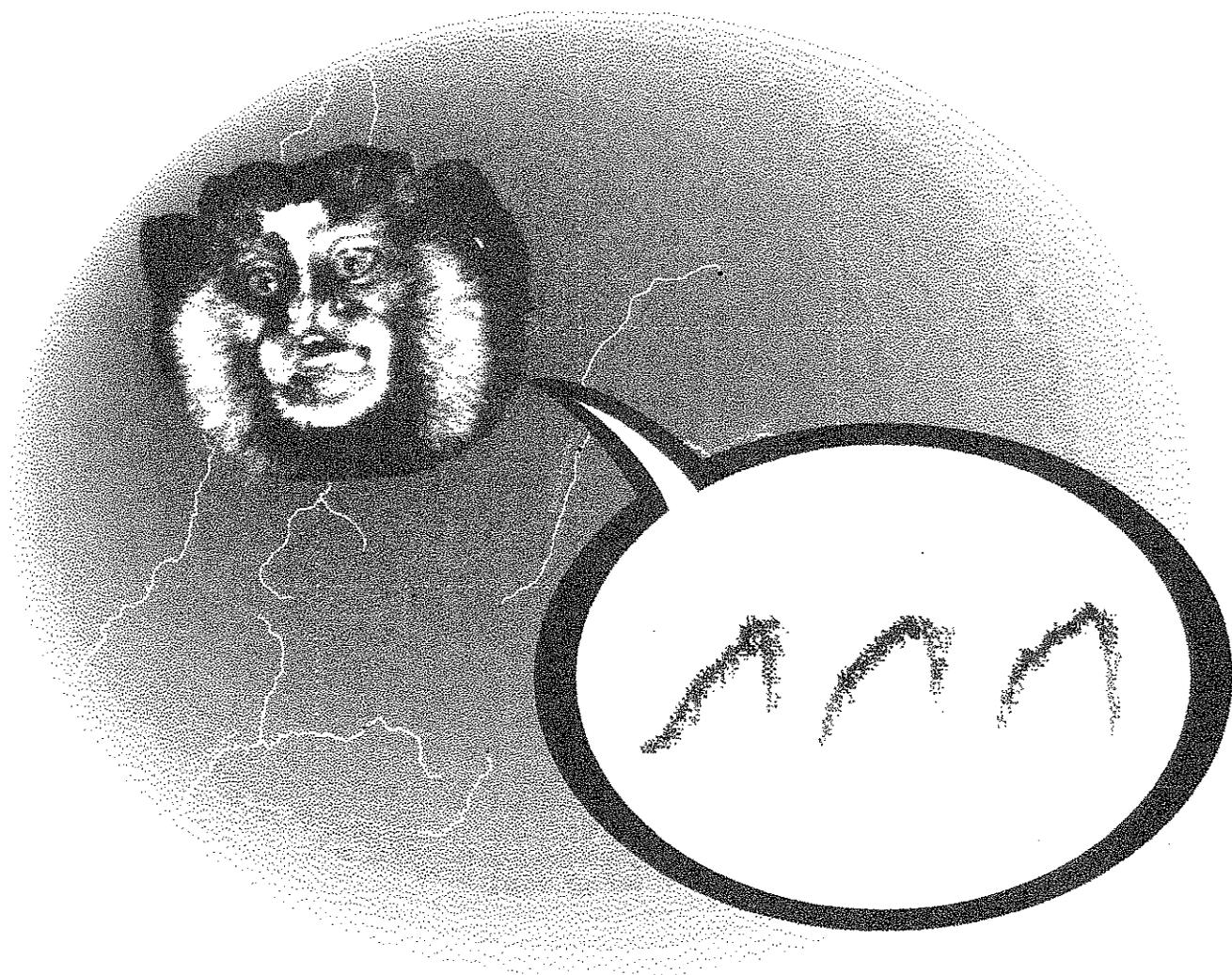


PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS E VOCAIS EM *CALLITHRIX* DO GRUPO *JACCHUS* (PRIMATES, CALLITRICHIDAE)

Sérgio Lucena Mendes



Universidade Estadual de Campinas
Instituto de Biologia



Universidade Estadual de Campinas
Instituto de Biologia

**Padrões biogeográficos e vocais em *Callithrix*
do grupo *jacchus* (Primates, Callitrichidae)**

Sérgio Lucena Mendes

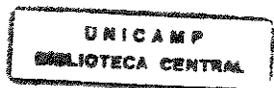
Orientador: Jacques M. E. Vielliard

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) Sérgio Lucena Mendes e aprovada pela Comissão Julgadora. 21/10/97 jacq Viell

Tese apresentada ao Instituto de Biologia, da Universidade Estadual de Campinas, como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas, modalidade Ecologia.

9805435

Campinas, 1997



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	UNICAMP
V.	M 523p
Ex.	
TOMBO BC/	33011
PROC.	395/98
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 13,00
DATA	10/03/98
N.º CPD	

CM-00106329-2

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

M523p

Mendes, Sérgio Lucena

M523p

Padrões biogeográficos e vocais em *Callithrix* do grupo *jacchus* (Primates, Callitrichidae) / Sérgio Lucena Mendes. -- Campinas, SP: [s.n.], 1997
XV+155f. ilus.

Orientador: Jacques M.E. Vielliard
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

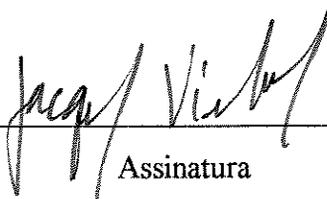
1. Biogeografia. 2. Vocalização. 3. Primatas. I. Vielliard, Jacques M.E. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 21 de outubro de 1997

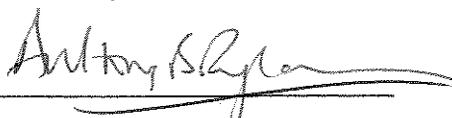
BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

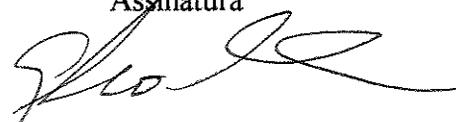
Prof. Dr. Jacques M. E. Vieliard
(Orientador)


Assinatura

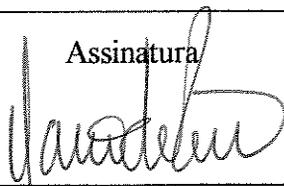
Prof. Dr. Anthony B. Rylands


Assinatura

Prof. Dr. Gustavo G. A. B. Fonseca


Assinatura

Prof. Dr. Mario de Vivo


Assinatura

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva


Assinatura

SUPLENTES:

Dr. Francisco Dyonisio Mendes

Assinatura

Prof. Dr. Keith S. Brown Junior

Assinatura

Álvaro Aguirre, Augusto Ruschi, Philip Hershkovitz,
três nomes, três histórias, três homens diferentes,
mas que têm muito em comum.
Três vidas inteiras dedicadas à natureza.
Símbolos de uma geração que se vai,
que pensa e age diferente da nossa,
mas que construiu as bases sólidas para o nosso trabalho,
para o estudo e conservação da biodiversidade neotropical.
À memória desses ilustres naturalistas e à sua geração,
dedico esta Tese.

*Ha tambem uns pequeninos pela costa,
de duas castas pouco maiores que dóninhas,
a que commumente chamão sagois, covem a saber,
ha uns louros, e outros pardos: os louros tem um cabello muito fino,
e na semelhança do vulto e feição do corpo quasi se querem parecer com leão: são muito
formosos e nam os ha sinam no Rio de Janeiro. Os pardos se achão dali para o norte
em todas as mais capitancias. Tambem são muito aprazíveis, mas nam tam alegres à
vista como estes. E assim huns como outros são tam mimosos e delicados
de sua natureza, que como os tiram da patria e os embarcam pera este
Reino tanto que chegam a outros ares mais frios quasi
todos morrem no mar, e nam escapa sinam algum
de grande maravilha.*

(História da Província Santa Cruz - Pero de Magalhães Gandavo, 1576)

AGRADECIMENTOS

Creio que, dentre todas as seções de uma tese, a única em que o autor realmente tem liberdade para escrever o que quiser é nos agradecimentos. Portanto, me permitirei uma certa informalidade, já que em todo o restante, tenho que manter a formalidade, rigorosamente vigiada por meia dúzia de criteriosos e exigentes doutores.

Agradecer ao orientador, muitas vezes é mera praxe. Não no meu caso. Jacques Viellard acompanhou interessado o desenvolvimento deste trabalho, colocou à minha disposição toda a estrutura ao seu alcance e contribuiu significativamente com sua experiência e formação em bioacústica e biogeografia. Devo admitir que parte fundamental da tese foi idealizada nas conversas com o Jacques, sob o patrocínio da Antarctica®.

Anthony Rylands foi um co-orientador que, apesar da distância geográfica, teve uma grande participação no desenvolvimento deste estudo. Não sei onde ele pegou aquele sotaque britânico, mas trata-se de um dos mais importantes primatólogos brasileiros, cujo exemplo tem sido um estímulo ao meu trabalho com os saguis.

Um terceiro, mas não menos importante nome a quem devo agradecer, é Keith Brown Júnior. Embora ele não deva concordar com a informalidade desta redação (nem com certas conclusões da Tese), devo destacar que meus contatos com Keith Brown no campo, na sala de aula e em conversas informais foram momentos de aprendizagem, devido ao seu profundo conhecimento das florestas brasileiras e biogeografia, que me forneceram importantes referenciais ao longo do desenvolvimento deste trabalho.

Quero agradecer, também, aos demais membros da banca examinadora, destacando a boa vontade dos Professores Gustavo Fonseca, Mario de Vivo, Wesley Silva e Francisco Dionísio Mendes, por aceitarem participar da banca, gastando parte de seus preciosos tempos com minhas divagações primatológicas. Certamente após suas críticas, divagarei menos e concluirei mais.

Durante grande parte deste estudo, contei com o apoio e incentivo do amigo José Tabacow. Quando Diretor do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, Tabacow incentivou minha saída para o Doutorado, e sempre fez o possível para que eu tivesse o necessário para conduzir minhas pesquisas e realizar a minha tese.

Paulo De Marco (com D maiúsculo), filho do Petrere, tem dado suporte estatístico a inúmeras teses “paridas” na Unicamp. Mas no meu caso, não foi apenas uma consultoria estatística. Paulo gastou grande parte de seu escasso tempo me ajudando a encontrar as formas mais adequadas para analisar os assobios dos saguis. Depois de pronto, tudo parece muito simples: apenas algumas

“ANOVAS” e um ou outro teste de Tukey. Mas o segredo está, justamente, em apresentar coisas complexas, como estruturas vocais, de forma simples. Sem o Paulo, seria bem mais complicado.

Pacheco, vulgo Ricardo Bonfim Machado, um dos mais ecléticos biólogos brasileiros, deu uma pincelada fundamental na Tese. Seu domínio de SIG's e programas gráficos permitiu que déssemos um toque de cor a uma coisa tão fria e cinza como as coordenadas geográficas. Além disso, sua ajuda permitiu o cruzamento das áreas de distribuição das espécies com os tipos de vegetação, abrindo um campo muito interessante de pesquisa nesta área.

Dwain Santee forneceu gravações de *C. jacchus* que foram fundamentais para complementar minhas análises. Devo-lhe um sincero agradecimento, especialmente por ter me enviado, gentilmente, material inédito de suas pesquisas.

A gravação dos saguis em cativeiro contou com o apoio de algumas instituições e pessoas, a quem sou muito grato. Devo destacar Coimbra Filho, Pissinatti e equipe, do Centro de Primatologia do Rio de Janeiro, Carmen Alonso e equipe, do criadouro da UFPB, Maria Emília Yamamoto e equipe, da UFRN, e o criadouro particular de Roberto Siqueira Carneiro, em Recife.

O trabalho de campo contou com a colaboração de um grande número de instituições e pessoas, sendo impraticável agradecer nominalmente a todas. Entretanto, devo mencionar algumas, por sua participação direta: Braz Cosenza (Carangola), Fabiano R. de Melo (Viçosa), Steve Ferrari e Vânia Diego (Estação Biológica de Caratinga), Edson Valpassos (Parque Estadual de Pedra Azul), Renato de Jesus (Reserva Florestal de Linhares - CVRD), Bernardo F. A. Brito, Cristina Alves (IESB) e Sílvia (Parque Ecológico de Americana). Também contei com o apoio das equipes e responsáveis pela Reserva Biológica Augusto Ruschi, Reserva Biológica de Duas Bocas, Estação Experimental Lemos Maia, Fazenda Campininha, Fazenda Barreiro Rico e Champion Papel e Celulose.

Só não desisti da tese durante a digitação dos infundáveis valores dos parâmetros vocais por causa da colaboração de Elisa, Cláudia e Saulo (respectivamente filha, esposa e sobrinho), que conseguiram decifrar parte dos hieróglifos e ditá-los para mim.

Alfredo Langguth, João Alves (não se trata do deputado anão), Stella Franco e Patrícia Guedes colaboram nas minhas pesquisas no Museu Nacional. Cazuzza, vulgo José Silva Júnior, forneceu importantes dados e, juntamene com Andréa Nunes, colaboraram durante minha visita ao Museu Goeldi.

Fábio Olmos, Marcos Da Ré, Ilmar B. Santos, Nick Mundy, André Hirsch e Luiz Paulo Pinto forneceram importantes informações.

Karen Strier, Steve Ferrari e Adriano Chiarello me ajudaram a encontrar artigos ausentes das bibliotecas brasileiras. Karen também leu os manuscritos, me deu valiosas sugestões e revisou o Abstract.

Marcelo Alves, o Hans Donner capixaba, deu um toque especial ao trabalho, ajudando na elaboração da capa e na edição de algumas figuras.

Russell Mittermeier, Carmen Alonso, André Alves e Michel Batista cederam, gentilmente, as fotos dos saguis.

O Museu de Biologia Prof. Mello Leitão/IPHAN me deu o apoio imprescindível nestes últimos dez anos, sem o qual certamente este trabalho não seria desenvolvido. Marlon, Rose, Hélio, Marilande, Gildo, Sabrina, Cíntia, Angela e demais colegas do Museu, permitiram, com seus esforços, que eu dedicasse parte do meu tempo à preparação desta Tese.

A UNICAMP, particularmente o Departamento de Zoologia, o Instituto de Biologia, a Biblioteca do IB e o Bandeirão me acolheram e permitiram o desenvolvimento deste Doutorado. A Fundação MB/FUNCAMP contribuiu financeiramente com parte do trabalho de campo. A bolsa da CAPES foi muito bem vinda no período em que tive que enfrentar o alto custo de vida campineiro.

O meu velho e surrado 386 resistiu heroicamente a esta Tese, inclusive aos vírus que recebeu, até que tentei “rodar” um dos mapas coloridos...

Uma participação indireta, mas fundamental nestes anos em que estive neste curso de doutorado foi de meus sempre prestativos e acolhedores pais, Sergero e Laurene.

Maria Luisa Silva, a Malu, e Marcelo Passamani deram uma força importante na reta final.

Elisa não ajudou apenas durante a digitação dos dados. Sempre perguntando “quem é o doido que vai ler esta tese”, ela me estimulou com sua alegria e vitalidade infantil (agora juvenil).

Mas, afinal, como agradecer a Cláudia sem dizer, como de praxe, “agradeço à minha esposa pela paciência, compreensão, resignação, devoção, abstinência ...” e coisas entediadas do gênero? Ah, já sei: Cláudia, eu te amo!

A todas as pessoas e instituições aqui citadas e aquelas não citadas que se acharem merecedoras os meus mais fraternos e cordiais agradecimentos. Em outras palavras: valeu, galera!

SUMÁRIO

ÍNDICE DE TABELAS	IX
ÍNDICE DE FIGURAS	X
RESUMO	XII
ABSTRACT	XIV
INTRODUÇÃO GERAL	1
CAPÍTULO 1. Taxonomia de <i>Callithrix</i> do grupo <i>jacchus</i>	4
1.1. Introdução	4
1.2. Descrição das espécies	6
1.3. Variação morfológica no grupo <i>jacchus</i>	10
a) Variação da pelagem	10
b) Variação craniométrica e odontométrica	12
1.4. Aspectos genéticos	13
1.5. Híbridação	14
1.6. A validade da forma <i>kuhlii</i>	15
1.7. As formas <i>aurita</i> e <i>flaviceps</i>	16
1.8. Padrões filogenéticos	18
1.9. Hipóteses evolutivas	21
a) A hipótese de Hershkovitz (1977)	21
b) A hipótese de Kinzey (1982)	21
c) A hipótese de Rylands <i>et al.</i> (1996)	22
d) A hipótese de Marroig (1995)	23
e) A hipótese de Barroso <i>et al.</i> (in prep.)	24
f) Uma hipótese para o grupo <i>jacchus</i>	24

CAPÍTULO 2. Padrões biogeográficos em <i>Callithrix</i> do grupo <i>jacchus</i>	28
2.1. Introdução	28
2.2. Metodologia	30
a) Procedimentos gerais	30
b) Classificação fitogeográfica utilizada	31
2.3. Resultados	35
a) Localidades de ocorrências duvidosas	35
b) Distribuição do grupo <i>jacchus</i>	36
c) Hibridação na natureza	48
d) Interferência antrópica na distribuição das espécies	50
2.4. Discussão	52
a) Distribuição geográfica do grupo <i>jacchus</i>	52
b) Distribuição das espécies	52
c) Os limites biogeográficos	57
d) Hibridação na natureza	59
e) Interferência antrópica na distribuição das espécies	62
CAPÍTULO 3. Padrões vocais em <i>Callithrix</i> do grupo <i>jacchus</i>	66
3.1. Introdução	66
a) Comunicação animal	66
b) Comunicação acústica	66
c) Funções da comunicação vocal	67
d) Herança genética e aprendizagem vocal	68
e) O canto em Primates	70
f) Vocalizações de Callitrichidae	71
g) Diferenças sexuais nas vocalizações	73
h) Vocalizações de <i>Callithrix</i>	74
i) As questões deste estudo	76
3.2. Metodologia	76
a) Áreas de estudo	76
b) Atração dos saguis	79
c) Gravação	79
d) Edição das fitas	80
e) Análise sonográfica	80
f) Descrição do canto	82

g) Comparação entre as notas do canto	82
h) Comparação interespecífica	82
i) Comparação entre cativo e campo	83
j) Vocalizações de híbridos	83
k) <i>C. flaviceps</i> sem contato acústico com a espécie	84
3.3. Resultados	85
a) Comportamento vocal	85
b) A estrutura geral dos cantos	86
c) O número de notas por canto	93
d) A duração dos cantos	96
e) Os parâmetros de frequência dos cantos	96
f) Comparação entre as três primeiras notas dos cantos	100
g) As diferenças embutidas na Nota 1	106
h) Diferenças entre cativo e campo	110
i) Vocalizações de híbridos	112
j) <i>C. flaviceps</i> sem contato acústico com a espécie	114
k) Síntese das diferenças entre as espécies	115
3.4. Discussão	116
a) Comportamento vocal	116
b) Estrutura geral dos cantos	117
c) Divisão em subgrupos	121
d) Diferenciação das espécies	121
e) Estrutura vocal e filogenia	123
f) Diferenças entre campo e cativo	129
g) Canto de híbridos	129
h) Herança genética ou aprendizagem?	130
CONCLUSÕES	132
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	134
ANEXO - Localidades de ocorrência de <i>Callithrix</i> do grupo <i>jacchus</i> (Gazetteer)	144

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Proporção da área de distribuição das espécies de <i>Callithrix</i> do grupo <i>jacchus</i> , coberta por cada tipo de formação fitoecológica	40
Tabela 2. Localidades em que foram obtidas gravações de cantos utilizadas neste estudo	77
Tabela 3. Criadouros onde foram gravadas vocalizações de <i>Callithrix</i>	78
Tabela 4. Número de cantos analisados por espécie de <i>Callithrix</i>	78
Tabela 5. Número médio de notas por canto em espécies de <i>Callithrix</i> e semelhança entre elas de acordo com teste de Tukey	93
Tabela 6. Regressão entre número de notas versus duração da Nota 1 em <i>Callithrix</i>	107
Tabela 7. Valores dos parâmetros da Nota 1 para as espécies de <i>Callithrix</i>	109
Tabela 8. Análise de variância dos parâmetros das vocalizações de <i>Callithrix</i> no campo e em cativeiro	111
Tabela 9. Médias dos intervalos entre as notas 1 e 2 e das modulações de frequência da Nota 1 de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> e de três grupos de híbridos entre estas espécies	113
Tabela 10. Médias dos parâmetros da primeira nota do canto de <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> e de híbrido entre estas espécies	113
Tabela 11. Parâmetros vocais de <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. flaviceps</i> e de espécime de <i>C. flaviceps</i> criado sem contato acústico com sua espécie	114

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Callithrix aurita</i>	7
Figura 2. <i>Callithrix flaviceps</i>	7
Figura 3. <i>Callithrix geoffroyi</i>	8
Figura 4. <i>Callithrix jacchus</i>	8
Figura 5. <i>Callithrix kuhlii</i>	9
Figura 6. <i>Callithrix penicillata</i>	9
Figura 7. Filogenia das espécies de <i>Callithrix</i> do grupo <i>jacchus</i> adotada neste estudo, modificada de Natori (1994).	20
Figura 8. Principais regiões fitoecológicas brasileiras e distribuição das espécies de <i>Callithrix</i> do grupo <i>jacchus</i>	39
Figura 9. Localidades confirmadas de ocorrência de <i>C. aurita</i> e <i>C. flaviceps</i>	41
Figura 10. Localidades confirmadas de ocorrência de <i>C. geoffroyi</i> e <i>C. kuhlii</i>	42
Figura 11. Localidades confirmadas de ocorrência de <i>C. jacchus</i> e <i>C. penicillata</i>	43
Figura 12. Localidades confirmadas de ocorrência de híbridos de <i>Callithrix</i>	44
Figura 13. Distribuição geográfica estimada de <i>Callithrix</i> do grupo <i>jacchus</i>	45
Figura 14. Representação gráfica de duas notas do canto de <i>Callithrix</i> , mostrando os parâmetros medidos em cada nota	81
Figura 15. Sonogramas de dois cantos de <i>C. aurita</i>	87
Figura 16. Sonogramas de dois cantos de <i>C. flaviceps</i>	88
Figura 17. Sonogramas de dois cantos de <i>C. geoffroyi</i>	89
Figura 18. Sonogramas de dois cantos de <i>C. jacchus</i>	90
Figura 19. Sonogramas de dois cantos de <i>C. kuhlii</i>	91

Figura 20. Sonogramas de dois cantos de <i>C. penicillata</i>	92
Figura 21. Números médios de notas nos cantos de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	94
Figura 22. distribuição de frequências por número de notas por canto de <i>Callithrix</i>	95
Figura 23. Duração média dos cantos de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	97
Figura 24. Médias dos somatórios das notas e médias dos somatórios dos intervalos entre notas nos cantos de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	97
Figura 25. Médias das frequências mínimas dos cantos de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	98
Figura 26. Médias das frequências máximas dos cantos de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	98
Figura 27. Médias das amplitudes de frequência dos cantos de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	99
Figura 28. Médias das durações das três primeiras notas do canto de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	101
Figura 29. Médias dos intervalos entre as quatro primeiras notas do canto de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	102
Figura 30. Médias das frequências iniciais das três primeiras notas do canto de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	103
Figura 31. Médias das frequências médias das três primeiras notas do canto de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	104
Figura 32. Médias das modulações de frequência das três primeiras notas do canto de <i>C. aurita</i> , <i>C. flaviceps</i> , <i>C. geoffroyi</i> , <i>C. jacchus</i> , <i>C. kuhlii</i> e <i>C. penicillata</i>	105

RESUMO

O presente estudo apresenta uma revisão dos dados disponíveis na literatura dos últimos 20 anos sobre taxonomia de *Callithrix* do grupo *jacchus*, discutindo a validade dos seguintes *taxa* e as relações filogenéticas entre eles: *aurita*, *flaviceps*, *geoffroyi*, *jacchus*, *kuhlii* e *penicillata*. Reunindo informações dispersas na literatura e novos dados de campo, é apresentada uma listagem atualizada de localidades de ocorrência destes *taxa*. Sobrepondo-se estas localidades a um mapa das principais regiões fitoecológicas brasileiras, estima-se o tamanho da área de distribuição de cada *taxon*, suas afinidades às formações vegetais e seu padrão de distribuição.

As evidências disponíveis sugerem que os seis *taxa* de *Callithrix* estudados são espécies válidas, pois tratam-se de entidades discretas, diferenciáveis morfológica e geograficamente. As variações encontradas dentro de cada *taxon* parecem predominantemente relacionadas a polimorfismos populacionais. Com base em caracteres morfológicos, genéticos, biogeográficos e vocais pode-se subdividir o grupo *jacchus* em dois subgrupos monofiléticos: *aurita* (*aurita* e *flaviceps*) e *jacchus* (*geoffroyi*, *jacchus*, *kuhlii* e *penicillata*).

Os *taxa* de *Callithrix* do grupo *jacchus* são tipicamente parapátricos, em geral sucedendo-se geograficamente em zonas de transições fitoecológicas, onde ocorrem hibridações. As zonas de hibridação aparentemente são estreitas, sugerindo a existência de mecanismos que restringem o fluxo gênico entre os *taxa*. A distribuição geográfica dos *taxa* *aurita*, *flaviceps*, *geoffroyi* e *kuhlii* restringem-se, basicamente, à região da mata atlântica. Na região dos cerrados predomina *penicillata* e na caatinga predomina *jacchus*. Este último também habita a mata atlântica nordestina. O único *taxon* do grupo *jacchus* que não ocorre, naturalmente, na mata atlântica costeira parece ser *penicillata*.

Foram gravadas vocalizações de longo alcance (canto) de *Callithrix* do grupo *jacchus* em seu ambiente natural, com a finalidade de comparar os padrões vocais dos seis *taxa*, em busca de caracteres capazes de diferenciá-los. As vocalizações foram analisadas em sonógrafo digital e tratadas estatisticamente através de análises de variância.

As análises sonoras demonstraram que cada um dos seis *taxa* pode ser diferenciado com base na estrutura dos seus cantos, principalmente utilizando-se a primeira nota, ou sílaba. As vocalizações apoiam a divisão do grupo *jacchus* em dois subgrupos (*aurita* e *jacchus*). Dentro de cada subgrupo há parâmetros relacionados à duração e frequência das notas capazes

de diferenciar todos os *taxa*. As diferenças nos parâmetros acústicos entre os *taxa* do subgrupo *jacchus* não estão claramente relacionadas às supostas distâncias filogenéticas inferidas com base em dados morfológicos. É possível que essas diferenças tenham relação com a história de contato biogeográfico entre esses *taxa*, sendo reforçadas como mecanismos de reconhecimento populacional e isolamento reprodutivo. As vocalizações de híbridos e vocalizações de um espécime criado sem contato acústico com seu próprio *taxon* sugerem que há um forte componente genético na estrutura dos sinais de comunicação sonora de *Callithrix*.

Os resultados deste estudo indicam que a vocalização é um caráter comportamental que pode ser usado para suplementar técnicas tradicionais de taxonomia de Callithrichidae, mas deve ser usada com cautela no tratamento de filogenias.

ABSTRACT

Biogeographic and vocal patterns of *Callithrix jacchus* group (Primates: Callitrichidae).

This study presents a revision of the taxonomic data for marmosets of the *Callithrix jacchus* group based on publications over the last 20 years, and discusses the validity and phylogeny of the following taxa: *aurita*, *flaviceps*, *geoffroyi*, *jacchus*, *kuhlii*, and *penicillata*. A revised list of localities where these taxa occur is provided on the basis of information derived from the literature along with new field data. The distribution of each taxon, its affinity to different vegetation formations, and the distribution patterns were examined by plotting all localities on a map of Brazilian vegetation types.

The available data indicate that the six *Callithrix* taxa studied are valid species, because they are discrete entities with identifiable morphologies and distinct geographic distributions. The variability within each taxon appears to be related to population polymorphism. On the basis of morphological, genetic, biogeographic, and vocal characters, the *jacchus* group can be separated into two monophyletic subgroups, *aurita* (*aurita* and *flaviceps*) and *jacchus* (*geoffroyi*, *jacchus*, *kuhlii*, and *penicillata*).

The taxa of the *jacchus* group are typically parapatric, generally replacing each other geographically in zones of ecological transition, where hybridization occurs. The hybridization zones appear to be narrow, suggesting the action of mechanisms that limit the flux of genes between populations. The distribution of *aurita*, *flaviceps*, *geoffroyi*, and *kuhlii* are restricted, basically, to the Atlantic Forest region of eastern Brazil. The taxon that predominates in the Cerrado region is *penicillata*, and in the Caatinga region is *jacchus*. The latter also lives in the Northeastern Brazilian Atlantic Forest, and *penicillata* appears to be the only taxon of the *jacchus* group that does not occur naturally in the coastal Atlantic Forest.

The long calls of the six taxa in the *jacchus* group were recorded in the field, and their vocal structures were compared. The acoustic parameters were analyzed with a digital sonograph, and treated statistically using analysis of variance (ANOVA).

The acoustic analysis demonstrated that it is possible to differentiate each taxon on the basis of its long call structure, using principally the first note of the call. The vocal structure corroborates the division of the *jacchus* group into two subgroups (*aurita* and *jacchus*). There

are temporal and frequency parameters within each subgroup that can differentiate all taxa. The acoustic differences between the taxa of the subgroup *jacchus* are not clearly related to the supposed phylogenetic distances based on morphological data. It is possible that the vocal differences are related to the biogeographic history of the taxa in contact zones. Vocal divergence can be a result of selection pressures on the segregation of populations operating as a mechanism of reproductive isolation.

The vocal structure of hybrids and of a specimen reared without acoustic contact with its own taxon suggest a strong genetic role in the structure of vocal communication in *Callithrix*.

This study suggests that vocal signals are characters that can supplement the traditional techniques used in deciphering the taxonomy of Callitrichidae, but must be used with care in phylogenetic applications.

INTRODUÇÃO GERAL

Em relação à de outros continentes, a fauna de Primates da América do Sul caracteriza-se por uma grande riqueza de espécies e subespécies, com um alto grau de endemismo e padrões biogeográficos complexos. Enquanto há espécies com amplas distribuições geográficas, ocupando diferentes biomas, há outras restritas a pequenas regiões entre dois rios próximos, que, por vezes, passam despercebidas. A amplitude do continente, a escassez de coletas e o pequeno número de pesquisadores de campo fazem com que a taxonomia e distribuição geográfica de muitos grupos de Primates e os fenômenos evolutivos a ela associados, sejam muito pouco conhecidos.

Dois tipos de classificação têm sido comumente adotados para os Primates neotropicais, infraordem Platyrrhini. A primeira, proposta por Hershkovitz (1977), reconhece três famílias viventes: Callitrichidae, Callimiconidae e Cebidae. A segunda, proposta por Rosenberger (1981) e apoiada por Schneider *et al.* (1993), reconhece duas famílias viventes: Cebidae e Atelidae. Na classificação de Hershkovitz (1977), a família Callitrichidae possui quatro gêneros: *Cebuella*, *Callithrix*, *Saguinus* e *Leontopithecus* e o gênero *Callimico* é colocado em família à parte. De acordo com Rosenberger (1981), a família Cebidae subdivide-se nas subfamílias Cebinae e Callitrichinae, esta última com os gêneros *Callithrix* (incluindo *Cebuella*), *Leontopithecus*, *Saguinus* e *Callimico*.

Segundo Hershkovitz (1977) a inclusão de *Cebuella* no gênero *Callithrix* não tem sustentação, mas dados recentes de citogenética e biologia molecular tem evidenciado a grande proximidade filogenética entre *Callithrix* e *Cebuella*, compatível com seu tratamento como gênero único (*vide* Sampaio *et al.*, 1996; Tagliaro *et al.*, 1997).

Callitrichidae (*sensu* Hershkovitz, 1977) é a maior família em número de espécies e subespécies de Primates neotropicais, cuja taxonomia e distribuições geográficas em geral são conhecidas com base em um número restrito de espécimes depositados em museus. O trabalho de Hershkovitz (1977) deu uma imensa contribuição ao estudo desses Primates e diminuiu a confusão taxonômica e biogeográfica que havia, mas teve que se restringir ao escasso material depositado em coleções científicas e às informações disponíveis na literatura há 20 anos atrás.

O gênero *Callithrix* Erxleben, 1777, independente da inclusão de *Cebuella*, é o de mais ampla distribuição geográfica entre os Callitrichidae, ocorrendo ao sul do rio Amazonas e leste do rio Madeira até o nordeste e leste do Brasil, desde o Maranhão até São Paulo, incluindo grande parte do Brasil Central e regiões adjacentes da Bolívia e Paraguai (Hershkovitz, 1977; Vivo, 1991).

Tem sido consensualmente dividido em dois grupos de espécies supostamente monofiléticos, o grupo *argentata* e o grupo *jacchus*, que ocupam, respectivamente, parte da bacia Amazônica e da bacia do Rio Paraguai, e o centro e leste do Brasil (*vide* Hershkovitz, 1977; Kinzey, 1982; Vivo, 1991).

De acordo com Hershkovitz (1977), que tratou *Cebuella* como gênero à parte, todos os saguis do gênero *Callithrix* são aproximadamente do mesmo tamanho. Na classificação de Rosenberger (1992) de zonas adaptativas dos Primates neotropicais, em termos de morfologia funcional da dentição, dieta, tamanho do corpo e locomoção, *Callithrix* é um pequeno explorador de copa e subcopa, com uma dieta essencialmente faunívora-frugívora, mas com gomas suplementando ou substituindo os frutos quando escassos, principalmente em *C. jacchus* e *C. penicillata* (Rylands *et al.*, 1996a).

A área de distribuição de *Callithrix* abrange a maior parte dos principais tipos de vegetação que ocorrem no Brasil tropical, Bolívia e Paraguai: floresta pluvial perenifolia amazônica e atlântica, floresta semidecidual com alta proporção de espécies perenifolias do leste do Brasil, florestas decíduais do nordeste da Bolívia e Chaco Paraguaio, o complexo de vegetação do Pantanal, cerrados e caatinga, sugerindo uma grande plasticidade ecológica (Vivo, 1991).

Apesar das criteriosas revisões de Hershkovitz (1977) e de Vivo (1991), a taxonomia e biogeografia de *Callithrix* permaneceram com muitas questões em aberto, inclusive com uma polêmica em torno do *status* taxonômico de várias formas.

Os *Callithrix* do centro e leste do Brasil, popularmente conhecidos por micos, saguis, saúis ou soíns, foram tratados como grupo *jacchus* inicialmente por Hershkovitz (1966), que posteriormente passou a considerá-los membros de uma única espécie politépica, baseado nos registros de distribuição geográfica e suposta intergradação na coloração da pelagem (Hershkovitz, 1977).

O grupo *jacchus* ocorre no leste do Brasil, dos estados do Maranhão e Ceará para o sul, passando pelas florestas costeiras e florestas de galeria do planalto central, até o rio Tietê e o ângulo formado pelo alto rio Paranapanema e ribeirão do Iguape, no sul do Estado de São Paulo e para o oeste pelo Estado de Goiás, até o rio Araguaia. A maior parte da região de ocorrência do grupo *jacchus* passou por uma intensiva colonização antrópica e foi muito mais explorada cientificamente que a região de ocorrência do grupo *argentata*. Mesmo assim, ainda existe uma razoável polêmica sobre o número de *taxa* válidos do grupo *jacchus*, isto é, o número de entidades morfologicamente discretas e geograficamente definidas, como sobre a validade específica de cada *taxon* (*vide* Hershkovitz, 1977; Mittermeier e Coimbra-Filho, 1981; Vivo, 1991; Rylands *et al.*, 1993).

Existem algumas questões teóricas e metodológicas envolvidas na polêmica do que é ou não espécie válida, mas a insuficiência de informações sobre distribuição geográfica, polimorfismo e zonas de hibridação tem sido o principal fator limitante na tomada de decisões. Uma evidência do pouco conhecimento desse grupo é a recente descrição de duas novas espécies amazônicas (*vide* Ferrari e Lopes, 1991; Mittermeier *et al.*, 1992) e a provável existência de espécies ainda não descritas (J. Silva Júnior, com. pess.). A maioria dos *taxa* do gênero *Callithrix* é distinguida por características de pelagem e coloração, como presença ou ausência de tufos auriculares, coloração e disposição dos pêlos dos tufos, anelacão caudal, e presença ou ausência de manchas coloridas (*vide* Hershkovitz, 1977; Vivo, 1991).

O sagui do nordeste, *Callithrix jacchus*, foi introduzido na Europa como animal de estimação mais que dois séculos antes de Linnaeus tê-lo batizado em 1758. Os saguis visitam plantações e jardins à procura de alimento e são, ou foram, abundantes em pomares e jardins e chácaras, ao redor de vilas e, mesmo, em grandes cidades como São Paulo, Rio de Janeiro e Salvador (Hershkovitz, 1977). Por serem frequentemente adquiridos como animais de estimação, os saguis tem sido transportados para fora de suas áreas de distribuição geográfica e introduzidos em diversas localidades onde originalmente não habitavam. Este fluxo tem sido mais frequente do nordeste e centroeste do Brasil para o sudeste, envolvendo, principalmente, *C. jacchus* e *C. penicillata* (*vide* Mittermeier *et al.*, 1982).

De um modo geral os saguis do gênero *Callithrix* são ecologicamente flexíveis e adaptam-se bem, ou até preferem, matas degradadas, com altas densidades de lianas e árvores de sucessão secundária (Ferrari e Mendes, 1991; Rylands e Faria, 1993). Entretanto, como os demais Primates neotropicais, dependem de florestas nativas para sobreviverem e têm sido ameaçados pelo avançado processo de desmatamento e outras interferências antrópicas na vegetação nativa do centro e leste do Brasil (Rylands *et al.*, 1993).

O presente estudo tem por objetivo revisar as informações disponíveis que possam ajudar na compreensão da taxonomia e biogeografia de *Callithrix* do grupo *jacchus*, reunindo dados dispersos na literatura sobre morfologia e genética e acrescentando informações inéditas sobre distribuição geográfica. Por outro lado, é apresentado um estudo comparativo dos padrões vocais de cada *taxon* desse grupo, acrescentando pela primeira vez de uma forma sistemática, um caráter comportamental na discussão da taxonomia de *Callithrix*.

CAPÍTULO 1

TAXONOMIA DE *CALLITHRIX* DO GRUPO *JACCHUS*

1.1. INTRODUÇÃO

Desde o trabalho de Avila-Pires (1969), a taxonomia de *Callithrix* tem sido discutida por vários autores, com destaque às revisões de Coimbra-Filho e Mittermeier (1973) Hershkovitz (1975; 1977) e Vivo (1991). Há um consenso quanto à subdivisão do gênero em dois grupos de espécies (*argentata* e *jacchus*), com base em morfologia, genética e distribuição geográfica, embora haja evidências morfológicas e genéticas sugerindo que *Cebuella* também deve ser tratado como *Callithrix* (*vide* Rosenberger, 1981; Sampaio *et al.*, 1996; Tagliaro *et al.*, 1997).

O grupo *jacchus*, que abrange formas que ocorrem no centro e leste do Brasil, tem sido objeto de certa polêmica, especialmente a partir das publicações de Hershkovitz (1975, 1977) que reconhece cinco formas distintas, mas as agrupa numa única espécie, posição que foi seguida por Kinzey (1982), que não tem sido aceita por outros autores (*vide* Mittermeier e Coimbra-Filho, 1981; Vivo, 1991; Rylands *et al.*, 1993). Além da dificuldade que esta indefinição acarreta para o crescente número de pesquisadores que têm estudado o gênero, o estudo da evolução dos saguis e sua relação com a história dos ambientes onde vivem só pode ser feito dentro de uma base taxonômica sólida (Vivo, 1991).

Não há dúvida de que o estudo biogeográfico e taxonômico do gênero *Callithrix* teve um grande avanço com os trabalhos de Hershkovitz (1975; 1977) e Vivo (1991), que envolveram minuciosas análises de espécimes de museus e uma revisão bibliográfica exaustiva. Entretanto, há divergências explícitas entre estes taxonomistas quanto ao *status* específico das formas do grupo *jacchus*, que precisam ser rediscutidas com base em novas evidências que têm surgido na literatura.

Mittermeier e Coimbra-Filho (1981) consideraram que havia argumentos razoáveis tanto para considerar os membros do grupo *jacchus* como um agrupamento de espécies próximas, como para considerá-los como uma única superespécie, altamente variável, com subespécies claramente definidas. No entanto, estes autores preferiram considerar que havia

cinco ou seis espécies separadas, mas intimamente relacionadas, por entenderem que este arranjo expressa melhor a distinção morfológica, ecológica e comportamental que existe entre os membros deste grupo.

Vivo (1991), por não encontrar evidências de intergradação que envolvessem *C. aurita*, *C. flaviceps* e *C. geoffroyi* e por considerar estreita a faixa de intergradação entre *C. jacchus* e *C. penicillata* descrita por Alonso *et al.* (1987), preferiu manter o tratamento destas cinco formas como espécies válidas. Além disto, não encontrou evidências que justificassem a subdivisão destas espécies em subespécies.

Além da polêmica em torno do *status* taxonômico das cinco formas já referidas, há uma controvérsia quanto à validade de uma sexta forma, *kuhlii*. Hershkovitz (1977) afirma que os espécimes reportados por Wied-Neuwied (1826) e batizados de *kuhlii*, procedentes da localidade de Belmonte no sul do Estado da Bahia, são intergradantes entre *C. penicillata* e *C. geoffroyi*. Para Hershkovitz, *C. penicillata* ocorreria do Recôncavo Baiano para sul, pelo litoral, formando uma ampla zona de hibridação com *C. geoffroyi* até o norte do Estado do Espírito Santo. As faces mais claras dos exemplares coletados nas localidades de Itabuna e Ilhéus, Bahia, seria uma evidência clara de hibridação com *C. geoffroyi*, sendo um dos principais argumentos usados por este autor para tratar as formas de *Callithrix* do leste do Brasil como subespécies.

Mittermeier e Coimbra-Filho (1981) não aceitaram os argumentos de Hershkovitz e afirmam que *kuhlii* é uma forma válida e que possivelmente trata-se de uma espécie, o que posteriormente Coimbra-Filho (1990) reafirma. Entretanto, Vivo (1991) não reconheceu a validade da forma *kuhlii*, acreditando que as séries coletadas entre o Rio de Contas e o Rio Pardo, no sudeste da Bahia, representavam populações de *C. penicillata* com pelagem um pouco mais escura. Este autor considerou que a única diferença importante, embora não consistente, dos espécimes do sudeste da Bahia para espécimes também mais escuros do centro do Estado de Minas Gerais é a coloração da face mais clara, que ele entendeu não ser suficiente para o reconhecimento da validade do *taxon*.

Mais recentemente, Coimbra-Filho (1984; 1990; 1991) apresenta argumentos a favor do tratamento das formas *aurita* e *flaviceps* como subespécies. Segundo o autor, suas observações de animais em cativeiro e experimentos de hibridação sugerem que *aurita* e *flaviceps* são, filogeneticamente, próximas o suficiente para serem tratadas como espécie única.

