HM761032 *Saguinus oedipus*

LUC7L

HM760790*Callimico goeldii*
HM760794*Callithrix penicillata*
HM760795*Cebuella pygmaea*
HM760841*Leontopithecus chrysomelas*
HM760842*Leontopithecus rosalia*
HM760791*Mico argentatus*
HM760896*Saguinus bicolor*
HM760897*Saguinus fuscicollis*
HM760898*Saguinus geoffroyi*
HM760899*Saguinus imperator*
HM760900*Saguinus labiatus*
HM760902*Saguinus midas*
HM760901*Saguinus midas*
HM760903*Saguinus mystax*
HM760904*Saguinus oedipus*

MAPKAP1

HM760636*Callimico goeldii*
HM760635*Callithrix geoffroyi*
HM760649*Callithrix penicillata*
HM760651*Cebuella pygmaea*
HM760677*Leontopithecus chrysomelas*
HM760682*Leontopithecus rosalia*
HM760626*Mico argentatus*
HM760691*Mico humeralifer*
HM760731*Saguinus bicolor*
HM760735*Saguinus fuscicollis*
HM760736*Saguinus geoffroyi*
HM760738*Saguinus imperator*
HM760739*Saguinus labiatus*
HM760745*Saguinus martinsi*
HM760740*Saguinus midas*
HM760741*Saguinus mystax*
HM760742*Saguinus oedipus*

MARKER M003

KC760257*Callimico goeldii*
KC760261*Callithrix geoffroyi*
KC760258*Callithrix penicillata*
KC760256*Leontopithecus chrysomelas*
KC760255*Saguinus fuscicollis*
KC760253*Saguinus imperator*
KC760252*Saguinus martinsi*
KC760254*Saguinus niger*

MBD5

HM760511*Callimico goeldii*
HM760514*Callithrix geoffroyi*
HM760517*Callithrix penicillata*
HM760518*Cebuella pygmaea*
HM760519*Leontopithecus chrysomelas*
HM760520*Leontopithecus rosalia*

HM760512 *Mico argentatus*
HM760521 *Mico humeralifer*
HM760541 *Saguinus bicolor*
HM760542 *Saguinus fuscicollis*
HM760543 *Saguinus geoffroyi*
HM760544 *Saguinus imperator*
HM760545 *Saguinus labiatus*
HM760546 *Saguinus martinsi*
HM760548 *Saguinus midas*
HM760549 *Saguinus mystax*
HM760550 *Saguinus oedipus*

MELANOCORTIN-1 RECEPTOR

AY205121 *Callimico goeldii*
AY205119 *Callithrix geoffroyi*
AY205117 *Cebuella pygmaea*
AY205116 *Leontopithecus chrysomelas*
AY205114 *Leontopithecus rosalia*
AY205123 *Saguinus fuscicollis*
AY205124 *Saguinus geoffroyi*
AY205122 *Saguinus imperator*
AY205126 *Saguinus midas*
AY205125 *Saguinus oedipus*

NADH DEHYDROGENASE SUBUNIT 1

NC024628 *Callimico goeldii*
NC021941 *Callithrix geoffroyi*
NC030788 *Callithrix penicillata*
NC021942 *Cebuella pygmaea*
NC021952 *Leontopithecus rosalia*
AY579990 *Saguinus martinsi*
AY579987 *Saguinus bicolor*
AY579985 *Saguinus fuscicollis*
AY579989 *Saguinus midas*
AY579988 *Saguinus niger*
AY582798 *Saguinus mystax*
AY599495 *Saguinus oedipus*

NEGR1

HM760286 *Callimico goeldii*
HM760285 *Callithrix geoffroyi*
HM760300 *Callithrix penicillata*
HM760303 *Cebuella pygmaea*
HM760333 *Leontopithecus chrysomelas*
HM760338 *Leontopithecus rosalia*
HM760274 *Mico argentatus*
HM760347 *Mico humeralifer*
HM760391 *Saguinus bicolor*
HM760395 *Saguinus fuscicollis*
HM760396 *Saguinus geoffroyi*
HM760398 *Saguinus imperator*
HM760399 *Saguinus labiatus*

HM760406*Saguinus martinsi*
HM760401*Saguinus midas*
HM760402*Saguinus mystax*
HM760403*Saguinus oedipus*

NPAS3

HM760110*Callimico goeldii*
HM760109*Callithrix geoffroyi*
HM760124*Callithrix penicillata*
HM760127*Cebuella pygmaea*
HM760153*Leontopithecus chrysomelas*
HM760158*Leontopithecus rosalia*
HM760098*Mico argentatus*
HM760166*Mico humeralifer*
HM760210*Saguinus bicolor*
HM760214*Saguinus fuscicollis*
HM760215*Saguinus geoffroyi*
HM760217*Saguinus imperator*
HM760218*Saguinus labiatus*
HM760225*Saguinus martinsi*
HM760220*Saguinus midas*
HM760221*Saguinus mystax*
HM760222*Saguinus oedipus*

NPAS3 2

HM759926*Callimico goeldii*
HM759925*Callithrix geoffroyi*
HM759940*Callithrix penicillata*
HM759943*Cebuella pygmaea*
HM759973*Leontopithecus chrysomelas*
HM759978*Leontopithecus rosalia*
HM759914*Mico argentatus*
HM759987*Mico humeralifer*
HM760031*Saguinus bicolor*
HM760035*Saguinus fuscicollis*
HM760036*Saguinus geoffroyi*
HM760038*Saguinus imperator*
HM760039*Saguinus labiatus*
HM760045*Saguinus martinsi*
HM760040*Saguinus midas*
HM760041*Saguinus mystax*
HM760042*Saguinus oedipus*

PLCB4

AY011787*Callimico goeldii*
HM759835*Callimico goeldii*
HM759812*Callithrix geoffroyi*
HM759820*Cebuella pygmaea*
HM759826*Leontopithecus chrysomelas*
HM759865*Leontopithecus rosalia*
HM759773*Mico argentatus*
HM759784*Mico humeralifer*

HM759809 *Saguinus bicolor*
HM759807 *Saguinus fuscicollis*
HM759792 *Saguinus geoffroyi*
HM759833 *Saguinus labiatus*
HM759771 *Saguinus midas*
HM759779 *Saguinus mystax*
HM759774 *Saguinus oedipus*

PNOC

HM759627 *Callimico goeldii*
HM759630 *Callithrix geoffroyi*
HM759633 *Callithrix penicillata*
HM759634 *Cebuella pygmaea*
HM759635 *Leontopithecus chrysomelas*
HM759636 *Leontopithecus rosalia*
HM759628 *Mico argentatus*
HM759637 *Mico humeralifer*
HM759664 *Saguinus bicolor*
HM759665 *Saguinus fuscicollis*
HM759666 *Saguinus geoffroyi*
HM759667 *Saguinus labiatus*
HM759668 *Saguinus midas*
HM759669 *Saguinus mystax*
HM759670 *Saguinus oedipus*

POLA1

HM759401 *Callimico goeldii*
HM759400 *Callithrix geoffroyi*
HM759416 *Callithrix penicillata*
HM759419 *Cebuella pygmaea*
HM759449 *Leontopithecus chrysomelas*
HM759454 *Leontopithecus rosalia*
HM759390 *Mico argentatus*
HM759463 *Mico humeralifer*
HM759506 *Saguinus bicolor*
HM759510 *Saguinus fuscicollis*
HM759511 *Saguinus geoffroyi*
HM759513 *Saguinus imperator*
HM759514 *Saguinus labiatus*
HM759521 *Saguinus martinsi*
HM759515 *Saguinus midas*
HM759517 *Saguinus mystax*
HM759518 *Saguinus oedipus*

RAG1

HM759087 *Callimico goeldii*
HM759089 *Callithrix geoffroyi*
HM759092 *Callithrix penicillata*
HM759093 *Cebuella pygmaea*
HM759094 *Leontopithecus chrysomelas*
HM759095 *Leontopithecus rosalia*
HM759088 *Mico argentatus*

HM759096 *Mico humeralifer*
HM759122 *Saguinus bicolor*
HM759123 *Saguinus fuscicollis*
HM759124 *Saguinus geoffroyi*
HM759125 *Saguinus labiatus*
HM759126 *Saguinus midas*
HM759127 *Saguinus mystax*
HM759128 *Saguinus oedipus*

RAG2

HM758915 *Callimico goeldii*
HM758918 *Callithrix geoffroyi*
HM758921 *Callithrix penicillata*
HM758922 *Cebuella pygmaea*
HM758923 *Leontopithecus chrysomelas*
HM758924 *Leontopithecus rosalia*
HM758916 *Mico argentatus*
HM758925 *Mico humeralifer*
HM758952 *Saguinus bicolor*
HM758953 *Saguinus fuscicollis*
HM758954 *Saguinus geoffroyi*
HM758955 *Saguinus imperator*
HM758956 *Saguinus labiatus*
HM758957 *Saguinus midas*
HM758959 *Saguinus mystax*
HM758960 *Saguinus oedipus*

RPGRIP1

HM758688 *Callimico goeldii*
HM758687 *Callithrix geoffroyi*
HM758708 *Callithrix penicillata*
HM758711 *Cebuella pygmaea*
HM758741 *Leontopithecus chrysomelas*
HM758746 *Leontopithecus rosalia*
HM758674 *Mico argentatus*
HM758756 *Mico humeralifer*
HM758801 *Saguinus bicolor*
HM758805 *Saguinus fuscicollis*
HM758806 *Saguinus geoffroyi*
HM758808 *Saguinus imperator*
HM758810 *Saguinus labiatus*
HM758817 *Saguinus martinsi*
HM758812 *Saguinus midas*
HM758813 *Saguinus mystax*
HM758814 *Saguinus oedipus*

SGMS1

HM758481 *Callimico goeldii*
HM758484 *Callithrix geoffroyi*
HM758488 *Callithrix penicillata*
HM758490 *Cebuella pygmaea*
HM758544 *Leontopithecus chrysomelas*

HM758545*Leontopithecus rosalia*
HM758482*Mico argentatus*
HM758571*Mico humeralifer*
HM758609*Saguinus bicolor*
HM758610*Saguinus fuscicollis*
HM758611*Saguinus geoffroyi*
HM758612*Saguinus imperator*
HM758613*Saguinus labiatus*
HM758614*Saguinus martinsi*
HM758616*Saguinus midas*
HM758617*Saguinus mystax*
HM758618*Saguinus oedipus*

SIM1

HM758325*Callimico goeldii*
HM758324*Callithrix geoffroyi*
HM758337*Callithrix penicillata*
HM758339*Cebuella pygmaea*
HM758367*Leontopithecus chrysomelas*
HM758371*Leontopithecus rosalia*
HM758314*Mico argentatus*
HM758379*Mico humeralifer*
HM758423*Saguinus bicolor*
HM758427*Saguinus fuscicollis*
HM758428*Saguinus geoffroyi*
HM758430*Saguinus imperator*
HM758431*Saguinus labiatus*
HM758438*Saguinus martinsi*
HM758433*Saguinus midas*
HM758434*Saguinus mystax*
HM758435*Saguinus oedipus*

SINE:ALU1D 39

JF489158*Saguinus bicolor*
JF489160*Saguinus fuscicollis*
JF489162*Saguinus inustus*
JF489163*Saguinus leucopus*
JF489167*Saguinus niger*
JF489165*Saguinus midas*
JF489169*Saguinus mystax*
JF489170*Saguinus oedipus*

SINE:ALU1 C3

JF489210*Saguinus martinsi*
JF489202*Saguinus bicolor*
JF489204*Saguinus fuscicollis*
JF489205*Saguinus imperator*
JF489207*Saguinus inustus*
JF489213*Saguinus niger*
JF489211*Saguinus midas*
JF489215*Saguinus mystax*
JF489216*Saguinus oedipus*

SINE:ALU 1B F3

JN541390*Callimico goeldii*
JN541392*Callithrix geoffroyi*
JN541397*Callithrix penicillata*
JN541399*Cebuella pygmaea*
JN541400*Mico argentatus*
JN541403*Mico humeralifer*
JF489225*Saguinus martinsi*
JF489217*Saguinus bicolor*
JF489218*Saguinus fuscicollis*
JF489221*Saguinus imperator*
JF489222*Saguinus inustus*
JF489228*Saguinus niger*
JF489226*Saguinus midas*
JF489230*Saguinus mystax*
JF489232*Saguinus oedipus*