O presente capítulo procura organizar as informações sobre a taxonomia de *Callithrix* do grupo *jacchus*, reunindo as evidências disponíveis na literatura e discutindo seu significado, com vista a responder às seguintes questões: (1) os dados morfológicos, genéticos e biogeográficos sugerem a existência de quantos formas de *Callithrix* do grupo *jacchus*? (2) há evidências consistentes para o tratamento dessas formas como espécies distintas?

1.2. DESCRIÇÃO DAS ESPÉCIES

Uma descrição detalhada do gênero *Callithrix* e do grupo *jacchus* é encontrada em Hershkovitz (1977). As cinco formas do grupo *jacchus* consideradas subespécies por Hershkovitz (1977) e espécies por Vivo (1991) são descritas detalhadamente por estes autores. A seguir apresento as características diagnósticas de cada uma destas formas de acordo com Vivo (1991). A forma *kuhlii*, não reconhecida por este autor, é apresentada com base em sua descrição sobre as séries do sudeste da Bahia, a descrição de Rylands (1989) e minhas próprias observações:

Callithrix aurita (Humboldt, 1812)

Tufos auriculares brancos a amarelados, presentes; crista mediana de pelos curtos e eriçados presente no vértice; coloração geral do corpo negra, mais ou menos pontilhado de vermelho; dorso não estriado; cauda anelada (Figura 1).

Callithrix flaviceps (Thomas, 1903)

Tufos auriculares presentes, branco-amarelados e curtos, originando-se da face interna dos pavilhões auditivos; vértice com crista mediana de pelos curtos e eriçados; coloração geral do corpo cinza-acastanhado-claro; porção posterior do dorso apresentando padrão estriado de coloração; cauda anelada (Figura 2).

Callithrix geoffroyi (Humboldt, 1812)

Tufos pré-auriculares, negros, presentes; face, testa, metade anterior do vértice e garganta inteiramente brancos; dorso apresentando padrão estriado de coloração; cauda anelada (Figura 3).

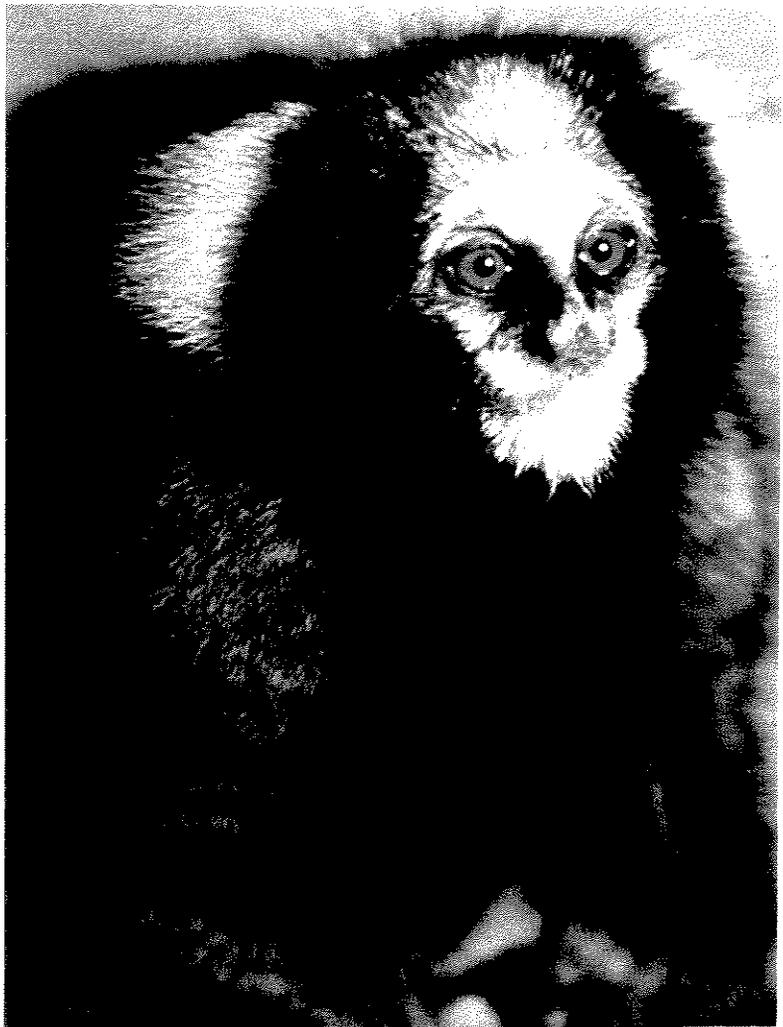


Figura 1. *Callithrix aurita*
(foto: Russell Mittermeier).



Figura 2. *Callithrix flaviceps* (foto: Michel Batista)



Figura 3. *Callithrix geoffroyi* (foto: André Alves).



Figura 4. *Callithrix jacchus* (foto: Carmen Alonso)



Figura 5. *Callithrix kuhlii* (foto: Russell Mittermeier).

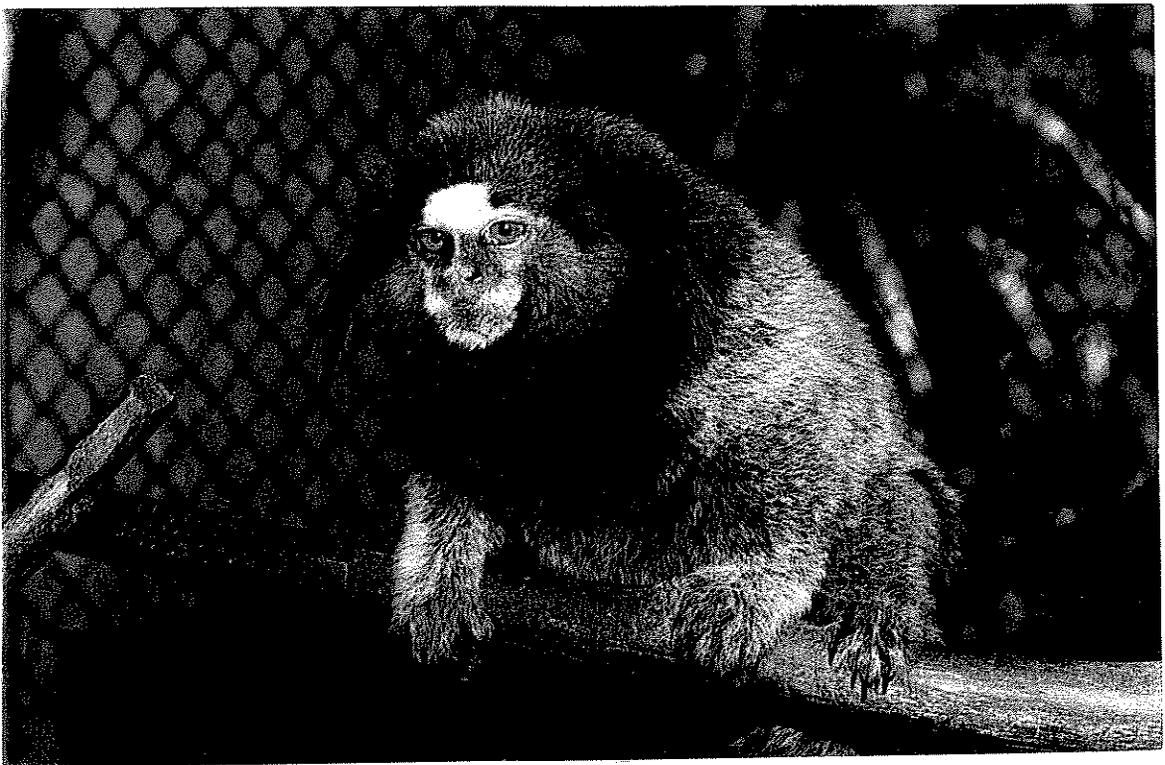


Figura 6. *Callithrix penicillata* (foto: Carmen Alonso).

Callithrix jacchus (Linnaeus, 1758)

Tufos circum-auriculares brancos presentes; mancha branca mediana presente na testa; manto distinto; terço posterior do dorso apresentando padrão estriado de coloração; ventre castanho-escuro-agrisalhado; cauda anelada, anéis cinza-claro estreitos e anéis negros agrisalhados mais largos (Figura 4).

Callithrix kuhlii (Herskovitz, 1977)

Tufos pré-auriculares, negros, presentes; mancha branca mediana presente na testa; face, metade anterior do vértice e região mentoniana cinza-claro a castanho claro; dorso apresentando padrão estriado de coloração; mãos e pés negros; pernas alaranjadas; cauda anelada (Figura 5).

Callithrix penicillata (Humboldt, 1812)

Tufos pré-auriculares presentes, de cor negra, longos; mancha branca mediana presente na testa; lados da face, região mentoniana e porção anterior do vértice castanho a cinza claro acastanhado; porção posterior do dorso apresentando padrão estriado de coloração; cauda anelada (Figura 6).

1.3. VARIAÇÃO MORFOLÓGICA NO GRUPO *JACCHUS*

a) Variação da pelagem

Os principais argumentos de Herskovitz (1977) para o reconhecimento de apenas uma espécie de *Callithrix* do grupo *jacchus* é de que a variação da pelagem em cada *taxon* demonstra a existência de clinas compatíveis com o *status* de subespécie. Herskovitz (1977), por exemplo, argumenta que as supostas subespécies de *C. aurita* e *C. penicillata* citadas na literatura, na verdade expressam uma variação clinal destes *taxa*, enfatizando que as formas mais claras de *C. aurita* demonstram a intergradação com *C. flaviceps* e que as diferenças de *C. penicillata* do sul do Estado da Bahia são reflexos da hibridação com *C. geoffroyi*.

Herskovitz (1977) reconhece cinco formas de *Callithrix* do grupo *jacchus*, bem definidas, exceto em áreas onde há intergradação, como no sul da Bahia, norte do Espírito

Santo, Rio de Janeiro e Minas Gerais. Segundo este autor, as populações intergradantes receberam nomes como *caelestis* Miranda Ribeiro, *jordani* Thomas, *petronius* Miranda-Ribeiro, *kuhlii* Wied-Neuwied e *albicollis* Spix.

Em termos de coloração da pelagem, Vivo (1991) constatou que *C. aurita* é uma espécie com certo grau de polimorfismo, mas sem relação geográfica evidente. Por exemplo, numa mesma série proveniente de Teresópolis, RJ, o autor encontrou uma variação que abrange “quase a totalidade da variação de colorido encontrado na espécie”. Os espécimes do Estado de São Paulo parecem com os espécimes mais claros da série de Teresópolis. Justamente os espécimes do sudeste do Estado de Minas Gerais, mais próximos geograficamente da distribuição de *C. flaviceps*, é que são mais escuros, sendo considerados um *taxon* distinto (*petronius*) por Miranda-Ribeiro (1924). As análises de Vivo (1991), portanto, deixam claro que o polimorfismo de *C. aurita* não tem relação necessária com intergradação com *C. flaviceps*, ao contrário do que sugere Hershkovitz (1977).

De acordo com Vivo (1991) a coloração da pelagem de *C. penicillata* apresenta uma variação geográfica. O autor observou que espécimes do centro do Estado de Minas Gerais, no alto Rio São Francisco, e sudeste do Estado da Bahia são mais escuros, enquanto do Estado de Goiás, Distrito Federal e oeste da Bahia têm uma coloração geral do corpo mais clara. Entretanto, ele destaca que há uma variação individual nos espécimes do São Francisco, quanto ao grau de pigmentação. Este autor observou que alguns espécimes de regiões geograficamente intermediárias entre o centro de Minas Gerais e Goiás mostram gradações entre o padrão, respectivamente, escuro e claro destas localidades.

As análises de Vivo (1991) mostram, portanto, que não há uma relação evidente entre a variação da coloração da pelagem de *C. penicillata* e possibilidade de intergradação com *C. jacchus*, que, segundo Hershkovitz (1977), é o *taxon* que tende para o padrão “albinótico”. Ou seja, dentro da lógica de Hershkovitz, é esperado que espécimes mais claros de *C. penicillata* sejam encontrados em regiões mais próximas da área de distribuição de *C. jacchus*. Apesar de ter encontrado amostras de espécimes mais claros no oeste da Bahia, as localidades em que também foram encontrados espécimes claros no Estado de Goiás estão afastadas da área de ocorrência de *C. jacchus* por mais de mil quilômetros.

A variação encontrada por Vivo (1991) pode não ser, necessariamente, geográfica. Há, pelos menos, dois outros fatores que determinam polimorfismo em coloração de pelagem de Primates, que devem ser considerados. O primeiro é a variação individual devido à idade, já

que indivíduos mais velhos tornam-se progressivamente mais claros por despigmentação dos pelos. Séries pequenas, características das amostras de Primates brasileiros em museus, podem prejudicar as interpretações sobre variação geográfica, assunto bastante evidenciado por Vivo (1991).

O segundo aspecto, provavelmente mais importante que o anterior, é a adaptação fenotípica ao ambiente, ou seja, a variação ecológica. Primatas de áreas mais abertas e ensolaradas podem ter coloração mais clara, como adaptação à maior incidência de raios solares. Pode observar este padrão claramente na Venezuela, em *Alouatta seniculus*. Espécimes de populações que vivem nos lhanos, um tipo de ambiente ensolarado, com vegetação bastante aberta, possuem o dorso amarelado. Espécimes da mesma região geográfica, que vivem em florestas úmidas, apresentam todo o corpo, inclusive o dorso, ruivo-escuro, bem distinto do anterior.

Callithrix penicillata é uma espécie de ampla distribuição geográfica, vivendo em ambientes variados, que incluem cerradões, matas ciliares, florestas estacionais. Apesar da ausência de estudos comparativos desta natureza, é possível que haja diferenças na coloração da pelagem, por adaptações locais ou regionais ao ambiente. Estas variações podem ser fixadas geneticamente por seleção natural ou serem respostas fenotípicas a estímulos ambientais. Um provável exemplo são as diferenças na coloração de séries de *C. jacchus*, procedentes de diferentes regiões fitoecológicas (xéricas e méxicas) que são citadas por Vivo (1991), que podem estar associadas a adaptações ambientais. Quanto às séries mais escuras de *C. penicillata* do sudeste da Bahia, referidas por Vivo (1991), podem tratar-se de um *taxon* distinto, *C. kuhlii*, que será discutido mais adiante.

Em relação a *C. flaviceps* e *C. geoffroyi*, Vivo (1991) não encontrou variações morfológicas entre as séries que analisou. Portanto, a suposta variação geográfica usada por Hershkovitz (1977) para agrupar os *taxa* de *Callithrix* do grupo *jacchus* numa mesma espécie carecem de evidências empíricas.

b) Variação craniométrica e odontométrica

Devido à insuficiência amostral, Vivo (1991) não analisou a variação geográfica dos dados craniométricos de todos os *taxa* de *Callithrix* do grupo *jacchus*, apenas de *C. penicillata*, incluindo as amostras do sudeste da Bahia, tratadas como *C. kuhlii* por outros autores.

Comparando as séries do Estado de Goiás com as do centro de Minas Gerais e Sudeste da Bahia, Vivo (1991) verificou uma relação entre a localização das amostras com exemplares de coloração mais escura e aquelas com os maiores valores de medidas cranianas, bem como uma relação entre localidades com espécimes mais claros e menores medidas cranianas. Mesmo considerando a fragilidade das evidências, devido ao pequeno número de espécimes, Vivo (1991) considera esse padrão relevante. O autor destaca, também, que as amostras do centro de Minas Gerais e sudeste da Bahia quase não diferem, tanto em termos de medidas cranianas, quanto em coloração, com exceção de que as primeiras apresentam a coloração da face mais clara.

Com base em morfometria dental, Natori (1986) concluiu que as diferenças entre *C. aurita*, *C. flaviceps*, *C. geoffroyi*, *C. jacchus* e *C. penicillata* são maiores que entre *C. argentata* e *C. humeralifer*, formas em geral tratadas como espécies distintas, inclusive por Hershkovitz (1977). Segundo Natori (1986), se as duas últimas são espécies válidas, as diferenças entre os *taxa* do grupo *jacchus* justificam seu tratamento como espécies distintas.

Posteriormente, Natori (1994), analisando as variações craniométricas dos *taxa* do grupo *jacchus*, utilizando análise de componentes principais, concluiu que as distâncias entre as formas craniais desses saguis também são maiores que aquelas entre *Callithrix argentata* e *C. humeralifer*. Portanto, o autor afirma que os dados craniométricos sustentam a hipótese de separação dos *taxa* do grupo *jacchus* em espécies distintas.

1.4. ASPECTOS GENÉTICOS

Peixoto e Pedreira (1982), comparando os cromossomos de *C. jacchus* e *C. penicillata*, observaram que estas espécies, ambas com o mesmo número diplóide de cromossomos, diferem claramente no padrão de bandas G, em vários pares de cromossomos. Nagamachi *et al.* (1997) fizeram um estudo comparativo dos cromossomos de *C. aurita*, *C. geoffroyi*, *C. kuhlii* e *C. penicillata*, que apresentam o mesmo número de cromossomos ($2n = 46$). Os autores verificaram que essas espécies não são separadas por rearranjos ou variação na heterocromatina constitutiva, havendo uma diferença, apenas, na forma do cromossomo Y. Segundo os autores, do ponto de vista cromossômico, esses *taxa* representam um clado homogêneo. Se são espécies ou subespécies válidas, o processo de cladogênese não se deveu, nem se reflete nos rearranjos cromossômicos.

A não manifestação cromossômica do processo de cladogênese também é demonstrada por Canavez *et al.* (1996) para o grupo *argentata* ($2n = 44$). Comparando o cariótipo de *C. argentata*, *C. humeralifer* e *C. emiliae*, eles verificaram que estas espécies são cariologicamente idênticas. Artigo de Nagamachi *et al.* (1994) também demonstra que, em termos de cariótipo, *C. mauesi* também é idêntica a *C. emiliae*. Estes estudos demonstram que a radiação e diferenciação de *Callithrix* não foram acompanhadas por claras mudanças cariotípicas, como em outros Primates neotropicais, como *Aotus* (Canavez *et al.*, 1996).

Meireles *et al.* (1992), estudaram padrões eletroforéticos usando 15 sistemas de proteínas de cinco *taxa* de *Callithrix*, sendo três do grupo *jacchus*: *C. jacchus*, *C. penicillata* e *C. geoffroyi*. Segundo os autores, tanto no grupo *jacchus* quanto no grupo *argentata*, os resultados obtidos são compatíveis com os valores que separam os Platyrrhini a nível de subespécie. Apesar da relevância deste estudo, os dados apresentados sobre a estabilidade cariológica do gênero *Callithrix* em relação a outros Platyrrhini (*vide* Canavez *et al.*, 1996), sugerem que os processos de especiação podem se expressar de formas diferentes em *taxa* diferentes, seja nos caracteres citogenéticos ou nos caracteres investigados pela biologia molecular.

1.5. HIBRIDAÇÃO

A hibridação de *Callithrix* na natureza será tratada com detalhes no próximo capítulo. Cabe, entretanto, destacar que as análises de Vivo (1991) demonstram que as variações morfológicas encontradas não parecem relacionadas à hibridação e intergradação. Em segundo lugar, a ocorrência de hibridação entre *C. jacchus* e *C. penicillata* no Recôncavo Baiano, descrita por Alonso *et al.* (1987), é restrita a uma estreita faixa, não correspondendo a casos de amplas variações clinais.

O capítulo 2 deste estudo demonstra que, em zonas de contato, podem ocorrer estreitas faixas de hibridação, que sugerem a ação de mecanismos de isolamento reprodutivos pré-zigóticos, não completamente efetivos. As populações intergradantes sugeridas por Hershkovitz (1977) na verdade são baseadas em variações individuais ou locais de populações polimórficas, como em *C. aurita*, *C. jacchus* e *C. penicillata*, ou, no caso do sul da Bahia, baseadas em espécimes de um *taxon* válido, *C. kuhlii*, que o autor não reconheceu. Das evidências de intergradação apresentadas por Hershkovitz (1977), a única bem documentada é o caso de um híbrido, possivelmente entre *C. jacchus* e *C. penicillata* do Recôncavo Baiano.

Fora de zonas muito estreitas de hibridação, inclusive difíceis de serem localizadas no campo, os taxa de *Callithrix* do grupo *jacchus* apresentam padrões fenotípicos discretos, homogêneos, não havendo qualquer evidência de amplas variações clinais.

Alonso *et al.* (1987) acreditam que *C. jacchus* e *C. penicillata* diferenciaram-se alopatricamente e posteriormente estabeleceram uma estreita zona de intergradação secundária. Para eles, a pouca penetração dos genes de uma espécie na população da outra sugere a existência de algum mecanismo de isolamento reprodutivo comportamental, já que em cativeiro eles produzem híbridos férteis. Portanto, eles preferiram considerar *C. jacchus* e *C. penicillata* espécies distintas pela constância das diferenças fenotípicas entre elas fora da área de hibridação, pelas diferenças observadas no cariótipo, pela escassez de espécimes híbridos devido à estreita faixa de hibridação e pela provável existência de mecanismos de isolamento reprodutivo, que sugerem um caminho já andado em linhas evolutivas diferentes.

A existência provável de mecanismos comportamentais de isolamento reprodutivo entre os taxa de *Callithrix* já tinha sido evidenciada por Coimbra-Filho e Mittermeier (1973), que inclusive sugeriram que não se pode descartar a possibilidade de certa incompatibilidade genética entre eles. Segundo estes autores, certamente a condição de cativeiro mascara os mecanismos comportamentais de isolamento.

1.6. A VALIDADE DA FORMA *KUHLII*

Analisando a forma *kuhlII*, Natori (1990) observou que a variabilidade odontométrica deste *taxon* não é superior que a observada em *C. geoffroyi* e *C. penicillata*, e que seus valores não são intermediários entre estas espécies, suportando a evidência de que *kuhlII* não é uma população híbrida entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata*, mas um *taxon* distinto. Posteriormente, Natori (1994), usando craniometria e análise multivariada, reconheceu *C. kuhlII* como uma espécie válida, filogeneticamente mais relacionada com *C. geoffroyi*. Segundo os dados deste autor, entretanto, a proximidade entre *C. kuhlII* e *C. geoffroyi* não é maior que entre *C. jacchus* e *C. penicillata*.

Outra evidência de que *C. kuhlII* não é uma população híbrida entre *C. penicillata* e *C. geoffroyi* é apresentada por Coimbra-Filho *et al.* (1993), com experimentos de hibridação em cativeiro, que demonstraram que cruzamentos entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata* não produz híbridos com fenótipo similar ao de *C. kuhlII*, e que o padrão *kuhlII* é dominante quando a espécie é hibridada com as anteriores.

Vivo (1991) afirma que a coloração geral dos espécimes das séries do sudeste da Bahia (*kuhlii*), mais escura, é semelhante a dos espécimes do centro de Minas Gerais, apenas diferindo pela face um pouco mais clara. Entretanto, observei as séries coletadas no sudeste da Bahia e região central de Minas Gerais, depositadas no Museu Nacional, e acredito que, apesar dos espécimes de ambas as regiões serem mais escuros que os de Goiás e oeste da Bahia, há claras diferenças entre eles. Os exemplares de *C. penicillata* do centro de Minas Gerais são mais escuros, mas apresentam um padrão de estriação do dorso semelhante aos de outras localidades, diferindo no grau de pigmentação. Os espécimes do sudeste da Bahia, entretanto, apresentam um padrão de estriação semelhante ao de *C. geoffroyi*, com faixas negras mais largas que de *C. penicillata*. Em termos de coloração dos pelos do dorso, a faixa suprabasal laranja também é mais larga em *C. kuhlii* e *C. geoffroyi* que em *C. penicillata*, dando-lhes um aspecto peculiar, com a coloração laranja sobressaindo-se mais que nas outras espécies.

Um outro aspecto é que *C. kuhlii* apresenta os membros posteriores com coloração alaranjada, e a coroa da cabeça acinzentada, que não ocorrem em *C. penicillata* nem em *C. geoffroyi* (vide Rylands, 1989). Pelas minhas observações de animais em cativeiro, no campo e em coleções, os caracteres relativos à coloração da face, coloração do dorso e coloração dos membros posteriores são homogêneos em *C. kuhlii*. Portanto, apesar do dorso ser semelhante a *C. geoffroyi* e a face ter um padrão aparentemente intermediário entre *C. penicillata* e *C. geoffroyi*, a coloração alaranjada dos membros posteriores e a coroa acinzentada são peculiaridades de *C. kuhlii*.

Os dados de distribuição geográfica apresentados no capítulo 2 mostram que *C. geoffroyi* ocorre até o sul da Bahia sem sinais de intergradação com outra espécie ao longo da mata atlântica, que *C. penicillata* restringe-se às regiões mais interioranas de florestas estacionais, cerrado e caatinga e que *C. kuhlii* é um habitante da mata atlântica, possivelmente ocorrendo do Rio Paraguaçu ao Rio Jequitinhonha, tendo limites biogeográficos coincidentes com os de *C. geoffroyi*, *C. penicillata* e, possivelmente, *C. jacchus*. Portanto, há evidências morfológicas e biogeográficas de que *kuhlii* é um *taxon* válido.

1.7. AS FORMAS *AURITA* E *FLAVICEPS*

Um dos argumentos apresentados por Coimbra-Filho (1986; 1991) sugerindo que *C. flaviceps* deve ser tratada como subespécie de *C. aurita* é baseado nos fenótipos de híbridos de cativeiro resultantes de cruzamentos de *C. flaviceps* com *C. jacchus* e de *C. aurita* com *C.*

kuhlii. Os híbridos das duas combinações apresentam grande semelhança morfológica, com um padrão peculiar, chamado por Coimbra-Filho de “galagóide. Segundo Coimbra-Filho (1991), “tanto no genoma de *aurita*, quanto de *flaviceps*, devem existir fatores que proporcionam a similitude fenotípica desses híbridos”.

Este argumento de Coimbra-Filho para demonstrar a grande afinidade filogenética entre *aurita* e *flaviceps* em relação às demais espécies é lógico, mas não explica por que, então, ele também não considera *C. kuhlii* e *C. jacchus* como a mesma espécie. A questão é muito simples: se a similitude dos híbridos indica grandes semelhanças genotípicas entre *flaviceps* e *aurita*, então indica, também, entre *jacchus* e *kuhlii*, que acasalaram, respectivamente, com os anteriores.

O que os experimentos de hibridação de Coimbra-Filho (*vide* Coimbra-Filho, 1991; Coimbra-Filho *et al.*, 1993) apoiam é a hipótese da divisão de *Callithrix* do grupo *jacchus* em dois subgrupos monofiléticos (*vide* Rylands *et al.*, 1993; Natori, 1994). De acordo com minhas observações (Mendes, em prep.), híbridos de *C. flaviceps* com *C. geoffroyi* também são semelhantes a esses híbridos descritos por Coimbra-Filho. O que ocorre, na verdade, é que qualquer cruzamento entre um espécime do subgrupo *jacchus* (*geoffroyi*, *jacchus*, *kuhlii* e *penicillata*) com um espécime do subgrupo *aurita* (*aurita* e *flaviceps*), certamente produzirá híbridos com esse fenótipo. É provável que o acasalamento desses *taxa* filogeneticamente mais distantes mascare os caracteres mais recentes e permita a manifestação de caracteres mais primitivos, como, por exemplo, a coloração escura da pelagem da face.

A proximidade fenotípica entre filhotes de *C. aurita* e *C. flaviceps*, é também um fator que leva Coimbra-Filho (1986) a sugerir o tratamento destes *taxa* como co-específicos. Mas também existe grande semelhança, por exemplo, entre filhotes de *C. jacchus* e *C. penicillata* e vários dos caracteres fenotípicos que diferem os *taxa* de *Callithrix* do grupo *jacchus* só aparecem com o crescimento dos filhotes. Portanto, a semelhança dos filhotes não é um argumento válido para reunir *aurita* e *flaviceps* numa mesma espécie, e manter os demais como espécies distintas.

A proposição de Coimbra-Filho (1986; 1990; 1991) de tratar *C. aurita* e *C. flaviceps* como uma mesma espécie, seria mais coerente caso também reunisse os *taxa* do subgrupo *jacchus* (*jacchus*, *geoffroyi*, *kuhlii* e *penicillata*) numa mesma espécie, organizando o grupo *jacchus* em duas espécies politípicas.

1.8. PADRÕES FILOGENÉTICOS

A reunião dos *Callithrix* do centro e leste do Brasil num grupo monofilético, denominado *jacchus*, tem sido consensual, encontrando respaldo em evidências morfológicas (Hershkovitz, 1977; Mittermeier e Coimbra-Filho, 1981; Vivo, 1991; Natori, 1994), biogeográficas (Hershkovitz, 1977; Vivo, 1991; presente estudo) e genéticas (Meireles *et al.*, 1992; Sampaio *et al.*, 1996; Tagliaro *et al.*, 1997).

A divisão filogenética do grupo *jacchus* em subgrupos está implícita em Hershkovitz (1977), quando considera *C. flaviceps* uma forma pálida, insular, de *C. aurita*, *C. geoffroyi* uma forma pálida de *C. penicillata* e *C. jacchus* uma forma mais derivada, na extremidade de uma sequência evolutiva. Posteriormente, Natori (1986), com base em parâmetros odontométricos, propôs uma árvore filogenética subdividindo *Callithrix* do grupo *jacchus* em dois grupos principais, reunindo por um lado *C. aurita* e *C. flaviceps* e por outro *C. geoffroyi*, *C. jacchus*, e *C. penicillata*. Esta proposição, também corroborada pelo estudo de Pires (1990), foi confirmada em trabalho posterior de Natori (1994) com craniometria, acrescentando ao subgrupo *jacchus* a espécie *C. kuhlii*.

Evidências genéticas (Tagliaro *et al.*, 1997; Mundy e Woodruff, em prep.) também têm dado suporte à hipótese de divisão do grupo *jacchus* em dois subgrupos, hipótese que também é corroborada pelos experimentos de hibridação realizados por A. F. Coimbra-Filho (*vide* Coimbra-Filho, 1991; Coimbra-Filho *et al.*, 1993), conforme mencionado na seção anterior. De qualquer forma, o que parece consensual, é que o ancestral de *Callithrix* do grupo *jacchus* passou por um processo de isolamento, formando um ramo que deu origem a *C. aurita* e *C. flaviceps*, por um lado, e a *C. geoffroyi*, *C. jacchus*, *C. kuhlii* e *C. penicillata* por outro. Tanto que Rylands *et al.* (1993) propuseram o uso dos termos “grupo *jacchus*” e “grupo *aurita*” para melhor expressar essa divergência.

A afirmação de Hershkovitz (1977) de que *C. geoffroyi* é uma forma pálida de *C. penicillata*, segundo sua tese de metacromismo, foi repetida por Kinzey (1982), mas carece de sustentação. Na verdade, em termos de padrão geral de coloração, *C. geoffroyi* é mais escuro que *C. penicillata* (*vide* Vivo, 1991). *Callithrix geoffroyi* é mais claro apenas na coloração da face e testa, que pode ter sido um caráter de coloração que evoluiu independentemente do padrão geral. Excluindo-se os tufos peri-auriculares, que, como o branco da face de *C. geoffroyi*, parecem ter sido submetidos a pressão evolutiva particular, *C. penicillata* e *C.*

jacchus são mais parecidos entre si que com qualquer outra, pela coloração geral mais clara, incluindo os membros, e pelo padrão de estriação dorsal.

De acordo com o que foi destacado em seção anterior, *C. geoffroyi*, em termos de coloração geral, é mais próximo de *C. kuhlii*. As principais diferenças são a coloração mais escura da face e testa e o tom alaranjado dos membros posteriores em *C. kuhlii*. Em relação à cor da face e testa, parece que *C. kuhlii* apresenta uma etapa inicial de despigmentação, cujo manifestação completa está em *C. geoffroyi*. Tanto que Vivo (1991) destaca que “toda a área facial de coloração mais clara da população de *Callithrix* do sudeste da Bahia corresponde, em *C. geoffroyi*, à coloração branca que lhe é característica”.

A análise cladística feita por Pires (1990) agrupa *C. kuhlii* com *C. penicillata*, em seguida estes dois com *C. jacchus* e considera *C. geoffroyi* o mais diferenciado em relação aos anteriores. Entretanto, quando Pires (1990) realizou seus estudos, os trabalhos de Natori (1990; 1994) ainda não estavam disponíveis e a autora atribuiu a *C. kuhlii* alguns caracteres dentais de *C. penicillata*. Por outro lado, a filogenia do subgrupo *jacchus* com base em caracteres genéticos não está claramente definida. Os dados de Meireles *et al.* (1992), Tagliaro *et al.*, 1997 e N. Mundy (com. pess.) apresentam resultados conflitantes.

Com base em análises craniométricas, Natori (1994) propõe uma filogenia que reúne, no subgrupo *jacchus*, *C. geoffroyi* e *C. kuhlii* em um ramo e *C. jacchus* e *C. penicillata* em outro ramo, o que é coerente com análises baseadas em aspectos ecológicos, apresentada por Rylands e Faria (1993). Prefiro, portanto, aceitar a proposição de Natori (1994), que é apoiada pelo padrão de coloração geral da pelagem e por evidências ecológicas. Desta forma, a filogenia aqui aceita para o grupo *jacchus* pressupõe que houve uma divergência inicial formando dois subgrupos, *aurita* e *jacchus*, que correspondem aos grupos *aurita* e *geoffroyi* propostos por Pires (1990). O subgrupo *aurita* passou por um processo de divergência, originando *C. aurita* e *C. flaviceps*. O subgrupo *jacchus* primeiramente foi subdividido originando um ancestral comum a *C. geoffroyi* e *C. kuhlii* e outro ancestral comum a *C. jacchus* e *C. penicillata*, que posteriormente se diferenciaram nas espécies atuais, de acordo com a Figura 7. A definição da filogenia do subgrupo *jacchus*, entretanto, ainda carece de bases mais sólidas.

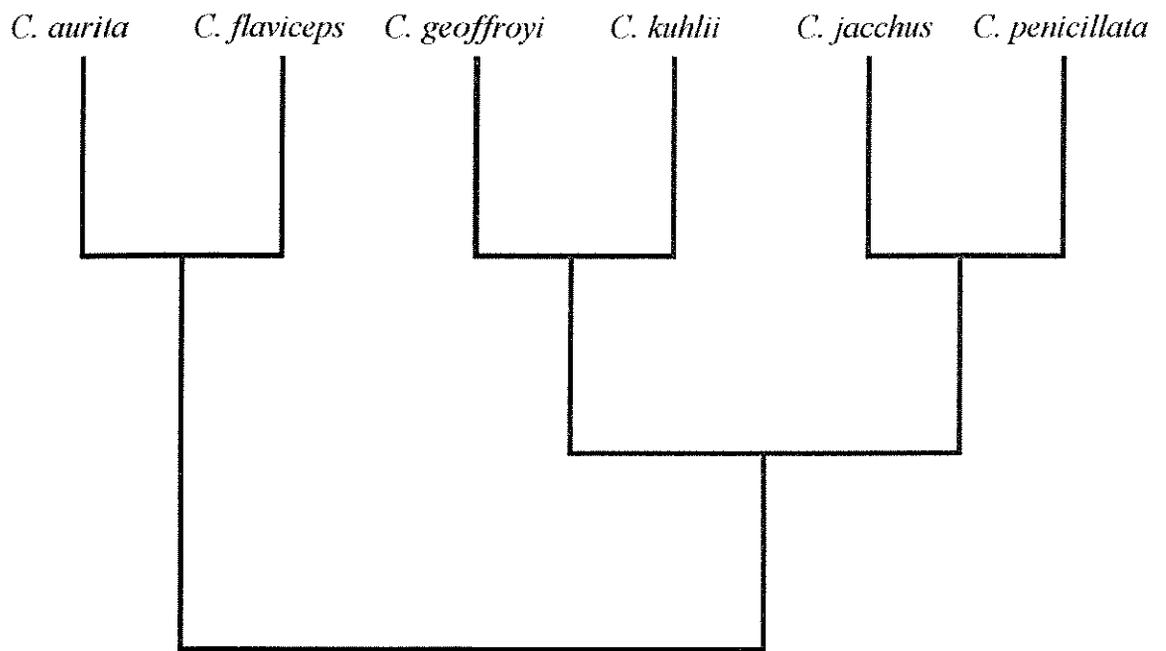


Figura 7. Filogenia das espécies de *Callithrix* do grupo *jacchus* adotada neste estudo, modificada de Natori (1994).

1.9. HIPÓTESES EVOLUTIVAS

a) A hipótese de Hershkovitz (1977)

Segundo Hershkovitz (1977), o grupo *jacchus* é o mais primitivo do gênero *Callithrix*, que provavelmente se originou nas terras altas do Brasil central. Deste centro, *C. jacchus* irradiou-se para o leste, para as florestas úmidas costeiras e para a região árida do Nordeste. Os grandes rios do leste do Brasil podem ter sido barreiras efetivas em tempos pré-recentes quando as chuvas eram mais abundantes, as correntes mais fortes e os rios mais largos.

Para Hershkovitz o protótipo *C. jacchus* deve ter sido muito parecido com *C. pygmaea*, que ele acreditava ser o mais primitivo dos Callitrichidae. A raça geográfica atualmente mais pálida, *C. jacchus*, seria a mais afastada geográfica e historicamente do centro de origem postulado. Hershkovitz acreditava que o semi-isolamento inicial de *C. geoffroyi* e *C. flaviceps*, respectivamente, de *C. penicillata* e *C. aurita* aceleraram o “processo metacrômico” (responsável pela coloração progressivamente mais clara). Entretanto, o contato frequente entre as formas tende a estabilizar o fenótipo de *C. geoffroyi* próximo ao de *C. penicillata* e o de *C. flaviceps* próximo ao de *C. aurita*. Os fatores que mantêm o isolamento entre as formas de *Callithrix* do grupo *jacchus* são climáticos, mas não devem ser considerados menos efetivos que barreiras geográficas como os rios.

b) A hipótese de Kinzey (1982)

Kinzey (1982) afirma que as idéias de Hershkovitz (1977), baseadas na hipótese de “centros de dispersão”, não podem explicar os seguintes padrões: (1) a ocorrência de subespécies intimamente relacionadas em bacias de rios disjuntas, amplamente separadas; (2) a existência de duas ou mais subespécies entre dois rios principais e (3) a existência de “hibridação alopátrica” ou intergradação secundária entre subespécies adjacentes bem definidas.

Como alternativa, Kinzey, inspirado nas idéias de Vanzolini (1967), Haffer (1969), Brown (1975) e Muller (1973), defende a teoria dos refúgios pleistocênicos para explicar a diversidade de Primates neotropicais, inclusive na região da mata atlântica, onde análises de geomorfologia mostram que a costa do Brasil também foi submetida a períodos cíclicos de climas semiáridos e úmidos durante o Plio-Pleistoceno.

Kinzey propõe quatro centros de endemismos para Primates da Mata Atlântica (Bahia, Rio Doce, Paulista e Pernambuco), com base nos subcentros propostos por Muller (1973), mas com limites diferentes e subdividindo o centro “Bahia” em dois: Bahia e Rio Doce.

Para Kinzey, *C. jacchus* é oriundo do centro Pernambuco, *C. geoffroyi* é oriundo do centro Rio Doce, *C. aurita* do centro Paulista e *C. penicillata* oriundo do refúgio da Bahia, posteriormente se dispersando para o interior do Brasil. Este autor, seguindo Hershkovitz (1977), não reconhece a forma *kuhlii* e acredita que *C. flaviceps* surgiu como uma subespeciação parapátrica a partir de *C. aurita*.

Segundo Kinzey os rios mais importantes podem manter os limites atuais da distribuição dos *taxa*, mas na maioria dos casos não representam limites específicos e co-específicos entre os Primates, além de suas localizações não explicarem a origem das variações subespecíficas. O autor afirma que a especiação alopátrica em refúgios pleistocênicos isolados, seguida de posterior dispersão a partir desses centros, explica melhor a atual distribuição e variação dos Primates do sudeste do Brasil.

c) A hipótese de Rylands *et al.* (1996a)

Embora concordando com Kinzey (1982) a respeito da importância das fragmentações da mata atlântica durante o Pleistoceno, Rylands *et al.* (1996a) acreditam que os centros relativamente pequenos que ele sugeriu fornecem um quadro muito simplificado, já que Haffer (1993) e Bush (1994), por exemplo, sugerem que as distribuições observadas hoje resultam de interações de inúmeros processos de diferentes escalas e importância no tempo e no espaço, e que não se pode desprezar a importância de rios e outros limites naturais. Rylands *et al.* (1996a) acredita que há evidências inegáveis de centros de endemismos no sul da Bahia e São Paulo, mas para o Rio Doce as evidências são fracas. O sul da Bahia formaria um centro uniforme e coerente, enquanto o centro Paulista é mais complexo.

Para Rylands *et al.* (1996a), o *Callithrix* primitivo surgiu no sudeste do Brasil, a partir de um ancestral comum a *Callithrix* e *Leontopithecus*. Tratava-se de um incipiente roedor de árvores e comedor de gomas, provavelmente menos adaptado a habitats marginais ou sazonais, que o são *C. penicillata* e *C. jacchus* e, provavelmente, mais suscetível ao isolamento. As espécies atuais mais próximas do *Callithrix* ancestral são *C. aurita* e *C. flaviceps*, menos especializados para explorar gomas. *Callithrix geoffroyi*, *C. kuhlii*, *C. penicillata* e *C. jacchus* são, progressivamente mais especializados para ocupar florestas altamente sazonais, pela maior

capacidade de exploração de gomas em função de especializações da dentição. *Callithrix jacchus* e *C. penicillata* evoluíram a partir da mata atlântica, conquistando, posteriormente, a região do cerrado e caatinga. A hipótese de Rylands *et al.* (1996a), ao contrário de Hershkovitz (1977) pressupõe que a dispersão de *Callithrix* ocorreu do sul para o norte, tanto na região amazônica quanto na mata atlântica, do mais primitivo para o mais derivado.

Estes autores afirmam que não está claro se os refúgios pleistocênicos resultaram em especiação e subespeciação ou meramente nas distribuições observadas hoje, já que vários autores acreditam que refúgios mais antigos, pré-quaternários, são as causas dos padrões de especiação observados hoje (*vide* Hershkovitz, 1977; Heyer e Maxson, 1982; Cracraft e Prum, 1988).

d) A hipótese de Marroig (1995)

Com base na filogenia proposta por Pires (1990), que sugere uma especiação sincrônica em *Callithrix*, Marroig (1995) acredita que é pouco provável que processos parapátricos expliquem a diversificação ocorrida neste *taxon*. Além disto, ele acredita que o padrão de simetria encontrado na árvore filogenética do gênero não pode ser facilmente explicado pela teoria de biogeografia vicariante, ajustando-se melhor à hipótese dos refúgios, já que esta propõe mecanismos que, por definição, podem levar à especiação sincrônica.