SINE:ALU 1D 132

JN541374*Callimico goeldii*
JN541376*Callithrix geoffroyi*
JN541380*Callithrix penicillata*
JN541382*Cebuella pygmaea*
JN541383*Mico argentatus*
JN541386*Mico humeralifer*
JF489179*Saguinus martinsi*
JF489171*Saguinus bicolor*
JF489173*Saguinus fuscicollis*
JF489175*Saguinus imperator*
JF489177*Saguinus inustus*
JF489183*Saguinus niger*
JF489181*Saguinus midas*
JF489185*Saguinus mystax*
JF489186*Saguinus oedipus*

SINE:ALU SF7

JN541357*Callimico goeldii*
JN541358*Callithrix geoffroyi*
JN541360*Callithrix jacchus*
JN541363*Callithrix penicillata*
JN541364*Cebuella pygmaea*
JN541370*Mico humilis*
JN541356*Callimico goeldii*
JF489196*Saguinus midas*
JN541366*Mico argentatus*
JN541369*Mico humeralifer*
JF489187*Saguinus bicolor*
JF489189*Saguinus fuscicollis*
JF489191*Saguinus imperator*
JF489193*Saguinus inustus*
JF489198*Saguinus niger*
JF489200*Saguinus mystax*

JF489201*Saguinus oedipus*

TEX2

HM757846*Callimico goeldii*
HM757848*Callithrix geoffroyi*
HM757850*Callithrix penicillata*
HM757851*Cebuella pygmaea*
HM757852*Leontopithecus chrysomelas*
HM757853*Leontopithecus rosalia*
HM757847*Mico argentatus*
HM757874*Saguinus bicolor*
HM757875*Saguinus fuscicollis*
HM757876*Saguinus geoffroyi*
HM757877*Saguinus imperator*
HM757878*Saguinus labiatus*
HM757879*Saguinus midas*
HM757881*Saguinus mystax*
HM757882*Saguinus oedipus*

TRNA-LEU

KC592391*Callimico goeldii*
AF053693*Callimico goeldii*
AF053692*Callimico goeldii*
AF053691*Callimico goeldii*
NC024628*Callimico goeldii*
NC021941*Callithrix geoffroyi*
KC757388*Callithrix geoffroyi*
NC030788*Callithrix penicillata*
KR817256*Callithrix penicillata*
AF053694*Cebuella pygmaea*
NC021942*Cebuella pygmaea*
KC757389*Cebuella pygmaea*
AF053689*Leontopithecus chrysomelas*
AF053688*Leontopithecus rosalia*
AF053687*Leontopithecus rosalia*
NC021952*Leontopithecus rosalia*
KC757399*Leontopithecus rosalia*
AF053690*Saguinus midas*
FJ785424*Saguinus oedipus*
NC021960*Saguinus oedipus*
KC757409*Saguinus oedipus*

TRNA-SER

KC592391*Callimico goeldii*
AF053693*Callimico goeldii*
AF053692*Callimico goeldii*
AF053691*Callimico goeldii*
NC024628*Callimico goeldii*
NC021941*Callithrix geoffroyi*
KC757388*Callithrix geoffroyi*
NC030788*Callithrix penicillata*
KR817256*Callithrix penicillata*

AF053694*Cebuella pygmaea*
NC021942*Cebuella pygmaea*
KC757389*Cebuella pygmaea*
AF053689*Leontopithecus chrysomelas*
AF053688*Leontopithecus rosalia*
AF053687*Leontopithecus rosalia*
NC021952*Leontopithecus rosalia*
KC757399*Leontopithecus rosalia*
AF053690*Saguinus midas*
FJ785424*Saguinus oedipus*
NC021960*Saguinus oedipus*
KC757409*Saguinus oedipus*

TTR

HM757707*Callimico goeldii*
HM757709*Callithrix geoffroyi*
HM757712*Callithrix penicillata*
HM757713*Cebuella pygmaea*
HM757714*Leontopithecus chrysomelas*
HM757708*Mico argentatus*
HM757715*Mico humeralifer*
HM757741*Saguinus bicolor*
HM757742*Saguinus fuscicollis*
HM757743*Saguinus geoffroyi*
HM757744*Saguinus labiatus*
HM757746*Saguinus midas*
HM757747*Saguinus mystax*
HM757748*Saguinus oedipus*

TYR

HM757539*Callimico goeldii*
HM757542*Callithrix geoffroyi*
HM757545*Callithrix penicillata*
HM757546*Cebuella pygmaea*
HM757547*Leontopithecus chrysomelas*
HM757548*Leontopithecus rosalia*
HM757540*Mico argentatus*
HM757549*Mico humeralifer*
HM757574*Saguinus bicolor*
HM757575*Saguinus fuscicollis*
HM757576*Saguinus geoffroyi*
HM757577*Saguinus labiatus*
HM757578*Saguinus martinsi*
HM757580*Saguinus midas*
HM757581*Saguinus mystax*
HM757582*Saguinus oedipus*

USH2A

HM757364*Callimico goeldii*
HM757367*Callithrix geoffroyi*
HM757370*Callithrix penicillata*
HM757371*Cebuella pygmaea*

HM757372*Leontopithecus chrysomelas*
HM757373*Leontopithecus rosalia*
HM757365*Mico argentatus*
HM757374*Mico humeralifer*
HM757398*Saguinus bicolor*
HM757399*Saguinus fuscicollis*
HM757400*Saguinus geoffroyi*
HM757401*Saguinus imperator*
HM757402*Saguinus labiatus*
HM757403*Saguinus midas*
HM757405*Saguinus mystax*
HM757406*Saguinus oedipus*

UTY

HM757228*Callimico goeldii*
HM757231*Callithrix penicillata*
HM757232*Cebuella pygmaea*
HM757233*Leontopithecus chrysomelas*
HM757234*Leontopithecus rosalia*
HM757235*Mico humeralifer*
HM757251*Saguinus bicolor*
HM757252*Saguinus fuscicollis*
HM757253*Saguinus imperator*
HM757254*Saguinus martinsi*
HM757255*Saguinus midas*
HM757257*Saguinus mystax*
HM757258*Saguinus oedipus*

ZFX

HM757099*Callimico goeldii*
HM757102*Callithrix geoffroyi*
HM757105*Callithrix penicillata*
HM757106*Cebuella pygmaea*
HM757107*Leontopithecus chrysomelas*
HM757108*Leontopithecus rosalia*
HM757100*Mico argentatus*
HM757109*Mico humeralifer*
HM757135*Saguinus bicolor*
HM757136*Saguinus fuscicollis*
HM757137*Saguinus geoffroyi*
HM757138*Saguinus imperator*
HM757139*Saguinus labiatus*
HM757140*Saguinus martinsi*
HM757141*Saguinus midas*
HM757143*Saguinus mystax*
HM757144*Saguinus oedipus*

ZFY

HM756988*Callimico goeldii*
HM756992*Callithrix penicillata*
HM756993*Cebuella pygmaea*
HM756994*Leontopithecus rosalia*

HM756995 *Mico humeralifer*
HM757011 *Saguinus bicolor*
HM757012 *Saguinus fuscicollis*
HM757013 *Saguinus imperator*
HM757015 *Saguinus midas*
HM757016 *Saguinus mystax*
HM757017 *Saguinus oedipus*

ZIC3

HM756825 *Callimico goeldii*
HM756827 *Callithrix geoffroyi*
HM756830 *Callithrix penicillata*
HM756831 *Cebuella pygmaea*
HM756832 *Leontopithecus chrysomelas*
HM756833 *Leontopithecus rosalia*
HM756826 *Mico argentatus*
HM756834 *Mico humeralifer*
HM756855 *Saguinus bicolor*
HM756856 *Saguinus fuscicollis*
HM756857 *Saguinus geoffroyi*
HM756858 *Saguinus imperator*
HM756859 *Saguinus labiatus*
HM756860 *Saguinus martinsi*
HM756861 *Saguinus midas*
HM756863 *Saguinus mystax*
HM756864 *Saguinus oedipus*

integrin alpha 4 EXON 5

JF938410 *Callimico goeldii*
JQ775588 *Callithrix geoffroyi*
JQ775592 *Callithrix penicillata*
JQ775640 *Cebuella pygmaea*
JF938485 *Leontopithecus chrysomelas*
JF938492 *Leontopithecus rosalia*
JQ775612 *Mico argentatus*
JQ775628 *Mico humeralifer*
JF938493 *Saguinus bicolor*
JF938496 *Saguinus imperator*
JF938497 *Saguinus martinsi*
JF938500 *Saguinus midas*
JF938502 *Saguinus mystax*
JF938503 *Saguinus niger*
JF938504 *Saguinus oedipus*

integrin alpha 4 EXON 6

JQ775588 *Callithrix geoffroyi*
JQ775592 *Callithrix penicillata*
JQ775640 *Cebuella pygmaea*
JF938338 *Leontopithecus chrysomelas*
JF938340 *Leontopithecus rosalia*
JQ775612 *Mico argentatus*
JQ775628 *Mico humeralifer*

JF938341*Saguinus bicolor*
JF938344*Saguinus imperator*
JF938345*Saguinus martinsi*
JF938348*Saguinus midas*
JF938349*Saguinus mystax*
JF938350*Saguinus niger*

Table S3: Information on species assignment to the biogeographical areas. Area A: southern of Amazon region, limited by Madeira, Amazon Rivers and to the west by the Andes; Area B: region between the rivers Amazonas and Japurá; Area C: north of the Japurá river and the south of Rio Negro; Area D: above the Rio Negro; Area E: east of the Xingu river and South of the Amazonas river; Area F: northern Colombia, west to the Andes.

species	area code
<i>Saguinus bicolor</i>	D
<i>Saguinus fuscicollis</i>	A
<i>Saguinus geoffroyi</i>	F
<i>Saguinus imperator</i>	A
<i>Saguinus inustus</i>	C
<i>Saguinus labiatus</i>	A
<i>Saguinus niger</i>	D
<i>Saguinus midas</i>	E
<i>Saguinus mystax</i>	A
<i>Saguinus oedipus</i>	F

Description of morphological characters.

Character 1: Presence of stems clusters of the enamel microstructure. Absent (0); Present (1) (Natori, 1988)

In *S. labiatus*, *S. mystax*, *S. imperator* and *S. bicolor*, ten or more adjacent stems or rows are pooled to construct two types of agglomerates. One of the types is fairly straight, extending from the junction of the dentin and the enamel toward the surface of the enamel. The other is irregularly folded in a mesodistal direction, intersecting the buccolingual plane at fairly large angles.

Character 2: Folding degree of enamel microstructure rods. Less accentuated folding degree (0), Intermediate folding degree (1) and Less accentuated folding degree (2). (Natori, 1988).

In his work, Natori (1988) establishes this character as a folding gradation of the stems that form the enamel microstructure among the observed *Saguinus* specimens. He assigns state "0" to the less pronounced folding degree, passing through state "1", which would correspond to the degree of intermediate folding between the specimens, finally reaching state "2" (highest folding degree). We chose here to maintain the discretization performed by Natori (1988). In *S. oedipus* and *S. leucopus*, the prism stems are proximally rectilinear to a little irregularly convex toward the tip, and not strongly folded in a mesodistal direction. In *S. labiatus*, *S. mystax*, *S. imperator* and *S. bicolor*, ten or more adjacent stems are grouped to construct two sets. In *S. inustus*, *S. fuscicollis*, *S. nigricollis*, and *S. midas*, the degree of folding is less pronounced than that observed in the *S. labiatus* group, but more pronounced than in the *S. oedipus* group.

Character 3: Less pronounced lingual cingulum (Natori, 1988). Absent (0); Present (1).

S. labiatus has lingual cingulum of the upper incisors less pronounced when compared to other *Saguinus*.

Character 4: Incisor shape (Natori, 1988). Length greater than width (0); Width greater than length (1)

The lower incisors are slightly wider than long in *S. labiatus*, *S. mystax* and *S. imperator*, while in the rest of the genus they are much longer than long.

Character 5: Premetacristídeo pointed down sharply (Natori, 1988). Absent (0); Present (1)

In the second premolar (P2) of *S. bicolor* and *S. midas*, the premetacristid traverses distally sharply downwards from the medial corner. The premetacristid of the other *Saguinus* travels less sharply downwards.