A diferenciação interespecífica de *Callithrix* forma um padrão onde predomina a variação descontínua (Vivo, 1991; Marroig, 1995), não havendo formação de clinas. No modelo parapátrico de especiação é esperado que ocorram clinas, suaves ou saltadas, determinadas por diferenças no gradiente de seleção associadas ao ambiente biótico e abiótico de cada população parcialmente isolada uma da outra (Endler, 1977).

Segundo Marroig (1995) a evolução fenotípica para as espécies de *Callithrix* foi dominada pela seleção estabilizadora e no modelo simpátrico e parapátrico de especiação é esperada a ocorrência de seleção divergente, direcional e disruptiva, de acordo Rice e Hostert (1993).

Marroig destaca que os ciclos de coalescência e fragmentação das florestas tropicais tem sido citados como a causa do surgimento de muitas espécies que conhecemos hoje, mas a subida do nível dos oceanos nos períodos de maior umidade tem sido pouco explorada. A subida do nível do mar está associada a períodos de maior umidade e maiores temperaturas que os atuais.

Embora os mecanismos envolvidos na especiação de *Callithrix* amazônicos muito provavelmente sejam os ciclos climáticos do Quaternário, não são necessariamente os períodos secos (refúgios) responsáveis pela diferenciação dentro deste gênero. Marroig (1995) acredita que os períodos úmidos, com a formação da laguna amazônica, devem ter contribuído para a especiação de *Callithrix*, isolando populações ao redor da laguna e entre rios que se tornaram muito mais largos que são atualmente.

e) A hipótese de Barroso *et al.* (em prep.)

De acordo com análises de DNA, Barroso *et al.* (em prep.) acreditam que, dentre os Callitrichinae, *Saguinus* foi o primeiro gênero a se separar, *Callimico* é grupo irmão de *Callithrix* e, dentro de *Callithrix*, um clado agrupa *C. pygmaea* e *C. argentata*.

Estimativas desses autores, através de “relógio molecular”, sugerem que em meados do final do Mioceno, cerca de 11 milhões de anos atrás, houve uma radiação inicial de Callitrichinae na região amazônica, primeiro separando um clado proto-*Saguinus* de um clado proto *Leontopithecus-Callimico-Callithrix* e que cerca de 10 milhões de anos atrás dois novos eventos de especiação separaram proto-*Leontopithecus*, proto-*Callimico*, e proto-*Callithrix* um do outro. Em seguida, o proto-*Leontopithecus* migrou para o sul e leste e tornou-se isolado no refúgio atualmente chamado mata atlântica, enquanto o ancestral de *Callimico* e *Callithrix* pode ter ocupado a base sudoeste da Amazônia. Posteriormente, próximo do início do Plioceno, uma população de *Callithrix* migrou para o leste e ocupou uma vasta área geográfica, do sudoeste da Amazônica até o sudeste do Brasil. Subsequentemente, em função de mudanças geoclimáticas e refúgios do Pleistoceno, os *Callithrix* diferenciaram-se em *pygmaea*, *argentata* e *jacchus*. Para os autores, entretanto, ainda são necessários muito mais dados sobre as espécies e subespécies de cada um dos gêneros para testar e refinar esta hipótese biogeográfica sobre a evolução de Callitrichinae.

f) Uma hipótese para o grupo *jacchus*

Uma análise das idéias sobre evolução e diversificação de Primates neotropicais, especialmente Callitrichidae, nos principais trabalhos que abordam este assunto (*vide* Hershkovitz, 1977; Kinzey, 1982; Ayres e Clutton-Brock, 1992; Marroig, 1995; Rylands *et al.*, 1996a, Barroso *et al.*, em prep.) mostra que, apesar de predominar a hipótese dos “refúgios

pleistocênicos” como explicação para os processos responsáveis pelos padrões observados na atualidade, há uma razoável divergência de idéias e um panorama ainda bastante confuso.

Enquanto Hershkovitz (1977), sugere que o *Callithrix* ancestral originou-se no Brasil central, posteriormente dispersando-se para leste e oeste, Rylands *et al.* (1996a) propõe uma origem para *Callithrix* no sudeste do Brasil, posteriormente dispersando-se para o oeste e para o norte e Barroso *et al.* (em prep.) sugerem uma origem na Amazônia, posteriormente dispersando-se para o leste do Brasil. Enquanto Kinzey (1982) procura associar o surgimento de espécies de Primates a “refúgios pleistocênicos” bem definidos durante os períodos secos, Ayres e Clutton-Brock (1992) chamam a atenção para a importância dos rios como barreiras geográficas e Marroig (1995) propõe que a “laguna amazônica” e o grande porte dos rios durante os períodos mais úmidos podem ter sido os principais mecanismos de isolamento e especiação de *Callithrix* durante o Pleistoceno.

Brown (1977), citando Ball (1976), destaca que a maioria das hipóteses biogeográficas, inclusive a teoria dos refúgios, é narrativa, indutiva e dificilmente refutável, fugindo às normas de teorias científicas aceitáveis. No entanto, têm valor de previsão, que podem ser de grande utilidade. Portanto, creio que é prudente discutir as hipóteses biogeográficas procurando distinguir claramente os “padrões” dos “processos”, com vistas a evitar a confusão que surge naturalmente quando se discute processos ocorridos no passado, à luz de teorias antagônicas e poucas evidências empíricas.

Com as informações disponíveis, é difícil decidir se o gênero *Callithrix* originou-se na região amazônica, no leste do Brasil ou em outro local. Dados empíricos mostram que sua distribuição atual cobre uma ampla extensão da bacia amazônica, ao sul do Rio Madeira, parte da Bacia do Rio Paraguai, centro e leste do Brasil, dos estados do Nordeste ao Estado de São Paulo.

Como evidências morfológicas, genéticas e biogeográficas concordam com a existência de dois grupos de espécies, geograficamente separadas na atualidade, é razoável supor que houve conectividade entre as duas grandes formações florestais brasileiras (florestas atlântica e amazônica), que foi interrompida isolando o ancestral do grupo *jacchus* e do grupo *argentata*.

Considerando a filogenia aceita neste trabalho (*vide* Figura 7) e as evidências a favor da hipótese de especiação alopátrica defendida por Marroig (1995), deduz-se que o ancestral do grupo *jacchus* disperso por regiões de florestas na costa leste do Brasil passou por um

processo de isolamento que permitiu sua diferenciação, dando origem aos ancestrais dos subgrupos *aurita*, no sudeste, e *jacchus*, no nordeste do Brasil.

Posteriormente, um processo de isolamento biogeográfico ocorrido na população de *Callithrix* do nordeste, permitiu a diferenciação de duas formas, ancestrais dos atuais *C. geoffroyi* e *C. kuhlii* mais ao sul, e *C. jacchus* e *C. penicillata* ao norte. Outros eventos posteriores isolaram populações destes ancestrais, dando origem às formas atualmente conhecidas. Paralelamente, uma população do ancestral do grupo *aurita* isolou-se mais ao norte, dando origem a *C. flaviceps*.

De acordo com Marroig (1995), há evidências de que mecanismos globais agiram simultaneamente na diferenciação de *Callithrix*, o que é compatível com a hipótese dos refúgios. Não se pode, entretanto, descartar a possibilidade dos rios, em períodos de grande pluviosidade, terem contribuído para o isolamento biogeográfico. Por exemplo, o Rio Jequitinhonha pode ter sido uma barreira geográfica importante entre *C. geoffroyi* e *C. kuhlii* e o São Francisco entre *C. jacchus* e *C. penicillata* quando o nível do mar era mais alto. Mas a separação das espécies serranas *C. aurita* e *C. flaviceps* dificilmente pode ser explicada com base em isolamento fluvial.

O surgimento dos subgrupos *aurita* e *jacchus* pode ser consequência da retração das florestas durante períodos frios e secos, quando permaneceram refúgios florestais no sudeste do Brasil, separados de refúgios no sul da Bahia. Apesar de diferenças consideráveis na localização, Muller (1973), com base em Aves, Brown (1977), com base em Lepidoptera e Kinzey (1982), com base em Primates, propõem refúgios nessas regiões. O importante é que, independente da forma exata, é provável que a continuidade das florestas costeiras no Brasil tenha sido interrompida isolando espécies florestais em pelo menos dois grandes blocos, um nas serras dos sudeste e outro no sul da Bahia e, talvez, norte do Espírito Santo (*vide* Brown, 1977).

Apesar de Kinzey (1982) sugerir (sub)especiação parapátrica de *C. flaviceps*, a teoria dos refúgios também pode explicar esta cladogênese. Curiosamente, um dos sub-refúgios ligados ao refúgio “Rio de Janeiro”, propostos por Brown (1977) coincide com a região serrana onde atualmente ocorre *C. flaviceps*. Portanto, a diferenciação de *C. flaviceps* de *C. aurita* também pode ter sido um processo alopátrico causado por retração das florestas em períodos secos.

A diferenciação do subgrupo *jacchus* é mais complexa. Partindo do pressuposto que ele se originou de um ancestral isolado nas florestas do sul da Bahia, deve-se considerar a possibilidade de ter havido uma expansão das florestas, com o aumento da umidade, que permitiu a colonização do litoral norte da Bahia. Com um novo ciclo de clima seco e fortemente sazonal, houve uma pressão seletiva levando à evolução de uma dentição ainda mais adaptada à exploração de um recurso menos sazonal - a goma das árvores - e sobrevivência em florestas mais fragmentadas, dando origem ao ancestral de *C. jacchus* e *C. penicillata*, cujo fenótipo devia aproximar-se desta última.

Na região mais úmida, no sul da Bahia, permaneceu uma população, que deu origem ao ancestral de *C. geoffroyi* e *C. kuhlii*, adaptado a florestas mais úmidas e menos sazonais, cujo fenótipo provavelmente era próximo de *C. kuhlii*.

Com um novo ciclo de clima quente e favorável à expansão florestal, o protótipo *jacchus/penicillata* pode ter expandido sua distribuição geográfica por amplas áreas na região central e nordeste do Brasil, ocupando as atuais regiões de cerrado e caatinga. Novamente, uma retração das florestas isolou uma população ancestral de *C. penicillata*, possivelmente, em refúgios localizados no interior do Brasil, supostamente na região do refúgio “Araguaia” de Brown (1977), e o ancestral de *C. jacchus* no refúgio “Pernambuco” (vide Muller, 1973; Brown, 1977; Kinzey, 1982). Posteriormente, em tempos recentes, *C. jacchus* dispersou-se para o interior da região de caatinga e cruzou o Rio São Francisco no litoral, ocupando as matas costeiras. *Callithrix penicillata* dispersou-se por quase toda a região de cerrado e de caatinga ao sul do Rio São Francisco.

A diferenciação entre *C. geoffroyi* e *C. kuhlii* pela hipótese de refúgios pleistocênicos dependeria da existência de refúgio no extremo sul da Bahia ou norte do Espírito Santo, ou na divisão do refúgio “Bahia” em subrefúgios. Uma hipótese alternativa é que o Rio Jequitinhonha, em período de alta pluviosidade, tenha isolado essas populações por um período suficiente para a especiação.

De qualquer forma, é preciso enfatizar que as hipóteses aqui apresentadas são bastante especulativas, e devem ser vistas como uma grande simplificação de processos muito mais complexos e dinâmicos. O próprio Brown (1977) destaca que se deve considerar os refúgios como áreas estatísticas, em que a probabilidade de preservação e diferenciação de populações silvícolas foi maior do que a probabilidade de extinção.

CAPÍTULO 2

PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS EM *CALLITHRIX* DO GRUPO *JACCHUS*

2.1. INTRODUÇÃO

Mesmo com a publicação de vários artigos sobre primatas neotropicais nos últimos 20 anos, mapas com a distribuição geográfica de espécies de *Callithrix* do grupo *jacchus* ainda trazem muitas imprecisões e algumas lacunas importantes, com poucas diferenças em relação ao mapa de Hershkovitz (1977). Apesar de terem surgido, na literatura, registros de várias localidades de ocorrência de *Callithrix* previamente não documentadas, após a publicação de Vivo (1991) estas informações ainda não foram apresentadas de forma sistemática e organizada.

As revisões de Hershkovitz (1977) e Vivo (1991) mostraram que os *taxa* do grupo *jacchus* são alopátricos ou parapátricos, ocorrendo do Estado de Maranhão ao Estado de São Paulo, do Rio Araguaia ao litoral leste, habitando diferentes regiões fitogeográficas. Os estudos desses autores, entretanto, deixaram algumas dúvidas a respeito da possibilidade de ocorrência de zonas de contato, simpatria e hibridação entre os *taxa*.

Estudos prévios, baseados em espécimes de museus, não puderam demonstrar, claramente, a presença de hibridação natural entre os vários *taxa* de *Callithrix* do grupo *jacchus* (vide Vivo, 1991; Marroig, 1995). Mesmo Hershkovitz (1977), que estava convencido de que o grupo *jacchus* formava uma espécie única com cinco subespécies, não conseguiu confirmar a existência de hibridação natural e clinas entre os *taxa*.

Hershkovitz (1977) considera que os grandes rios do leste do Brasil podem ter sido barreiras efetivas à distribuição de *Callithrix* em tempos pré-recentes, quando as chuvas eram mais abundantes, mas que atualmente a maioria dos rios do leste do Brasil são estreitos ou rasos e os fatores mais importantes controlando a dispersão de *Callithrix* são as grandes extensões de campos abertos, muitos deles antrópicos, que não fornecem refúgio para Primates.

A interferência humana na biogeografia de *Callithrix*, através de introduções em novas localidades, tem sido citada como uma ameaça às espécies nativas, especialmente quando envolve a soltura de espécimes supostamente com maior flexibilidade adaptativa, como *C. jacchus* e *C. penicillata* (vide Coimbra-Filho e Mittermeier, 1973; Mittermeier e Coimbra-Filho, 1982; Coimbra-Filho, 1990; Rylands *et al.*, 1993). Teoricamente, estas espécies teriam maior eficiência competitiva que espécies como *C. flaviceps* e *C. aurita* e poderiam extinguir localmente suas populações, ou “contaminá-las” por hibridação. Outra suposição é de que a descaracterização dos habitats naturais pode alterar a distribuição original das espécies, inclusive facilitando a hibridação (Alonso *et al.*, 1987; Passamani *et al.*, 1997).

Espécimes de *Callithrix* são comumente tomados como animais de estimação, reproduzidos em cativeiro e, frequentemente, soltos em regiões onde a espécie não ocorria originalmente. Estas solturas, por vezes, resultaram no surgimento de populações silvestres que se adaptaram ao novo ambiente e se estabeleceram por longos períodos. O caso mais típico e conhecido foi a introdução de *C. jacchus* no município do Rio de Janeiro e adjacências, que, segundo Cerqueira *et al.* (em prep.) ocorreu a pelo menos 50 anos, enquanto Coimbra-Filho (com. pess.), acredita que esta espécie foi introduzida há pelo menos 100 anos.

Coimbra-Filho (1990) afirma que, quase certamente, *C. geoffroyi*, a partir de 1975, foi introduzida de modo irresponsável na região do baixo Rio Jequitinhonha, BA, começando a se estabilizar ali e que está se disseminando do Estado do Espírito Santo para o leste de Minas Gerais. Coimbra-Filho (com. pess.) acredita que a presença de *C. geoffroyi* no sul do Estado da Bahia é resultante de introdução humana.

O presente estudo objetiva, portanto, analisar a distribuição geográfica de *Callithrix* do grupo *jacchus*, com base na literatura e em informações obtidas no campo pelo autor e outros zoólogos, com vistas a responder às seguintes perguntas: (1) qual a distribuição geográfica de cada *taxon*? (2) há zonas de simpatria ou hibridação entre os *taxa*? (3) há intergradação entre os *taxa*? (4) que fatores podem estar determinando os limites biogeográficos? (5) as intervenções antrópicas tem alterado significativamente a distribuição dos *taxa*?

2.2. METODOLOGIA

a) Procedimentos gerais

Este trabalho teve como ponto de partida as revisões de Hershkovitz (1977) e Vivo (1991), por se tratarem de minuciosos estudos que abordaram detalhadamente as informações precedentes disponíveis na literatura, inclusive corrigindo erros e clareando diversos pontos até então obscuros sobre a distribuição de *Callithrix*. Portanto, me detive apenas em informações e interpretações desses autores que considero questionáveis, com base em evidências posteriores ou em função de diferentes pontos de vista.

Após cerca de 20 anos da publicação de Hershkovitz e cerca de 10 anos do trabalho de Vivo, muitas informações esparsas sobre a ocorrência de *Callithrix* surgiram na literatura, que foram, na medida do possível, reunidas e citadas no presente estudo. Além das publicações, utilizei informações pessoais de avistamentos feitos por zoólogos de campo. Não utilizei como referências válidas a ocorrência de espécies de *Callithrix*, mesmo que citadas na literatura, oriundas de informações de terceiros ou relatos de leigos, por não serem suficientemente confiáveis.

Informações precedentes foram complementadas com trabalhos de campo, quando priorizei as regiões representativas de possíveis zonas de contato entre *taxa* de *Callithrix*, em função da pouca representatividade em museus de peles dessas regiões e do óbvio interesse sobre a possibilidade de ocorrência de hibridação.

Para auxiliar no reconhecimento dos *taxa* e complementar algumas informações sobre a morfologia de *Callithrix*, examinei os espécimes do grupo *jacchus* presentes no Museu Nacional, no Museu Paraense Emílio Goeldi, no Museu de Biologia Prof. Mello Leitão e observei espécimes em cativeiro no Centro de Primatologia do Rio de Janeiro, no Centro de Primatologia de Brasília, no criadouro particular de Roberto Siqueira Carneiro em Recife e nos criadouros da Universidade Federal do Rio Grande do Norte e da Universidade Federal da Paraíba.

De acordo com Vivo (1991) as espécies de *Callithrix* do grupo *jacchus* são entidades morfologicamente discretas, que se distinguem pela coloração da pelagem. Portanto, para efeito deste trabalho, foram considerados híbridos espécimes citados na literatura que se caracterizam por padrões intermediários, procedentes de supostas zonas de contato

biogeográfico. Em casos de zonas de contato comprovadas, como entre *C. flaviceps* e *C. geoffroyi* (vide Mendes, 1993; 1997), foram considerados híbridos espécimes com disposição e coloração da pelagem estranhas em relação às espécies maternas.

A elaboração dos mapas de distribuição das espécies foi feita partindo-se das informações dos apêndices de Hershkovitz (1977), seguida pelas de Kinzey (1982), Vivo (1991) e, posteriormente, incluindo as informações dispersas na literatura, as comunicações pessoais e, por último, minhas observações. Desta forma, as localidades citadas, por exemplo, por Hershkovitz (1977) e Kinzey (1982) são referidas como informações de Hershkovitz, atribuindo-se a Kinzey apenas as localidades novas, não citadas por Hershkovitz.

Para melhor visualização das áreas de distribuição foram elaborados mapas de localidades por pares de espécies vizinhas, com uma numeração específica para cada espécie. As fontes de cada localidade e as numerações originais de seus autores são apresentados no Anexo.

As localidades de ocorrência das espécies de *Callithrix* foram lançadas em um mapa com as principais regiões fitoecológicas brasileiras, de acordo com IBGE (1993). Para uma estimativa da área de distribuição das espécies, com base em dados empíricos, foram traçadas linhas ligando os pontos extremos, relativos às localidades geográficas registradas, e calculada a área do polígono assim formado. Fazendo-se um cruzamento das áreas desses polígonos com as principais regiões fitoecológicas e áreas de vegetação brasileiras, com base no mapa do IBGE (1993), estimou-se a proporção da área de distribuição de cada espécie, coberta por cada tipo de vegetação.

Com base nas informações sobre a afinidade de cada espécie às diferentes regiões fitoecológicas, áreas de vegetação, faixas de altitudes e acidentes geográficos, foram traçados contornos definindo as áreas de distribuição estimadas das espécies.

b) Classificação fitogeográfica utilizada

Para possibilitar o cruzamento dos mapas de distribuição das espécies com as formações fitogeográficas brasileiras, foi utilizado o Mapa de Vegetação do Brasil, editado pelo IBGE (1993), e empregada sua terminologia de acordo com a descrição que se segue:

Região da savana (cerrado)

Inclui as várias formações campestres onde, com vegetação gramíneo-lenhosa baixa, alternam-se às vezes pequenas árvores isoladas, capões florestados e galerias florestais ao longo dos rios, mostrando uma grande variedade estrutural e grandes diferenças em porte e densidade. A vegetação do cerrado ocorre em vários tipos de clima, subsistindo tanto sob climas estacionais tropicais, como sob climas ombrófilos sem período biologicamente seco, sendo que sua distribuição está preferencialmente ligada a certos tipos de solos.

Região da savana estépica (caatinga)

A savana estépica nordestina (caatinga) abrange as várias formações que constituem um tipo de vegetação estacional decidual, portanto com os estratos arbóreo e gramíneo-lenhoso periódicos e com numerosas plantas suculentas, sobretudo cactáceas. As árvores são baixas, raquíticas, com troncos delgados e com esgalhamento profuso. Muitas espécies são microfoliadas e outras são providas de acúleos ou espinhos. A maioria dessas espécies possui adaptações fisiológicas especializadas à economia de água.

Região da floresta ombrófila densa (floresta tropical pluvial)

Ocorre sob um clima ombrófilo, sem período biologicamente seco durante o ano, e, excepcionalmente, com dois meses de umidade escassa. As temperaturas médias oscilam entre 22 e 25° C. Esta região fitoecológica ocupa parte do espaço amazônico e estende-se pela costa atlântica desde o sul de natal, no Rio Grande do Norte, até o Espírito Santo, em bolsões contidos entre o litoral e as serras pré-cambrianas marginais ao oceano, ampliando sua área de ocorrência sobre as encostas até o Rio Grande do Sul. É constituída por grandes árvores nos terraços aluviais e tabuleiros terciários e árvores de porte médio nas encostas marítimas.

Região da floresta ombrófila mista (floresta de araucária)

Região exclusiva do planalto meridional brasileiro, com disjunções em áreas elevadas das serras do Mar e da Mantiqueira. Ocorre sob um clima ombrófilo, com temperatura média

de 18°C, mas com alguns meses bastante frios, ou seja, 3 a 6 meses com médias inferiores aos 15° C.

Região da floresta ombrófila aberta

Fisionomia florestal composta de árvores mais espaçadas, com estrato arbustivo pouco denso e caracterizado ora pelas fanerófitas rosuladas, ora pelas lianas lenhosas. Ocorre em clima que pode apresentar período com mais de dois e menos de quatro meses secos, com temperatura média em torno de 24 a 25° C.

Região da floresta estacional semidecidual (floresta tropical subcaducifólia)

Esta região fitoecológica relaciona-se ao clima de duas estações, uma chuvosa e outra seca na área tropical (com temperaturas médias em torno de 22° C) ou com curto período seco acompanhado de acentuada baixa térmica na área subtropical (com temperaturas médias em torno de 15° C). Ocorre a sazonalidade foliar dos elementos arbóreos dominantes, que estão adaptados à estação desfavorável (fria ou seca). A porcentagem de árvores caducifólias no conjunto florestal situa-se entre 20% a 50%. No leste do Brasil, ocorre predominantemente nas encostas interiores das serras do Mar e da Mantiqueira.

Região da floresta estacional decidual (floresta tropical caducifólia)

O conceito desta região é semelhante ao da região anterior, variando a intensidade da decidualidade foliar que passa a ser de 50% ou mais. Este efeito fisiológico é mais acentuado em função de um período seco mais prolongado, às vezes com mais de sete meses na área tropical. Tem uma dispersão descontínua no território brasileiro: do norte para o sudeste aparece entre a floresta ombrófila aberta e o cerrado; de leste para oeste entre a caatinga e a floresta semidecidual.

Áreas das formações pioneiras (com influência marinha, fluvio-marinha, fluvial ou lacustre)

São as áreas ao longo do litoral, ao longo dos cursos d'água e, mesmo, ao redor de depressões fechadas que acumulam água (pântanos e lagoas), onde se observa uma vegetação campestre herbáceo-lenhosa de terófitas, geófitas e, às vezes, hemicriptófitas, que são, por sucessão natural, substituídas por caméfitas e microfanerófitas. Tratam-se de áreas pedologicamente instáveis, com sedimentos inconsolidados, sob influência dos processos de acumulação fluvial ou lacustre, flúvio-marinha e eólica (vegetação aluvial, vegetação de restinga e manguezal).

Áreas de tensão ecológica (contatos entre tipos de vegetação)

Quando entre duas ou mais regiões fitoecológicas existem áreas onde estas floras se contatam, justapondo-se ou interpenetrando-se, formam-se os contatos, identificados, respectivamente, em encraves e ecótonos. As áreas de tensão ecológica são, às vezes, coincidentes com o contato de duas formações geológicas e com faixas de transição climática.

Refúgio ecológico (reliquias)

É toda e qualquer vegetação floristicamente diferente do contexto geral da flora da região, assumindo uma conotação de flora ou de comunidade relíquia. Existem refúgios montanos e alto-montanos, com estrutura arbustiva e/ou herbácea. As fisionomias são complexas, pois embora circunscritos a áreas reduzidas apresentam grandes variações.

Ao longo da costa leste Brasileira, do Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul, forma-se um contínuo florestal, de largura variável, composto por floresta ombrófila densa, floresta ombrófila mista, floresta ombrófila aberta e floresta estacional semidecidual que, neste trabalho são agrupadas e denominadas **mata atlântica**, de acordo com definição e limites propostos por Câmara (1991) e Pinto *et al.* (1996).

2.3. RESULTADOS

a) Localidades de ocorrências duvidosas

Na elaboração dos mapas de distribuição das espécies, algumas localidades de coleta citadas na literatura foram desconsideradas por serem duvidosas ou claramente equivocadas.

A primeira trata-se de um registro de *C. penicillata* na Serra de Itatiaia, RJ. Este ponto de coleta referido como número 318c por Hershkovitz (1977), é baseado em espécime coletado por R. Pfrimer, sem data, depositado na coleção do Museu Nacional sob o número 2799. Há, também, três espécimes de *C. aurita* procedentes de Itatiaia, depositados no Museu Nacional, uma das quais do próprio Pfrimer. Apesar de não se poder descartar a possibilidade de ocorrência de *C. penicillata* na vertente mineira da Serra de Itatiaia, prefiro uma postura mais conservadora e desconsiderar este registro por parecer insuficiente, conforme Vivo (1991). Trata-se de uma região de mata atlântica onde foi confirmada a presença de *C. aurita* e não há casos conhecidos de simpatria entre estas espécies.

A ocorrência de *C. penicillata* na localidade de Rio Jucuruçu (17° 32' S e 39° 14' W), referida pelo número 307a por Hershkovitz (1977), pelo número 25 por Kinzey (1982) e pelo número 26 por Vivo (1991) é baseada em peles depositadas no Museu de Zoologia da USP. Entretanto, é provável que seja de procedência equivocada, já que é uma localidade afastada tanto da área de distribuição de *C. penicillata* quanto de *C. kuhlii* e, provavelmente, dentro da área de distribuição de *C. geoffroyi*. Portanto esta localidade não é considerada aqui.

Hershkovitz (1977) cita o Rio de Janeiro, Guanabara, como “localidade tipo” para *C. aurita*, de acordo com Vieira (1944). Entretanto, o espécime em que este autor se baseia não tem procedência claramente definida e, segundo Coimbra-Filho (1991) e Cerqueira *et al.* (em prep.) não há, na literatura, registro bem documentado da ocorrência de *C. aurita* nesta região.

Hershkovitz (1977) cita a localidade de Visconde do Rio Branco, MG (21° 01' S 42° 50' W), para *C. geoffroyi*, provavelmente seguindo informação de Ávila-Pires (1969). Entretanto esta localidade não é referida por Vivo (1991) e provavelmente é um dado errôneo, já que trata-se de região de provável ocorrência natural de *C. aurita*, bem afastada das demais localidades confirmadas para *C. geoffroyi*. Portanto, esta localidade é desconsiderada.

As localidades referidas pelos números 299, 300, 304 e 306 por Hershkovitz (1977), pelos números 17, 18, 23 e 24 por Kinzey (1982) e pelos números 21, 22, 23, 24 e 25 por

Vivo (1991), localizadas entre o Rio de Contas e o Rio Jequitinhonha, citadas como de ocorrência de *C. penicillata* ou como de híbridos entre *C. penicillata* e *C. geoffroyi* por Hershkovitz (1977) não são aqui consideradas como tais. Estes registros são, obviamente, baseados em exemplares de *C. kuhlii* depositados no Museu Nacional e no Museu de Zoologia da USP, *taxon* este não reconhecido por esses autores.

Na região do Recôncavo Baiano a distribuição de *Callithrix* é um pouco confusa. Para Salvador (12° 59' S, 38° 31' W), Hershkovitz (1977) refere-se à ocorrência de *C. penicillata* e *C. jacchus*. Entretanto, nas localidades ao redor de Salvador, Hershkovitz (1977) cita a ocorrência de *C. jacchus* para a Ilha Madre de Deus (12° 44' S, 38° 37' W), Corupeba (12° 43' S, 38° 36' W) e Ilha de Itaparica (13° 00' S, 38° 42' W). Os dados de Vivo (1991) também indicam a presença de *C. jacchus* em torno de Salvador e não se referem a *C. penicillata* nesta localidade. Portanto, prefiro considerar a ocorrência de *C. penicillata* na localidade de Salvador como incidental, por ação antrópica, ou errônea.

A ocorrência de *C. penicillata* no Estado do Maranhão não foi registrada por Hershkovitz (1977) nem por Kinzey (1982). Entretanto, Vivo (1991) apresenta evidências convincentes sobre a ocorrência desta espécie no norte deste Estado, na localidade de Miritiba, atual Humberto de Campos. Este autor se baseia em duas peles depositadas no Museu Nacional, que Hershkovitz não teve a oportunidade de examinar, cuja procedência parece não deixar dúvidas. Entretanto, J. Silva Júnior (com. pess.) afirmou que tem registrado a presença de *C. jacchus* à margem esquerda do Rio Parnaíba, no norte do Maranhão. Portanto, a distribuição de *Callithrix* no norte deste estado ainda não está bem esclarecida, mas prefiro considerar as evidências apresentadas por ambos os pesquisadores, por considerá-las confiáveis.

b) Distribuição do grupo *jacchus*

Uma análise geral da distribuição de *Callithrix* do grupo *jacchus*, de acordo com a Figura 8, mostra que os *Callithrix* do grupo *jacchus* habitam (ou habitavam) o centro e leste do Brasil, do norte do Maranhão e Piauí para o leste e para o sul, por toda a região litorânea, até o estado de São Paulo. A oeste, aparentemente o grupo está limitado pelo início da região da floresta amazônica e pelo Rio Araguaia. No Estado de São Paulo, o Rio Tietê parece representar, aproximadamente, o limite sul da distribuição de *Callithrix*. Portanto, há

ocorrência natural de *Callithrix* do grupo *jacchus* nos estados do Maranhão, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Tocantins, Goiás e Minas Gerais.

O grupo *jacchus* ocorre nas regiões fitoecológicas de floresta ombrófila densa, floresta ombrófila aberta, floresta estacional semidecidual, floresta estacional decidual, cerrado e caatinga e em suas áreas de transição, ou zonas de tensão ecológica, conforme designação do IBGE (1993). Os taxa do grupo *jacchus* têm uma distribuição geográfica tipicamente parapátrica, com zonas de contato onde, eventualmente, ocorrem hibridações. As espécies se sucedem geograficamente, de maneira que não ocorre simpatria no sentido rigoroso da palavra.

A distribuição das espécies é mostrada nas figuras 8 a 13. As coordenadas geográficas correspondentes aos pontos marcados nessas figuras, as fontes de informação e os números originais estão no Anexo. A figura 8 mostra os polígonos demarcados com base nos pontos correspondentes às localidades geográficas mais periféricas para cada espécie, que foram usados para uma estimativa conservadora das áreas de distribuição e para o cálculo da sobreposição dessas áreas com as principais regiões fitoecológicas, de acordo com a Tabela 1. A figura 12 apresenta a provável área potencial de distribuição das espécies, com base nas afinidades às regiões fitoecológicas e às faixas de altitude, inferidas a partir das localidades de ocorrência confirmadas.

Callithrix aurita

Callithrix aurita ocorre na região de mata atlântica nos estados de Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo, alcançando a região de transição entre mata atlântica e cerrado no interior do Estado de São Paulo, onde habita matas ciliares e cerradões (figuras 8 e 9). O Rio Tietê é o limite sul aproximado da espécie, embora haja registro de algumas localidades de ocorrência da espécie na margem sul desse Rio. O ponto mais ao norte da área de distribuição de *C. aurita* é o Parque Estadual do Rio Doce, em Minas Gerais, em zona de contato com *C. geoffroyi* e, possivelmente, *C. flaviceps*. No Estado de São Paulo, portanto, a espécie habita as florestas ombrófilas densas da Serra do Mar, as florestas semidecíduais de planalto e regiões de interdigitação entre cerrados e florestas. No Estado do Rio de Janeiro a espécie é encontrada na região serrana tanto a leste quanto a oeste do Rio Paraíba do Sul e no noroeste do Estado,

próximo à divisa com o Estado de Minas Gerais. Não há registro seguro da ocorrência de *C. aurita* em baixadas litorâneas, apesar de Vivo (1991) ter afirmado que a espécie ocorre ao nível do mar. As ocorrências atribuídas a Manbucaba, Angra dos Reis (RJ), Pedra Branca, Parati (RJ) e Ubatuba (SP), provavelmente devem-se ao avanço da serra até muito próximo do mar nessas localidades. No extremo norte do Estado do Rio de Janeiro, além do Rio Paraíba do Sul, só há registro de *C. aurita* nos contrafortes da Serra da Mantiqueira, próximo à divisa com o Estado de Minas Gerais. Aparentemente *C. aurita* é nativo em toda a zona da mata mineira, ao sul do Rio Grande, distribuindo-se para o norte pela Serra da Mantiqueira, passando pelo alto Rio Doce, até a confluência deste Rio com o Rio Piracicaba. Ocorre uma zona de contato de *C. aurita* com *C. geoffroyi* e com *C. flaviceps* ao norte de sua área de distribuição e com *C. penicillata* a oeste. A estimativa conservadora da área de distribuição da espécie é de 103.467 km² e a área estimada com base em critérios fitoecológicos é de 176.240 km² (Tabela 1).

Callithrix flaviceps

Callithrix flaviceps ocorre na região serrana do Estado do Espírito Santo, ao sul do Rio Doce, e em partes adjacentes do Estado de Minas Gerais (figuras 8 e 9). No Espírito Santo, a espécie ocorre em faixas de cerca de 500 a 1.800 m de altitude, em floresta ombrófila densa (*sensu* IBGE, 1993) sendo, tipicamente, um sagui serrano. Abaixo dessas altitudes *C. flaviceps* é substituído por *C. geoffroyi*. No Estado de Minas Gerais, a espécie alcança altitudes inferiores, como por exemplo cerca de 350 m na Estação Biológica de Caratinga, no vale do Rio Manhuaçu, habitando floresta estacional semidecidual (*sensu* IBGE, 1993). *Callithrix flaviceps* tem zona de contato com *C. geoffroyi* em altitudes entre 500 e 600 m no Estado do Espírito Santo e com *C. aurita* a oeste e sudoeste de sua área de distribuição no Estado de Minas Gerais. A estimativa conservadora da área de distribuição da espécie é de 10.232 km² e a área estimada com base em critérios fitoecológicos é de 19.290 km² (Tabela 1).

53°30'

48°30'

43°30'

38°30'

34°30'

0°30'

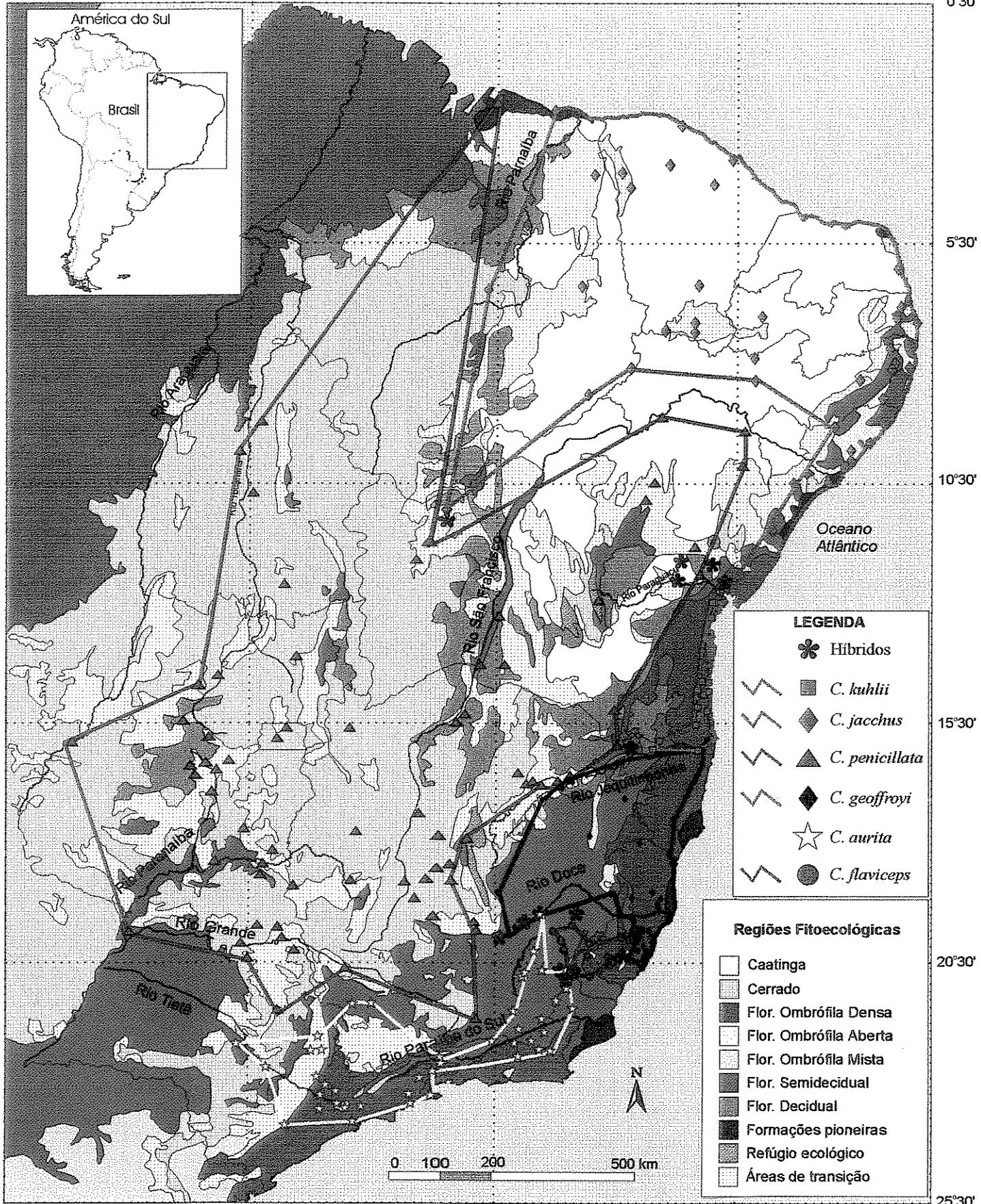


Figura 8. Principais regiões fitoecológicas brasileiras e distribuição das espécies de *Callithrix* do grupo *jacchus*. As linhas que ligam os pontos periféricos das localidades de cada espécie demarcam os polígonos usados para a estimativa conservadora da área de distribuição geográfica.

Tabela 1. Proporção da área de distribuição das espécies de *Callitrix* do grupo *jacchus*, coberta por cada tipo de formação fitogeográfica, de acordo com mapa do IBGE (1993), e calculada por sistema de informação geográfica, com base nos polígonos formados pelas localidades de ocorrência registradas. Os dados apresentados representam ordens de grandeza e não significam, necessariamente, que as espécies estejam presentes em todas os tipos de vegetação abrangidos pela área de distribuição.

Regiões fitoecológicas	<i>C. aurita</i>		<i>C. flaviceps</i>		<i>C. geoffroyi</i>		<i>C. jacchus</i>		<i>C. kuhlii</i>		<i>C. penicillata</i>	
	área km ²	%	área km ²	%								
Cerrado	3.477	3,6	0	0	0	0	4.715	0,9	0	0	733.893	54,9
Caatinga	0	0	0	0	0	0	371.465	67,5	0	0	93.943	7,0
Floresta ombrófila densa	36.399	35,2	6.108	59,7	47.173	38,6	11.747	2,1	10.870	92,3	669	0
Floresta ombrófila aberta	0	0	135	1,3	3.949	3,2	11.400	2,1	0	0	7.859	0,6
Floresta ombrófila mista	1.264	1,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Floresta semidecidual	35.570	34,6	3.925	38,4	63.280	51,7	21.290	3,9	764	6,5	96.833	7,2
Floresta decidual	0	0	0	0	3.991	3,3	24.045	4,4	138	1,2	127.544	9,5
Formações pioneiras	0	0	0	0	1.622	1,3	6.488	1,2	0	0	1.669	0,1
Áreas de transição	26.287	25,4	0	0	2.213	1,8	99.339	18,0	0	0	268.523	20,1
Refúgios ecológicos	0	0	64	0,6	0	0	0	0	0	0	5.598	0,4
Total da área conservadora	103.467	100	10.232	100	122.329	100	550.489	100	11.772	100	1.336.531	100
Total da área estimada	176.240		19.290		143.027		640.231		52.727		1.722.436	

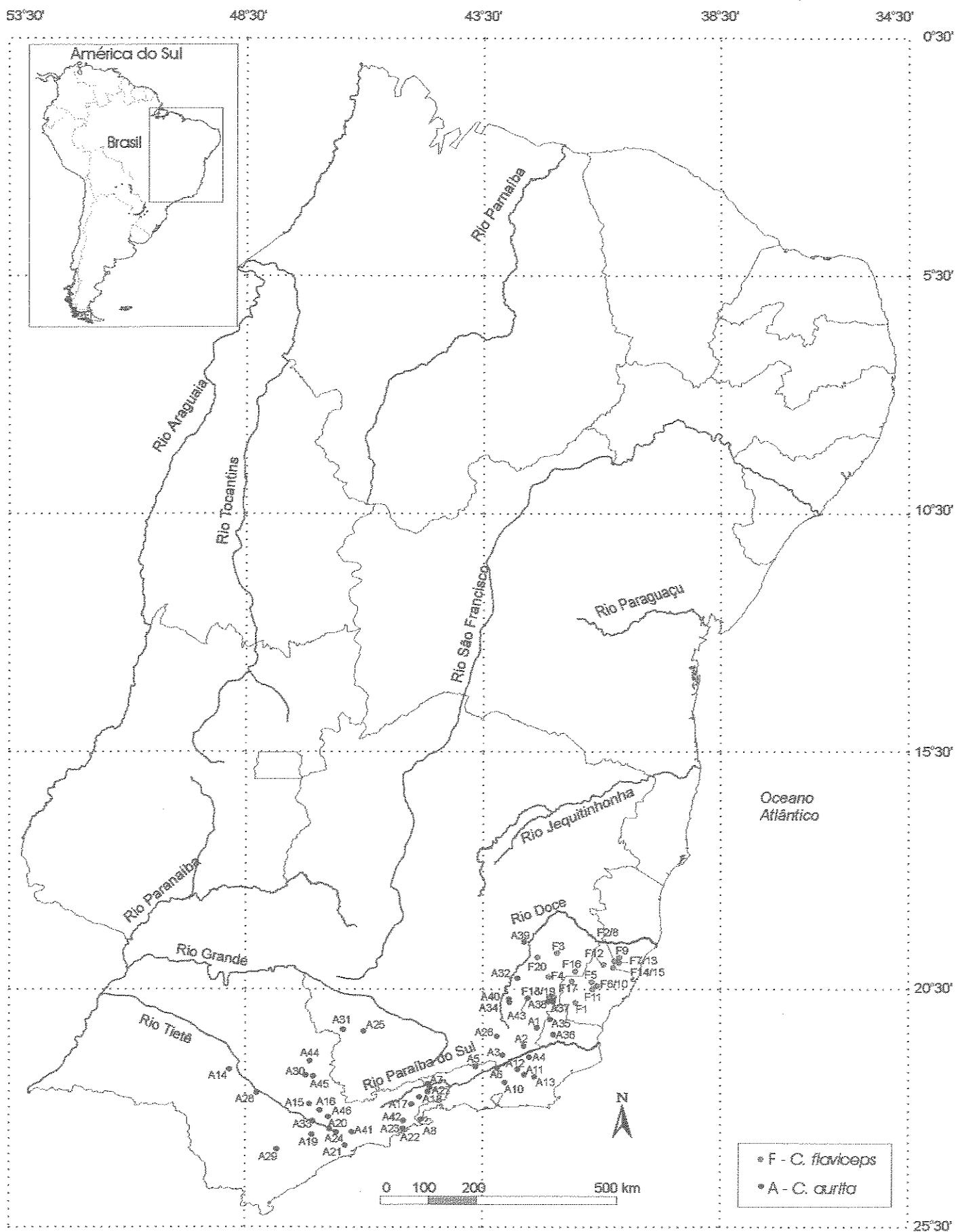


Figura 9. Localidades confirmadas de ocorrência de *C. aurita* e *C. flaviceps*. As localidades e as fontes de informação estão especificadas no Anexo (Gazetteer).