Character 6: Depth of the groove in P3 (Natori, 1988). Deep groove (0), shallow groove by metaconid reduction (1); Shallow groove (2)

In P3 of *S. geoffroyi*, the sulcus between the metaconid and protoconid is shallow, and the cusps are often coalesced. A P3 where a groove between the cusps is shallow occurs sometimes in *S. nigricollis*, *S. fuscicollis*, *S. bicolor* and *S. midas*. However, in these species, the sulcus between the cusps becomes shallow by the reduction of the metaconid.

Character 7: Presence of ridge that runs buccally from the metastil in M1 (Natori, 1988). Absent (0); Present (1)

In M1 of *S. mystax*, the crest that runs buccally from metastil is well developed, a condition that is not observed in the M1 of other Callitrichidae.

Character 8: Less pronounced entoconid (Natori, 1988). Absent (0); Present (1)

S. leucopus, *S. inustus*, *S. nigricollis*, *S. fuscicollis*, *S. labiatus*, *S. mystax*, and *S. imperator* have a relatively developed entoconid in M1. On the other hand, the M1 entoconid of *S. oedipus*, *S. geoffroyi*, *S. bicolor*, and *S. midas* is less pronounced. This smaller size of the entoconídeo is only seen among *Saguinus* among all Callitrichidae.

Character 9: Thickness of enamel layer (Nogami and Natori, 1986). Moderate in the buccal and thin lingual portion (0); Moderate to thick in the buccal and thin lingual portion (1); Fine in the buccal portion and very thin in the lingual (2); Microstructure of the enamel is not conspicuous to the visualization in the mouth portion (3).

From the analysis of the teeth of an individual of *S. bicolor*, Natori and Nogami (1986) observed the following pattern: the enamel of the lower incisors is moderate in the buccal and thin portion in the lingual portion. In *S. mystax*, *S. labiatus* and *S. imperator* the enamel of the lower incisors is moderate to thick in the buccal portion, but thin in the lingual portion. In *S. midas* the enamel is thin in the mouth portion and very thin in the lingual portion. In *S. inustus* the enamel microstructure is not visible along the entire length and width of the oral enamel. Nogami and Natori (1986) justify the lack of conspicuity of the enamel in *S. inustus* because the enamel is represented by a single labiolingual section through the superior incisor.

Character 10: Proportion of nasal bone (height / width). Height greater than width (0); Height equivalent to width (1)

The proportion of the height over the width of the nasal bone of *S. inustus* tends to the value of one, that is, the height of the nasal is equivalent to the width of this species, while in the rest of the analyzed species the width of the nasal bone is always smaller than the height.

Character 11: Proportion between the length and width of the cranial box. Greater than 1.6 (0); Less than 1.4 (1)

The shape of the *S. inustus* cranial case is sharpened laterally, appearing to be less bulky. This is easily observed when calculating the ratio of the length (anteroposterior direction in top view) to width (lateral-lateral direction in top view). *S. inustus* presents a proportion value above 1.6, while the skulls of all the other species analyzed present this value lower than 1.4.

Character 12: Flatness of upper part of the skull. Absent (0); Present (1)

The frontal bone of *S. inustus* is flattened, while in *S. mystax* group, *S. bicolor* and *S. midas*, the upper part of the skull is more globose. One can observe this difference by drawing a line parallel to the horizontal plane from the upper part of the orbit to the posterior part of the skull and checking the height of this line to the upper part of the skull. In *S. inustus*, this height is noticeably lower than in the other analyzed species.

Character 13: Position of the coronal sutures in relation to the temporal lines. Intercept at a single point (0); Partially coincident (forehead parallel) (1)

The coronal sutures of *S. inustus* follow the temporal crests until a little before the middle part of the skull, where they unite, forming an open "U", unlike the coronal sutures of the species of the group *S. mystax*, that intercept the temporal ridges in a single point. In *S. inustus* it is impossible to distinguish the temporal ridges from the coronal sutures, because they have partially coincident trajectories.

Character 14: Angulation below nasal in side view. Present (0); Absent (1)

Laterally, the angle formed by the nasal and maxillary bones, including the incisors, also differs *S. inustus* from the *S. mystax* group: in the *S. mystax* group, it can be observed that there is a marked depression just below the nasal end, generating a angulation of the face in lateral view, unlike *S. inustus*, in which the angulation of the face in lateral view is less accentuated.

Character 15: Elevation of the supraciliar arch. Present (0); Absent (1)

In *S. mystax* group, in comparison to *S. midas*, *S. niger* and *S. bicolor*, a lower elevation of the supraciliar arch is observed, so in lateral view it is possible to make a clear differentiation.

Character 16: Visible external opening of carotid canal. Not conspicuous (0); Conspicuous (1) In *S. mystax*, *S. labiatus* and *S. imperator* the outward opening of the carotid canal is visible in analysis of the posterior view of the skull. In *S. midas*, *S. niger* and *S. bicolor*, the opening is not conspicuous as in the group *S. mystax*, not being visible in back view.

Character 17: Position of the inferior zygomatic-maxillar suture (Natori, 1988). Posteriorly on zygomatic bone (0); Inferiorly on zygomatic bone (1)

The posterior portion of the zygomatic-maxillar suture runs posteriorly along the zygomatic arch in *S. oedipus*, *S. geoffroyi*, and *S. leucopus*, while in other *Saguinus* this portion of the suture is positioned more anteriorly. (Figure 10 in Natori, 1988).

Character 18: Position of the inferior zygomatic-maxillar suture (Natori, 1988). Closest to the median plane of the skull (0); Farther from the median plane of the skull (1).

Character 19: Position of the petrosal sinus foramen. Separated from the jugular foramen (0); Coalesced with the jugular foramen (1).

In *S. labiatus*, *S. mystax*, *S. imperator* and *S. inustus* the inferior petrosal foramen is located inferiorly to the jugular foramen and is completely separated from it. In *S. oedipus*, *S. geoffroyi*, *S. bicolor* and *S. midas* the inferior petrosal foramen is not observed as a separate structure, and may be coalesced to the jugular foramen.

Character 20: Color of the facial coat. Glabrous face and skull (0); Glabrous face and hairy skull (1); Hairy skull and face with little hairiness (2); Hairy face with white buccal hair around (3); Hairy face with prominent white mustache (4).

Character 21: Visual distinction of the mantle. Indistinguishable from the saddle or weakly defined (0), Gradual distinction (1), sharp distinction (2).