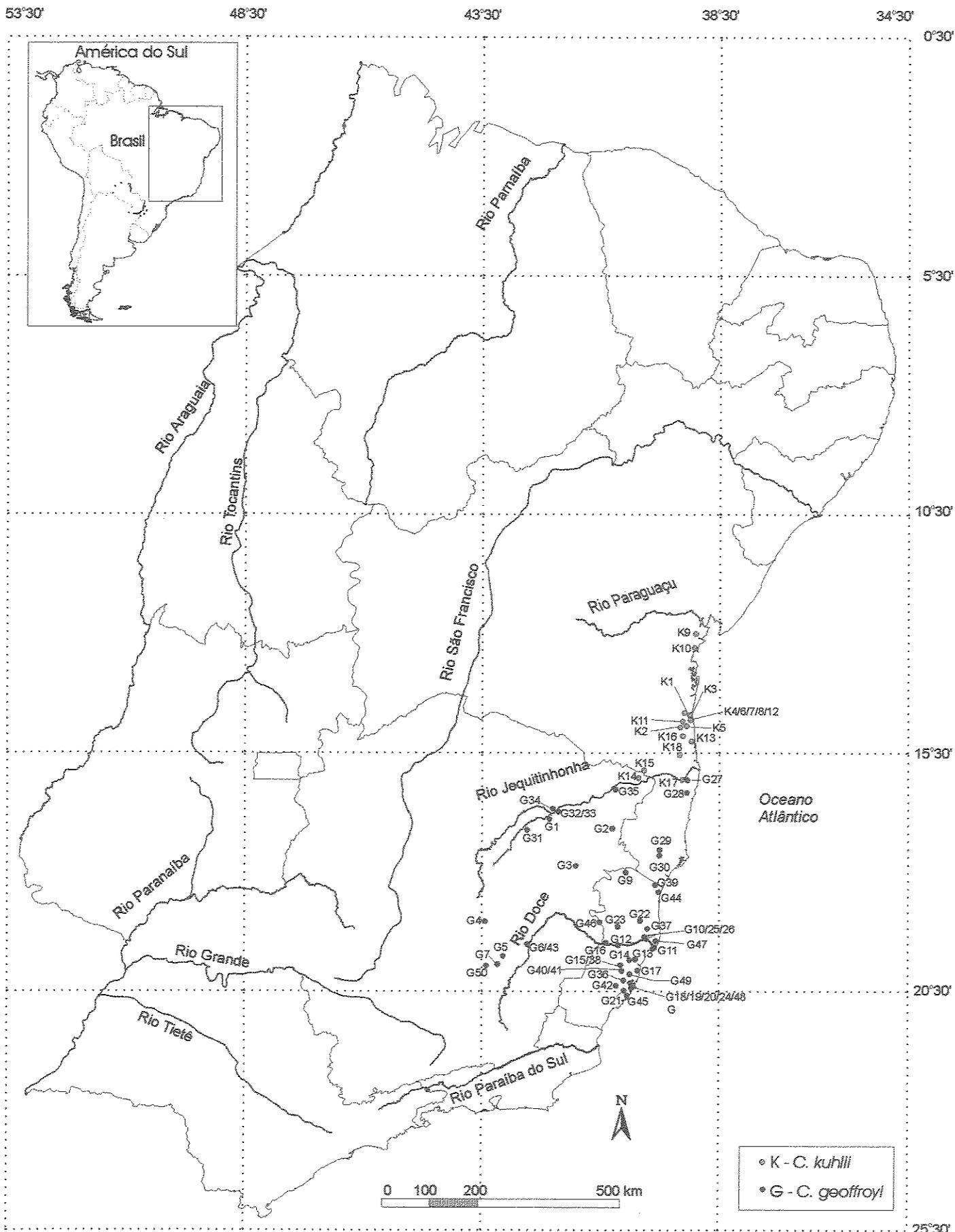


Figura 10. Localidades confirmadas de ocorrência de *C. geoffroyi* e *C. kuhlii*. As localidades e as fontes de informação estão especificadas no Anexo (Gazetteer).

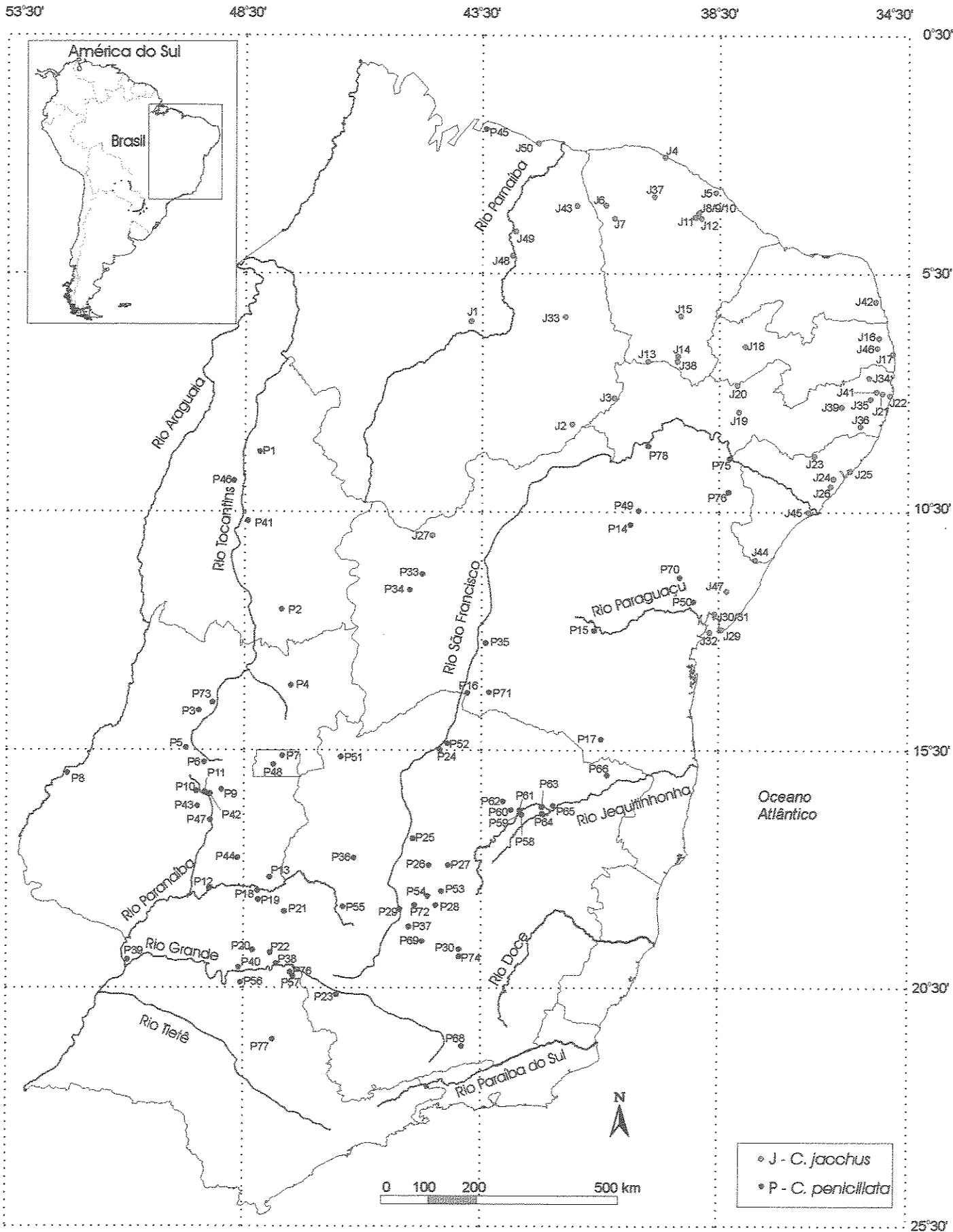


Figura 11. Localidades confirmadas de ocorrência de *C. jacchus* e *C. penicillata*. As localidades e as fontes de informação estão especificadas no Anexo (Gazetteer).

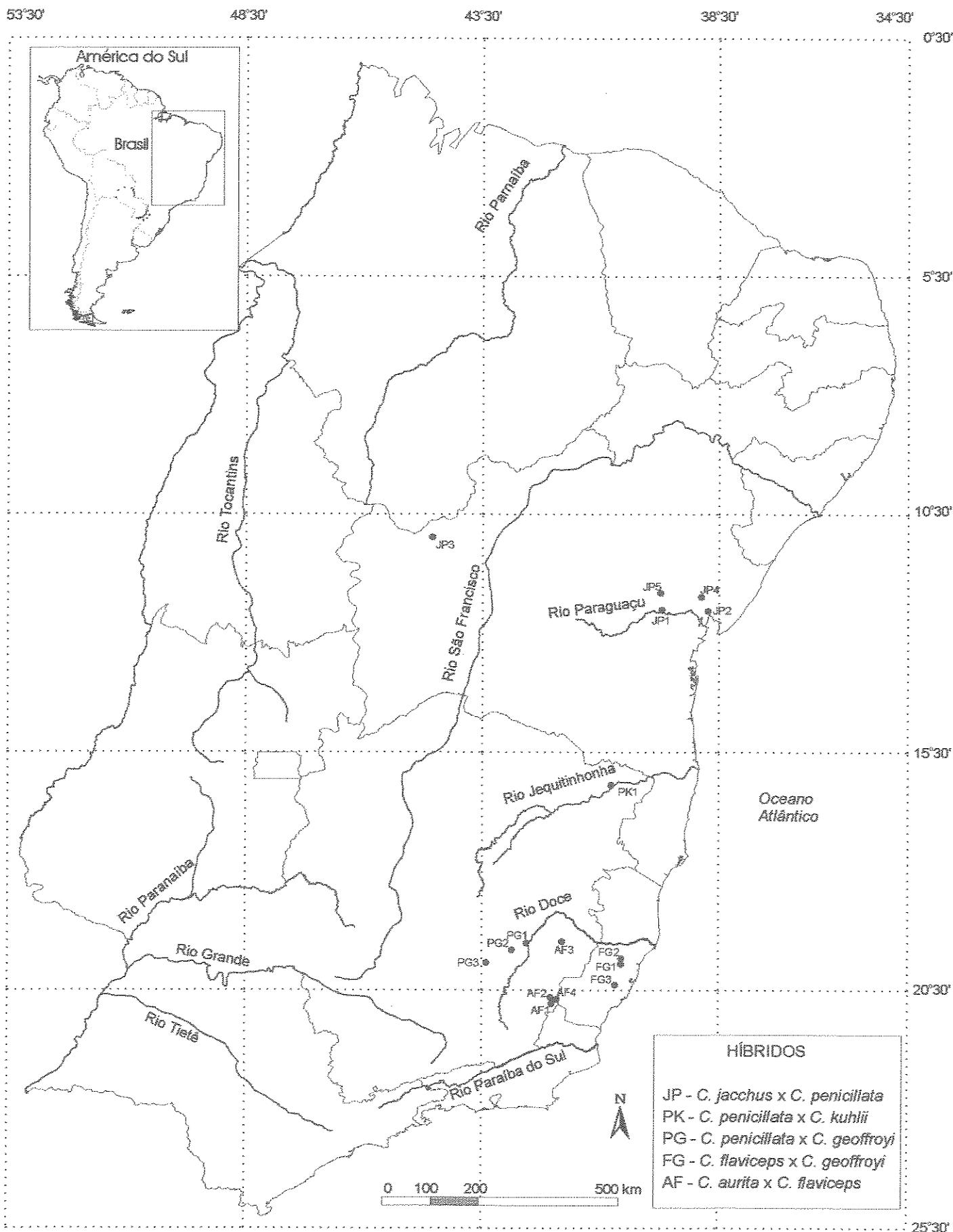


Figura 12. Localidades confirmadas de ocorrência de híbridos de *Callithrix*. As localidades e as fontes de informação estão especificadas no Anexo (Gazetteer).

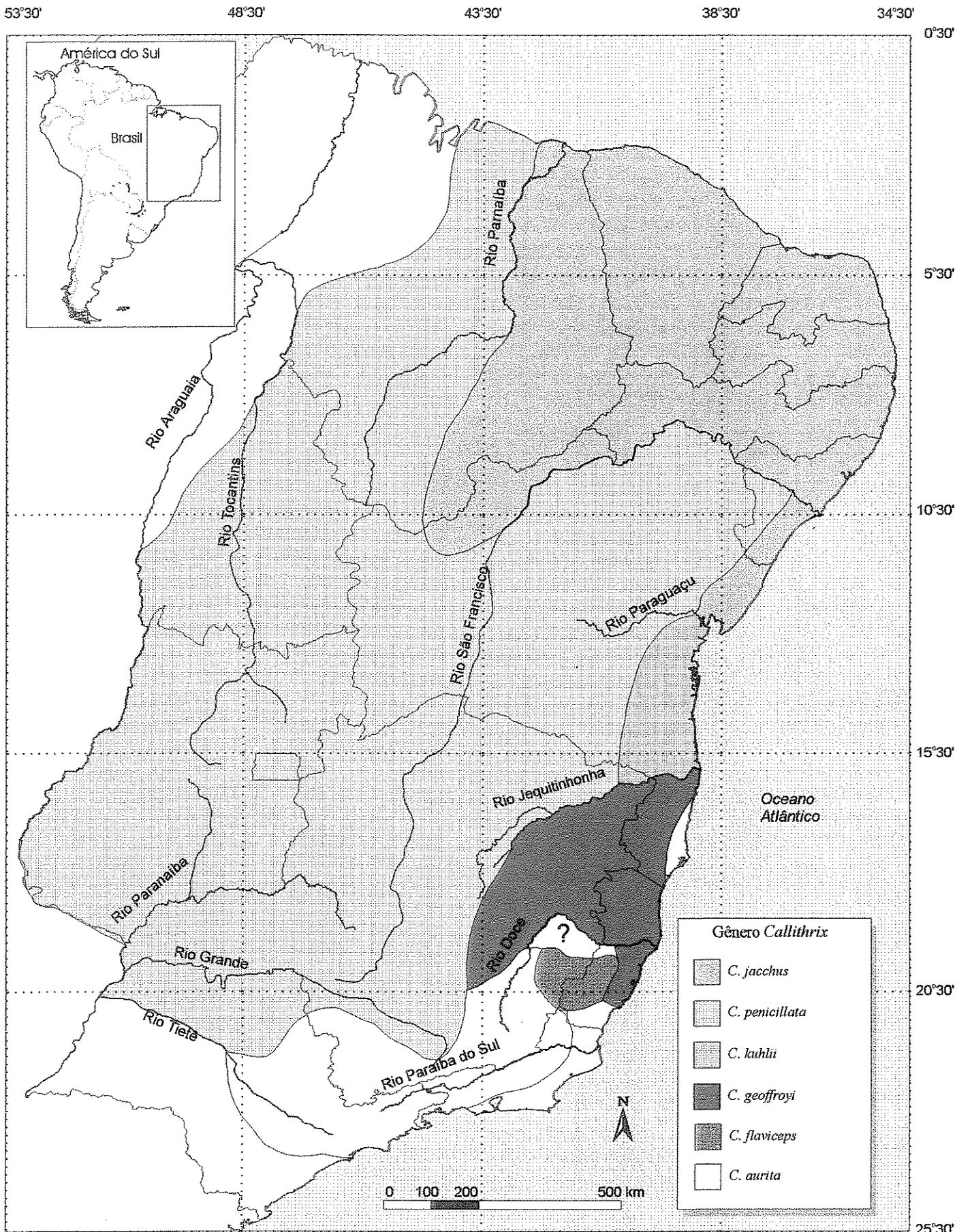


Figura 13. Distribuição geográfica estimada de *Callithrix* do grupo *jacchus*

Callithrix geoffroyi

Callithrix geoffroyi ocorre em formações pioneiras de restinga e em floresta ombrófila densa no Estado do Espírito Santo, desde as baixadas litorâneas até cerca de 600 m de altitude, podendo atingir, em algumas localidades, até 800 m acima do nível do mar. O limite sul da área de distribuição de *C. geoffroyi* não deve ultrapassar o Rio Itapemirim. Habita todo o norte do Espírito Santo, ao norte do Rio Doce, sul do Estado da Bahia, ao sul do Rio Jequitinhonha, e leste do Estado de Minas Gerais, entre o Rio Jequitinhonha e Rio Araçuaí e Rio Doce, até a faixa de transição entre a Mata Atlântica e o Cerrado, na Serra do Espinhaço (figuras 8 e 10). *Callithrix geoffroyi* tem zonas de contato com *C. flaviceps* na região serrana do Estado do Espírito Santo e com *C. penicillata* na Serra do Espinhaço. O contato com *C. kuhlii* no sul da Bahia e com *C. penicillata* no nordeste de Minas Gerais é limitado pelo Rio Jequitinhonha e com *C. aurita* em Minas Gerais é limitado pelo Rio Doce, apesar desses rios não serem barreiras efetivas à dispersão desses primatas. A estimativa conservadora da área de distribuição da espécie é de 122.329 km² e a área estimada com base em critérios fitoecológicos é de 143.027 km² (Tabela 1).

Callithrix jacchus

Callithrix jacchus é uma espécie tipicamente nordestina, ocorrendo na zona da mata e região de caatinga nos estados do Maranhão, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba e Alagoas. No estados de Sergipe e Bahia a distribuição de *C. jacchus* restringe-se, basicamente, à mata atlântica, tendo a região do Recôncavo Baiano como o limite sul da área de distribuição da espécie (figuras 8 e 11). Já na região da Caatinga o limite sul da distribuição de *C. jacchus* é o Rio São Francisco. A espécie possivelmente tem uma zona de contato com *C. penicillata* aproximadamente ao longo do Rio Parnaíba, entre os estados do Maranhão e Piauí, e no sul do Piauí e oeste da Bahia em Zona de Transição entre caatinga e cerrado. No nordeste da Bahia aparentemente há uma zona de contato na área de transição entre a mata atlântica e a região de caatinga. A estimativa conservadora da área de distribuição da espécie é de 550.489 km² e a área estimada com base em critérios fitoecológicos é de 640.231 km² (Tabela 1).

Callithrix kuhlii

Callithrix kuhlii ocorre entre o Rio Jequitinhonha, no Estado da Bahia, até a altura do Recôncavo Baiano, do litoral até, aproximadamente, a faixa de transição entre a floresta semidecidual e decidual, nos estados da Bahia e Minas Gerais (figuras 8 e 10). Habita, portanto, a floresta ombrófila densa, a floresta estacional semidecidual e a área de influência flúvio-marinha (*sensu* IBGE, 1993). Apesar do Rio Jequitinhonha ser o limite sul da área de distribuição desta espécie, há registro de *C. kuhlii* à margem direita deste Rio, na localidade de Belmonte, BA (*vide* Lima, 1990). *Callithrix kuhlii* tem zona de contato com *C. penicillata* no interior do Estado da Bahia e nordeste do Estado de Minas Gerais e, possivelmente, zona de contato com *C. jacchus* na região do Recôncavo Baiano. A estimativa conservadora da área de distribuição da espécie é de 11.772 km² e a área estimada com base em critérios fitoecológicos é de 52.727 km² (Tabela 1).

Callithrix penicillata

Callithrix penicillata é a espécie de *Callithrix* com a maior distribuição geográfica, provavelmente ocorrendo desde o norte do Estado do Maranhão, tendo como limite ocidental o início da floresta ombrófila densa, do sistema amazônico e o Rio Araguaia, alcançando para o sul os estados de Tocantins, Bahia, Goiás, Minas Gerais e São Paulo (figuras 8 e 11). Esta espécie ocorre, principalmente, na região do cerrado, habitando matas de galerias e cerradões, mas também ocorre na região de caatinga nos estados da Bahia e Minas Gerais, e em florestas deciduais e semideciduais no Estado de Minas Gerais. *Callithrix penicillata* provavelmente tem zona de contato com *C. aurita* no Estado de São Paulo e no sudeste de Minas Gerais, em áreas de transição entre florestas semideciduais e cerrado. A ocorrência de *C. penicillata* no Parque Estadual da Serra de Ibitipoca, MG, merece destaque, já que, conforme mapa do IBGE (1993), este Parque está num enclave de cerrado circundado por floresta semidecidual, aqui tratada como mata atlântica. Há, também, zona de contato de *C. penicillata* com *C. geoffroyi* na Serra do Espinhaço, em Minas Gerais, com *C. kuhlii* no nordeste de Minas Gerais e interior da Bahia e com *C. jacchus* na Bahia e Piauí. A estimativa conservadora da área de distribuição da espécie é de 1.336.531 km² e a área estimada com base em critérios fitoecológicos é de 1.722.436 km² (Tabela 1).

c) Híbridação na natureza

Dados de literatura e de campo indicam que há evidências de híbridação natural, em zonas de contato, entre *C. aurita* e *C. flaviceps*, entre *C. flaviceps* e *C. geoffroyi*, entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata*, entre *C. penicillata* e *C. kuhlii* e entre *C. penicillata* e *C. jacchus*, conforme descrição abaixo:

C. aurita x *C. flaviceps*

Obtive evidências de híbridação entre *C. aurita* e *C. flaviceps* no Estado de Minas Gerais, no município de Carangola e no município de Ipanema (figuras 8 e 12). Em ambas as localidades foram encontrados grupos com indivíduos cujos fenótipos mais se assemelhavam a um dos *taxa*, bem como indivíduos com aspecto intermediário. Além dos híbridos, no município de Carangola também foram encontrados grupos aparentemente típicos de *C. aurita* e *C. flaviceps* (Cosenza, 1993). Em Ipanema, o grupo descoberto por Diego (1993) que tive a oportunidade de observar, encontra-se em uma localidade a cerca de 10 km a nordeste da Estação Biológica de Caratinga, onde ocorre *C. flaviceps* (*vide* Mittermeier *et al.*, 1980). A localidade mais próxima deste ponto em que foi confirmada a presença de *C. aurita* é o Parque Estadual do Rio Doce (Figura 9).

C. flaviceps x *C. geoffroyi*

No Estado do Espírito Santo, identifiquei híbridos entre *C. flaviceps* e *C. geoffroyi* nos municípios de Domingos Martins, Santa Leopoldina e Santa Teresa, conforme localidades apresentadas nas figuras 8 e 12. No município de Santa Teresa, onde as observações foram mais frequentes, pude observar que há indivíduos aparentemente puros de *C. flaviceps* e *C. geoffroyi* nas mesmas localidades em que ocorrem os híbridos, bem como a existência de grupos mistos, ou seja, compostos por espécimes de *C. flaviceps* de *C. geoffroyi* e híbridos.

O fenótipo dos híbridos entre *C. flaviceps* e *C. geoffroyi* não apresenta o aspecto geral intermediário entre estas espécies. A coloração geral da face e os pelos auriculares são escuros, lembrando *C. penicillata*. Entretanto, a forma dos tufos não se assemelha a nenhum desses três *taxa*, sendo mais eriçada e pouco definida. O padrão de coloração do dorso e cauda é escuro,

com faixas largas negras, alternando-se a faixas cinza-claro mais estreitas, assemelhando-se a *C. geoffroyi*. Mãos e pés são predominantemente negros, com alguns pelos amarelo-dourados. Em termos gerais, o fenótipo desses híbridos é similar àquele de híbridos entre *C. jacchus* e *C. flaviceps* e entre *C. kuhlii* e *C. aurita* descritos por Coimbra-Filho (1991) e Coimbra-Filho *et al.* (1993).

C. geoffroyi x *C. penicillata*

Há registros de hibridação entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata* no Estado de Minas Gerais, no Parque Estadual do Rio Doce (Hirsch, 1995) e no município de Antônio Dias, na bacia do Rio Piracicaba (Passamani *et al.*, 1997) (figuras 8 e 12). Observei alguns exemplares de *Callithrix* procedentes do Parque do Rio Doce, que tinham padrão de coloração intermediário entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata*, com predominância do padrão *geoffroyi*.

Na região de transição entre cerrado e floresta semidecidual, na Estação de Pesquisa de Peti, Minas Gerais, há registros de hibridação entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata* (Rylands e Costa, 1988). Também há hibridação entre estas duas espécies na Serra da Piedade, MG (I. B. Santos e C. Vale, com. pess., citado em Coimbra-Filho *et al.*, 1993). Em ambos os casos, a hibridação ocorre em zonas de contatos naturais entre estes *taxa*.

C. penicillata x *C. kuhlii*

Na margem esquerda do Rio Jequitinhonha, na localidade de Almenara, em Minas Gerais, há registro de hibridação entre *C. penicillata* e *C. kuhlii* (Rylands *et al.*, 1988), em região em que predomina a floresta semidecidual (figuras 8 e 12). A localidade parece inserir-se em zona de contato entre esses *taxa*. Ao norte da área de distribuição de *C. kuhlii*, na região do Recôncavo Baiano, I. B. Santos (com. pess.) observou vários espécimes de *Callithrix* com aspecto híbrido.

C. penicillata x *C. jacchus*

No Recôncavo Baiano, na localidade de Santo Amaro, Hershkovitz (1977) cita a ocorrência de hibridação entre *C. penicillata* e *C. jacchus*. Posteriormente, Alonso *et al.*

(1987), trabalhando nesta mesma região, apresentaram uma boa documentação da presença de híbridos entre estas espécies. Os espécimes coletados em sete localidades a noroeste da cidade de Salvador apresentaram padrões intermediários entre as duas espécies, principalmente no que se refere à coloração e disposição dos pelos dos tufos auriculares. Segundo mapa do IBGE (1993) estas localidades estão em zonas de tensão ecológica, ou seja, em zonas de transição entre florestas e cerrado (figuras 8 e 12).

Vivo (1991) também encontrou evidência de hibridação entre *C. penicillata* e *C. jacchus* em região de interdigitação entre cerrado e caatinga, com base em um espécime proveniente de Ibipetuba, antiga Santa Rita de Cássia, noroeste da Bahia.

d) Interferência antrópica na distribuição das espécies

Segundo Cerqueira *et al.* (em prep.) *C. jacchus* foi introduzido no município do Rio de Janeiro há, pelo menos, 50 anos, sendo que atualmente ocorre em todo o maciço da Serra da Tijuca e regiões circunvizinhas (*vide* Mittermeier *et al.*, 1982). Segundo Coimbra-Filho (1991) e Cerqueira *et al.* (em prep.) a área hoje habitada por *C. jacchus* no Estado do Rio de Janeiro provavelmente nunca foi habitada por outra espécie de *Callithrix*, de maneira que não há evidência de competição ou outro tipo de interação entre *C. jacchus* e uma espécie nativa.

No Estado de São Paulo, tive informações de presença de *C. jacchus* em estado silvestre na região de Campinas, em remanescentes de matas semidecíduais nos municípios de Souzas e Joaquim Egídio. A região de Campinas, SP, onde tive informações da ocorrência de grupos de *C. jacchus* introduzidos, está dentro da área de distribuição de *C. aurita*. Entretanto, não há informações recentes da ocorrência desta espécie, mesmo em áreas em que não há *C. jacchus*. Aparentemente, *C. jacchus* foi introduzida nessa região após o desaparecimento de *C. aurita*, de maneira que não há informações sobre interações entre estas espécies.

No Parque Estadual do Rio Doce, em Minas Gerais, ocorre *C. aurita*, *C. geoffroyi* e *C. penicillata* (*vide* Stallings e Robinson, 1991). A ocorrência de *C. geoffroyi* pode ser um fenômeno natural, já que o Rio Doce é, aproximadamente, o limite sul da distribuição desta espécie na região (Figura 12). Entretanto, a ocorrência de *C. penicillata* é reportada como consequência de introdução antrópica, sendo que próximo à sede do Parque ocorrem grupos

de *Callithrix*, cujos indivíduos têm fenótipos que sugerem serem híbridos entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata* (Hirsch, 1995).

No município de Viçosa, MG, originalmente ocorria *C. aurita*, já que no Museu de Zoologia da Universidade local, há um espécime deste *taxon*, coletado em 1937, por J. Moojen (*vide* Mendes, 1993). Atualmente neste município são encontrados grupos de *C. penicillata*, de *C. jacchus* e de indivíduos cujo fenótipo sugere serem híbridos, com predominância do padrão *geoffroyi* (Pereira *et al.*, 1995). Espécimes de *C. aurita* são raramente encontrados e a espécie está praticamente extinta do município (F. R. Melo, com. pess.). Ainda não foram encontradas evidências de contato entre *C. aurita* e as outras espécies que certamente foram introduzidas.

No litoral sul do Estado do Espírito Santo, no município de Itapemirim, encontrei um grupo de *C. penicillata* em mata de restinga, que foi introduzido por um fazendeiro local. Introdução de *C. penicillata* nesta região também foi reportada por Oliver e Santos (1991). Não há registros de ocorrência de *Callithrix* naturalmente nesta região, já que, aparentemente, *C. geoffroyi* não ocorre ao sul do Rio Itapemirim. Portanto, não há evidência de interação da espécie introduzida com espécie de *Callithrix* nativa.

Há, também, pequenas populações de *C. jacchus* vivendo em liberdade no Estado de Santa Catarina, nos arredores de Blumenau (R. Laps, com. pess.) e na província de Buenos Aires, Argentina (Rylands *et al.*, 1993). Entretanto, aparentemente estas populações dependem de suplementação alimentar fornecida pelo homem para sobreviverem, ficando restritas às margens de cidades e vilas.

Exceto a curiosa presença de *Callithrix* no estado sulino de Santa Catarina e na província de Buenos Aires, não estão sendo considerados, aqui, os grupos de *Callithrix* que se adaptaram aos fundos de quintais e chácaras, em várias cidades e vilas brasileiras, cuja presença é fortemente condicionada pela alimentação fornecida pelo homem.

2.4. DISCUSSÃO

a) Distribuição geográfica do grupo *jacchus*

Comparando-se a distribuição de *Callithrix* do grupo *jacchus* com o mapa de vegetação do Brasil (IBGE, 1993), observa-se que há uma afinidade das espécies às regiões fitoecológicas. Aparentemente do Estado do Maranhão até o Estado de Goiás, o limite ocidental da distribuição do grupo é o início da região de florestas pertencentes ao sistema amazônico. De um modo geral, as espécies do grupo *jacchus* ocorrem nas regiões fitoecológicas do centro e leste do Brasil, isto é, cerrado, caatinga e mata atlântica e áreas de formações pioneiras (litorâneas).

Pode parecer que o limite da área de distribuição deste grupo deva-se à barreira geográfica formada pelo Rio Araguaia. Entretanto, não há registro de ocorrência de *Callithrix* nas florestas do oeste do Estado do Maranhão e leste do Estado do Pará, até o Rio Araguaia, apesar de não haverem grandes rios que pudessem atuar como barreiras à dispersão de *Callithrix*. O Rio Araguaia parece, portanto, ser um limite biogeográfico apenas onde seu curso coincide com a faixa de transição entre grandes regiões fitogeográficas, neste caso entre o cerrado e as florestas do sistema amazônico.

Considerando a afinidade fitogeográfica, pode-se esperar a ocorrência do grupo *jacchus* também no cerrado do estado de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul. Entretanto, nesta região, que pertence à bacia do Rio Paraguai, há registros de ocorrência de *Callithrix melanura* (grupo *argentata*) (Hershkovitz, 1977; Vivo, 1991). Portanto, a ausência do grupo *jacchus* pode estar associada à presença de um outro grupo de *Callithrix*. É possível que haja uma zona de contato entre *C. penicillata* e *C. melanura* nos limites entre as bacias dos rios Paraguai e Paraná, nos Estados de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, assunto que merece melhor investigação.

b) Distribuição das espécies

Os dados disponíveis indicam que *C. penicillata* adaptou-se às regiões fitogeográficas de paisagens mais abertas, ocupando, praticamente, toda a região de cerrado, exceto nos estados de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, a região de caatinga no Estado da Bahia e as

florestas estacionais decíduais. Aparentemente as florestas estacionais semidecíduais só foram colonizadas eficientemente por *C. penicillata* na bacia do Rio Paraná, no sudoeste do Estado de Minas Gerais e noroeste do Estado de São Paulo, e, talvez, entre o Rio Verde e Rio Paraopeba no sudeste de Minas Gerais. Esta região de floresta semidecidual, segundo mapa do IBGE (1993), encerra um grande enclave de cerrado, situado entre os municípios de Lavras e Barbacena, alcançando o Parque Estadual da Serra do Ibitipoca, onde ocorre *C. penicillata*.

É provável que ocorra uma população de *C. penicillata* na região de floresta semidecidual que liga esse enclave à região mais ampla de cerrado, entre os municípios de Lavras, Formiga e Divinópolis. Não se pode, entretanto, descartar a hipótese de ocorrência de *C. aurita* nessas florestas semidecíduais e do isolamento de uma população de *C. penicillata* no enclave de cerrado. A ocorrência de uma população disjunta de *C. penicillata* seria, sem dúvida, um evento de grande significado para o estudo biogeográfico, genético e evolutivo de *Callithrix*. A presença de *C. penicillata* no Parque Estadual da Serra do Ibitipoca pode, por outro lado, ser um evento recente, ocasionado pelo desmatamento das florestas semidecíduais dessa região, facilitando a colonização por espécies mais adaptadas a paisagens abertas. De qualquer forma, é interessante notar que os demais primatas que ocorrem neste Parque são *Callicebus personatus*, *Alouatta fusca* e *Brachyteles arachnoides*, típicos de mata atlântica (vide Hirsch *et al.*, 1994; Fontes *et al.*, 1996).

Ao longo da mata atlântica, onde *C. penicillata* tem zonas de contato com *C. jacchus*, *C. kuhlii* e *C. geoffroyi*, sua distribuição vai até as faixas de transição entre a floresta estacional decidual e a floresta estacional semidecidual, pois estas outras espécies colonizaram a floresta semidecidual com mais eficiência. Portanto, a ampla distribuição de *C. penicillata* está associada à amplitude das regiões fitogeográficas abertas e às florestas estacionais decíduais do Brasil central.

É especialmente interessante a comparação das distribuições geográficas de *C. penicillata* com *C. jacchus*. Do Maranhão até o oeste da Bahia, a oeste do Rio São Francisco, o limite biogeográfico entre estas espécies parece ser, aproximadamente, a faixa de transição entre cerrado e caatinga. Entretanto, a região de caatinga situada na Bahia e norte de Minas Gerais, à margem direita do Rio São Francisco, é habitada por *C. penicillata*. Mas a Mata Atlântica baiana, ao norte do Recôncavo, é habitada por *C. jacchus*. Ou seja, a caatinga foi colonizada com mais eficiência por *C. jacchus* ao norte do Rio São Francisco e por *C. penicillata* ao sul, enquanto *C. jacchus* ocupou a mata atlântica tanto ao norte como ao sul

desse Rio.

A citação de ocorrência de *C. penicillata* em vegetação de floresta pluvial perenifolia atlântica na Bahia por Hershkovitz (1977) e Vivo (1991) deve-se ao fato destes autores não terem reconhecido *C. kuhlii* como *taxon* válido. Os dados deste trabalho, entretanto, indicam que nas florestas ombrófilas da Bahia ocorre *C. jacchus* ao norte do Recôncavo Baiano, *C. kuhlii* do Recôncavo ao Rio Jequitinhonha e *C. geoffroyi* do Rio Jequitinhonha para o sul.

Em função das distribuições geográficas, pode-se considerar que *C. jacchus* tem um potencial adaptativo para a região de caatinga maior que *C. penicillata*. Entretanto, isto não explica por que *C. penicillata* colonizou a caatinga do centro e norte da Bahia e parte de Minas Gerais. Provavelmente este padrão de distribuição não pode ser explicado apenas por afinidade fitoecológica de cada espécie. É provável que isto se deva à ação conjunta de fatores históricos, potenciais adaptativos e à presença do Rio São Francisco, como barreira geográfica parcial, especialmente quando o nível do mar era mais alto.

Segundo Rylands e Faria (1993), tanto *C. jacchus*, quanto *C. penicillata*, adquiriram adaptações que lhes permitiram colonizar ambientes mais abertos e sazonais, especialmente uma maior adaptação para a exploração de gomas. Tanto que ambas as espécies colonizaram eficientemente as regiões de cerrado e caatinga, que incluem florestas caducifólias, altamente sazonais. Portanto, é de se supor que essas espécies tenham potenciais adaptativos próximos, no que tange à ocupação de paisagens abertas, sendo *C. penicillata* ligeiramente mais eficiente em termos competitivos em cerrado e *C. jacchus* em caatinga.

Uma questão que também deve ser considerada é a feição da região de caatinga ao norte e ao sul do Rio São Francisco. Observando-se o mapa de vegetação do IBGE (1993) nota-se que grande parte da região habitada por *C. penicillata* no Estado da Bahia é formada por florestas estacionais ou áreas de transição entre florestas estacionais e caatinga, entre florestas estacionais, caatinga e cerrado e entre caatinga e cerrado. Por outro lado, ao norte do Rio São Francisco, a região é dominada por caatinga (*sensu stricto*). É provável, portanto, que a predominância de *C. penicillata* no estado da Bahia e norte de Minas Gerais deva-se à sua maior capacidade de adaptação às florestas estacionais e seus ecótonos com o cerrado e caatinga, associada à barreira geográfica parcial, formada pelo Rio São Francisco, que diminui o potencial de colonização por *C. jacchus*.

A ocupação das florestas costeiras ombrófilas e semidecíduais do litoral da Bahia por *C. jacchus* sugere que esta espécie tem maior potencial adaptativo para estes ambientes que *C.*

penicillata. O Rio São Francisco parece não ter sido um obstáculo à dispersão da espécie, que colonizou, eficientemente a mata atlântica do Estado do Rio Grande do Norte ao Recôncavo Baiano. A grande adaptabilidade de *C. jacchus* à floresta ombrófila e vegetação de restinga também pode ser constatada pela proliferação desta espécie no município do Rio de Janeiro e adjacências (*vide* Mittermeier *et al.*, 1982; Coimbra-Filho, 1990; Cerqueira *et al.*, em prep.).

Callithrix kuhlii e *C. geoffroyi* aparentemente possuem potenciais adaptativos às mesmas regiões fitoecológicas (*sensu* IBGE, 1993). Ambas habitam florestas ombrófilas, florestas semidecíduais e áreas de influência flúvio-marinha em baixadas litorâneas em regiões contíguas. A importância das afinidades ecológicas no estabelecimento de limites biogeográficos parece clara entre *C. kuhlii* e *C. penicillata* e entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata*. Entre *C. kuhlii* e *C. geoffroyi* não há transição fitoecológica clara, mas a presença do Rio Jequitinhonha como marcador dos limites. De qualquer forma, apesar de grandes extensões do Sul do Estado da Bahia e norte do Estado do Espírito Santo serem consideradas matas ombrófilas densas (*vide* IBGE, 1993), é preciso destacar que há claras diferenças climáticas e, provavelmente, ecológicas, por exemplo, entre a floresta ombrófila do Estado do Espírito Santo e a região baiana em que ocorre *C. kuhlii*. Esta região possui um regime pluviométrico bem diferenciado, com chuvas que se distribuem por todo o ano e uma pluviosidade média anual superior à da baixada espiritosantense (*vide* Mori e Boom, 1983).

É possível que haja diferenças de potenciais adaptativos entre *C. kuhlii* e *C. geoffroyi* menos marcantes que entre estas espécies e *C. penicillata*, que, aliadas à existência de um rio como barreira parcial à dispersão dos saguis, mantenha os limites biogeográficos conhecidos.

O limite biogeográfico entre *C. geoffroyi* e *C. flaviceps* é muito provavelmente estabelecido por diferenças ecológicas. Não há barreiras físicas que impeçam a dispersão de *C. geoffroyi* para regiões mais altas ou de *C. flaviceps* para as mais baixas. Tanto que o relevo acidentado da região serrana do Estado do Espírito Santo, com vales profundos, permite a interpenetração das áreas de distribuição destas espécies. Ou seja, *C. geoffroyi* penetra pelos vales dos rios para o interior da região serrana e *C. flaviceps* projeta-se para a periferia desta região pelas cumeeiras das serras estabelecendo uma aparente simpatria. Este tipo de distribuição facilita o contato entre as espécies, permitindo a formação de grupos mistos e a hibridação.

A ocorrência de *C. flaviceps* em áreas de menores altitudes no estado de Minas Gerais pode estar associada à ausência de *C. geoffroyi*. Entretanto, há óbvias diferenças climáticas e

ecológicas entre regiões de mesma altitude nas serras voltadas para o mar no estado do Espírito Santo e nas serras interioranas de Minas Gerais. Portanto, os dados disponíveis não permitem afirmar se a ocorrência de *C. flaviceps* em altitudes inferiores no Estado de Minas Gerais está associada simplesmente aos aspectos climáticos e ecológicos, ou se é o resultado da ausência de um *Callithrix* com maior eficiência competitiva em áreas de altitudes inferiores neste Estado.

Coimbra-Filho (1990) afirma que é óbvia a ocorrência, em tempos passados, de *C. flaviceps* no nordeste (grifo meu) do Estado do Rio de Janeiro. Creio que houve um erro tipográfico, já que o autor cita os municípios de Natividade, Porciúncula e Bom Jesus de Itabapoana, que ficam no noroeste deste Estado. Entretanto, não havia registro documentado da presença de *Callithrix* no norte do Estado do Rio de Janeiro, até que localizei grupos de *C. aurita* em duas localidades ao norte do Rio Paraíba do Sul (*vide* Mendes, 1993). Uma destas localidades, Serra de Capanema, fica justamente no município de Natividade, ao norte do Rio Muriaé. Portanto, é tão provável a presença de *C. flaviceps* no Estado do Rio de Janeiro, quanto de *C. aurita* no Estado do Espírito Santo. Parece mais razoável acreditar que a distribuição de *C. aurita* chegue até o extremo noroeste do Estado do Rio de Janeiro e o limite sul da distribuição de *C. flaviceps* não ultrapasse o Rio Itabapoana, onde pode haver uma zona de contato entre estas espécies.

Os limites biogeográficos entre *C. flaviceps* e *C. aurita* não estão demarcados por barreiras geográficas ou ecológicas conspícuas. Ambas as espécies são predominantemente serranas, e ocorrem em florestas ombrófilas densas e florestas estacionais semidecíduais. A zona de contato entre elas localiza-se na região de floresta estacional semidecidual, na bacia do Rio Doce, no Estado de Minas Gerais. Como, supostamente, ambas têm potenciais adaptativos próximos (*vide* Rylands *et al.*, 1996a, Ferrari *et al.*, 1996), é provável que o divisor biogeográfico entre estas espécies deva-se, principalmente, a fatores históricos.

Segundo Coimbra-Filho (1991) e Cerqueira *et al.* (em prep.) no Estado do Rio de Janeiro *C. aurita* é uma espécie que ocorre em montanhas, onde o clima é chuvoso, de alta umidade e baixas temperaturas.

A presença de *C. aurita* na bacia do Rio Mogi-Guaçu habitando matas ciliares e cerradões, que inclusive foi reportada por Vivo (1991), representa um aspecto muito interessante da biogeografia de *Callithrix*, já que, com base em supostas afinidades fitoecológicas, seria esperado que *C. penicillata* predominasse nessa região. Por outro lado, a

região de floresta estacional semidecidual compreendida entre o baixo Rio Tietê e o baixo Rio Grande, parece ser habitada por *C. penicillata*, o que significa que a distribuição de *Callithrix* no Estado de São Paulo não segue uma regra rígida onde o cerrado é habitado por *C. penicillata* e a mata atlântica por *C. aurita*. É provável, portanto, que fatores históricos tenham um papel mais importante na definição dos limites biogeográficos de *Callithrix* no Estado de São Paulo, que as afinidades fitoecológicas de cada espécie.

c) Os limites biogeográficos

Os rios do leste do Brasil representam limites biogeográficos para algumas espécies de *Callithrix*. Além do São Francisco como limite entre *C. jacchus* e *C. penicillata* no norte da Bahia, o Rio Paraguaçu pode ser o limite entre *C. jacchus* e *C. kuhlii* e o Rio Jequitinhonha o limite entre *C. kuhlii* e *C. geoffroyi* e entre *C. penicillata* e *C. geoffroyi*. Entretanto, não há evidências fortes de que os rios, por si só, tenham se tornado barreiras efetivas à dispersão das espécies. Além da ocorrência de *C. jacchus* na mata atlântica ao norte e ao sul do Rio São Francisco, no Espírito Santo *C. geoffroyi* ocorre ao norte e sul do Rio Doce e distribui-se até o sul do Estado nas regiões de baixadas. Entretanto, não colonizou a região serrana, onde há *C. flaviceps*, nem o extremo sul do Espírito Santo e a baixada norte do Estado do Rio de Janeiro, onde, aparentemente, não ocorre *Callithrix* naturalmente.

Também cabe notar que há registros de *C. penicillata* na margem direita do Rio Jequitinhonha, nos municípios de Berilo e Virgem da Lapa, em Minas Gerais (*vide* Rylands *et al.*, 1988), e de *C. kuhlii* na margem direita deste Rio, na localidade de Belmonte, Bahia (*vide* Lima, 1990). Pode-se supor que a presença desses saguis em ambas as margens desses foi causada pelo homem, mas as evidências sugerem que o porte atual dos rios do leste do Brasil não são barreiras intransponíveis para Primates.

Ao que tudo indica, os limites das áreas de distribuição de *Callithrix* não podem ser explicados por um único fator. Aparentemente as afinidades ecológicas de cada espécie são muito importantes, especialmente os possíveis potenciais adaptativos que separam *C. penicillata* (de paisagens abertas ou ambientes altamente sazonais), das espécies que ocorrem na mata atlântica e os que separam *C. flaviceps* (de região serrana), de *C. geoffroyi*. Entretanto, os limites entre *C. penicillata* e *C. jacchus*, na caatinga, e entre *C. kuhlii* e *C. geoffroyi* na região de floresta ombrófila densa no sul da Bahia coincidem com importantes

rios e não têm, a princípio, uma explicação ecológica clara. Nestes casos, os rios podem servir como barreiras parciais, que são reforçadas pela competição e por diferenças sutis em potenciais adaptativos mais difíceis de serem inferidos com base nos dados disponíveis.

Em síntese, a distribuição de *Callithrix* do grupo *jacchus* é tipicamente parapátrica, com os limites biogeográficos entre algumas espécies coincidentes com zonas de transição fitoecológicas. Onde as diferenças ecológicas são mais sutis os limites podem ser reforçados por rios que agem como barreiras parciais à dispersão. Entretanto, há situações como nos limites entre *C. aurita* e *C. penicillata* no Estado de São Paulo e entre *C. aurita* e *C. flaviceps* em Minas Gerais em que barreiras geográficas ou ecológicas atuais parecem ser menos importantes, sugerindo que, nestes casos, os processos ocorridos no passado foram mais importantes na definição dos limites biogeográficos.

d) Híbridaç o na natureza

A suposta híbridaç o entre *C. penicillata* e *C. geoffroyi* no sul do Estado da Bahia, reportada por Hershkovitz (1977), tratou-se de um claro equívoco. Os espécimes em que o autor se baseou s o, na verdade, exemplares de *C. kuhlii*, *taxon* distinto dos demais, conforme demonstraram, posteriormente, Mittermeier e Coimbra-Filho (1981), Rylands (1989), Natori (1990; 1994) e o presente estudo.

O trabalho de Alonso *et al.* (1987) deixou claro que a presenç a de espécimes com fen tipo híbrido entre *C. jacchus* e *C. penicillata* no Rec ncavo Baiano restringe-se a uma faixa estreita (menos de 50 km), apesar de ser uma  rea com forte perturbaç o antr pica, que poderia favorecer a quebra dos mecanismos de isolamento. Considerando a ampla distribuiç o geogr fica de *C. jacchus* e *C. penicillata* e o fato da híbridaç o documentada por Alonso *et al.* (1987) ocorrer justamente numa zona de transiç o entre regi es fitoecol gicas, creio que o padr o observado   perfeitamente previs vel, para um grupo de esp cies em que os potenciais adaptativos ecol gicos explicam grande parte dos limites biogeogr ficos.

N o encontrei registro de híbridaç o entre *C. kuhlii* e *C. geoffroyi*, que pode se dever ao fato destas esp cies estarem separadas pelo Rio Jequitinhonha, que serve de barreira parcial ao fluxo g nico. Por outro lado, entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata*, que t m uma zona de contato bem mais ampla, inclusive alguns trechos sem barreiras geogr ficas no Estado de Minas Gerais, a presenç a de h bridos foi documentada.

A hibridação entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata* na Estação de Pesquisa de Peti, MG (Rylands e Costa, 1988) e Serra da Piedade (*vide* Coimbra-Filho *et al.*, 1993) é perfeitamente explicável, já que nesta área ocorre transição entre a floresta estacional semidecidual e o cerrado. As hibridações entre estas espécies no Vale do Rio Piracicaba (afluente do Rio Doce) e no Parque Estadual do Rio Doce não são fenômenos naturais previsíveis com base na distribuição conhecida. Hirsch (1995) cita que *C. penicillata* foi introduzida pelo homem no Parque do Rio Doce, enquanto Passamani *et al.* (1997) acreditam que no Vale do Rio Piracicaba a presença de híbridos deve-se à invasão desta espécie, facilitada pelos desmatamentos e outras alterações antrópicas na paisagem da região. É prudente, entretanto, considerar que a região em foco parece ser uma zona de contato entre *C. aurita* e *C. geoffroyi* (*vide* figuras 12 e 13). Conforme minhas observações e os experimentos de Coimbra-Filho *et al.* (1993), híbridos entre formas do subgrupo *aurita* com formas do subgrupo *jacchus* têm um fenótipo que, à distância, lembram *C. penicillata*. Portanto, a possibilidade de que esses híbridos reportados para o Parque do Rio Doce e vale do Rio Piracicaba sejam provenientes de cruzamentos entre *C. aurita* e *C. geoffroyi* não pode ser descartada pois alguns desses híbridos são muito difíceis de serem distinguidos no campo.

Um fato bastante interessante na zona de contato entre *C. geoffroyi* e *C. flaviceps* é a existência de grupos mistos compostos por indivíduos típicos de *C. geoffroyi*, de *C. flaviceps* e híbridos (*vide* Mendes, 1993; 1997). Não se trata, evidentemente, de bandos mistos como ocorre entre espécies de *Saguinus*, descritos por Yoneda (1981). Ao que tudo indica, na zona de contato entre estas espécies, eventualmente um macho *C. geoffroyi* acasala-se com um fêmea *C. flaviceps*, ou vice-versa, produzindo uma prole híbrida.

Cruzamentos experimentais feitos em cativeiro, no Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Mendes, em prep.), demonstram que esses híbridos são férteis, podendo acasalar-se tanto com indivíduos de uma espécie quanto de outra. Há, entretanto, na natureza, um claro mecanismo de isolamento reprodutivo, já que numa mesma localidade encontram-se indivíduos com fenótipo típico de cada espécie, além de híbridos. Não há verdadeiramente uma zona de intergradação, mas, aparentemente, eventos de hibridação entre duas espécies, em região de relevo bastante irregular, onde suas áreas de distribuição geográficas se encontram.

Também é interessante que os híbridos entre *C. flaviceps* e *C. geoffroyi* tenham fenótipo aberrante, em relação à coloração da face das espécies maternas. Como estas espécies pertencem a diferentes subgrupos (*vide* capítulo 1), é possível que elas tenham uma história de

divergência evolutiva mais antiga e, conseqüentemente, o cruzamento entre elas seja geneticamente menos compatível. Além disto, é provável que a face branca de *C. geoffroyi* e a face amarelada de *C. flaviceps* sejam caracteres derivados que evoluíram independentemente, após a separação dos subgrupos. O acasalamento destas espécies deve inibir a manifestação desses genes para o caráter derivado e manifestar o fenótipo primitivo. Isto pode explicar, também, a semelhança destes híbridos com os híbridos “galagóides” descritos por Coimbra-Filho (1991), resultantes de cruzamentos de *C. flaviceps* com *C. jacchus* e de *C. aurita* com *C. kuhlii*.

Os dados disponíveis demonstram que, mesmo entre espécies de subgrupos diferentes (*jacchus* e *aurita*), não há mecanismos eficientes de isolamento reprodutivo pós-zigótico. Isto significa que o isolamento reprodutivo entre *C. geoffroyi* e *C. flaviceps* deve ser comportamental e/ou ecológico. Com base em suas distribuições geográficas, é evidente que uma espécie é melhor adaptada à região quente de baixada e outra à região serrana, de clima subtropical. Entretanto, as duas são encontradas na faixa de altitude entre 500 m e 700 m, mas não hibridam inteiramente nessa faixa. Isto sugere que mecanismos de isolamento comportamentais, pré-zigóticos, devem ser importantes.

A hibridação entre *C. flaviceps* e *C. aurita*, detectada nos municípios de Carangola e Ipanema, Minas Gerais, sugere que há uma zona de contato e hibridação entre estas espécies desde a divisa entre os estados do Rio de Janeiro, Minas Gerais e Espírito Santo, até próximo à margem direita do Rio Doce, antes da cidade de Governador Valadares. Entretanto, a presença de grupos aparentemente típicos dessas espécies próximos às localidades dos híbridos sugere que o fluxo gênico é limitado.

A ocorrência de híbridos a apenas 10 km ao norte da Estação Biológica de Caratinga, onde *C. flaviceps* tem sido estudada (*vide* Ferrari, 1988; Ferrari e Mendes, 1991, Ferrari e Diego, 1992), sugere que a distribuição de *C. aurita* no Vale do Rio Doce alcança uma região mais ao norte que o Parque Estadual de mesmo nome, hibridando com *C. flaviceps* no limite noroeste da área de distribuição desta espécie. Minhas observações de *Callithrix* na Estação Biológica de Caratinga indicam que há algumas diferenças fenotípicas entre *C. flaviceps* desta área e de regiões serranas do Estado do Espírito Santo. Aparentemente a população de Caratinga é mais polimórfica, inclusive com alguns indivíduos mais escuros no dorso e na face, de maneira que não se pode descartar a possibilidade de haver influência da hibridação com *C. aurita* na população de Caratinga. Certamente estudos comparativos de biologia molecular

poderão fornecer importantes informações sobre introgressão gênica entre essas *taxa*, difíceis de serem detectadas com base em análises fenotípicas superficiais.

Hirsch (1995) afirma que há hibridação entre *C. aurita* e *C. penicillata* no Parque Estadual do Rio Doce, em Minas Gerais, em consequência da introdução desta última. Creio, entretanto, que o fenótipo de um híbrido entre *C. aurita* e *C. penicillata* e entre *C. aurita* e *C. geoffroyi* é muito parecido (*vide* capítulo 1). Como no Parque do Rio Doce a distribuição de *Callithrix* é confusa, ocorrendo, também, *C. geoffroyi*, é pouco seguro identificar esses híbridos apenas com observações de campo. De qualquer forma, se houver hibridação entre *C. aurita* e *C. penicillata* nesse Parque deve ser em consequência de interferência antrópica. Apesar de não documentada, a possível hibridação entre *C. aurita* e *C. geoffroyi* no vale do Rio Doce, entretanto, deve ser vista como um fenômeno natural.

Provavelmente *C. aurita* tem uma ampla zona de contato com *C. penicillata*, na região de transição da floresta estacional semidecidual com o cerrado e com a floresta estacional decidual, da bacia do Rio Doce no Estado de Minas Gerais, ao Planalto Paulista. Entretanto, não há registro de hibridação natural entre estas espécies. A exemplo das outras zonas de contato aqui descritas, é provável que a hibridação natural entre *C. aurita* e *C. penicillata* ocorra em áreas fitoecológicas transicionais, em faixas estreitas, sendo difíceis de serem detectadas, especialmente devido à grande descaracterização biótica da Zona da Mata mineira e do Planalto Paulista.

A análise dos dados sugere que a hibridação natural em *Callithrix* do grupo *jacchus* deve ocorrer em todas as zonas de contato inter-específicas, mas são fenômenos restritos a faixas muito estreitas, principalmente em áreas de transição entre regiões fitoecológicas. A escassez de documentação museológica sobre essas hibridações são uma indicação de que há pouca variação fenotípica fora dos limites biogeográficos das espécies, fazendo com que coletas aleatórias dificilmente amostrem espécimes híbridos. A maioria dos registros de hibridação, como os de Alonso *et al.* (1987), Rylands *et al.* (1988) e os do presente estudo são o resultado de estudos intensivos em zonas de contato. Mesmo assim, é ilustrativo que, levantando minuciosamente a fauna de primatas do vale do Rio Jequitinhonha, onde há zona de contato entre três espécies de *Callithrix*, Rylands *et al.* (1988) só tenham confirmado a ocorrência de hibridação em uma, das 19 localidades em que encontraram *Callithrix*.

Por outro lado, Marroig (1995), com base em informações de hibridação de *Callithrix* da literatura, aplicou um modelo de difusão de fluxo gênico (*vide* Endler, 1977), com vistas a

avaliar a extensão das zonas de hibridação conhecidas. Partindo do pressuposto de que as atuais espécies de *Callithrix* estão em contato há, pelo menos, 10.000 anos, após o fim da última glaciação e expansão das florestas, Marroig concluiu que as zonas de hibridação são bem mais estreitas que o esperado pelo modelo. Ou seja, provavelmente há um mecanismo que inibe a introgressão gênica, que o autor supõe que seja a seleção natural agindo contra os híbridos. Marroig (1995) acredita que, apesar da hibridação, as espécies de *Callithrix* são unidades biológicas reais, num senso morfológico, ecológico, genético e evolutivo.

As barreiras geográficas podem atuar inibindo a hibridação e introgressão genética, mas não parecem suficientes para manter a integridade genética das espécies de *Callithrix*. As diferenças de potenciais adaptativos também podem inibir a introgressão gênica, supondo-se que os híbridos sejam ecologicamente menos eficientes para a colonização dos regiões fitoecológicas habitadas pelas espécies de origem. Entretanto, as faixas de hibridação parecem tão estreitas, mesmo em relação à extensão das áreas de transição fitoecológicas, que sugerem a existência de mecanismos comportamentais de isolamento reprodutivo. Além disto, se há seleção natural agindo contra os híbridos, é esperável a evolução de mecanismos que previnam a hibridação.

Coimbra-Filho e Mittermeier (1973) destacaram o provável papel de mecanismos olfatórios e visuais no reconhecimento específico e isolamento reprodutivo, especialmente a importância dos peculiares e pouco comuns padrões faciais de coloração e formas dos tufos auriculares. Certamente a vocalização também pode ser um importante mecanismo de reconhecimento específico e isolamento comportamental, tema que será tratado no Capítulo 3.

e) Interferência antrópica na distribuição das espécies

Coimbra-Filho e Mittermeier (1973) afirmam que as intervenções humanas têm sido as causas para a expansão da distribuição geográfica de *C. jacchus*, acreditando que esta espécie ocorria do Estado do Maranhão ao Rio São Francisco, e que foram introduzidas na Bahia, mais especificamente na região da cidade de Salvador, por intervenção humana. Posteriormente Coimbra-Filho (1990), referindo-se a *C. kuhlii*, afirma que “em tempos idos é bastante provável a ocorrência desse sagui nas matas pluviais do nordeste desse Estado (Bahia) e até mesmo em Sergipe, hoje totalmente devastadas”.

Os pontos de coleta de *Callithrix*, desde o Sergipe até o Recôncavo Baiano, ao longo

do litoral, são de *C. jacchus*, inclusive de espécimes coletados no início do século passado por Wied-Neuwied e Spix e Martius (*vide* Hershkovitz, 1977; Kinzey, 1981, Vivo, 1991) e não há qualquer registro da ocorrência de outro *Callithrix* no litoral norte da Bahia e no Estado de Sergipe. Portanto, não há qualquer evidência que sustente a hipótese de que *C. jacchus* foi introduzida ao sul do Rio São Francisco, a não ser a pressuposição de que o Rio é uma barreira biogeográfica para a espécie. Cabe destacar, que os híbridos reportados por Alonso *et al.* (1987) foram encontrados justamente em área de transição entre floresta semidecidual e caatinga. Isto reforça a hipótese de que *C. jacchus* habitava naturalmente a mata atlântica e *C. penicillata* a caatinga do norte da Bahia, hibridando em zona de contato entre estas duas regiões fitoecológicas.

De acordo com as informações disponíveis, o estabelecimento de populações de *C. jacchus* no município do Rio de Janeiro e arredores ocorreu em áreas em que não havia ocorrência prévia de outra espécie de *Callithrix*. Ou seja, não há evidências de competição ou hibridação desta espécie com outro *Callithrix*.

A presença pregressa de *C. aurita* no município de Campinas, São Paulo, foi documentada através de espécimes depositados em museu (*vide* Hershkovitz, 1977). O suposto desaparecimento desta espécie pode estar relacionado à grande degradação ambiental ocorrida na região, mas na Reserva Santa Genebra, de aproximadamente 250 ha, ainda ocorrem as espécies de Primates *Alouatta fusca* (Atelidae) e *Cebus apella* (Cebidae), embora esta última possa ter sido reintroduzida. Em termos de tamanho ainda há remanescentes na região de Campinas capazes de suportar populações de *Callithrix*, de maneira que os fatores que levaram ao aparente desaparecimento de *C. aurita* são desconhecidos, mas provavelmente a espécie desapareceu independentemente de qualquer introdução de *C. jacchus*.

A sobrevivência de grupos de *Callithrix jacchus* no Estado de Santa Catarina e na Argentina, bem ao sul do limite de distribuição natural de *Callithrix* é interessante, face às diferenças climáticas e ecológicas dessas regiões. Mas certamente isto só é possível porquê o homem lhes suplementa a alimentação, permitindo que eles se mantenham inclusive nos meses mais frios e, provavelmente, pobres em recursos alimentares.

A ocorrência de *Callithrix* no Parque Estadual do Rio Doce, no Estado de Minas Gerais, merece uma atenção especial. Provavelmente a área coincide com o limite norte da distribuição de *C. aurita* e o limite sul da distribuição de *C. geoffroyi* em Minas Gerais, e está próxima do limite oeste da distribuição de *C. flaviceps*. Por outro lado, há evidências de que

ações antrópicas levaram *C. penicillata* até a área do Parque.

Esse quadro complica a análise das conseqüências da interferência antrópica sobre a fauna de *Callithrix*. De qualquer forma, não há evidências de que a população de *C. penicillata*, possivelmente introduzida, esteja deslocando as outras espécies por competição. Os dados sugerem, na verdade, que a tendência é a hibridação. Se a população introduzida é pequena, comparada com a população nativa, acredito que a tendência é o desaparecimento do fenótipo introduzido, por seleção natural contrária aos híbridos e por queda progressiva de sua frequência gênica na população. Em casos de introduções maciças e ausência de supremacia adaptativa da espécie residente, poderia ocorrer um fenômeno inverso, mas não há descrições de processo desse tipo para *Callithrix*. Infelizmente, estes processos podem ser lentos para a escala temporal humana, dificultando seu monitoramento e compreensão. Talvez a popularização das técnicas de análise de DNA poderá facilitar estes estudos.

A presença de espécimes de *C. penicillata*, *C. jacchus* e híbridos com padrão predominante de *C. geoffroyi* no município de Viçosa certamente se devem a introduções feitas pelo homem. Existe a possibilidade de dispersão de *C. penicillata* da região de cerrado para a zona da mata mineira, facilitada pelas alterações antrópicas, mas há relatos de soltura desta espécie na Mata do Paraíso, área em que tem sido avistada (F. R. Melo, com. pess.). Segundo R. Pereira (com. pess.), os cerca de 30 espécimes de *C. jacchus* que ocorrem no Sítio Paraíso, Viçosa, são descendentes de um único casal solto na área há vários anos.

A inexistência de *C. aurita* na maioria dos remanescentes de mata no município de Viçosa não tem explicação clara. Embora a área tenha sofrido forte pressão antrópica, há evidências de que *Callithrix*, inclusive espécies como *C. aurita* e *C. flaviceps*, têm uma grande capacidade de adaptação a ambientes fortemente alterados e a pequenos fragmentos florestais, mesmo na região de floresta estacional semidecidual (*vide* Coimbra-Filho, 1991; Ferrari e Mendes, 1991; Mendes, 1993). Um fato curioso é que na maioria dos fragmentos de mata com mais de 5 ha no município de Viçosa, ocorre *Callicebus personatus* (Melo *et al.*, em prep.), o que demonstra que o desmatamento não foi capaz de extinguir um primata de maior porte. De qualquer forma, não há qualquer evidência de que a introdução de outras espécies de *Callithrix* tenha contribuído para o desaparecimento de *C. aurita*.

A introdução de *C. penicillata* no litoral sul do Estado do Espírito Santo, como reportado por Oliver e Santos (1991) e no presente estudo, parece ter ocorrido em área sem registro prévio de presença de outra espécie de *Callithrix*. Os dados disponíveis não permitem

afirmar se essas populações se estabeleceram e se expandiram, ou se desapareceram. Mas também não há qualquer evidência de que a ocorrência de *C. penicillata* no litoral sul do Espírito Santo tenha afetado populações de *Callithrix* residentes.

Apesar da suposição de Coimbra-Filho (1990) de que *C. geoffroyi* foi introduzida pelo homem no sul da Bahia e leste de Minas Gerais, a presença em tempos passados de *C. geoffroyi* no Estado de Minas Gerais, imediatamente ao sul do Rio Jequitinhonha, foi bem documentada (*vide* Hershkovitz, 1977; Vivo, 1991) e não há motivos para crer que a espécie não ocorresse até o sul da Bahia, à margem direita desse Rio. Não há barreiras geográficas nem ecológicas evidentes que pudessem restringir a presença de *C. geoffroyi* ao Estado do Espírito Santo, nem presença de outro *Callithrix* ao sul do Rio Jequitinhonha que o pudesse excluir por competição.

Em síntese, os poucos casos reportados na literatura, ou detectados durante o presente estudo, de populações de *Callithrix* que se estabeleceram fora da área original de distribuição da espécie, não apresentam evidências de estarem competindo com espécies nativas. Na maioria dos casos, as introduções ocorreram em áreas que não havia espécie nativa, ou por ter sido extinta previamente, ou por estar fora da área de distribuição de *Callithrix*. O único caso documentado em que a presença de uma espécie originalmente “exótica” parece ter interferido com as espécies nativas foi no vale do Rio Piracicaba e Parque Estadual do Rio Doce, em Minas Gerais. Nestes casos, a interferência de *C. penicillata* aparentemente se deu por hibridação com as espécies nativas, e não por exclusão competitiva. Mesmo assim, não está claro se a presença de *C. penicillata* nesta região foi por introdução humana, por dispersão recente ou se híbridos entre *C. aurita* e *C. geoffroyi* estão sendo equivocadamente citados como híbridos entre *C. penicillata* e *C. geoffroyi*. O que se observa, claramente, é que a principal interferência humana que tem ameaçado as populações nativas de *Callithrix* é o desmatamento, ou seja, a destruição de seu habitat natural, levando à extinção local.

CAPÍTULO 3

PADRÕES VOCAIS EM *CALLITHRIX* DO GRUPO *JACCHUS*

3.1. INTRODUÇÃO

a) A comunicação animal

É difícil chegar a uma definição de comunicação, que não seja ambígua e atenda a todos os casos. Segundo Thorpe (1958) comunicação é, essencialmente, a relação estabelecida pela transmissão de sinais e evocação de respostas, estando implícitos o emissor, o receptor e o sinal. Os sinais são os veículos que carregam a mensagem e, em geral, são estereotipados, embora possam formar séries gradativas que transmitem pequenas nuances (Slater, 1983). A comunicação efetiva depende de que o receptor não só receba o sinal mas também discrimine variações significantes no sinal (Richard e Wiley, 1980). A comunicação entre os animais em geral envolve visão, olfato ou audição, embora alguns animais usem outros sentidos, como por exemplo, eletro-recepção (Halliday e Slater, 1983).

Todos os sinais de comunicação dos animais envolvem uma forma de energia, submetida às leis físicas que governam sua produção e transmissão no ambiente natural. Limitações biológicas são impostas pela anatomia e pelos custos energéticos da comunicação (Gerhardt, 1983). Como diferentes animais emitem sinais de comunicação no mesmo local ao mesmo tempo, competidores podem interferir na comunicação e predadores podem se beneficiar dela.

b) Comunicação acústica

O som é uma perturbação mecânica que se propaga rapidamente através do ar e água, podendo ser definido por três parâmetros físicos: frequência, amplitude ou intensidade e duração. Sinais acústicos são efetivos de dia e de noite, inclusive em ambientes densamente vegetados, onde a visão é limitada. Ao contrário dos sinais químicos, o som não depende do meio em movimento para a transmissão efetiva e, dependendo de suas características, as fontes

acústicas podem ser facilmente localizadas. Os sons decaem rapidamente na maioria dos ambientes terrestres, podendo carregar boas informações temporais (Gerhardt, 1983).

Os sons podem sofrer várias interferências devido à absorção da atmosfera, dispersão pela vegetação e interferências por fenômenos microclimáticos. As comunicações sonoras a longa distância sofrem, especialmente, interferências do ambiente, sendo submetidas a pressões de seleção de suas propriedades físicas (Morton, 1977).

No início da manhã e ao entardecer as propriedades dinâmicas da formação ou dissipação de gradientes de temperatura podem até criar canais para a propagação do som que reduzem as perdas para níveis abaixo dos esperados por difusão geométrica, especialmente em florestas, onde as copas formam barreiras físicas e um tampão microclimático. O meio dia é, provavelmente, o período menos favorável para as vocalizações (Gerhardt, 1983).

Em todos os habitats, frequências baixas trafegam maiores distâncias que as altas, especialmente em ambientes com vegetação densa. Animais que não podem produzir baixas frequências por limitações anatômicas, podem aumentar a eficiência da comunicação sonora cantando em pontos mais elevados. Além disso, frequências altas são mais sujeitas à interferência que baixas, sendo que este efeito aumenta com a temperatura, mas é atenuado pela alta umidade.

c) Funções da comunicação vocal

O sinal de comunicação pode incorporar informações sobre a espécie, idade e sexo do sinalizador, o grupo ao qual ele pertence, sua família ou, exatamente, que indivíduo ele é. O mesmo sinal pode ocorrer em vários contextos diferentes e não significar, necessariamente, a mesma mensagem (Halliday e Slater, 1983). A forma e modalidade em que um sinal sonoro é transmitido podem ser determinadas por fatores que condicionam a eficiência da transmissão e a necessidade de evitar atração de predadores (Slater, 1983).

Em geral, os sinais de comunicação nos animais são altamente estereotipados. Em muitos casos, uma das mais importantes partes da informação que eles transmitem é a espécie do sinalizador. Estes sinais têm que se adequar a precisas regras por toda a espécie, pois qualquer indivíduo que divirja dessas regras pode ser rejeitado por outros membros da população, pois sinais que indicam a espécie do emitente, carregam informações inequívocas, e tendem a ser altamente estereotipados (Halliday e Slater, 1983).

Muitos animais transmitem mensagens específicas acompanhadas de informações auxiliares sobre estado emocional, sexo, idade e identidade dos indivíduos (Petersen, 1982). O reconhecimento individual é importante, especialmente, em espécies sociais. Para isto, é necessário que haja diferenças nos sinais de cada indivíduo, aprendizagem e oportunidade dos animais de se familiarizarem uns com os outros (Halliday, 1983).

Para diversas espécies de animais as manifestações sonoras são exatamente tão características quanto os aspectos morfológicos, como a anatomia, o colorido ou os caracteres bioquímicos, ou seja, a voz pode ser considerada um caráter taxonômico (Sick, 1979). A vocalização característica de cada *taxon*, que carrega o sinal de reconhecimento específico, é denominada “canto” por Vielliard (1987). Muitas vezes o canto está presente em contextos de defesa territorial e acasalamento, mas Vielliard (1987) salienta que as funções territoriais e de acasalamento são subseqüentes ao reconhecimento específico, pois a este, em geral, integram novos sinais de comunicação.

Sendo o veículo de informação específica, o canto segue uma evolução filogenética e tem sido usado com frequência para o estudo das relações evolutivas entre populações e espécies afins (Selander, 1971; Vielliard, 1989; 1995). Além disso, como o canto é um sinal com boa capacidade informativa, pode ser usado para análises sobre identidades populacionais e individuais (Mundinger, 1982; Vielliard, 1987). Sinais de reconhecimento específico constituem alguns dos mais acessíveis e confiáveis caracteres na identificação de espécies genéticas (Kummer, 1970).

Na literatura de língua inglesa os cantos de Primates são comumente denominados “long calls” ou “loud calls”. Por serem vocalizações muito estereotipadas, tem sido frequentemente usadas em análises taxonômicas em muitas espécies (Hodun *et al.*, 1981). Segundo Gautier e Gautier (1977) os cantos de Primates tendem a ser estereotipados, com estruturas espécie-específicas e, segundo Snowdon (1993), podem atuar no isolamento reprodutivo das espécies.

d) Herança genética e aprendizagem vocal

Diferenças vocais entre populações têm sido estudadas mais intensamente em aves e são importantes no tratamento de vários tópicos como especiação, aprendizagem e comunicação social. Estudos pioneiros como de Thorpe (1958) e Marler (1970) dão um

quadro do desenvolvimento dos sons em aves, discutindo o papel da aprendizagem e herança genética.

Segundo Halliday (1983) algumas aves aprendem as características dos sons de suas espécies ouvindo o canto dos adultos durante seu desenvolvimento inicial. Entre as aves, há evidências de que em Passeriformes da subordem Oscines o canto em geral apresenta variações regionais e individuais, supostamente por ação da aprendizagem, enquanto na subordem Suboscines e nos não-Passeriformes, o canto é mais estereotipado, simples, e com variações geográficas mínimas (Mundinger, 1982; Marler, 1991; Kroodsma, 1996). Entretanto, este assunto ainda é razoavelmente controverso.

Experiências de criação em isolamento acústico e de hibridação comprovaram que o canto pode ser inteiramente determinado geneticamente, como em Columbidae, Tinamidae e talvez a grande maioria das aves não-Passeriformes, mas há uma aparente interferência do aprendizado no canto inatamente funcional de certas espécies. Na realidade, uma parte das características do canto é herdada geneticamente e a aprendizagem consiste em moldar este padrão a um modelo. O canto genético consiste no reconhecimento específico e o canto aprendido permite o reconhecimento populacional, de forma que a estereotipia está relacionada com a transmissão genética do canto (Vielliard, 1987).

Os resultados com estudos de vocalizações de Primates têm dado ênfase na herança genética e poucas evidências para a aprendizagem, mas Green (1975) encontrou evidências sugestivas de dialeto em populações de *Macaca fuscata*, o que se deve à transmissão, por aprendizagem, de características específicas de cada população. Além disso, Maeda e Masataka (1987), comparando os cantos de animais procedentes de duas populações de *Saguinus labiatus labiatus*, separadas apenas por 27 km, sem barreiras geográficas, encontraram diferenças significativas em dois parâmetros da estrutura acústica do canto deste sagui. Eles verificaram que os parâmetros que distinguem os sexos e os indivíduos são diferentes daqueles que distinguem populações. Considerando a definição de dialeto como diferenças entre populações potencialmente intercruzantes, os autores concluem que seu estudo também apresenta evidências de dialetos em *S. l. labiatus*.

Estudos sobre a vocalização do gênero *Saimiri*, por outro lado, apresentam evidências de que a estrutura das vocalizações deste primata neotropical são bastante estereotipadas e herdadas geneticamente (Lieblich *et al.*, 1980; Newman e Symmes, 1982)

e) O canto em Primates

A vocalização é uma importante forma de comunicação em Primates, especialmente em espécies arborícolas, já que florestas densas em geral dificultam a comunicação visual a grandes distâncias (Altmann, 1967).

Entre os Primates, os sinais vocais têm sido considerados resistentes a mudanças pelo ambiente imediato e bons marcadores específicos e de afinidades genéticas (Struhsaker, 1970). Isto é especialmente importante para os sinais de comunicação à distância, em geral emitidos por machos adultos (Masters, 1991).

Comparando dois *taxa* de prossimios do gênero *Galago* (Galagidae), do Senegal e África do Sul, Zimmermann *et al.* (1988) descobriram que em vocalizações com espectros predominantemente harmônicos com estruturas tonais, há claras divergências entre eles, atribuídas a possíveis características espécie-específicas, levando o autor a defender seu tratamento como espécies distintas. Por outro lado, com base na estrutura da vocalização e estilo locomotor de uma população de *Galago* de Malawi, na África, Courtenay e Bearder (1989) determinaram seu “status” taxonômico, comparando-a com espécies de outras localidades.

Masters (1991) constatou que, apesar da ampla distribuição geográfica de *Galago crassicaudatus* e da presença de, pelo menos, duas raças geográficas, há uma clara consistência no padrão da estrutura das vocalizações da espécie, que parece ser bem conservadora.

Oates e Trocco (1983) usaram a estrutura das vocalizações de várias populações de *Colobus* spp. para desenvolver uma proposta taxonômica. Struhsaker (1970) estudou as diferenças vocais em várias espécies de *Cercopithecus* para determinar suas relações filogenéticas.

Gautier (1978), estudando *Cercopithecus cephus*, constatou que a estrutura das vocalizações muda com a idade, principalmente com a diminuição das frequências fundamentais e frequências dominantes, embora algumas das características temporais permaneçam estáveis, podendo constituir as bases perceptuais para o reconhecimento inter-específico e inter-individual.

No Gabão, Quris (1980) observou que espécies simpátricas de *Cercocebus* têm um tipo de vocalização forte, frequentemente emitida pela manhã, que provavelmente serve como

mecanismo de espaçamento. A estrutura vocal de cada espécie é diferente, em termos de duração e frequência. Há diferenças intrapopulacionais que podem desempenhar um papel no reconhecimento individual, mas são variações que não se sobrepõem às variações inter-específicas. Waser (1982), adicionalmente, mostrou uma grande estabilidade geográfica e temporal nos cantos de espécies de *Cercocebus*, mesmo entre populações separadas por mais de 2.000 km no continente africano.

Hohmann (1989) encontrou claras diferenças vocais entre espécies de cercopitecídeos asiáticos do gênero *Presbytis*, tanto na diversidade de padrões do repertório vocal, quanto na estrutura de vocalizações análogas.

Dentre os Hominoidea, os gibões do gênero *Hylobates* tem sido alvo de vários estudos sobre diferenças vocais interespecíficas, populacionais, sexuais e individuais. Os gibões são Primates monógamos, arborícolas e territoriais, que habitam florestas úmidas do sudeste da Ásia. Eles emitem longos, harmônicos e complexos cantos, espécie e sexo-específicos, que podem incluir, de acordo com a espécie, solos de machos ou fêmeas, ou duetos de casais (Marshall e Marshall, 1976).

Estudos de Brockelman e Schilling (1984) demonstraram que as vocalizações de *Hylobates* spp têm padrões específicos bem rígidos e que híbridos inter-específicos apresentam padrões intermediários em quase todos os aspectos. Em função da especificidade dos cantos dos gibões, Haimoff *et al.* (1982) usaram 55 caracteres morfológicos e comportamentais, dos quais 15 eram vocais, para analisar a filogenia de nove espécies de *Hylobates*.

f) Vocalizações de Callitrichidae

Dentre os Primates neotropicais, a família Callitrichidae tem sido a mais estudada em termos de estrutura vocal, especialmente no que tange à comparação inter-específica e inter-populacional. Os principais alvos desses estudos têm sido os cantos, ou gritos longos, presentes nas diversas espécies. Em Callitrichidae essas vocalizações parecem ser usadas em vários contextos: para defender o território da invasão de um outro grupo, manter coesão dentro do grupo ou manter contato entre indivíduos separados e, possivelmente, atrair parceiros sexuais (Snowdon, 1993).

Os Callitrichidae são exclusivamente florestais e apresentam relativamente poucas expressões faciais e posturas que servem como sinais sociais, de maneira que podemos assumir

que sinais vocais são de grande importância para sua comunicação (Epple, 1968). Os sinais vocais de Callitrichidae adultos são relativamente estereotipados, quando comparados com muitos outros Primates. Como a maioria dos sinais vocais de animais adultos são relativamente bem ligados a contextos sociais específicos, é possível estabelecer categorias funcionais como gritos de contato (“contact calls”) e gritos de alerta (“mobbing calls”) (Epple, 1968).

Numa revisão sobre vocalização de Callitrichidae, Snowdon (1993) descreveu a estrutura dos cantos de 12 espécies desta família, e analisou suas implicações filogenéticas e taxonômicas. O autor demonstrou que, de um modo geral, os Callitrichidae tem cantos agudos (entre 5 e 10 kHz), com exceção de duas espécies de *Saguinus*, *S. oedipus* e *S. geoffroyi*, que vocalizam na faixa entre 1 e 2 kHz. Os cantos em geral são compostos por várias notas consecutivas, variando entre 100 e 1.000 ms, algumas com modulação de frequência e outras não. Segundo Snowdon (1993), há uma grande similaridade entre os arranjos taxonômicos com base em morfologia e a proximidade na estrutura das vocalizações dos Callitrichidae.

Snowdon *et al.* (1986) compararam 30 parâmetros dos cantos de *Leontopithecus rosalia*, *L. chrysopygus* e *L. chrysomelas* em cativeiro e encontraram diferenças significativas entre as três espécies estudadas em 17 parâmetros. A maior diferença está na comparação de *L. chrysomelas* com as outras duas, pois seu canto tem mais notas, menores durações médias por nota e maiores frequências para quase todos os parâmetros. Em vários outros parâmetros de frequência, *L. rosalia* tem valores médios intermediários entre os outros dois. As diferenças nos parâmetros vocais dos “long calls” das três populações de *Leontopithecus* encontradas por Snowdon *et al.* (1986) são consistentes e maiores que qualquer diferença dentro de cada população.

Segundo Snowdon *et al.* (1986), a estrutura das vocalizações de *Leontopithecus* mostram paralelos interessantes com os caracteres morfológicos, que indicam que *L. chrysomelas* é mais distinto de *L. rosalia* e *L. chrysopygus* que estas duas entre si. Poderia se esperar que *L. rosalia* apresentasse as menores frequências por ser menor, mas isto ocorreu justamente com o maior, *L. chrysomelas*. A similaridade entre os padrões geográficos, morfológicos e os resultados das análises dos cantos indicam que estudos bio-acústicos podem suplementar técnicas mais tradicionais em taxonomia (Snowdon *et al.*, 1986). Segundo os autores, esse estudo reforça a opinião de que as três formas de *Leontopithecus* devem ser tratadas como espécies distintas.

Além das diferenças específicas na estrutura dos cantos dos Callitrichidae, Hodun *et al.* (1981) encontraram diferenças sub-específicas na estrutura das notas de vocalizações de *Saguinus fuscicollis*. Eles observaram que há diferenças individuais na estrutura dos “long calls”, mas que podem ser separadas das diferenças populacionais. Diferenças significativas nas estruturas acústicas dos cantos entre populações de *S. l. labiatus* também foram reportadas por Maeda e Masataka (1987).

g) Diferenças sexuais nas vocalizações

Diferenças sexuais na estrutura dos “long calls” têm sido descritas para várias espécies de Callitrichidae, incluindo *Saguinus mystax* (Heymann, 1987), *S. l. labiatus* (Masataka, 1988) e *Callithrix jacchus* (Norcross e Newmann, 1993). Estudos de campo com *S. geoffroyi* demonstraram que os cantos podem ser atrativos para membros do sexo oposto (Moynihan, 1970; Yoneda, 1981). Por outro lado, Masataka (1988) constatou, com experimentos de *playback*, que fêmeas de diferentes populações respondem seletivamente aos machos de suas populações natais, enquanto os machos não respondem seletivamente nem ao canto dos machos nem das fêmeas.