S. imperator, *S. inustus*, and *S. martinsi* do not distinguish the saddle and mantle regions in visual analysis. *S. mystax*, *S. labiatus*, *S. midas* and *S. niger* present the two regions, but with gradual separation between them. The only species that shows abrupt separation between the two regions is the species *S. bicolor*.

Character 22: Saddle hairs banding pattern. Unicolored hair (0); Banded hair (1).

The only species that exhibits pattern of banding in the region of the saddle is *S. imperator*. All other species have individually uniform staining hairs.

Character 23: Banding pattern of mantle hairs. Unicolored hair (0); Banded hair (1).

The species *S. imperator*, *S. mystax*, *S. labiatus*, *S. midas*, and *S. niger* present hairs with banding in the mantle region. The other species analyzed have unicolor in this region.

Character 24: General pattern of saddle and croup coat. Uniformly colored pattern (0); Hair on stretch marks (1); Different spots (2).

The *S. insutus*, *S. bicolor* and *S. martinsi* species have a uniform coat pattern in the saddle and croup regions. The species *S. imperator*, *S. mystax*, *S. labiatus* show streak patterns, with no clearly distinct spots, unlike *S. midas* and *S. niger*, which have visually distinguishable spots.

Character 25: Tail coat and tail color contrast with back coloring. Tail does not contrast with dorsum, exhibiting coloration equal to this (0), tail differs from dorsum, but with gradual separation (1), Tail distinctly lighter or darker than dorsum (2).

In *S. inustus* the color of the tail is indistinguishable from the coloration of the rest of the dorsal region. In *S. mystax*, *S. labiatus*, *S. midas*, *S. niger*, *S. bicolor* and *S. martinsi*, the tail color differs from the rest of the dorsum, but with a gradual change in color. Only *S. imperator* shows tail coloration abruptly separated from the coloration of the dorsal part of the body.

Table S4: Information on the composition of the final multiple sequence alignment. **Total length:** the number of basepairs in the alignment (excluding gaps). **No. of charsets:** number of markers contributing to the final concatenated data.

Taxon	Total length	No. of charsets	12S	16S	543NM X-LINKED OPSIN	ABCA1
<i>Callimico goeldii</i>	34852 bp	58	943	502 (2 indels)	401	801 (4 indels)
<i>Callithrix geoffroyi</i>	32102 bp	56	943	502 (4 indels)	195	801
<i>Callithrix penicillata</i>	35328 bp	59	943	502 (1 indels)	(No data)	801
<i>Cebuella pygmaea</i>	35243 bp	59	943	502	(No data)	801 (5 indels)
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	30202 bp	51	(No data)	(No data)	401	801 (1 indels)
<i>Leontopithecus rosalia</i>	32046 bp	52	943 (10 indels)	502 (1 indels)	401	801 (1 indels)
<i>Mico argentatus</i>	29367 bp	51	(No data)	(No data)	(No data)	801
<i>Mico humeralifer</i>	25545 bp	43	(No data)	(No data)	(No data)	801 (2 indels)
<i>Saguinus bicolor</i>	34460 bp	60	(No data)	502 (1 'N')	401	801
<i>Saguinus fuscicollis</i>	35113 bp	59	(No data)	502 (1 'N')	401	801
<i>Saguinus geoffroyi</i>	31650 bp	52	917 (1 indels)	502 (5 indels)	401	801
<i>Saguinus imperator</i>	23979 bp	43	(No data)	502 (1 'N', 2 indels)	386	801 (1 indels)
<i>Saguinus inustus</i>	1988 bp	6	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)
<i>Saguinus labiatus</i>	31100 bp	51	(No data)	502 (1 'N', 1 indels)	386	801
<i>Saguinus martinsi</i>	20734 bp	37	(No data)	502 (1 'N')	(No data)	793
<i>Saguinus midas</i>	35282 bp	61	337	502 (1 'N')	(No data)	801
<i>Saguinus mystax</i>	34450 bp	60	(No data)	502 (1 'N')	222	801
<i>Saguinus niger</i>	3662 bp	11	(No data)	502 (1 'N')	(No data)	(No data)
<i>Saguinus oedipus</i>	35203 bp	61	943 (1 indels)	502 (2 indels)	401	793

ADORA3	AFF2	AFF2 2	APP	ATXN7	AXIN1	BCHE	BCOR	BDNF
412	491 (3 indels)	573	612	532	951	744	771	(No data)
412	459 (3 indels)	574	598	532	951	850	729	375
412	491 (3 indels)	574	612	532	951	891	771	375
412	491 (13 indels)	(No data)	612	532 (1 indels)	951	891	734	375
359	491 (3 indels)	574	612 (2 indels)	532 (2 indels)	951	891	771	334
412	491 (3 indels)	562	612 (2 indels)	(No data)	951	891	771	375
412	491 (13 indels)	574	612	532 (1 indels)	951	744	771	375
322 (5 indels)	491 (13 indels)	(No data)	(No data)	(No data)	796	891	763	(No data)
412	491	574	611	532	951	(No data)	771	375
412	491	574	612	532	951	891	771	375
412	491 (1 indels)	574	612 (1 indels)	532	951	891	771	374
(No data)	489	561	(No data)	(No data)	(No data)	891	(No data)	(No data)
(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)
412	491	574	612	532	951	891	771	375
(No data)	489	529	(No data)	(No data)	878	(No data)	763	(No data)
411	491 (1 indels)	(No data)	612 (1 indels)	532	951	891	771	374
412	443	574	(No data)	532	951	891	771	375
(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)
412	491 (1 indels)	574	287	532	951	891	771	375