Os cantos de machos e fêmeas de *S. l. labiatus* podem ser distinguidos por três parâmetros, independentes das diferenças populacionais. As vocalizações dos machos são mais longas e contém mais sílabas, com menores médias de intervalos inter-sílabas do que das fêmeas (Maeda e Masataka, 1987). Estudos com *playback* indicaram que machos e fêmeas dessa espécie são capazes de identificar o sexo uns dos outros apenas com base nas vocalizações. Para isto eles usam o número de sílabas e a duração dos intervalos inter-sílabas, como parâmetros de identificação (Masataka, 1987).

h) Vocalizações de *Callithrix*

Em um trabalho clássico sobre vocalização de Callitrichidae, Epple (1968) descreveu, com detalhes, a vocalização de *Callithrix jacchus*. Segundo seus estudos, indivíduos infantis, enquanto carregados por algum membro do grupo, são quase sempre silenciosos e as vocalizações são quase sempre indicadores de desconforto, como fome, frio ou dor. Os sinais vocais de infantis são altamente variáveis, com muitos padrões intermediários entre os principais tipos de sons. Gradualmente, as notas adquirem as funções dos adultos, tornando-se mais estereotipadas, menos variáveis em estrutura física e mais fiéis a situações sociais específicas.

Segundo Epple (1968) os principais grupos de vocalizações de *C. jacchus* são os gritos de contato (com cinco subtipos), os gritos de submissão, os gritos dados em comportamentos de ameaça, os gritos emitidos quando estão furiosos, os gritos de alerta (“mobbing calls”), com dois sub-tipos, os gritos de alarme e os gritos de pânico. Winter (1978) e Winter e Rothe (1979) classificaram as vocalizações de *Callithrix jacchus* em 11 categorias, mas observaram que as categorias não são discretamente separadas umas das outras, devido à grande variabilidade dentro dos grupos. Para eles, parece ser impossível correlacionar um dado padrão vocal com um único contexto funcional.

Na categoria “gritos de contato” classificados por Epple (1968) estão incluídos os “cantos” tratados no presente estudo. Segundo essa autora, nos gritos de contato as notas variam com o aumento da excitação, tornando-se maiores, mais fortes e mais frequentes quando os membros do grupo separam-se ou estão sob estresse. Os gritos de contato emitidos em isolamento são os mais intensos. São gritos longos, emitidos com a boca bem aberta, podendo ser ouvidos por seres humanos a uma distância de, pelo menos, 200 m. Quando um animal torna-se isolado ele emite gritos longos, que são respondidos pelos demais membros do grupo. Para Goedeking e Newman (1987), a variação na frequência e duração dos gritos longos em *Callithrix* está correlacionada com a duração da separação do indivíduo de seu grupo.

Os gritos longos também são usados para comunicação intergrupar, que pode durar por várias horas. Isto ocorre, principalmente, no início da manhã, quando os saguis começam suas atividades. Todos os membros adultos dos grupos e juvenis mais velhos podem participar dessas interações. As interações intergrupais em geral são acompanhadas por sinais de ameaça,

como postura em arco ou apresentação de genitália. É possível que, em condições naturais, essas interações funcionem como uma forma de comunicar que o território está ocupado (Epple, 1968).

Em *C. jacchus* estudados por Epple (1968), as notas dos gritos de contato tinham uma duração de 0,8 a 1,1 s e as frequências fundamentais estavam entre 6,5 a 8,5 kHz, embora alguns dos sinais vocais de *Callithrix* incluam frequências ultra-sônicas. Para Winter (1978), os gritos longos de *C. jacchus* têm uma estrutura tonal com a frequência fundamental entre 5,5 e 10,5 kHz e uma duração de 0,2 a 2 s, com pouca modulação de frequência. Experimentos com *playback* demonstraram que os saguis tendem a responder aos gritos longos com o mesmo tipo de vocalização.

Segundo Epple (1968) o repertório vocal de *Callithrix jacchus*, *C. argentata* e *C. geoffroyi* são idênticos para os ouvidos humanos, sendo que os gritos de contato de *C. geoffroyi*, emitidos em isolamento, têm a mesma duração e estrutura que os de *C. jacchus*, mas são um pouco menos agudos. Segundo Snowden (1993), os cantos de *C. argentata* são compostos por duas ou três notas com duração de 300 a 500 ms, com pouca ou nenhuma modulação de frequência. Jones *et al.* (1993), comparando as duas primeiras sílabas (ou notas) dos cantos de *C. jacchus*, demonstraram que ambas carregam informações similares. Analisando somente a primeira sílaba de cada canto, eles encontraram diferenças altamente significativas entre indivíduos em seis variáveis medidas. Comparando os mesmos indivíduos após um período de 12 meses eles observaram pequenas mudanças na estrutura das notas, inferiores às diferenças interindividuais. Os resultados indicaram que os cantos possuem uma “assinatura” individual que permanece relativamente estável ao longo do tempo.

Estudos com *playback* em *C. jacchus* mostraram que machos respondem à vocalização de machos com maior intensidade e fêmeas também respondem a estas vocalizações com piloereção. Fêmeas respondem a vocalizações de fêmeas com maior frequência de “displays”, enquanto machos não demonstraram nenhuma resposta significativa aos mesmos cantos. O estudo sugere que *Callithrix jacchus* é capaz de discriminar diferenças acústicas sutis em seus “long calls”, e responder diferencialmente à identidade sexual embutida no sinal acústico. Cantos sintetizados também provocam respostas sexo-específicas. Fatores como o sexo do emissor, o contexto da vocalização e o sexo do receptor afetam a intensidade da resposta. Machos respondem somente a machos, enquanto fêmeas respondem a machos e fêmeas (Norcross *et al.*, 1994).

i) As questões deste estudo

Tendo em vista a provável função do canto dos saguis como um mecanismo de comunicação inter-grupal à distância, este trabalho busca responder (1) se há características espécie-específicas na estrutura física das vocalizações de *Callithrix* do grupo *jacchus*, (2) se há evidências de herança genética ou aprendizado no padrão das vocalizações, (3) se as diferenças entre as espécies estão relacionadas a supostas distâncias filogenéticas e (4) se o ambiente de cativeiro pode mudar a estrutura da vocalização.

3.2. METODOLOGIA

a) Áreas de estudo

Devido à ampla distribuição geográfica de *Callithrix* do grupo *jacchus*, não estabeleci uma sistemática prévia para a escolha de áreas para a gravação de vocalizações de cada espécie no campo. Ao contrário, procurei agir de maneira oportunista, procurando e gravando os saguis (*Callithrix*) em todas as localidades que tive acesso no desenrolar deste estudo. Naturalmente, procurei alcançar todas as espécies do grupo, além de investir um esforço adicional na localização de populações em possíveis zonas de contato interespecíficas. Infelizmente, mesmo quando presentes, algumas vezes os saguis não foram localizados e, outras vezes, foram localizados mas apenas emitiram gritos de alerta (“mobbing”) que não são considerados no presente estudo. A Tabela 2 mostra as 25 localidades em que foram obtidas boas gravações do canto de saguis em liberdade usadas no presente estudo, incluindo gravações cedidas por Jacques M. E. Vielliard, Dwain Santee, Bernardo F. A. Brito e Fabiano R. de Melo. A Tabela 3 mostra os criadouros em que foram gravados cantos de saguis em cativeiro e a Tabela 4 mostra o número de cantos analisados por espécie no campo e em cativeiro.

Tabela 2. Localidades em que foram obtidas gravações de cantos utilizados neste estudo.

Espécie	Localidade	Coordenadas	Nº de		Nº de Cantos
			Grupos	Autor	
<i>C. aurita</i>	Faz. Barreiro Rico, Anhembi, SP	22° 40' S, 48° 10' W	2	S. L. Mendes	34
<i>C. aurita</i>	Campinha, Pádua Sales, SP	22° 18' S, 47° 00' W	1	S. L. Mendes	11
<i>C. aurita</i>	Fazenda Champion, Mogi Guaçu, SP	22° 20' S, 47° 00' W	1	J. Vieliard	14
<i>C. aurita</i>	Serra Brigadeiro, MG	20° 40' S, 42° 28' W	1	F. R. Melo	04
<i>C. flaviceps</i>	Est. Biol. Caratinga, MG	19° 44' S, 41° 49' W	2	S. L. Mendes	46
<i>C. flaviceps</i>	Rebio Augusto Ruschi, Sta Teresa, ES	19° 50' S, 40° 32' W	1	S. L. Mendes	23
<i>C. flaviceps</i>	Pque Estadual Pedra Azul, ES	20° 25' S, 41° 00' W	1	S. L. Mendes	05
<i>C. geoffroyi</i>	Rebio Duas Bocas, Cariacica, ES	20° 15' S, 40° 30' W	3	S. L. Mendes	15
<i>C. geoffroyi</i>	Res. Florestal da CVRD, Linhares, ES	19° 10' S, 40° 00' W	1	S. L. Mendes	11
<i>C. geoffroyi</i>	Pque Museu Biol. M. Leitão, ES*	19° 55' S, 40° 36' W	1	S. L. Mendes	40
<i>C. geoffroyi</i>	Alto Rio Novo, ES	19° 03' S, 41° 02' W	1	S. L. Mendes	05
<i>C. jacchus</i>	Estação Ecológica de Tapacurá, PE	07° 58' S, 35° 10' W	1	J. Vieliard	21
<i>C. jacchus</i>	Mata de Capatuba, Sapé, PB	07° 03' S, 35° 10' W	1	J. Vieliard	08
<i>C. jacchus</i>	Campus UFPB, João Pessoa, PB	07° 10' S, 34° 50' W	1	J. Vieliard	01
<i>C. jacchus</i>	Quebrangulo, AL	09° 20' S, 36° 29' W	1	J. Vieliard	05
<i>C. jacchus</i>	Nísia Floresta, RN	06° 05' S, 35° 12' W	1	D. Santee	39
<i>C. kuhli</i>	Entre Camacã e Mascote, BA	15° 32' S, 39° 20' W	1	SLM/ B. Brito	07
<i>C. kuhli</i>	Estação Experimental Lemos Maia, Itabuna, BA	15° 15' S, 39° 05' W	1	SLM/ B. Brito	16
<i>C. penicillata</i>	Parque Ecológico Americana, SP*	22° 45' S, 47° 20' W	1	S. L. Mendes	10
<i>C. penicillata</i>	Parque Zoológico B. Horizonte, MG	19° 49' S, 43° 57' W	1	B. F. A. Brito	06
<i>C. penicillata</i>	Parque Mangabeiras, B. Horizonte, MG	19° 49' S, 43° 57' W	1	B. F. A. Brito	20
<i>C. penicillata</i>	Horto Municipal Campinas, SP*	22° 54' S, 47° 05' W	1	S. L. Mendes	03
<i>C. aurita</i> x <i>C. flaviceps</i>	Fazenda Santa Rita, Carangola, MG	20° 46' S, 42° 02' W	1	S. L. Mendes	06
<i>C. aurita</i> x <i>C. flaviceps</i>	Vale do Papagaio, Carangola, MG	20° 40' S, 42° 02' W	1	S. L. Mendes	09
<i>C. aurita</i> x <i>C. flaviceps</i>	Fazenda Laranjeiras, Ipanema, MG	19° 29' S, 41° 48' W	1	S. L. Mendes	03

* populações provavelmente introduzidas.

Todos os grupos de saguis gravados no campo o foram em áreas de ocorrência natural das espécies, exceto *C. penicillata* no Parque Ecológico de Americana e no Horto Municipal de Campinas, onde os grupos presentes foram introduzidos. Apesar de Belo Horizonte ser área de ocorrência natural de *C. penicillata*, os grupos livres gravados no Parque do Zoológico e no Parque das Mangabeiras também podem ter sido introduzidos nestas áreas.

Tabela 3. Criadouros onde foram gravadas vocalizações de *Callithrix*

Espécie	Localidade	Grupos	Autor	Cantos
<i>C. aurita</i>	Centro de Primatologia Rio Janeiro, RJ	1	S. L. Mendes	12
<i>C. flaviceps</i>	Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, ES	1	S. L. Mendes	12
<i>C. geoffroyi</i>	Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, ES	2	S. L. Mendes	10
<i>C. jacchus</i>	Criadouro da UFPB, João Pessoa, PB	1	S. L. Mendes	02
<i>C. jacchus</i>	Criadouro da UFRN, Natal, RN	1	S. L. Mendes	03
<i>C. jacchus</i>	Criadouro de Roberto Siqueira, Recife, PE	1	S. L. Mendes	03
<i>C. kuhlii</i>	Criadouro UFPB, João Pessoa, PB	1	S. L. Mendes	03
<i>C. kuhlii</i>	Centro de Primatologia Rio Janeiro, RJ	1	S. L. Mendes	07
<i>C. kuhlii</i>	Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, ES	1	S. L. Mendes	12
<i>C. penicillata</i>	Criadouro de Roberto Siqueira, Recife, PE	1	S. L. Mendes	10
híbrido	Centro Primatologia Rio Janeiro, RJ	1	S. L. Mendes	02
híbrido	Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, ES	1	S. L. Mendes	10

Tabela 4. Número de cantos analisados por espécie de *Callithrix*.

	<i>C. aurita</i>	<i>C. flaviceps</i>	<i>C. geoffroyi</i>	<i>C. jacchus</i>	<i>C. kuhlii</i>	<i>C. penicillata</i>	Híbridos	Total
Campo	63	74	74	74	24	39	18	366
Cativeiro	12	12	10	08	22	10	12	86
Total	75	86	84	82	46	49	30	452

b) Atração dos saguis

As gravações de saguis no campo foram realizadas em localidades onde, previamente, tive informações da ocorrência desses Primates. Priorizando as primeiras horas do dia, quando os saguis são vocalmente mais ativos, procurei localizá-los com o auxílio de *playback* de vocalizações previamente gravadas. Para isto, usei fita cassete gravada com vocalizações de *C. geoffroyi* e *C. flaviceps*, que eram reproduzidas com o auxílio de um gravador cassete compacto (Gradiente DR-1) e um auto falante “tweeter” de 80 W de potência.

Caminhando por trilhas ou permanecendo nas bordas das matas, eu reproduzia sequências de cinco a dez cantos, intercaladas por períodos de silêncio de cerca de dois minutos, aguardando resposta vocal ou aproximação dos saguis. Quando em áreas de provável ocorrência de *C. aurita* ou *C. flaviceps*, priorizei o uso de gravações de *C. flaviceps*. Quando em áreas de ocorrência das demais espécies de saguis, priorizei o uso de gravações de *C. geoffroyi*.

c) Gravação

Quando os saguis respondiam ao *playback* vocalizando, eu iniciava as gravações, com o uso de um gravador de fita de rolo “Uher 4200” e um microfone direcional Sennheiser ME 88, com módulo K3-U. Algumas gravações foram feitas com gravador cassete “Marantz PMD-201”, com o mesmo tipo de microfone, e as gravações cedidas por J. Vielliard foram feitas em gravador “Nagra E”, com microfone de condensador Sennheiser MKH 816.

Para que os saguis permanecessem cantando por um tempo necessário para a realização de boas gravações, em geral eu intercalava o *playback* com as gravações, de maneira a mantê-los excitados e próximos por um período mais prolongado. Em todas as ocasiões eu procurava gravar um maior número possível de cantos, permanecendo com o grupo até que ele se afastava ou parava de cantar.

d) Edição das fitas

Após as gravações, eu replicava as fitas gravadas editando as originais e as réplicas, organizando-as em rolos separados de acordo com a espécie. As originais gravadas por mim foram depositadas no Museu de Biologia Prof. Mello Leitão e as cópias no Arquivo Sonoro Neotropical da UNICAMP.

e) Análise sonográfica

Todas as fitas gravadas com cantos de saguis usadas neste estudo foram analisadas no sonógrafo digital UNISCAN II, do Laboratório de Bioacústica da UNICAMP, em “tempo real”. Dos cantos que foram gravados com qualidade suficiente para serem bem visualizados no sonógrafo, foram medidos os seguintes parâmetros, para cada nota: duração da nota (T), intervalo entre notas (DT), frequência mínima (FMi), frequência máxima (FMa), frequência inicial (FI) e frequência final (FF), conforme Figura 14. As medidas de frequência foram feitas com precisão de 8 Hz, e as medidas temporais com precisão de 12 ms. Além destes parâmetros medidos diretamente, foram calculados três novos parâmetros: frequência média e modulação de frequência de cada nota e amplitude de frequência do canto.

Foi considerada frequência média (FM) a média aritmética entre a frequência inicial (FI) e a frequência final (FF) de cada nota ($FM=(FI+FF)/2$). A modulação de frequência (MF) foi expressa como a diferença entre a frequência final (FF) e a frequência inicial (FI), dividida pela duração da nota (T) ($MF=(FF-FI)/T$). Isto expressa a variação da frequência por unidade de tempo. A amplitude de frequência (AF) do canto é a diferença entre a frequência máxima (FMa) e a frequência mínima (FMi), usando-se todas as notas ($AF=FMa-FMi$).

A nota, também chamada sílaba, é a unidade sonora contínua, facilmente individualizada no sonograma. O canto, também chamado frase, é composto por uma ou mais notas. Em geral os cantos são sequências discretas, separados uns dos outros por períodos superiores às suas durações, de forma que é fácil individualizá-los. Nos poucos casos de dúvida sobre a conveniência de tratar uma dada sequência de notas como um ou mais cantos, não analisei a vocalização.

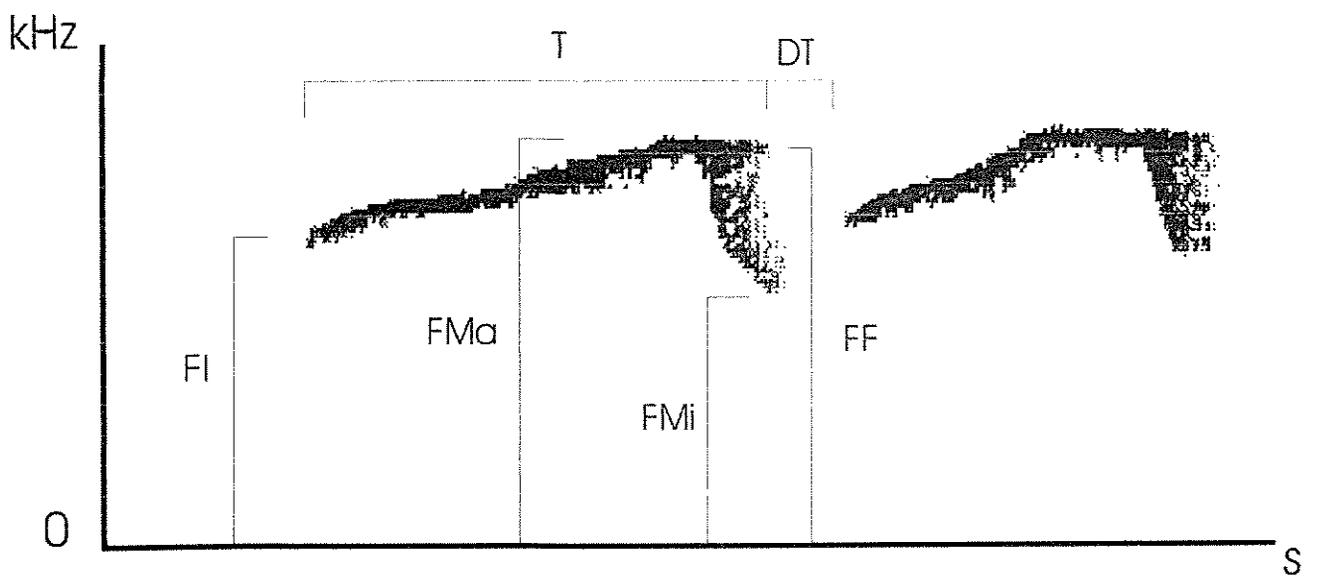


Figura 14. Representação gráfica de duas notas do canto de *Callithrix*, mostrando os parâmetros medidos em cada nota: duração (T), intervalo entre notas (DT), frequência mínima (FMi), frequência máxima (FMa), frequência inicial (FI) e frequência final (FF).

f) Descrição do canto

Alguns sonogramas dos cantos de cada espécie foram impressos e usados para representar as diferenças em suas estruturas físicas. Para isto foram escolhidos cantos de boa visualização no sonógrafo e que representassem as principais características que as distinguem.

Para a descrição geral dos cantos foram considerados o número médio de notas, a distribuição de frequência de cantos por número de notas, as frequências mínimas, as frequências máximas, e a amplitude de frequência para cada espécie.

Para verificar se havia diferenças no número médio de notas por canto entre as espécies foi usada análise de variância sobre os dados transformados para raiz quadrada. A transformação foi usada para assegurar homogeneidade de variância entre espécies (Snedecor e Cochran, 1980). Para comparar as diferenças entre os pares de espécies, foi usado o teste de comparação múltipla de Tukey.

g) Comparação entre as notas do canto

Para comparar a estrutura das diferentes notas nos cantos de cada espécie de sagui foram escolhidas as três primeiras notas, já que foi observado que a maioria dos cantos tem, no máximo, três notas. As comparações foram feitas usando-se testes de variância para os seguintes parâmetros: duração das notas (T), intervalo entre notas (DT), frequência inicial (FI) e modulação de frequência (MF).

h) Comparação interespecífica

Após análises preliminares que demonstraram que o número de notas por canto varia em cada espécie e a primeira nota é menos variável e mais característica, optei por usar apenas a primeira nota de cada canto para comparar a estrutura vocal das espécies, evitando usar informações redundantes e facilitando o tratamento estatístico.

A comparação interespecífica foi feita usando-se apenas vocalizações gravadas no campo, conforme apresentado na Tabela 2. Em muitos casos, não foi possível identificar se as vocalizações gravadas eram de um ou mais indivíduos de um dado grupo, portanto optei por agrupar as vocalizações por grupo gravado no campo. Para evitar um vício de amostragem

pelo fato de ter gravado diferentes números de cantos em cada grupo, usei a “análise hierárquica de variância” (“nested ANOVA”) tendo os grupos como nível hierárquico inferior e espécie como nível superior para análise. O teste, portanto, considera as espécies como amostras e os grupos como subamostras. Desta forma, atenua o peso dos grupos com grandes amostras, mas não perde a variabilidade embutida em cada grupo, o que ocorreria, caso fossem usadas apenas as médias grupais para comparar as diferentes espécies.

Usando essa abordagem foram, então, comparadas as diferenças nas estruturais vocais das espécies com base nos seguintes parâmetros da primeira nota (Nota 1): duração da nota (T), intervalo entre a primeira e segunda notas (DT), frequência inicial (FI), frequência média (FM) e modulação de frequência (MF).

i) Comparação entre cativo e campo

Das seis espécies estudadas, quatro também foram gravadas em cativeiro: *C. aurita*, *C. geoffroyi*, *C. kuhlii* e *C. jacchus*. Através de análises de variância, comparei os cantos gravados em cativeiro com os cantos gravados no campo dessas espécies usando a primeira nota e os seguintes parâmetros: duração da nota (T), intervalo entre a primeira e segunda nota (DT), frequência média (FM) e modulação de frequência (MF).

j) Vocalizações de híbridos

Nas zonas de contato entre *C. aurita* e *C. flaviceps* identifiquei e gravei dois grupos com caracteres intermediários entre estas espécies no município de Carangola, e um grupo no município de Ipanema, Minas Gerais (*vide* capítulo 2). Para comparar os cantos dos híbridos com os das espécies maternas, usei análise de variância e teste de comparação múltipla de Tukey para os seguintes parâmetros: intervalo entre as duas primeiras notas (DT) e modulação de frequência da Nota 1 (MF). Estes parâmetros foram escolhidos por representarem as principais diferenças entre *C. aurita* e *C. flaviceps*.

No criadouro do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão gravei o canto de uma fêmea adulta híbrida de *C. flaviceps* com *C. geoffroyi*. Mais precisamente, trata-se de uma híbrida de segunda geração, filha de uma fêmea híbrida (*C. flaviceps* x *C. geoffroyi*) com um macho de *C. flaviceps*. Foram feitas análises de variância comparando os seguintes parâmetros da híbrida

com as espécies maternas: duração da Nota 1 (T), intervalo entre Nota 1 e Nota 2 (DT), frequência média (FM), e modulação de frequência (MF). Para isto foram usadas tanto gravações obtidas no campo como em cativeiro de *C. flaviceps* e *C. geoffroyi*, já que a fêmea híbrida era um animal de cativeiro.

k) *Callithrix flaviceps* sem contato acústico com a espécie

Um casal de *C. flaviceps* do criadouro do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão abandonou um casal de filhotes recém nascidos. Estes foram, então, afastados dos pais no primeiro dia de vida e tratados com mamadeira fora do criadouro até se tornarem independentes. Neste interim, seus pais morreram. Quando eles retornaram ao criadouro, já não havia adultos de *C. flaviceps* e eles foram colocados num viveiro, em contato acústico com vários grupos de *C. geoffroyi*, onde ficaram até adultos. A fêmea morreu ainda jovem, mas o macho foi gravado e suas vocalizações analisadas neste estudo. A comparação entre as vocalizações de *C. flaviceps*, *C. geoffroyi* e esse indivíduo, para os parâmetros de duração da Nota 1, intervalo entre Nota 1 e Nota 2, frequência média e modulação de frequência, foi feita com o teste de comparação múltipla de Tukey.

3.3. RESULTADOS

a) Comportamento vocal

Durante o trabalho de campo, o uso de *playback* facilitou claramente a localização e gravação dos saguis. O uso desta técnica, de manhã cedo, demonstrou ser um instrumento eficaz de estímulo à aproximação e resposta vocal desses Primates, se comparado à busca silenciosa. Entretanto, mesmo em locais em que eu tinha certeza da presença dos saguis, nem sempre obtive resposta, principalmente em horários mais quentes do dia.

Basicamente, as respostas dos saguis ao *playback* podem ser classificadas em dois padrões: (1) aproximação silenciosa e (2) vocalização à distância com posterior aproximação. Quando se aproximavam e me avistavam, os saguis sempre emitiam, insistentemente, vocalização de alerta (*mobbing*) e procuravam se posicionar de maneira a permanecerem ocultos na vegetações. Entretanto, após alguns minutos emitindo apenas vocalizações de alerta, alguns indivíduos, geralmente de um a três adultos, começavam a emitir vocalizações do tipo canto. Algumas vezes o canto só era emitido após várias sequências de *playback*, e os vocalizadores intercalavam cantos com vocalizações de alerta. Também era freqüente a permanência de um indivíduo adulto próximo, emitindo vocalizações de alerta, e alguns indivíduos mais afastados, ocultos, cantando. Estes padrões comportamentais foram observados em todas as espécies gravadas no campo e, dificilmente, era possível identificar o sexo dos vocalizadores.

Após um período variável de interação, os saguis paravam de vocalizar e se afastavam. A partir de então, a resposta ao *playback* era completamente imprevisível. Alguns grupos retornavam e repetiam o comportamento anterior, outros ficavam cantando de longe e outros simplesmente não respondiam.

O uso de *playback* no campo demonstrou que os saguis podem responder não só ao seu próprio canto, mas ao canto de outra espécie, já que todas as espécies responderam ao *playback* de *C. geoffroyi*. Teste de *playback* com vocalização de *C. flaviceps* foi efetuado na Fazenda Campininha, em São Paulo, com resposta positiva de *C. aurita*.

Em uma ocasião, em zona de contato entre *C. flaviceps* e *C. geoffroyi*, no município de Santa Leopoldina, ES, atraí um grupo de *C. flaviceps* com um canto de *C. geoffroyi*. Após alguns minutos emitindo vocalização de alerta e cantos, o grupo se afastou. Voltei a fazer

playback com canto de *C. geoffroyi* e eles não responderam mais. Entretanto, quando fiz *playback* com vocalização de *C. flaviceps* eles se aproximaram imediatamente e passaram a responder cantando mais intensamente que no episódio anterior.

Testes com saguis em cativeiro no Museu de Biologia Prof. Mello Leitão demonstraram que *C. flaviceps* e *C. geoffroyi* respondem ao *playback* da própria espécie e da outra cantando e, aparentemente, procurando a fonte do som. Estas respostas são dadas por indivíduos adultos ou subadultos, de ambos os sexos. Entretanto, nem todos os indivíduos adultos respondem ao *playback* e um mesmo indivíduo pode responder ou não.

b) A estrutura geral dos cantos

Sonogramas mostrando o canto típico de cada espécie, analisada neste estudo, são apresentados nas figuras 15 a 20. A própria análise visual desses sonogramas demonstra algumas diferenças mais conspícuas entre as espécies, como número de notas, duração das notas, modulação de frequência e frequências predominantes, que serão tratadas, estatisticamente, mais adiante. Entretanto há uma diferença na estrutura geral das vocalizações de *C. aurita* e *C. flaviceps* em relação às demais, evidentes o suficiente para serem facilmente reconhecidas pelo ouvido humano, que dispensam tratamentos estatísticos.

Nestas duas espécies, foram gravados cantos com dois padrões variantes, emitidos no mesmo contexto de resposta a *playback*. Algumas vezes os cantos são compostos por cerca de três a quatro notas longas, de formato similar, sempre com modulação descendente, ou seja, com frequência final inferior à frequência inicial. Em outros casos, estas notas longas são seguidas por notas curtas, com formato de “U” ou “V” invertido, progressivamente mais curtas, menos agudas e mais fracas, como se a estrutura da vocalização fosse se deteriorando (figuras 15 e 16). Este padrão não foi observado em nenhuma outra espécie, distinguindo claramente essas duas das demais. O padrão de canto com algumas notas longas seguidas por notas curtas também foi observado em grupos de híbridos entre *C. aurita* e *C. flaviceps* encontrados em Minas Gerais. e num grupo de híbridos de *C. flaviceps* com *C. geoffroyi* em Santa Teresa, ES, mas não foram gravados. Entretanto, em um grupo híbrido observado no município de Ipanema, MG, havia um indivíduo emitindo cantos constituídos apenas por notas curtas, estruturalmente pouco definidas.

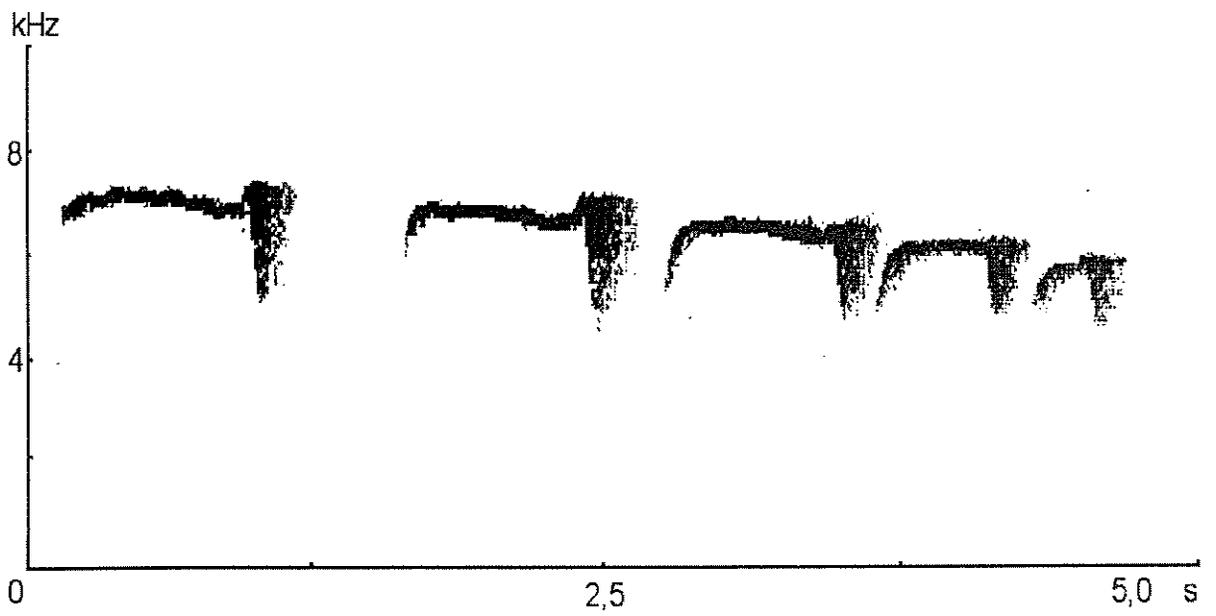
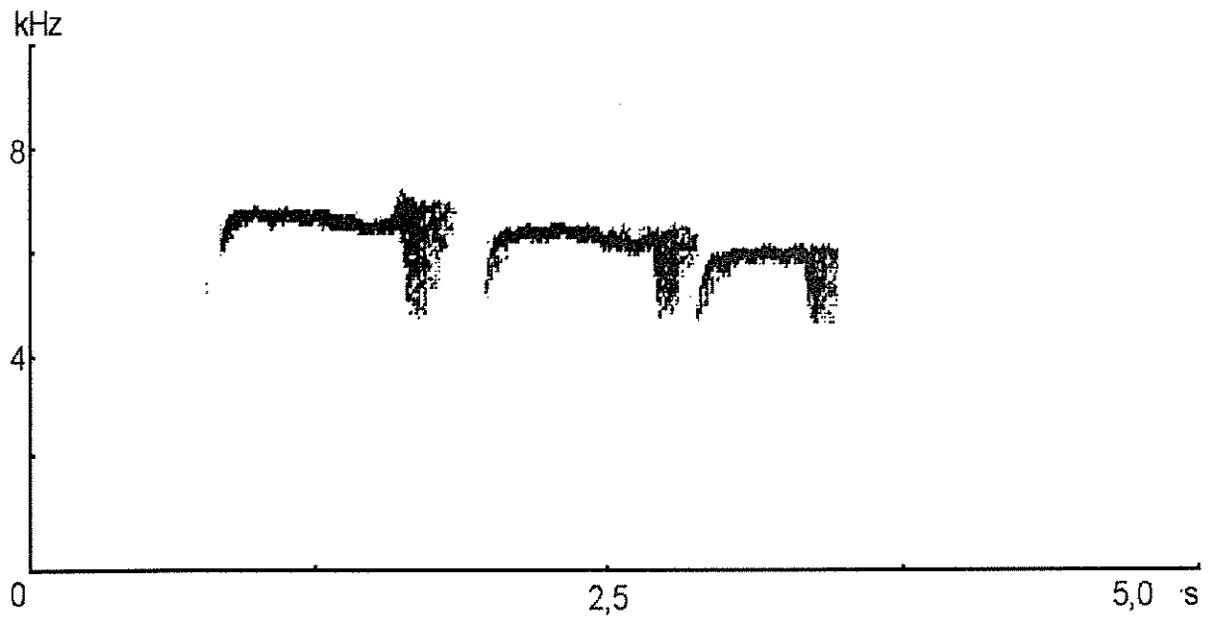


Figura 15. Sonogramas de dois cantos de *C. aurita*.

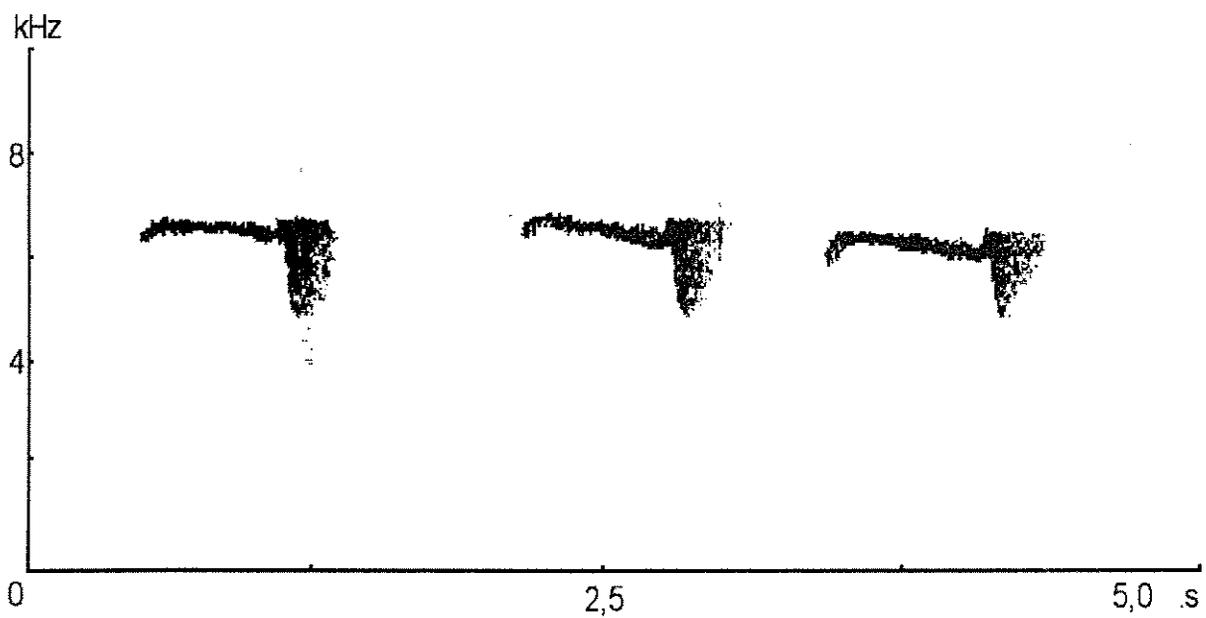
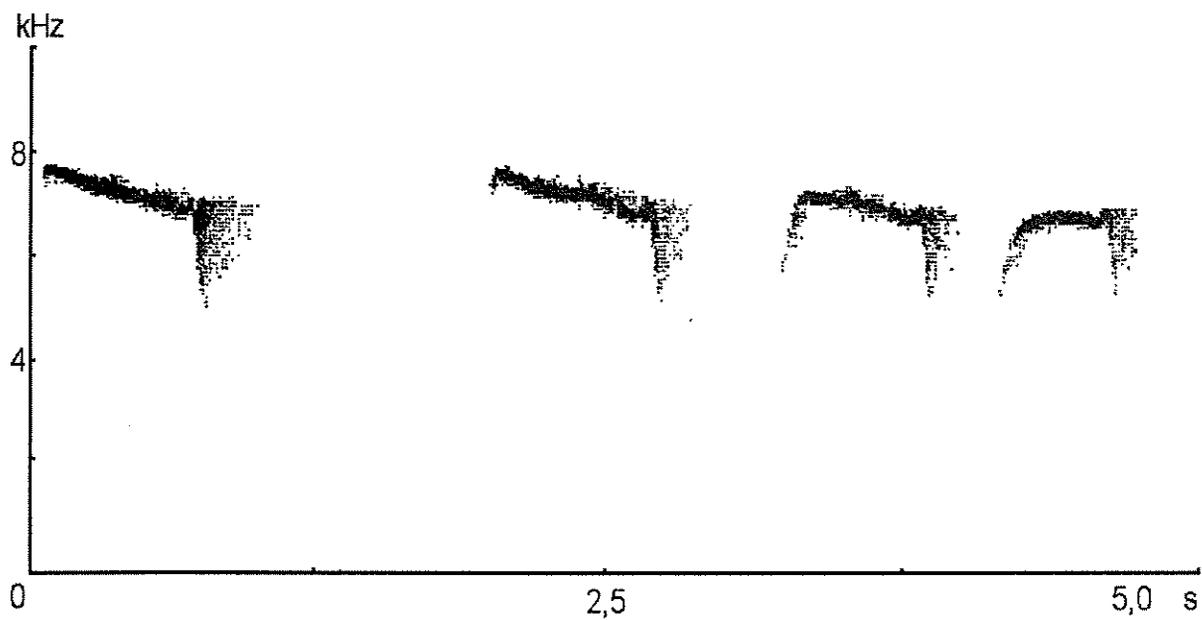


Figura 16. Sonogramas de dois cantos de *C. flaviceps*.

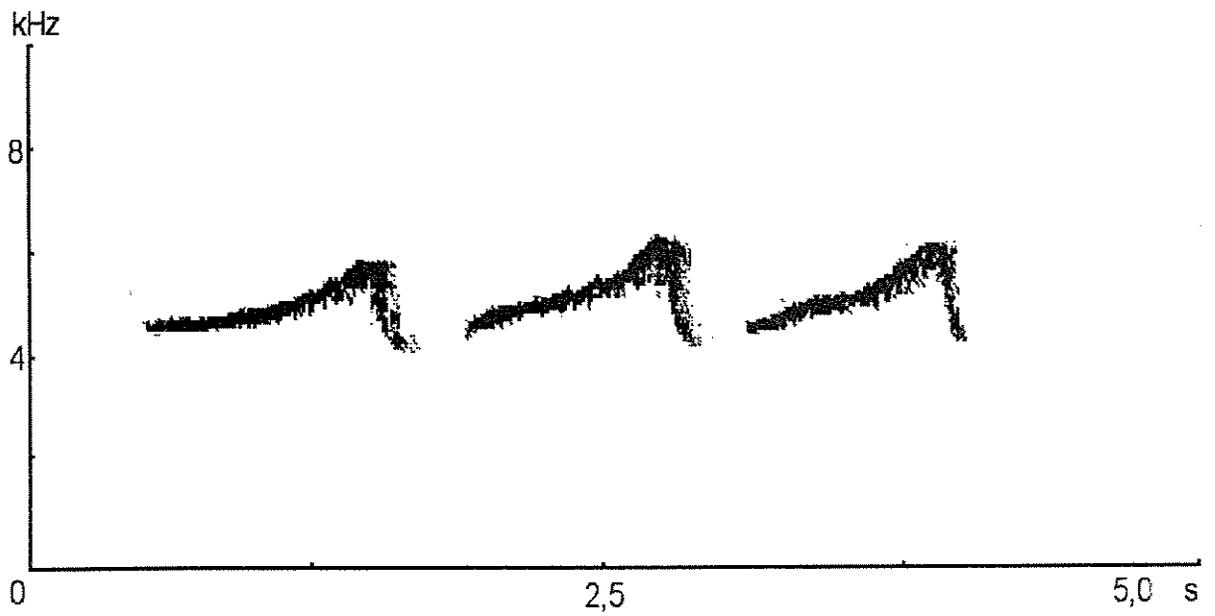
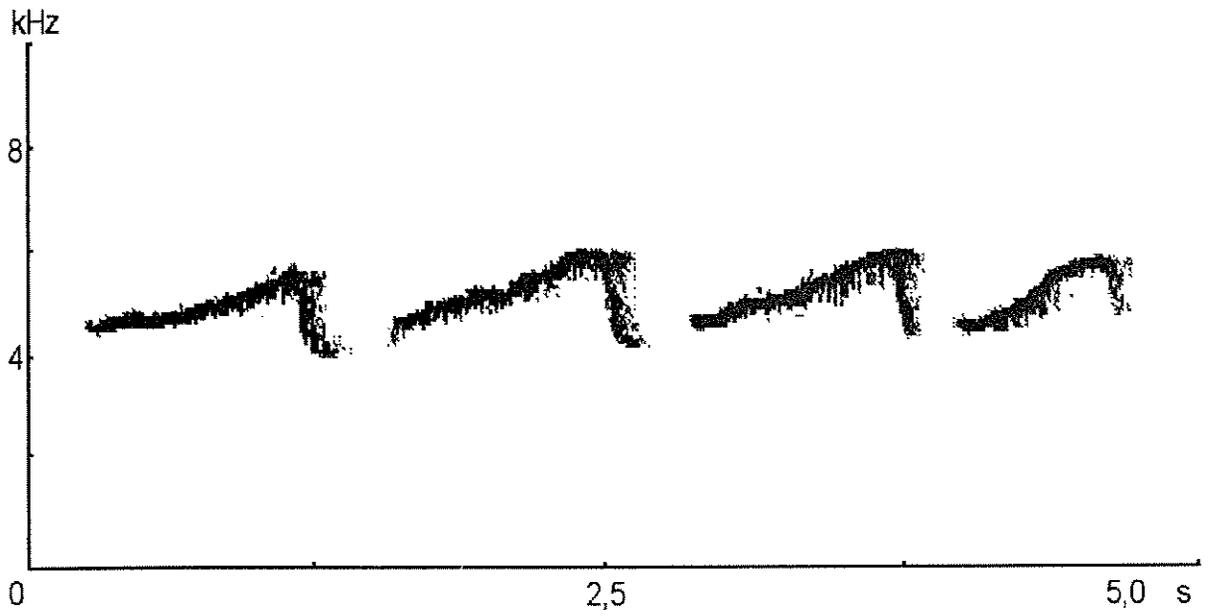


Figura 17. Sonogramas de dois cantos de *C. geoffroyi*.

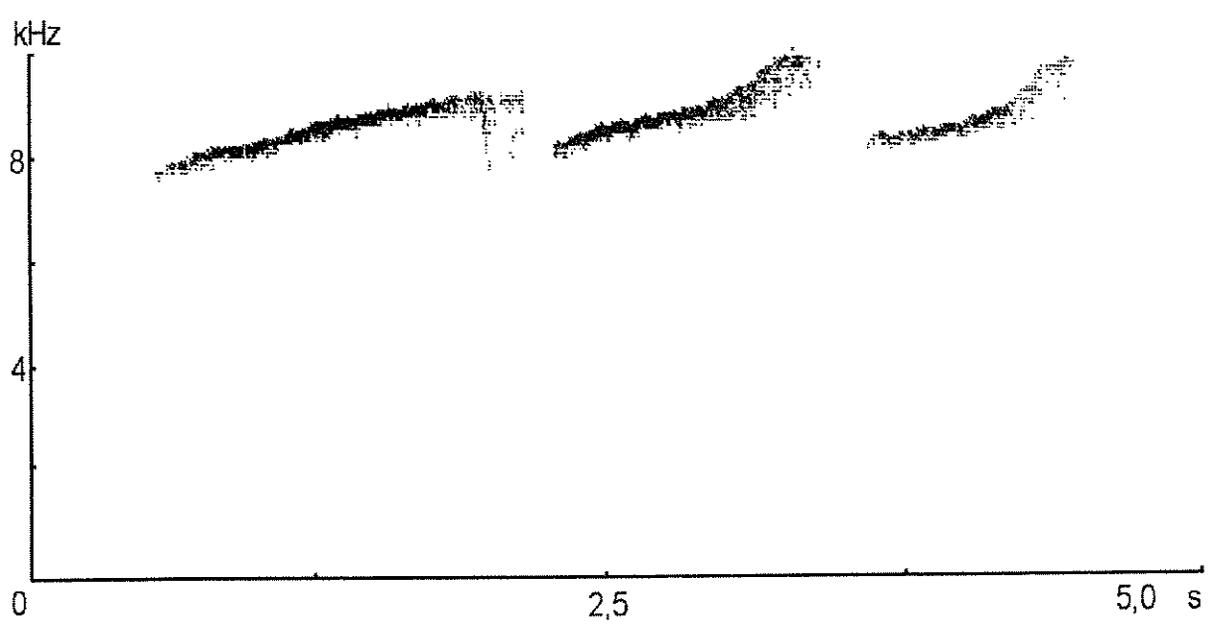
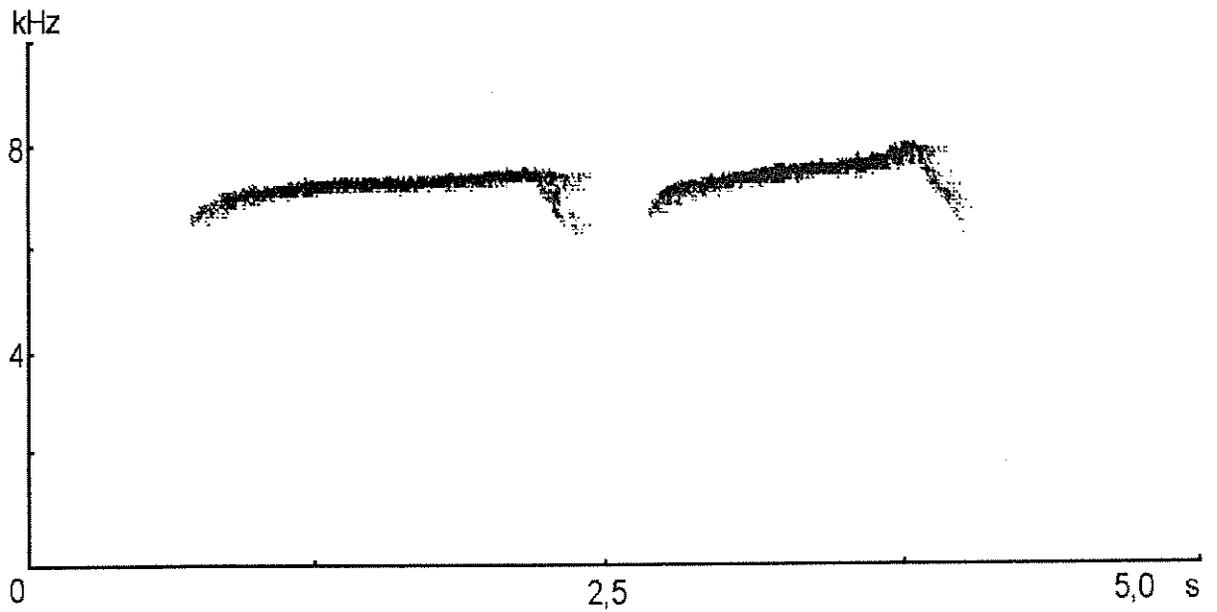


Figura 18. Sonogramas de dois cantos de *C. jacchus*.

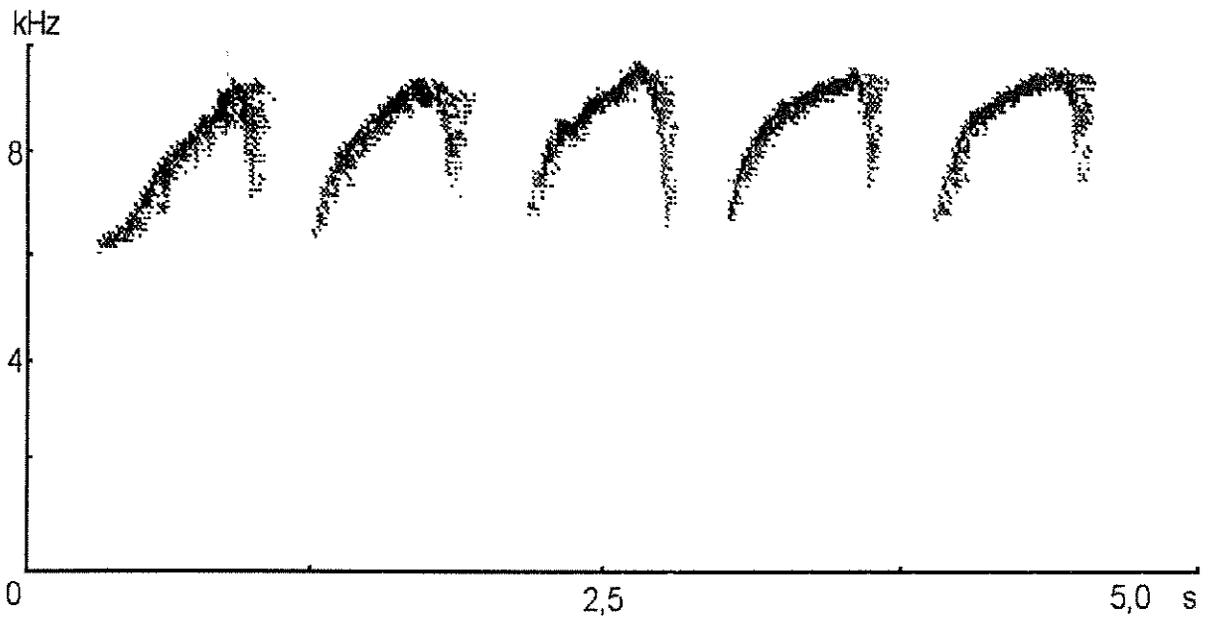
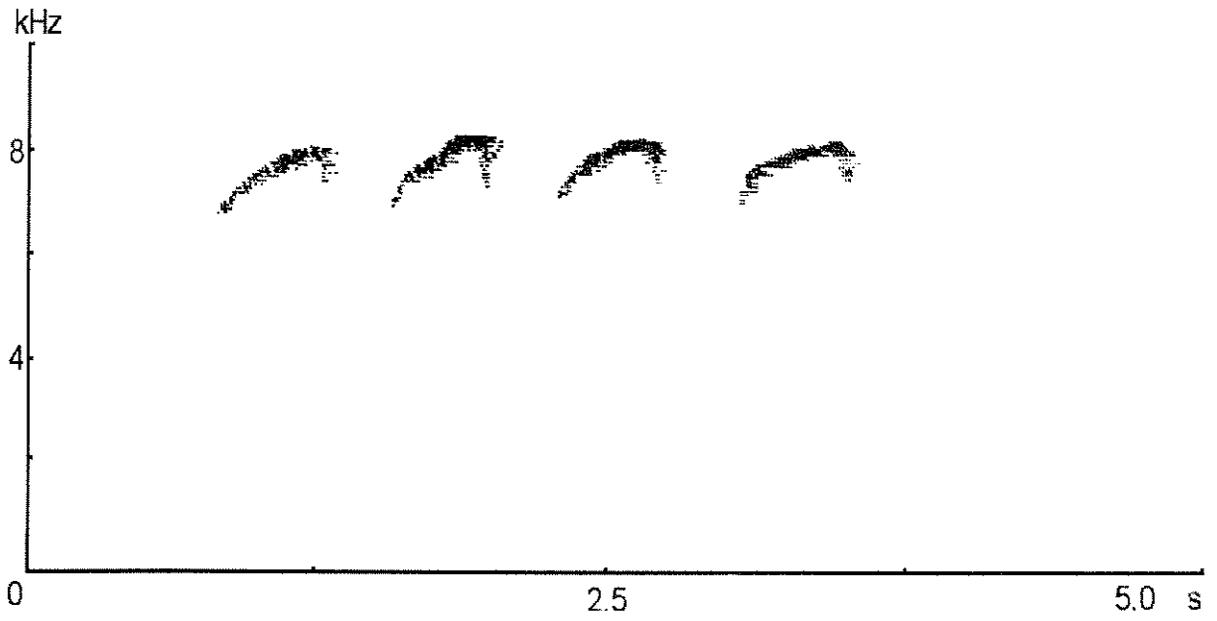


Figura 19. Sonogramas de dois cantos de *C. kuhlii*

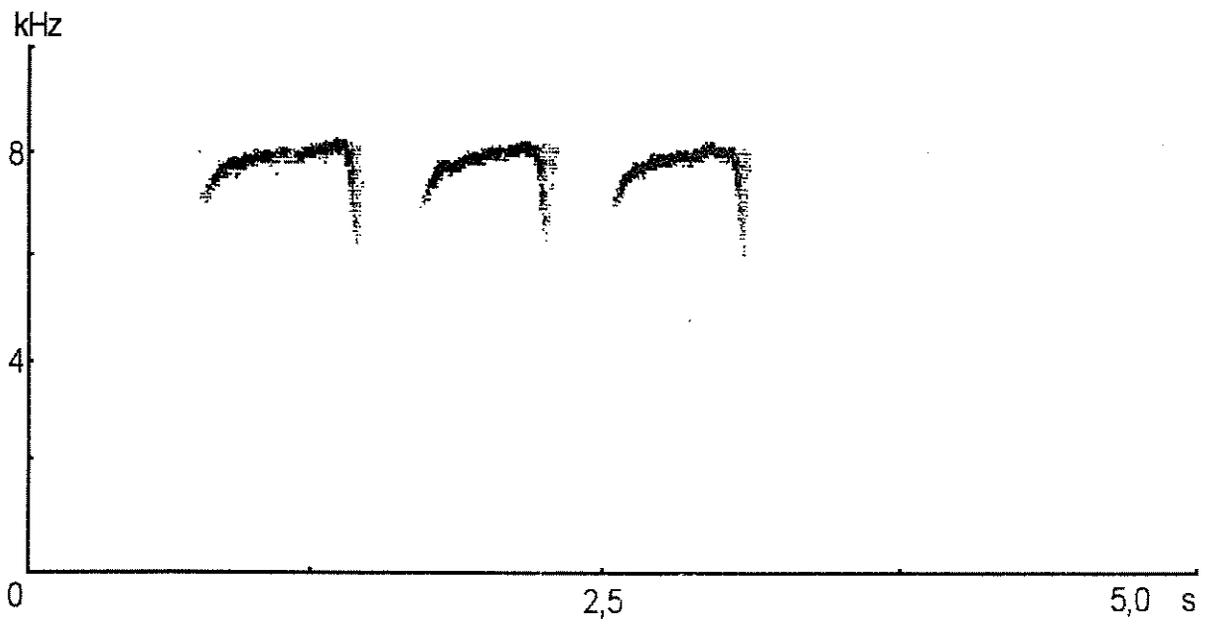
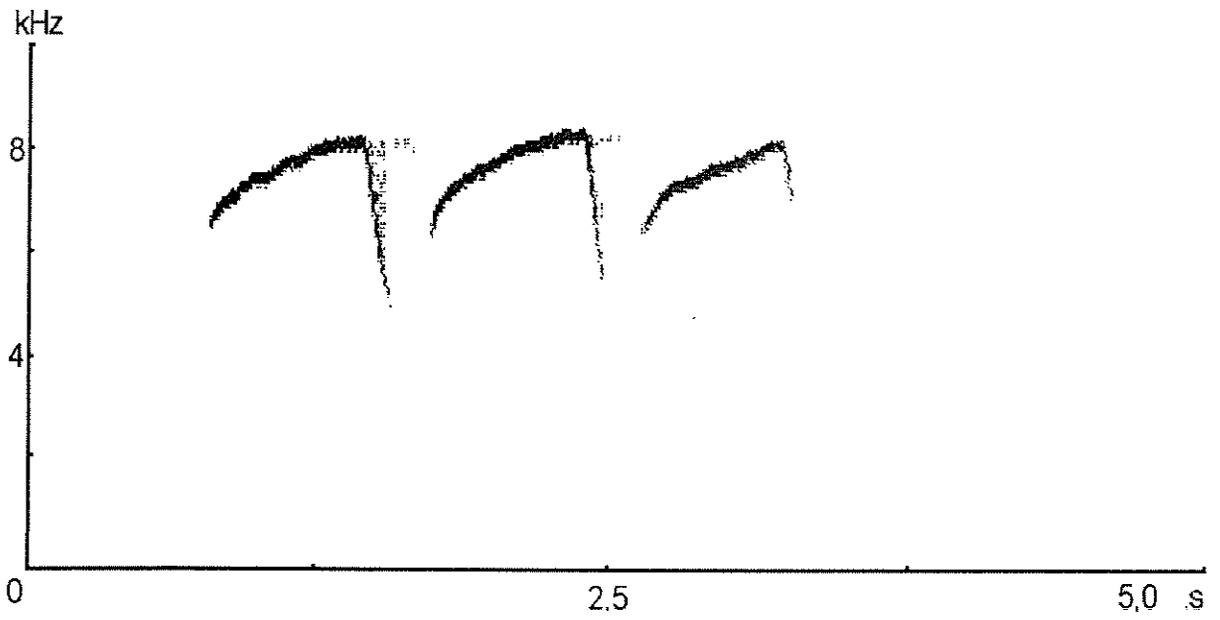


Figura 20. Sonogramas de dois cantos de *C. penicillata*.

c) O número de notas por canto

O número de notas por canto apresentou-se variável em todas as espécies, mas o número médio de notas por canto apresentou diferenças significativas para *C. jacchus* em relação às demais e *C. aurita* só não diferiu de *C. kuhlii* (Tabela 5). A primeira tende a ter o menor número de notas, enquanto a última o maior número de notas por canto (Figura 21). As outras quatro espécies não apresentaram diferenças no número médio de notas por canto entre si, ao nível de 5% de significância. Entretanto, observando-se a Figura 22, nota-se claramente que, apesar da variação, cada espécie tem uma tendência a cantar com um certo número de notas. *Callithrix aurita* e *C. flaviceps* apresentaram a maior variação no número de notas, o que se deve ao padrão descrito acima, já que alguns cantos só apresentaram notas longas, e outros também têm notas curtas. Mais de 50% dos cantos de *C. aurita* apresentaram entre duas e seis notas, enquanto mais que 50% dos cantos de *C. flaviceps* apresentaram entre uma e quatro notas. Por outro lado, quase 50% dos cantos de *C. geoffroyi* apresentaram três notas, sendo que 85% tinham entre duas e quatro notas. *Callithrix jacchus*, entretanto, apresentou praticamente 50% de seus cantos com duas notas e mais de 80% com uma ou duas notas. Esta espécie raramente emitiu cantos com mais de quatro notas. Cerca de 70% dos cantos de *C. kuhlii* apresentaram três ou quatro notas, diferindo de *C. geoffroyi* por apresentarem uma tendência a um número maior de notas. A frequência de cantos por número de notas de *C. penicillata* assemelha-se à de *C. geoffroyi*, diferindo, principalmente, por um maior número de cantos com apenas uma nota.

Tabela 5. Número médio de notas por canto em espécies de *Callithrix* e semelhança entre elas de acordo com teste de Tukey. Letras iguais significam que o número de notas é estatisticamente igual ao nível de 5% de significância.

	Nº de notas	Erro padrão	N	Semelhança
<i>C. aurita</i>	3,9	0,16	63	a
<i>C. flaviceps</i>	2,8	0,15	74	f
<i>C. geoffroyi</i>	2,8	0,15	74	f
<i>C. jacchus</i>	1,8	0,15	74	j
<i>C. kuhlii</i>	3,0	0,26	24	a, f
<i>C. penicillata</i>	2,9	0,21	39	f

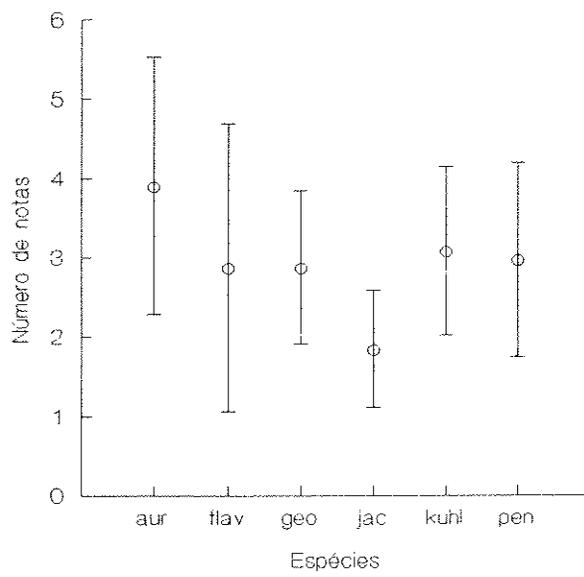
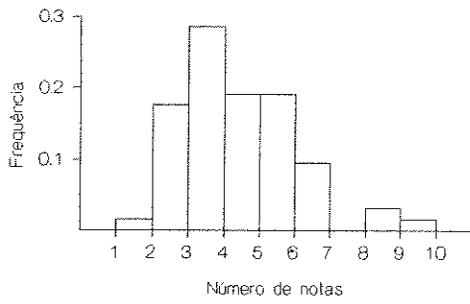
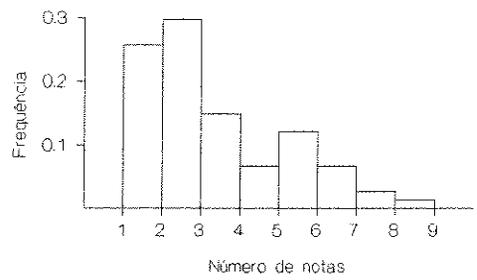


Figura 21. Números médios de notas nos cantos de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jacchus* (jac), *C. kuhlii* (kuhl) e *C. penicillata* (pen).

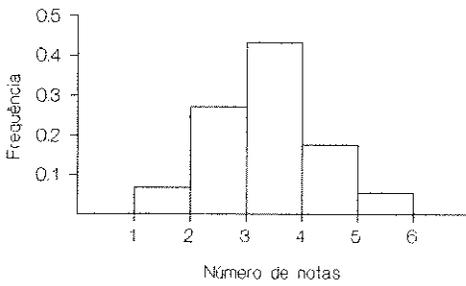
a) *C. aurita*



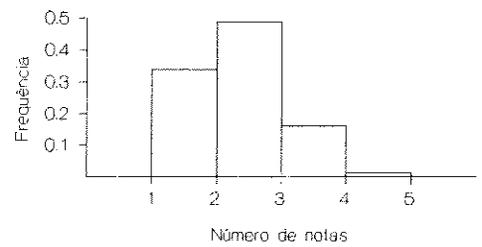
b) *C. flaviceps*



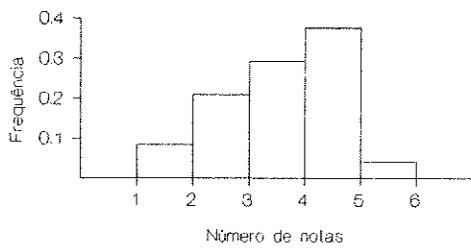
c) *C. geoffroyi*



d) *C. jacchus*



e) *C. kuhli*



f) *C. penicillata*

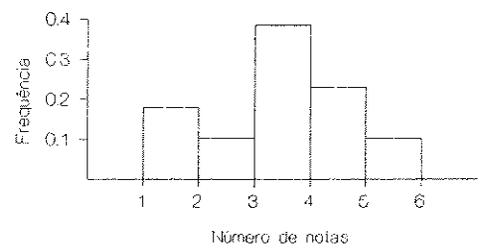


Figura 22. Distribuição de frequências por número de notas por canto de *Callithrix*

A Figura 22, portanto, demonstra que, embora não haja diferenças significativas no número médio de notas por canto entre *C. flaviceps*, *C. geoffroyi*, *C. kuhlii*, e *C. penicillata*, o padrão de distribuição de frequências de cantos por número de notas pode distingui-las, embora a distinção entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata* pareça mais tênue.

d) A duração dos cantos

A duração média dos cantos das espécies estudadas ficou em torno de 3 s, sendo a menor média para *C. kuhlii*, que diferiu significativamente das demais, e a maior para *C. flaviceps*, também diferindo das demais. As outras quatro espécies não apresentaram diferenças significativas na duração de seus cantos (Figura 23). A diferença de *C. kuhlii* para as demais deve-se à menor duração de suas notas, enquanto a diferença de *C. flaviceps* deve-se aos grandes intervalos entre notas (Figura 24).

e) Os parâmetros de frequência dos cantos

As médias das frequências mínimas das espécies estudadas variaram de um pouco menos de 5 a um pouco menos de 7 kHz. As médias das frequências máximas variaram de um pouco menos de 7 a cerca de 9 kHz. Embora haja uma sobreposição entre as faixas de frequência usadas por cada espécie, algumas destacam-se visivelmente das demais (figuras 25 e 26).

As médias das frequências mínimas agrupam *C. aurita*, *C. flaviceps* e *C. geoffroyi* na faixa de frequência em torno de 5 kHz, enquanto *C. jacchus*, *C. kuhlii* e *C. penicillata* apresentaram as médias das mínimas em torno de 6 kHz ou mais. Já em relação às médias das máximas, *C. geoffroyi* distingue-se por apresentar os menores valores, enquanto *C. jacchus* apresenta os maiores valores. As demais espécies apresentam valores aproximados para as frequências máximas.

Em termos de amplitudes de frequência, que representam as diferenças entre as frequências máximas e mínimas em cada canto, há uma grande sobreposição entre as espécies e uma grande variação em torno das médias, não demonstrando ser um parâmetro útil para diferenciá-las. A única espécie que se distingue claramente das demais neste parâmetro é *C. flaviceps*, com uma amplitude de frequência média bem acima das demais (Figura 27).

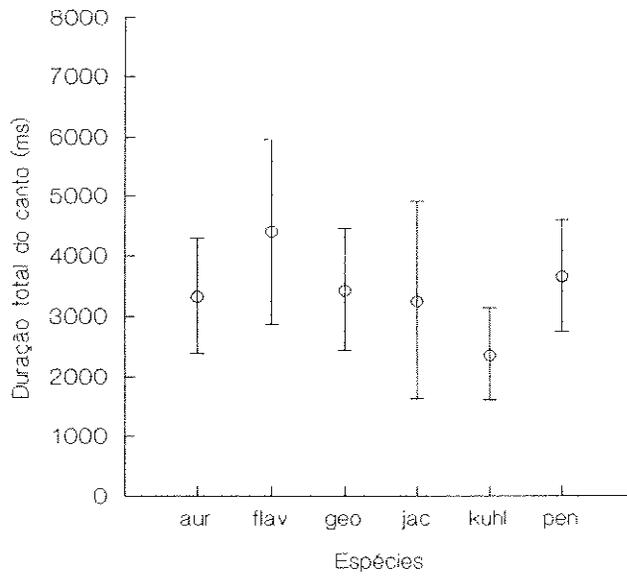


Figura 23. Duração média dos cantos de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jacchus* (jac), *C. kuhlii* (kuhl) e *C. penicillata* (pen).

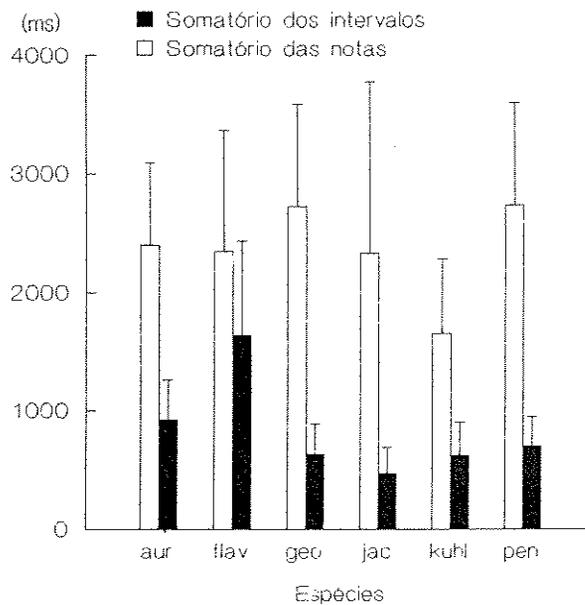


Figura 24. Médias dos somatórios das notas e médias dos somatórios dos intervalos entre notas nos cantos de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jacchus* (jac), *C. kuhlii* (kuhl) e *C. penicillata* (pen).

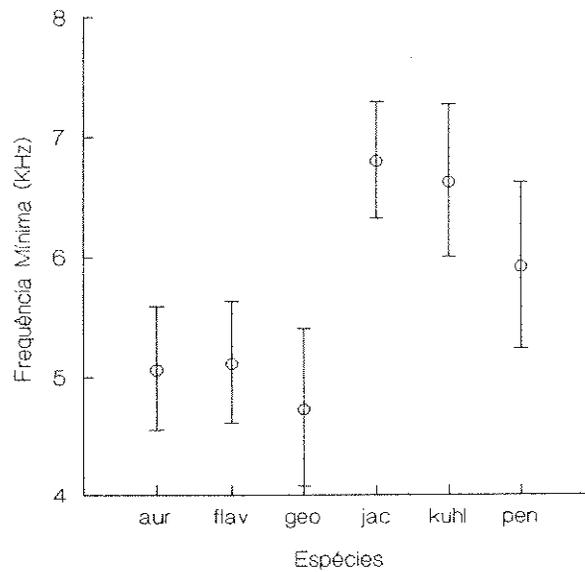


Figura 25. Médias das frequências mínimas dos cantos de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jacchus* (jac), *C. kuhlii* (kuhl) e *C. penicillata* (pen).

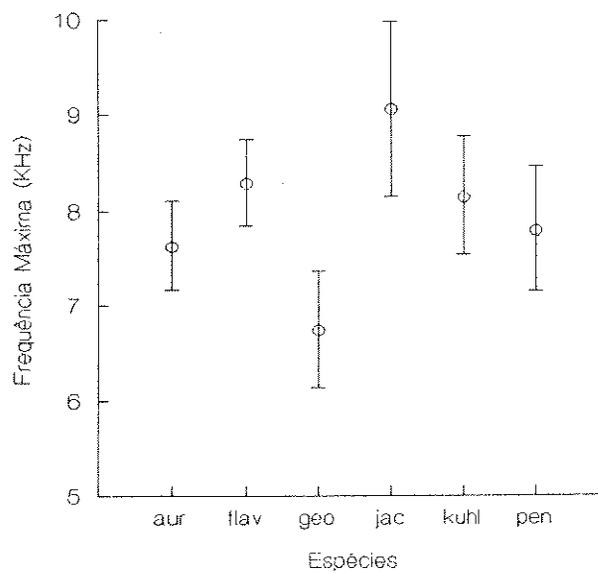


Figura 26. Médias das frequências máximas dos cantos de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jacchus* (jac), *C. kuhlii* (kuhl) e *C. penicillata* (pen).

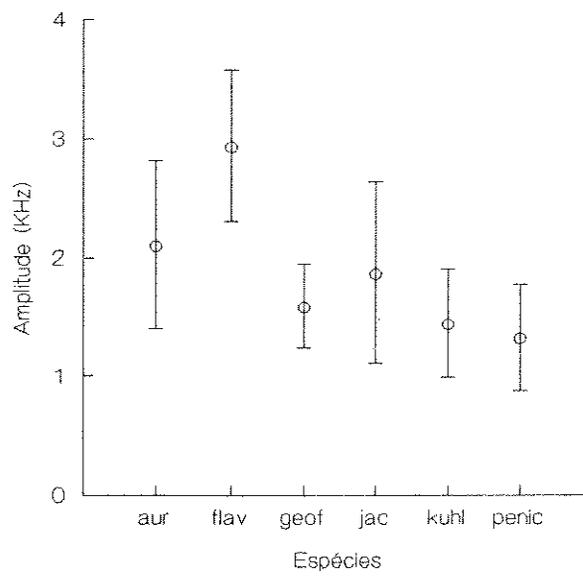


Figura 27. Médias das amplitudes de frequência dos cantos de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jacchus* (jac), *C. kuhlii* (kuhl) e *C. penicillata* (pen).

f) Comparação entre as três primeiras notas dos cantos

Os dados representados nas figuras 28 a 32 demonstram que as três primeiras notas do canto de *Callithrix* são parecidas em suas estruturas físicas, mas que, em diversos parâmetros, diferem entre si. A primeira nota tende a ser mais característica, apresentando uma menor variabilidade em seus valores. Contudo, os dados apresentados a seguir demonstram que as diferenças que ocorrem ao longo dos cantos não são iguais para todas as espécies.

A duração das notas

A primeira nota do canto é mais longa e as outras notas vão ficando progressivamente mais curtas (Figura 28), exceto em *C. kuhlii* em que as durações das notas não diferiram significativamente entre si ($P=0,175$) e em *C. jacchus*, em que as variações na duração das notas 2 e 3 não permitem a definição de um padrão claro.

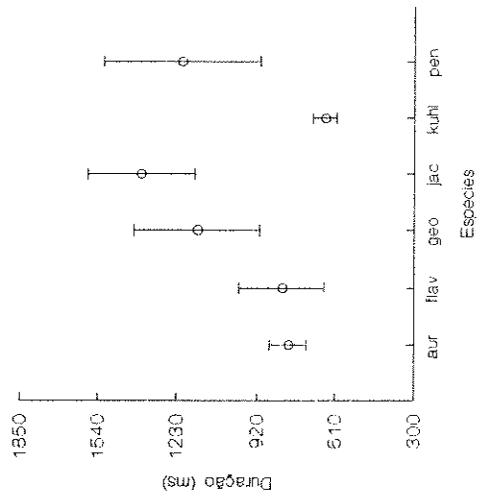
O intervalo entre notas

O intervalo entre as notas tende a ficar progressivamente menor ao longo das vocalizações de *C. aurita* e *C. flaviceps*, mas não nas outras espécies, sendo mais uma diferença clara para as outras quatro espécies, onde não foram encontradas diferenças significativas ao nível de 5% de significância (Figura 29). Isto significa que em *C. geoffroyi*, *C. jacchus* e *C. penicillata* os intervalos entre notas não acompanham a tendência das notas de ficarem progressivamente mais curtas e que em *C. kuhlii* tanto as notas quanto os intervalos são estáveis ao longo da vocalização. A aparente diferença nos intervalos entre as notas 3 e 4 de *C. jacchus* deve-se à pequena amostragem, já que poucos cantos desta espécie têm mais que três notas.

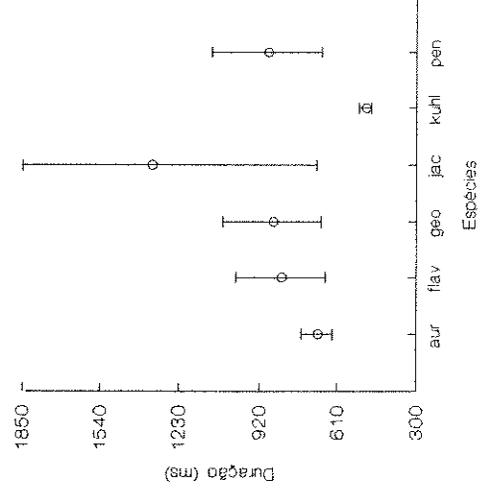
A frequência inicial

Outra diferença de *C. aurita* e *C. flaviceps* para as demais espécies são as médias das frequências iniciais (no início de cada nota). Enquanto nestas espécies notas subsequentes tendem a ter menores frequências iniciais, isto não ocorre com as demais quatro espécies em que não há diferenças entre as notas ao nível de 5% de significância (Figura 30).

Nota 1



Nota 2



Nota 3

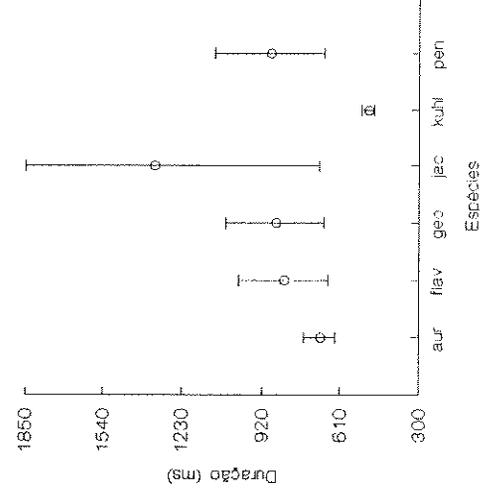
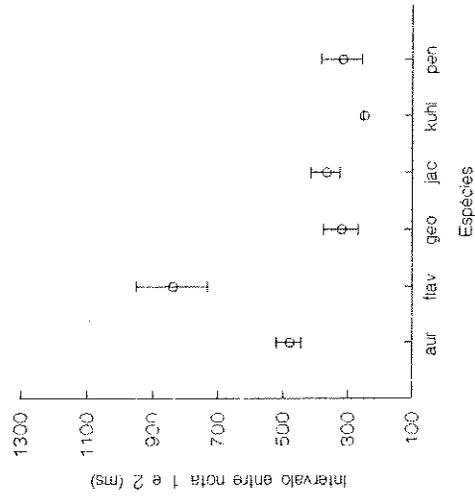
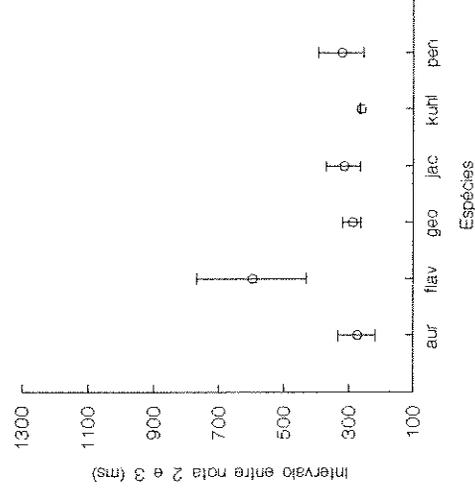


Figura 28. Médias das durações das três primeiras notas do canto de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jacchus* (jac), *C. kuhlii* (kuhl) e *C. penicillata* (pen).

Nota 1/2



Nota 2/3



Nota 3/4

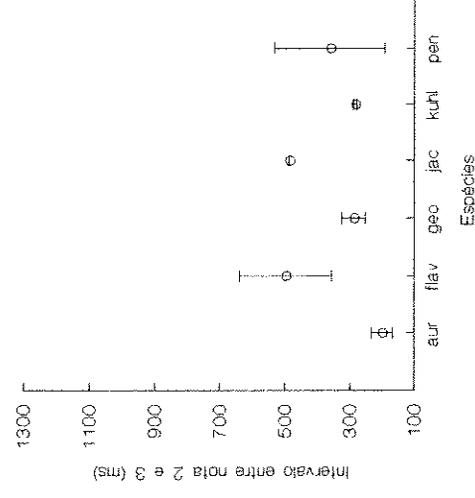
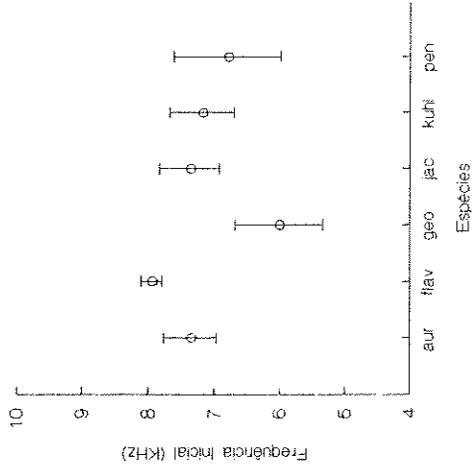
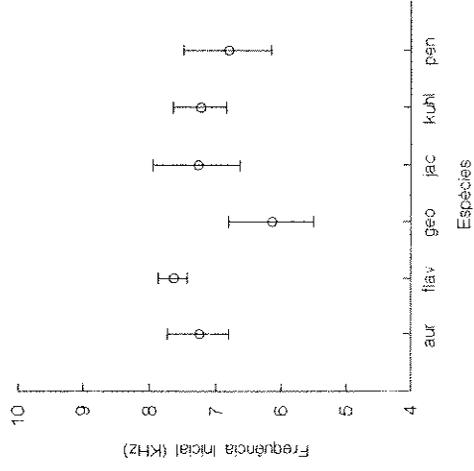


Figura 29. Médias dos intervalos entre as quatro primeiras notas do canto de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jacchus* (jac), *C. kuhlii* (kuhl) e *C. penicillata* (pen).

Nota 1



Nota 2



Nota 3

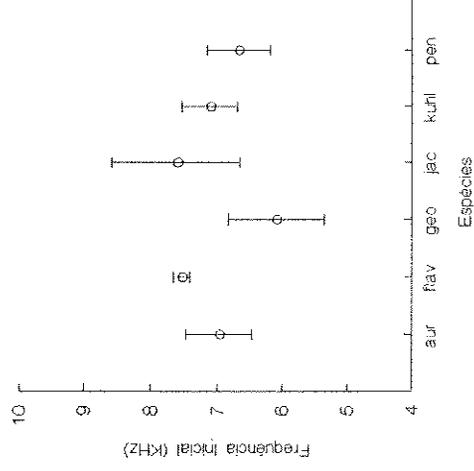
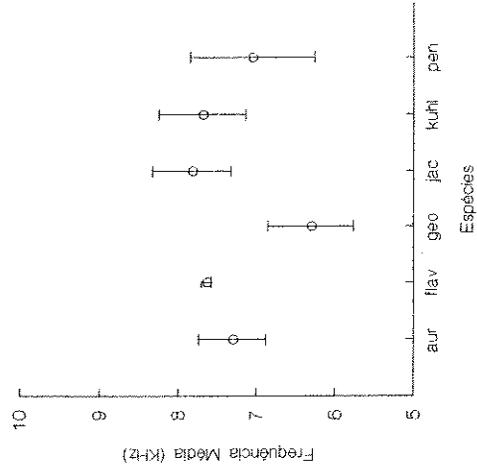
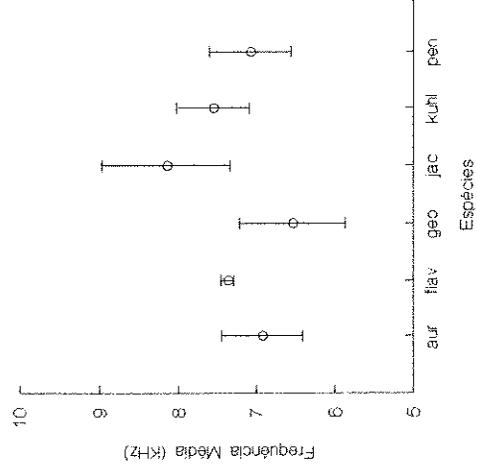


Figura 30. Médias das frequências iniciais das três primeiras notas do canto de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jaccchus* (jac), *C. kuhlii* (kuh) e *C. penicillata* (pen).

Nota 1



Nota 2



Nota 3

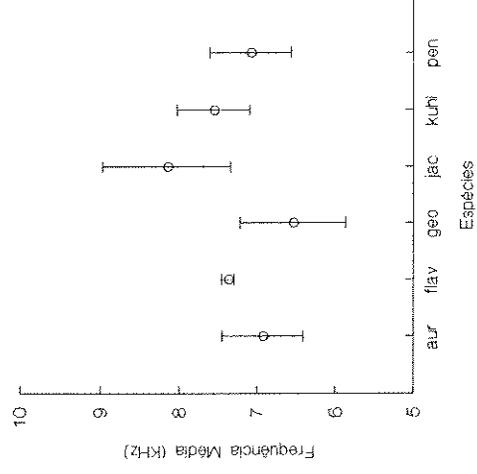
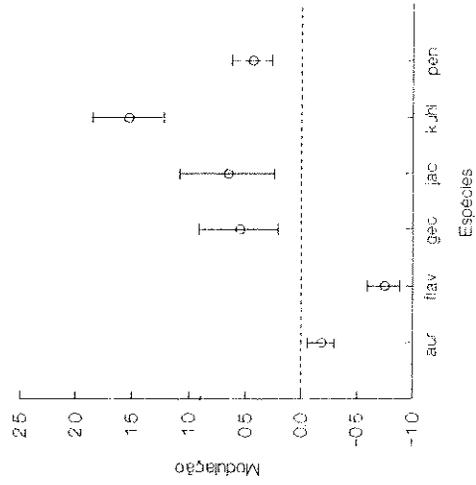
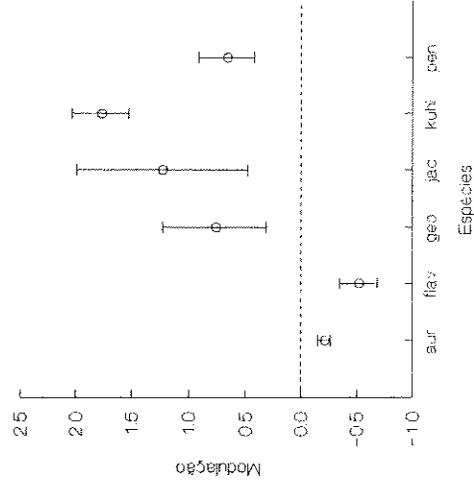


Figura 31. Médias das frequência médias das três primeiras notas do canto de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jacchus* (jac), *C. kuhlii* (kuhl) e *C. penicillata* (pen).