BETA-2-MICROGLOBULIN PRECURSOR	BRCA2	CHRNA1	CNR1	CYTOCHROME B	D-LOOP	DACH1	DCTN2
360	1221	388 (1 indels)	1000	1009	402 (3 indels)	532 (1 indels)	571 (7 indels)
(No data)	(No data)	388 (3 indels)	929	1009	402 (1 indels)	628 (1 indels)	597 (4 indels)
360	1056	388 (3 indels)	1000	1009	402	627 (1 indels)	597 (4 indels)
360	1243	388 (3 indels)	1000	1009	402 (2 indels)	628 (2 indels)	597 (4 indels)
(No data)	1243	388	1000	1009	401 (6 indels)	628 (1 indels)	(No data)
(No data)	1243	388	1000	1009	(No data)	628 (1 indels)	597 (3 indels)
(No data)	1243	388 (3 indels)	1000	(No data)	(No data)	622 (1 indels)	597 (4 indels)
360	241 (1 indels)	355 (14 indels)	975	(No data)	(No data)	(No data)	582 (4 indels)
360	1243	(No data)	1000	1009	402	628 (4 indels)	597
360	1243	388 (1 indels)	1000	1009	401 (4 indels)	628 (4 indels)	597
(No data)	1243	388 (1 indels)	1000	322	349	628 (4 indels)	571
360	1239	358 (1 indels)	(No data)	1009	402 (1 indels)	(No data)	586 (2 indels)
(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	773 (1 'N')	(No data)	(No data)	(No data)
(No data)	1243	388 (1 indels)	1000	1009	402	627 (4 indels)	576
360	(No data)	345 (1 indels)	983	(No data)	402 (1 'N')	(No data)	(No data)
360	1243	388 (1 indels)	1000	1009	402 (1 'N')	628 (4 indels)	597
360	1243	388 (1 indels)	1000	1009	402	628 (4 indels)	597 (5 indels)
360	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	402	(No data)	(No data)
360	(No data)	388 (1 indels)	1000	1009	402	628 (4 indels)	597

DENND5A	DMRT1	EDG1	ERC2	FAM123B	FBN1	FES	FOXP1	GHR	KCNMA1
708	525	960 (1 'N')	(No data)	731	602 (1 indels)	472 (4 indels)	548 (1 indels)	584 (3 indels)	617
708	525 (1 indels)	960	761	731	602 (4 indels)	472 (16 indels)	548 (1 indels)	584 (6 indels)	619
708	525 (1 indels)	960	761	731	602 (5 indels)	472 (16 indels)	548 (1 indels)	584 (2 indels)	619
708	525 (1 indels)	901	761	731	602 (8 indels)	472 (16 indels)	548 (1 indels)	584	585
708	459	(No data)	761 (1 indels)	731	557 (1 indels)	472 (3 indels)	481 (1 indels)	584 (5 indels)	619
708	525	960	(No data)	697	601 (6 indels)	472 (3 indels)	(No data)	584 (3 indels)	498
708	525 (1 indels)	960	(No data)	731	602 (6 indels)	472 (16 indels)	532 (2 indels)	584	619
703	(No data)	960	726	600	602 (4 indels)	(No data)	548 (2 indels)	(No data)	605
708	525	960	761	731	602 (4 indels)	472	548	492 (3 indels)	619
708 (18 indels)	525 (2 indels)	960	761 (13 indels)	731	(No data)	472	548	522 (4 indels)	619
708	525	960	761	731	421 (1 indels)	472	548	584 (10 indels)	619
702	512 (2 indels)	960	756 (1 indels)	689	602 (1 indels)	414 (1 indels)	548	(No data)	(No data)
(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)
708	407 (2 indels)	960	761	731	602	472	485	564 (3 indels)	619
670	490	960	721	676	602	445 (4 indels)	548	(No data)	(No data)
708	525	929	761	731	602	442	548	574 (12 indels)	619
708	525 (2 indels)	960	761	731	602 (1 indels)	472	548	(No data)	619
(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)
680	525	950	761	731	602 (3 indels)	472	548	584 (8 indels)	619

KDM5C	LRPPRC 171	LUC7L	MAPKAP1	MBD5	NADH DEHYDROGENASE SUBUNIT 1	NEGR1	NPAS3	NPAS3 2
328	703 (1 indels)	598 (3 indels)	573	548 (1 indels)	954	536	585	576 (1 indels)
328	703	(No data)	573	548 (2 indels)	955	536	585	576
328	497	632 (6 indels)	573	548 (2 indels)	955	536	585	573
328	703	602 (5 indels)	573	548	955	536	585	576
328 (6 indels)	703 (2 indels)	632 (5 indels)	573	548 (3 indels)	(No data)	536	585	576
328 (6 indels)	703 (2 indels)	632 (5 indels)	573	548 (3 indels)	955	536	585	576
328	703 (1 indels)	632 (7 indels)	573	548	(No data)	536	585	574
(No data)	(No data)	(No data)	566	530	(No data)	535	583	576
328	600 (3 indels)	632	573	548	955 (1 'N')	536	585	576
328	703 (3 indels)	631 (1 indels)	573	548	955 (4 'N')	532	585	572
328	703 (3 indels)	632	573	548	(No data)	536	585	576
(No data)	(No data)	604	566	536	(No data)	535	585	546
(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)
237	703 (5 indels)	632	573	548	(No data)	536	584	576
(No data)	(No data)	(No data)	566	539	955	535	583	576
328	703 (3 indels)	632	573	548	955 (1 'N')	536	585	576
328	691 (5 indels)	632	573	548	955	536	585	576
(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	955	(No data)	(No data)	(No data)
328	702 (3 indels)	632	573	548	955 (3 'N')	536	585	576

PLCB4	PNO	POLA1	RAG1	RAG2	RPGRIP1	SGMS1	SIM1	SINE:ALU1D 39	SINE:ALU1 C3
350	307 (1 indels)	606	1077	502	677	588	636	(No data)	(No data)
350	307	606 (1 indels)	934	502	680	588	636	(No data)	(No data)
(No data)	307	606 (1 indels)	1077	502	680	588	636	(No data)	(No data)
350	307	606	1077	502	680	561	636	(No data)	(No data)
350 (3 indels)	307	606	1077	502	680 (2 indels)	588	636	(No data)	(No data)
349 (3 indels)	307	533	1077	502	680 (2 indels)	588	636	(No data)	(No data)
347	307	606	1077	502	673	588	636	(No data)	(No data)
350	297 (3 indels)	601	1077	502 (1 indels)	680	588	636	(No data)	(No data)
350	307	606	1077	502	680	588	586 (1 indels)	223	300
350	307	606	1077	502	666	588 (1 indels)	636	223	281
350	307	606	1077	502	680	588	636	(No data)	(No data)
(No data)	(No data)	605	(No data)	502	680	588	635	(No data)	300
(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	223	300
350	276	606	1077	462 (1 indels)	659	588	613	(No data)	(No data)
(No data)	(No data)	596	(No data)	(No data)	678 (2 indels)	588	522 (1 indels)	(No data)	300
350	268	606	1069	502	680	588	636	223	300
350	307	606	1077	502	680	588	636	223	300
(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	223	300
350	307	606	1065	502	680	588	636	223	291

SINE:ALU 1B F3	SINE:ALU 1D 132	SINE:ALU SF7	TEX2	TTR	TYR	USH2A	UTY	ZFX	ZFY
206	234	282	157	838 (4 indels)	475	612	729	783 (3 indels)	818
206	234	282 (39 indels)	157	821 (1 indels)	475	612 (1 indels)	(No data)	783	(No data)
206	234 (1 indels)	282 (40 indels)	157	838 (1 indels)	475	612 (1 indels)	729	783	844
206	234	282	157	792 (1 indels)	475	612 (1 indels)	729	783	844
(No data)	(No data)	(No data)	157	779 (9 indels)	475	612	729 (3 indels)	783	(No data)
(No data)	(No data)	(No data)	157	(No data)	475	612	704 (3 indels)	783	844
206	234	260	157	838 (1 indels)	475	612 (1 indels)	(No data)	783	(No data)
206	234	282	(No data)	838 (3 indels)	452	605 (1 indels)	729	783 (1 indels)	844
206	234	282	157	838	475	612	729	783	773 (1 indels)
206	234	282	119	838 (1 indels)	475	612	729	783 (1 indels)	844 (1 indels)
(No data)	(No data)	(No data)	157	794	475	612	(No data)	783	(No data)
206	234	282	113	(No data)	(No data)	608	729	783 (2 indels)	844
176	234	282	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)
(No data)	(No data)	(No data)	157	838	475	432	(No data)	783 (2 indels)	(No data)
206	234	(No data)	(No data)	(No data)	457	(No data)	729	783	(No data)
206	234	282	157	822	475	612	729	783	844 (1 indels)
206	223	212	144	838	475	612	729	707 (2 indels)	843
206	234	282	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)	(No data)
176 (1 indels)	234	282	157	838	475	612	729	783	844

ZIC3grin alpha 4 EX grin alpha 4 EXON 6		
543 (1 indels)	68	(No data)
543 (4 indels)	68	130
543 (4 indels)	68	130
518 (4 indels)	68	130
484 (19 indels)	68	130
543 (18 indels)	68	130
543 (4 indels)	68	130
532 (4 indels)	68	130
543	68	130
543	(No data)	(No data)
543	(No data)	(No data)
533	68	130
(No data)	(No data)	(No data)
543	(No data)	(No data)
533	68	130
543	68	130
543	68	130
(No data)	68	130
54368(No data)		

Supporting Information 7

Table S5.1 – List of partitions employed in molecular phylogenetic analyses, followed by the markers that make them up and their respective selected substitution model.

Subset	Best Model	# sites	markers
1	GTR+G	1445	12S, 16S
2	HKY+I	3083	FAM123B, 543NM X LINKED OPSIN, AXIN1, CNR1
3	GTR+G	1189	CHRNA1, ABCA1
4	GTR+G	774	ADORA3, BETA 2 MICROGLOBULIN PRECURSOR
5	HKY	1076	AFF2, NPAS3
6	GTR+G	1194	KCNMA1, AFF2 2
7	HKY+I	1188	APP, NPAS3 2
8	GTR+I	1609	RAG1, ATXN7
9	HKY+I	1594	BCHE, LRPPRC 171
10	HKY+I	1474	BDNF, BCOR, KDM5C
11	GTR+G	1243	BRCA2
12	HKY+G	1964	CYTOCHROME B, NADH DEHYDROGENASE SUBUNIT 1
13	GTR+I+G	402	D LOOP
14	GTR+I	2407	FBN1, NEGR1, MAPKAP1, INTEGRIN ALPHA 4 EXON 5, DACH1
15	K80+G	1305	DCTN2, DENND5A
16	HKY+I	1073	DMRT1, MBD5
17	HKY	960	EDG1
18	GTR+G	2930	ZFX, ERC2, TTR, FOXP1
19	HKY+G	779	FES, PNOC
20	GTR+G	1428	ZFY, GHR
21	HKY+I	982	LUC7L, PLCB4
22	GTR	736	INTEGRIN ALPHA 4 EXON 6, POLA1
23	HKY+I	2881	RAG2, USH2A, ZIC3, SIM1, SGMS1
24	GTR+I	680	RPGRIP1
25	HKY+I+G	1245	SINE ALU1 C3, SINE ALU1D 39, SINE ALU 1B F3, SINE ALU SF7, SINE ALU 1D 132
26	HKY	157	TEX2
27	SYM+I+G	475	TYR
28	GTR	729	UTY

Table S5.2 – List of partitions employed in molecular phylogenetic analyses based on the reduced data set, followed by the markers that make them up and their respective selected substitution model.

Subset	Best Model	# sites	markers
1	HKY+I	1009	CYTOCHROME B
2	HKY+I+G	1245	SINE ALU1 C3, SINE ALU1D 39, SINE ALU 1B F3, SINE ALU SF7, SINE ALU 1D 132

Table S6A – Biogeographic models tested for *Saguinus* species compared via corrected AIC (AICc). “d”, “e” and “j” are the parameters of the models.

	LnL	numparams	d	e	j	AICc
DEC	-20.7	2	26	15	0	46.9
DEC+J	-13.52	3	1.0e-12	1.0e-12	95	36.46
DIVALIKE	-18.4	2	29	1.0e-12	0	42.31
DIVALIKE+J	-13.49	3	1.0e-12	1.0e-12	0.10	36.41
BAYAREALIKE	-24.24	2	44	0.11	0	53.98
BAYAREALIKE+J	-13.91	3	1.0e-07	1.0e-07	92	37.24

Table S6B – Biogeographic models tested for *S. mystax* species group via corrected AIC (AICc). “d”, “e” and “j” are the parameters of the models.

	LnL	numparams	d	e	j	AICc
DEC	-12.81	2	64	75	0	35.61
DEC+J	-4.96	3	1.0e-12	1.0e-12	1.52	39.92
DIVALIKE	-11.37	2	47	10	0	32.74
DIVALIKE+J	-4.8	3	1.0e-12	1.0e-12	0.87	39.6
BAYAREALIKE	-13.96	2	0.11	0.19	0	37.92
BAYAREALIKE+J	-5.09	3	1.0e-07	1.0e-07	1.00	40.18