Nota 1



Nota 2



Nota 3

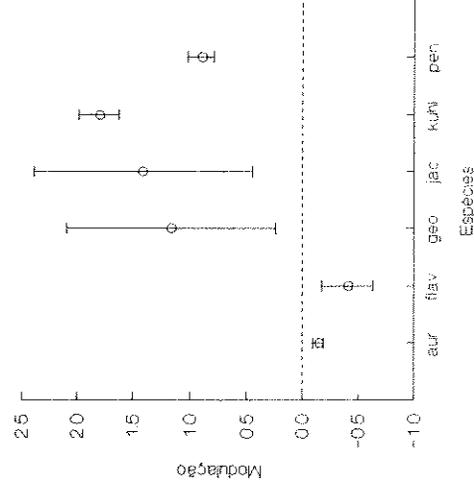


Figura 32. Médias das modulações de frequência das três primeiras notas do canto de *C. aurita* (aur), *C. flaviceps* (flav), *C. geoffroyi* (geo), *C. jacchus* (jac), *C. kuhlii* (kuhl) e *C. penicillata* (pen).

A frequência média

Em *C. aurita* e *C. flaviceps* há uma tendência de queda na frequência média da primeira para a terceira nota. Em *C. geoffroyi*, *C. jacchus*, *C. kuhlii* e *C. penicillata* observa-se uma tendência para aumento da frequência média da primeira para a terceira notas, mas as diferenças não são significativas, face à variabilidade encontrada (Figura 31).

Modulação de frequência

Em *C. aurita* e *C. kuhlii* não foram encontradas diferenças significativas de modulação entre as três primeiras notas ao nível de 5% de significância. Entretanto, em *C. flaviceps* as notas tendem a ser progressivamente menos moduladas da primeira para a terceira. Em *C. geoffroyi*, *C. jacchus*, e *C. penicillata* ocorre o contrário, ou seja, as últimas notas tendem a ficar mais moduladas (Figura 32). Observa-se, entretanto, que a modulação das notas 2 e 3 de *C. geoffroyi* e *C. jacchus* é bastante variável.

g) As diferenças embutidas na Nota 1

O principal aspecto que se destaca comparando as três primeiras notas do canto é que as diferenças encontradas entre as espécies são mais evidentes na primeira nota, o que as torna mais adequadas para a comparação interespecífica. Ou seja, a partir da segunda nota a variância vai aumentando e as diferenças entre as espécies vão diminuindo. Embora a diferença entre a primeira e demais notas para diversos parâmetros seja significativa, essa parece caracterizar melhor as espécies, pois aparentemente as notas vão ficando sucessivamente mais “degeneradas”. Portanto, é mais prático e informativo comparar as estruturas básicas das vocalizações das espécies usando somente a primeira nota de cada canto (Nota 1).

Duração da Nota 1

A variância em relação ao número médio de notas por canto é maior que a variância da duração média do canto por espécie (figuras 21 e 23). Isto se deve ao fato de que as notas tendem a ser mais longas quanto menor o número de notas por canto. A Tabela 6 apresenta uma análise de regressão entre o número de notas e a duração da Nota 1. Para todas as espécies, observa-se uma correlação negativa significativa entre estes parâmetros: quanto maior o número de notas, mais curtas elas são.

Tabela 6. Regressão entre número de notas versus duração da Nota 1 em *Callithrix*.

Espécie	b	EP b	F	P	N
<i>C. aurita</i>	-31,97	12,32	6,72	0,012	60
<i>C. flaviceps</i>	-80,61	9,86	66,75	<0,001	82
<i>C. geoffroyi</i>	-56,80	30,38	3,49	0,065	81
<i>C. jacchus</i>	-145,81	29,17	24,98	<0,001	29
<i>C. kuhlii</i>	-66,00	17,39	14,39	0,001	22
<i>C. penicillata</i>	-236,30	44,38	28,34	<0,001	23

A Tabela 7 apresenta os dados médios dos principais parâmetros analisados para a Nota 1, para cada espécie.

Em relação à duração média da nota, foi encontrado o menor valor para *C. kuhlii* (653 ms) e o maior para *C. jacchus* (1.371 ms), ambos diferindo, significativamente, de todas as outras espécies (Figura 28). De acordo com o teste de Tukey de comparação múltipla, a duração média da Nota 1 é significativamente diferente entre quaisquer pares de espécies, exceto entre *C. aurita* e *C. flaviceps* e entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata*, ao nível de 5% de significância.

Intervalo entre a Nota 1 e Nota 2

Em relação ao intervalo entre a Nota 1 e a Nota 2, a principal diferença deve-se a *C. flaviceps*. O intervalo entre notas nesta espécie é bem maior que nas outras (Figura 29) e as diferenças são altamente significativas. *Callithrix aurita* também difere significativamente das demais espécies, por ter intervalos maiores, exceto de *C. jacchus*, em que a diferença não é significativa. As outras quatro espécies não apresentam diferenças significativas entre si, ao nível de 5% de significância, pelo teste de comparação múltipla de Tukey.

Frequência inicial da Nota 1

A menor média de frequência inicial foi encontrada em *C. geoffroyi* (6,01 kHz), seguida por *C. penicillata* (6,81 kHz), que diferiram significativamente entre si e de todas as demais (Figura 30). *Callithrix flaviceps* apresentou a maior frequência inicial (7,95 kHz)

diferindo, significativamente, das demais. *Callithrix kuhlii* (7,19 kHz), *C. aurita* (7,37 kHz) e *C. jacchus* (7,38 kHz) não diferiram significativamente entre si ao nível de 5% de significância.

Frequência média da Nota 1

A frequência média expressa a faixa de frequência predominante da vocalização. Os menores valores para este parâmetro foram encontrados para *C. geoffroyi* (6,30 kHz), que diferiu significativamente de todas as demais (Figura 31). Em seguida vem *C. penicillata* (7,05 kHz) e *C. aurita* (7,30 kHz) que também diferiram de todas as demais. *C. flaviceps*, *C. jacchus*, e *C. kuhlii*, que vocalizam mais agudo, não diferiram entre si ao nível de 5% de significância.

Modulação de frequência da Nota 1

A modulação de frequência expressa a variação de frequência por unidade de tempo. Os resultados mostram uma modulação de frequência descendente para *C. aurita* e *C. flaviceps* e ascendente para as demais espécies: a frequência final é menor que a frequência inicial em *C. aurita* e *C. flaviceps*, diferindo claramente das demais (Figura 32). Embora descendente, a modulação do canto de *C. aurita* (-0,17 kHz/ms) é pequena, em valores absolutos, diferindo significativamente de *C. flaviceps* (-0,73 kHz/ms). *Callithrix kuhlii*, com a maior modulação (1,53 kHz/ms), difere significativamente de todas as demais. *Callithrix geoffroyi*, *C. jacchus* e *C. penicillata* não diferem entre si.

Tabela 7. Valores dos parâmetros da Nota 1 para as espécies de *Callithrix*: duração da nota (T), intervalo entre notas (DT), frequência inicial (FI), frequência média (FM), modulação de frequência (MF).

Espécie	T (ms)		DT (ms)		FI (kHz)		FM (kHz)		MF (kHz)	
	EP	N	EP	N	EP	N	EP	N	EP	N
<i>C. aurita</i>	798	22 63	482	22 62	7,37	0,04 62	7,30	0,05 62	-0,17	0,06 62
<i>C. flaviceps</i>	823	27 74	841	26 54	7,95	0,05 74	7,64	0,06 74	-0,73	0,08 74
<i>C. geoffroyi</i>	1.154	31 74	323	30 69	6,01	0,06 74	6,30	0,07 74	0,56	0,09 74
<i>C. jacchus</i>	1.371	37 74	369	36 49	7,38	0,07 74	7,83	0,08 74	0,66	0,11 74
<i>C. kuhli</i>	653	35 23	253	34 22	7,19	0,07 23	7,69	0,08 23	1,53	0,11 23
<i>C. penicillata</i>	1.213	28 39	320	30 32	6,81	0,05 39	7,05	0,06 39	0,44	0,08 39

h) Diferenças entre cativoiro e campo

Das seis espécies estudadas, foram comparadas vocalizações no campo e em cativoiro de *C. aurita*, *C. geoffroyi*, *C. jacchus*, e *C. kuhlii*. Os resultados dos quatro parâmetros estudados são apresentados na Tabela 8.

Em *C. aurita* não foram encontradas diferenças significativas entre grupos de campo e cativoiro na duração das notas, mas houve diferenças nos intervalos entre notas, nas frequências médias e nas modulações de frequência. Animais de cativoiro apresentaram notas mais curtas, vocalizaram mais agudo e de forma mais modulada.

Em *C. geoffroyi*, o único parâmetro que diferiu significativamente foi a duração da nota, que em cativoiro foi menor. Em *C. jacchus*, a duração média das notas também foi significativamente menor em cativoiro, mas o intervalo entre notas foi maior.

Em *C. kuhlii* não houve diferença significativa em nenhum dos quatro parâmetros analisados.

Tabela 8. Análise de variância dos parâmetros das vocalizações de *Callithrix* no campo e em cativeiro.

a. *C. aurita*

Variáveis	Campo			Cativeiro			P	F
	Média	N	EP	Média	N	EP		
T (ms)	798	63	22	810	12	46	0,826	0,049
Dt (ms)	482	62	15	362	11	32	0,001	11,111
FM (kHz)	7,30	62	0,02	8,01	12	0,07	0,000	76,087
MF (kHz/ms)	-0,17	62	0,05	-0,41	12	0,10	0,045	4,182

b. *C. geoffroyi*

Variáveis	Campo			Cativeiro			P	F
	Média	N	EP	Média	N	EP		
T (ms)	1068	74	24	905	7	50	0,005	8,367
Dt (ms)	328	73	13	283	7	27	0,143	2,188
FM (kHz)	6,52	74	0,04	6,60	7	0,08	0,393	0,738
MF (kHz/ms)	0,71	74	0,05	0,54	7	0,11	0,182	1,811

c. *C. jacchus*

Variáveis	Campo			Cativeiro			P	F
	Média	N	EP	Média	N	EP		
T (ms)	1371	74	39	1014	8	59	0,000	25,183
Dt (ms)	369	49	43	543	8	63	0,029	5,091
FM (kHz)	7,83	74	0,09	8,15	8	0,14	0,060	3,657
MF (kHz/ms)	0,66	74	0,13	0,43	8	0,21	0,375	0,797

d. *C. kuhlii*

Variáveis	Campo			Cativeiro			P	F
	Média	N	EP	Média	N	EP		
T (ms)	653	23	34	617	22	37	0,492	0,482
Dt (ms)	253	22	19	269	22	21	0,570	0,328
FM (kHz)	7,69	23	0,10	7,80	19	0,12	0,524	0,413
MF (kHz/ms)	1,53	23	0,12	1,88	19	0,14	0,070	3,488

i) Vocalizações de híbridos

A Tabela 9 mostra análises comparativas dos cantos de *C. aurita*, *C. flaviceps* e seus híbridos naturais para os dois principais parâmetros que distinguem estas espécies, o intervalo entre notas e a modulação de frequência.

Em relação aos intervalos entre notas, os dados agrupados dos híbridos diferiram significativamente de *C. aurita* ($P < 0,001$), mas não diferiram de *C. flaviceps* ($P = 0,184$) pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de significância. Entretanto, a Tabela 9 mostra que híbridos de duas localidades tiveram médias bem próximas que as de *C. flaviceps*, enquanto da terceira localidade tiveram média semelhante à de *C. aurita*, apesar da amostragem pequena e variância grande.

Em relação à modulação de frequência, os cantos dos híbridos das três localidades apresentaram valores absolutos altos, diferindo de *C. aurita* ($P = 0,005$) e próximos de *C. flaviceps* ($P = 0,949$).

Os resultados dos quatro parâmetros analisados, comparando o canto de um híbrido entre *C. flaviceps* e *C. geoffroyi* gravado em cativeiro são apresentados na Tabela 10. Em relação à duração média da nota, o híbrido diferiu significativamente de *C. geoffroyi* ($P < 0,001$), mas não de *C. flaviceps* ($P = 0,549$). Em relação ao intervalo entre notas o híbrido também diferiu significativamente de *C. geoffroyi* ($P < 0,001$), mas não diferiu de *C. flaviceps* ($P = 0,284$). Em relação à frequência média, o híbrido diferiu significativamente de *C. flaviceps* ($P < 0,001$) e de *C. geoffroyi* ($P = 0,017$), ou seja, teve valores intermediários. Em relação à modulação de frequência o híbrido diferiu de *C. flaviceps* ($P < 0,001$), inclusive apresentando valor positivo, e não diferiu de *C. geoffroyi* ($P = 0,152$). Em síntese, em dois parâmetros o híbrido assemelhou-se a *C. flaviceps*, em um assemelhou-se a *C. geoffroyi*, e em um apresentou valores intermediários entre estas espécies.

Tabela 9. Médias dos intervalos entre as notas 1 e 2 e das modulações de frequência da Nota 1 de *C. aurita*, *C. flaviceps* e de três grupos de híbridos entre estas espécies.

Espécie	Intervalo entre notas 1 e 2 (ms)			Modulação de frequência (kHz/ms)		
	média	erro padrão	N	média	erro padrão	N
<i>C. aurita</i>	482	22	62	-0,17	0,07	62
<i>C. flaviceps</i>	841	27	54	-0,73	0,08	74
Híbrido 1	864	80	6	-1,12	0,20	6
Híbrido 2	845	66	9	-0,41	0,16	9
Híbrido 3	487	114	3	-0,52	0,35	2

Tabela 10. Médias dos parâmetros da primeira nota do canto de *C. flaviceps*, *C. geoffroyi* e de híbrido entre estas espécies. Tempo (T), intervalo entre notas (DT), frequência média (FM), modulação de frequência (MF).

Variáveis	<i>C. flaviceps</i>			<i>C. geoffroyi</i>			Híbrido		
	média	erro padrão	N	média	erro padrão	N	média	erro padrão	N
T (ms)	776	20	86	1126	24	81	671	42	10
DT (ms)	841	26	85	323	30	80	685	89	6
FM (kHz)	7,35	0,05	86	6,34	0,06	81	6,78	0,10	10
MF (kHz/ms)	-0,61	0,06	86	0,55	0,08	81	0,99	0,14	10

j) *Callithrix flaviceps* sem contato acústico com a espécie

A análise do canto de um indivíduo macho de *C. flaviceps* criado em contato acústico com *C. geoffroyi* e sem contato acústico com sua própria espécie revelou alguns padrões intermediários na estrutura de seus cantos (Tabela 11). O intervalo entre a Nota 1 e Nota 2, principal parâmetro que distingue *C. flaviceps* das demais, apresentou valores intermediários nesse indivíduo ($P < 0,005$, teste a *posteriori* de Tukey), diferindo significativamente de ambas as espécies ao nível de 5%, no teste de Tukey. Em termos de frequência média, o indivíduo também apresentou valores intermediários, isto é, menos agudo que *C. flaviceps* e mais agudo que *C. geoffroyi*, diferindo significativamente das duas. O indivíduo apresentou modulação de frequência descendente, que é o principal fator que distingue *C. aurita* e *C. flaviceps* das demais espécies. Entretanto, sua modulação foi significativamente menor, em valores absolutos, que a modulação média de *C. flaviceps*.

Tabela 11. Parâmetros vocais de *C. geoffroyi*, *C. flaviceps* (1) e de espécime de *C. flaviceps* (2) criado sem contato acústico com sua espécie. (T) duração da nota; (DT) intervalo entre notas; (FM) frequência média; (MF) modulação de frequência.

	<i>C. geoffroyi</i>			<i>C. flaviceps</i> (1)			<i>C. flaviceps</i> (2)		
	Média	EP	N	Média	EP	N	Média	EP	N
T (ms)	1.154	31	74	823	27	74	682	41	12
DT (ms)	323	30	69	841	26	54	479	78	11
FM (kHz)	6,30	0,07	74	7,64	0,06	74	6,7	0,12	12
MF (kHz)	0,56	0,09	74	-0,73	0,08	74	-0,36	0,17	12

k) Síntese das diferenças entre as espécies

Em termos de estrutura geral da vocalização, *C. aurita* e *C. flaviceps* diferem das demais principalmente por três aspectos: (1) no canto de ambas as espécies as notas longas frequentemente são seguidas por notas curtas, progressivamente mais graves e menos fortes, com estrutura bem distinta das notas longas; (2) as notas longas do canto destas espécies têm um formato diferente e uma modulação descendente, o oposto das demais; (3) o intervalo entre as notas vai ficando progressivamente menor, o que não ocorre com as outras espécies.

Comparando a estrutura das notas, *C. flaviceps* difere de *C. aurita* pela maior duração do intervalo entre notas, pela maior modulação de frequência, por alterar a modulação da primeira para a terceira nota e por cantar mais agudo. O intervalo entre as notas de *C. flaviceps* é quase o dobro que o de *C. aurita*, e suas notas são significativamente mais moduladas e com frequência inicial superior.

Callithrix geoffroyi difere das demais espécies principalmente pela vocalização mais grave em todos os parâmetros. *Callithrix jacchus* tem a vocalização mais aguda, um número de notas significativamente menor, e a duração da primeira nota maior que das demais espécies. *Callithrix kuhlii* é o mais distinto de qualquer espécie, pois emite notas significativamente mais curtas, mais moduladas e não apresenta diferenças de duração nem de modulação entre as notas do canto, além de menor variação em seus parâmetros. *Callithrix penicillata* é a que mais se aproxima de *C. geoffroyi* em termos de estrutura geral da vocalização, não diferindo desta em termos de número de notas por canto, nem nos padrões temporais das notas, mas difere de *C. geoffroyi* e das demais espécies em frequência inicial e frequência média. Em síntese, todas as seis espécies estudadas apresentam parâmetros estruturais da vocalização que permitem diferenciá-las estatisticamente das demais, desde que observadas em seu ambiente natural.

Apesar das variações individuais e populacionais, a “análise hierárquica de variância” empregada neste estudo demonstra que as variações interespecíficas são consistentes e sobrepõem-se às variações entre os grupos amostrados. Mesmo havendo algumas diferenças entre animais de cativeiro e de campo para algumas espécies, estas são inferiores às variações interespecíficas.

3.4. DISCUSSÃO

a) Comportamento vocal

O comportamento de resposta dos saguis ao *playback* é coerente com a suposta função do canto como uma vocalização de interação à distância, de comunicação inter-grupal e de defesa do espaço. Segundo Hubrecht (1985), no campo as interações territoriais entre grupos de *C. jacchus* são usualmente iniciadas por gritos longos, seguidas por gritos de alerta (“mobbings”), pilo-ereção, apresentação de genitália e até lutas e perseguições curtas. As respostas dos saguis aos *playbacks* devem ser vistas, basicamente, como um comportamento de defesa territorial diante de um intruso. É curioso, entretanto que os saguis respondam de forma semelhante ao *playback* feito com vocalizações de outras espécies. Isto pode dar a impressão de que eles não são capazes de distinguir as vocalizações de *taxa* filogeneticamente próximos, mas há claras evidências de que não é isto que ocorre.

Pude observar, por exemplo, que saguis respondem facilmente a seres humanos imitando seus assobios com a própria boca ou com o uso de apitos de sopro. Pinto (1994) usou cantos de *Leontopithecus rosalia* para atrair *L. chrysomelas* e teve bons resultados. Além disso, durante seu estudo com *L. chrysomelas* no sul da Bahia, L. P. Pinto (com. pess.) notou que várias vezes grupos de *C. kuhlii* respondiam ao *playback* de *L. rosalia*, cantando e se aproximando.

É improvável que um Callitrichidae não saiba diferenciar sua vocalização de outras espécies congêneras e, principalmente de outro gênero, já que há claras evidências de que eles são capazes de perceber diferenças sutis na estrutura das vocalizações (Snowdon e Pola, 1978; Masataka, 1983; Maeda e Masataka, 1987; Masataka, 1987; Masataka, 1988; Norcross, 1994). A razão pela qual um sagui responde ao estímulo de uma outra espécie de Callitrichidae, ou a um som que se aproxime de seu canto, com um comportamento aparente de defesa de território, merece uma análise mais detalhada, que foge ao escopo deste trabalho. De qualquer forma, é razoável supor que os saguis de um determinado grupo sejam familiarizados com as vocalizações de indivíduos de grupos vizinhos, mesmo que de outra espécie de Callitrichidae, e percebam o canto de um novato. A sobreposição de dieta alimentar entre *C. kuhlii* e *L. chrysomelas* do sul do Estado da Bahia (*vide* Rylands, 1989) pode explicar, evolutivamente, a defesa de espaço entre espécies diferentes.

Embora o uso da técnica de *playback* facilite a localização de *Callithrix* em função de uma provável resposta territorial a um suposto invasor, ficou evidente que várias vezes grupos de saguis não respondiam ao *playback* da própria espécie dentro de sua própria área de uso. A distância do grupo do local do *playback*, impedindo a sua audição, pode ser uma explicação para alguns casos, mas o horário parece ser um fator importante na suscetibilidade dos saguis a responderem ao estímulo.

A tendência dos saguis de responderem mais ao *playback* nas primeiras horas do dia pode estar diretamente relacionada à maior motivação desses animais a interagirem vocalmente nesses horários, bem como ao seu ciclo de atividades diárias. Nos horários mais quentes do dia, em geral os saguis são menos ativos e provavelmente passam boa parte do tempo dormindo, como observado em *C. flaviceps* (vide Ferrari, 1988), *C. kuhlii* (vide Rylands, 1989) e *C. geoffroyi* (vide Passamani, 1996).

A maior frequência de interações vocais no início do dia tem sido observada em espécies de aves (Mariño, 1986) e em espécies de Callitrichidae como *Leontopithecus* (Snowdon *et al.*, 1986) e *Callithrix* (Epple, 1968). A provável explicação adaptativa deste comportamento tem sido relacionada à interferência dos gradientes térmicos na propagação dos sons. Segundo Morton (1975) espécies que usam frequências relativamente altas e de tonalidade pura, que sofrem mais os efeitos da atenuação, cantam nas primeiras horas da manhã, provavelmente evitando os gradientes térmicos do dia. Portanto, a maior probabilidade dos saguis responderem ao *playback* nas primeiras horas do dia deve estar relacionada a uma maior motivação para interações vocais nestes horários, em consequência de pressões ambientais que limitam a propagação dos sons. A vocalização, portanto, pode ser uma forma ritualizada de defesa de espaço, em que grupos usando áreas próximas “demarcam seus territórios” pela manhã, evitando o gasto contínuo de energia durante o dia em disputas infrutíferas.

b) Estrutura geral dos cantos

As vocalizações analisadas mostram que as características gerais do canto de *Callithrix* assemelham-se às da maioria dos outros Callitrichidae já estudados (vide Snowdon, 1993), sendo compostos por várias notas, numa faixa de frequência entre 5 e 10 kHz, com duração entre dois e cinco segundos.

Guardadas as diferenças específicas, observa-se que as frequências predominantes das espécies aqui estudadas estão em torno de 7 kHz. Entretanto, as variações intra-específicas são pequenas, permitindo diferenciar estatisticamente espécies cujo padrão geral da vocalização é bem próximo, como *C. aurita* e *C. flaviceps*. Isto sugere que, por fatores históricos ou pressões ambientais, as espécies mantiveram suas estruturas vocais em faixas de frequência relativamente próximas.

Existem diferenças consistentes entre as faixas de frequência usadas por cada espécie. Entretanto, todas as espécies têm a frequência média entre 6 e 8 kHz, uma variação que pode ser considerada pequena já que estamos tratando de seis espécies. Este padrão é típico de quase todos os Callitrichidae, que em geral têm cantos agudos (acima de 5 kHz) e com uma grande proximidade estrutural, inclusive entre espécies de gêneros diferentes (*vide* Snowdon, 1993). É razoável supor que os cantos agudos da maioria dos Callitrichidae são caracteres primitivos, mas a pouca divergência entre as espécies, apesar da grande radiação adaptativa, sugere a existência de pressões seletivas estabilizadoras. Ou seja, é vantajoso para os saguis emitirem cantos agudos, apesar destes sons serem atenuados rapidamente em florestas tropicais. A única divergência substancial é apresentada por *Saguinus* do grupo *oedipus* que emitem cantos entre 1 e 2 kHz (Cleveland e Snowdon, 1982). Estes saguis habitam florestas da Colômbia e Panamá e estão isolados dos demais Callitrichidae pela Cordilheira dos Andes.

Sendo o canto uma vocalização de comunicação à distância, não está claro porque estas espécies usam frequências altas, acima de 5 kHz, já que frequências altas são rapidamente atenuadas, especialmente em ambientes florestais. Por outro lado, por serem atenuadas mais rapidamente e por serem de transmissão mais direcional, as frequências altas fornecem informações mais precisas sobre a origem da fonte. Funcionalmente, isto significa que, vocalizações mais agudas fornecem melhores informações sobre a localização do emissor. Sendo uma das funções do canto a defesa e “demarcação” da área de uso, pode-se supor que estruturas vocais que permitam maior precisão na localização da fonte emissora sejam mais vantajosas. O problema da atenuação da amplitude do som (potência) pode ser compensado com a capacidade dos saguis de emitir cantos fortes o suficiente para alcançarem maiores distâncias e por cantarem a alguns metros acima do solo. A comunicação perto do chão limita claramente a transmissão de altas frequências, de forma que os animais que vocalizam em pontos mais altos têm menos problema com a atenuação das altas frequências (Gerhardt, 1983).

Por causa da reverberação devido à folhagem, as vocalizações de longa distância em florestas devem evitar rápidas modulações de amplitudes (potência) ou modulação repetitiva de frequência (trinados) (Richard e Wiley, 1980). Em habitats florestais predominam assobios e notas moduladas que aumentam a efetividade da propagação (Sorjonen, 1986). Assim mesmo com vocalizações relativamente agudas, os saguis podem compensar os problemas de transmissão com seus potentes assobios.

Richard e Wiley (1980) afirmaram que a reverberação é menor em frequências intermediárias (2 a 8 kHz), que são mais convenientes para comunicação a longa distância. As flutuações irregulares de amplitude, reverberação e atenuação por interferência da vegetação aumentam com o aumento da frequência, enquanto a reverberação e atenuação por interferência do solo aumentam em frequências inferiores. De acordo com estas premissas, pode-se dizer que, apesar de agudos, os cantos de *Callithrix* estão numa faixa de frequência em que as perdas por atenuação de amplitude e reverberação não são tão grandes e estas interferências podem ser compensadas por vocalizações potentes e tonais.

Outro aspecto que deve ser considerado na estrutura das vocalizações são as limitações anatômicas, já que fontes sonoras de pequena dimensão não podem produzir, eficientemente, sons de baixas frequências (Wiley e Richards, 1978). Apesar de muitas aves e anfíbios de pequeno porte vocalizarem em frequências bem inferiores às dos saguis, não se pode esperar que Primates tão pequenos emitam sons de grande amplitude em frequências tão baixas como fazem, por exemplo, os macacos do gênero *Alouatta*, que são bem maiores e têm adaptações anatômicas especiais para isto.

Outra explicação para as vocalizações agudas em *Callithrix* é a hipótese de “janelas acústicas” que são aproveitadas pelas espécies. Esta hipótese parte do pressuposto de que há, num dado ambiente, uma competição por “espaço acústico”, e que algumas espécies maximizam a transmissão de suas vocalizações, emitindo sons com frequências diferentes das frequências predominantes nos diversos sons presentes no ambiente. Há claras evidências de que o ambiente sonoro de uma comunidade de floresta tropical não está organizado ao acaso, mas é estruturado por fatores como a história das espécies, as condições físicas do ambiente e as interações vocais entre as espécies (Eve, 1991).

A hipótese da “janela acústica” é usada por Snowdon e Hodun (1981) como provável explicação para as vocalizações agudas de *Cebuella pygmaea* (acima de 9 kHz). Eles acreditam que usando uma frequência acima da predominante do ruído de fundo, esta espécie

consegue transmitir com mais eficiência os seus sinais. Nesse artigo, os autores também comentam os cantos peculiares de *Saguinus geoffroyi* e *S. oedipus*, que usam frequências distintas dos demais Callitrichidae. Para Snowdon e Hodun (1981), possivelmente as florestas em que estas espécies ocorrem, na Colômbia e Panamá, há menos ruídos competitivos de insetos e aves, não havendo pressão de seleção para deslocamento das frequências das vocalizações para valores mais altos.

Os dados disponíveis não dão segurança para considerar esta ou aquela como hipótese mais provável, já que a própria transmissão dos sons sofre interferências de diversos fatores como temperatura, umidade e outras características do ambiente, que afetam de maneira diferenciada as diferentes faixas de frequência (Richard e Wiley, 1980). Além disto, a história evolutiva das espécies pode ter um papel fundamental na definição desses padrões, mas envolvem processos do passado, difíceis de serem interpretados no presente. Se, de fato, os padrões encontrados são respostas a condições ecológicas presentes, provavelmente os mecanismos envolvidos podem ser identificados a partir de tratamentos experimentais.

Em relação à duração média dos cantos de *Callithrix* é interessante notar que este parâmetro vocal varia menos entre as espécies que o número médio de notas e a duração das notas. Tanto entre espécies, como dentro de uma mesma espécie, a duração das notas é inversamente proporcional ao número de notas, fazendo com que, em média, a duração total do canto não varie muito. Portanto, aparentemente há forças seletivas modelando as estruturas dos cantos de maneira a manter o parâmetro duração dentro de uma faixa de valores relativamente restrita

Certamente cantos mais longos facilitam a localização do emissor e carregam informações mais precisas. Por outro lado, aumentam a probabilidade de atração de predadores. Tanto que Marler (1955) já afirmava que há um conflito em muitos animais entre a necessidade de ser conspicuo para a própria espécie e inconspicuo para predadores, que se manifesta em suas vocalizações. Isto explica o fato dos gritos de alarme serem curtos, dificultando a localização, pois sua função é alertar sobre a aproximação de um inimigo, sem chamar a atenção do predador para o emissor (Epple, 1968). A duração pouco variável do canto do *Callithrix*, portanto, pode ser o resultado de pressões seletivas antagônicas. O canto deve ser suficientemente longo para facilitar a comunicação intra-específica à distância, sem ser demasiadamente longo para facilitar perigosamente a aproximação de predadores.

Em todas as espécies analisadas, a Nota 1 foi a mais característica do canto, isto é, a mais diferenciada das demais espécies e a menos variável em estrutura. Isto sugere que a mensagem de reconhecimento específico já está embutida na primeira nota do canto e pode explicar a grande variação do número de notas nos cantos de uma mesma espécie. Podemos supor, portanto, que as demais são notas de reforço ou carregam outras informações como estado emocional, sexo, ou identidade do vocalizador.

c) Divisão em subgrupos

Um dos aspectos mais interessantes na estrutura dos cantos de *Callithrix* é a possibilidade de subdivisão do grupo *jacchus* em dois subgrupos. Apesar de diferenças claras que existem entre as estruturas das vocalizações de *C. aurita* e *C. flaviceps*, o padrão geral do canto destas espécies apresenta características que não são compartilhadas pelas demais. A modulação descendente, tanto em nível de notas, como no canto como um todo, a existência de intervalos entre notas progressivamente menores e a presença de notas curtas e de modulação completamente diferentes no final do canto são aspectos que não foram verificados nas outras espécies em nenhuma amostra. Não são apenas diferenças quantitativas como as que separam as espécies entre si, mas o que se pode chamar de diferenças qualitativas. Portanto, a divisão do grupo *jacchus* em dois subgrupos, com base na estrutura vocal, é coerente com os dados morfológicos e genéticos disponíveis (*vide* capítulo 1).

d) Diferenciação das espécies

Embora *C. aurita* e *C. flaviceps* apresentem uma clara proximidade vocal entre si, as estruturas dos cantos destas espécies apresentam diferenças bastante consistentes. Os cantos de *C. flaviceps* analisados neste estudo foram gravados em três regiões diferentes: na região de Santa Teresa, ES, em zona de contato com *C. geoffroyi*; no Parque Estadual de Pedra Azul, ES, no centro de sua área de distribuição geográfica e na Estação Biológica de Caratinga, próximo à zona de contato com *C. aurita*. Mesmo assim, a duração dos intervalos entre notas e a modulação de frequência apresentaram-se consistentemente diferentes daquelas de *C. aurita*.

A maioria dos cantos de *C. aurita* analisados foram gravados no Estado de São Paulo, mas as amostras desta espécie obtidas na Serra do Brigadeiro, próximo à zona de contato com *C. flaviceps*, também apresentam um padrão similar às amostras de São Paulo. Isto demonstra que os parâmetros vocais que diferenciam estas espécies são discretos, já que não há indícios de intergradação entre eles, mesmo considerando a ampla distribuição geográfica de *C. aurita*. A consistência destes padrões também é reforçada pela análise dos híbridos, discutida mais adiante.

Sob o ponto de vista da estrutura dos cantos, portanto, *C. aurita* e *C. flaviceps* podem ser agrupadas num subgrupo distinto, mas apresentam claras diferenças vocais entre si, aparentemente consistentes ao longo de suas áreas de distribuição geográfica. Isto indica que a estrutura vocal pode ser considerada mais um caráter taxonômico que distingue estas espécies.

No subgrupo *jacchus* há um maior número de espécies e, portanto, uma maior probabilidade de sobreposição nos padrões das estruturas vocais. De fato, pode-se afirmar que, dentre as seis espécies analisadas, a maior proximidade vocal foi encontrada entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata*. Embora não tenham sido encontradas diferenças significativas entre os parâmetros temporais dos cantos destas espécies, eles diferem em parâmetros de frequência. Em outras palavras, mesmo com a pouca divergência na estrutura vocal das espécies do subgrupo *jacchus*, há diferenças consistentes nos parâmetros físicos do canto de cada espécie, capazes de diferenciá-las entre si. Embora não haja um único parâmetro capaz de distinguir todas as espécies, todas têm sua identidade vocal.

Sob o ponto de vista taxonômico é importante destacar a peculiaridade da vocalização de *C. kuhlii*, especialmente levando em consideração que este *taxon* foi reportado como *C. penicillata* por Hershkovitz (1977) e Vivo (1991). O primeiro, também sugeriu que espécimes do sul da Bahia, da região de ocorrência de *C. kuhlii*, pudessem ser híbridos entre *C. penicillata* e *C. geoffroyi*. Os parâmetros vocais indicam não só que *C. kuhlii* tem identidade própria, bem como que sua estrutura vocal não é intermediária entre *C. penicillata* e *C. geoffroyi*.

É importante destacar que *C. kuhlii* foi gravado em duas localidades no sul do Estado da Bahia e em cativeiro no Centro de Primatologia do Rio de Janeiro e no Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, apresentando uma grande regularidade nos parâmetros de sua estrutura vocal, com as menores variâncias entre as espécies. Ao contrário de *C. geoffroyi* e *C. flaviceps*, em que foram encontradas diferenças significativas entre cantos de animais de campo

e de cativeiro, o canto de *C. kuhlii* apresentou-se bastante estável. Portanto, independente de sua posição filogenética, está claro que, vocalmente, *C. kuhlii* é um *taxon* que se distingue claramente das outras espécies de *Callithrix*.

Em síntese, todas as seis espécies de *Callithrix* analisadas neste estudo apresentam características espécie-específicas nas estruturas de seus cantos. Algumas diferenças entre espécies em cada subgrupo são sutis para os ouvidos humanos, mas certamente podem ser percebidas pelos saguis, em função de sua capacidade de discriminar padrões ainda menos distintos (*vide* Norcross, 1994). Considerando-se os cantos como sinais de reconhecimento específico, pode-se afirmar que os parâmetros vocais analisados corroboram o tratamento de todos os seis *taxa* como espécies válidas. Entretanto, é preciso considerar que em Callitrichidae há relatos de diferenças subespecíficas e populacionais nas estruturas das vocalizações de algumas espécies de *Saguinus* (Maeda e Masataka, 1987; Masataka, 1988). Talvez alguns *taxa* de *Saguinus*, que tem sido tratados como subespécies, sejam espécies válidas. Mas o emprego da bioacústica na taxonomia de primatas ainda é muito incipiente, sendo prematuro o uso da vocalização isoladamente para a definição de espécies, até porque a evolução é um processo dinâmico e a definição do status taxonômico pode ser uma decisão arbitrária.

Estudos sobre variação geográfica nos parâmetros vocais dentro de cada *taxon* e testes de respostas a *playback* no campo e em cativeiro certamente poderão ajudar a testar a hipótese da vocalização como mecanismo de reconhecimento populacional e isolamento reprodutivo em primatas. Mais do que o uso da vocalização como caráter taxonômico comportamental, este tipo de estudo poderá fornecer importantes informações sobre os mecanismos envolvidos na diferenciação e evolução das populações naturais.

e) Estrutura vocal e filogenia

De acordo com o que já foi discutido, há uma aparente coerência entre a filogenia e os padrões vocais que diferenciam o subgrupo *aurita* do subgrupo *jacchus*. Entretanto, as diferenças encontradas entre as espécies do subgrupo *jacchus* não podem ser facilmente relacionadas às supostas distâncias filogenéticas inferidas com base em dados genéticos e morfológicos. De acordo com o capítulo 1, há evidências morfológicas de maior proximidade filogenética entre *C. jacchus* e *C. penicillata* que entre esta e *C. geoffroyi*. Entretanto, este

padrão não tem uma correspondência em termos vocais, já que a estrutura vocal de *C. penicillata* é bem mais próxima da de *C. geoffroyi* que de *C. jacchus*.

O fato de não haver coerência entre a similaridade vocal e a similaridade no subgrupo *jacchus* dá margem a duas interpretações alternativas. Ou os padrões morfológicos considerados refletem a proximidade filogenética entre as espécies e a vocalização não, ou vice-versa. Considerando que é pouco provável que a vocalização reflita a filogenia melhor que os padrões cromáticos e morfométricos conjuntamente, é de se supor que as diferenças vocais entre as espécies do subgrupo *jacchus* não estão relacionadas à distância filogenética. Portanto, dentro do grupo *jacchus*, o padrão vocal que distingue dois subgrupos pode ser explicado em função de distâncias filogenéticas inferidas por caracteres genéticos e morfológicos, mas o mesmo não ocorre entre as espécies filogeneticamente mais próximas, dentro dos subgrupos. Isto sugere que as diferenças não podem ser explicadas apenas por deriva genética, mas que provavelmente há pressões seletivas moldando as estruturas das vocalizações.

Uma alternativa à hipótese filogenética de proximidade vocal é a de adaptação ecológica ao ambiente. Isto pressupõe que pressões seletivas dos ambientes em que cada *taxon* evoluiu tenham guiado os padrões de vocalização em diferentes direções. Por exemplo, pode-se esperar que espécies de áreas mais abertas tenham vocalizações mais agudas, já que em floresta densa os sons agudos são atenuados mais rapidamente e há evidências de que aves de florestas tropicais cantam em frequências inferiores às de aves de habitats abertos adjacentes (Gerhardt, 1983). Por sinal, *C. jacchus*, que é a espécie de áreas mais abertas, é justamente a que tem vocalizações mais agudas. Entretanto, *C. kuhlii*, típico de florestas densas do sul da Bahia tem vocalizações mais agudas que *C. geoffroyi* e que *C. penicillata*, sendo que esta é típica de ambientes mais abertos do interior do Brasil. Em função do ambiente atual em que vivem, seria esperado que *C. kuhlii* apresentasse os cantos mais graves, seguida por *C. geoffroyi*, depois *C. penicillata* e, por último, *C. jacchus* com o canto mais agudo. Entretanto, as vocalizações agudas de *C. kuhlii* põem em cheque esta hipótese.

Por outro lado, é provável que os cantos de Callitrichidae de um modo geral já sejam suficientemente agudos para serem atenuados rapidamente em ambientes florestais, e as diferenças entre as espécies não sejam suficientes para alterar significativamente sua propagação (J. Vielliard, com. pess.).

O estudo de Eve (1991) em floresta tropical tailandesa demonstrou que espécies de aves sintópicas evitam a competição acústica distribuindo seus cantos em diferentes horários do dia e divergindo na estrutura vocal, seja nos parâmetros de frequência, seja nos parâmetros temporais. Portanto, uma terceira alternativa para explicação das diferenças vocais entre as espécies de *Callithrix* é a hipótese da “janela acústica”, utilizada por Snowdon e Hodun (1981) para explicar as vocalizações agudas de *Cebuella pygmaea*. A hipótese parte do pressuposto de que as estruturas vocais das espécies de uma comunidade não se estabelecem ao acaso, mas que há pressões seletivas provocando divergências nos padrões acústicos de maneira a evitar interferências nos sinais de comunicação. São consideradas “janelas acústicas” as faixas de frequência pouco utilizadas pela maioria das espécies vocalizadoras e com pouca interferência por ruídos de fundo. Isto significa que organismos que usarem essas faixas de frequência seriam beneficiados com o aumento da eficiência de seu sinal, em função da pouca interferência dos sons do ambiente.

Para que a hipótese da janela acústica possa explicar as diferenças vocais entre as espécies de *Callithrix* é preciso supor que cada espécie evoluiu em comunidades acusticamente diferentes, mas não há informações disponíveis na literatura abordando este assunto. Entretanto, se estas diferenças persistem até os dias atuais, é possível testar no campo esta hipótese, comparando os ruídos de fundo de ecossistemas típicos de cada espécie e fazendo experimentos sobre eficiência de transmissão das diferentes vocalizações.

Não dispomos de dados suficientes, mas parece improvável que as diferenças entre as estruturas vocais de *C. geoffroyi* e *C. kuhlii* devam-se a adaptações a diferentes janelas acústicas. *Callithrix kuhlii* ocorre em Mata Atlântica do sul da Bahia, ao sul do Rio Paraguaçu, até o Rio Jequitinhonha. *Callithrix geoffroyi* habita a Mata Atlântica do Rio Jequitinhonha para o sul, até o sul do Estado do Espírito Santo (*vide* capítulo 2). Ou seja, em relação às outras espécies estudadas, as duas habitam ecossistemas muito próximos geográfica e ecologicamente. Portanto, é razoável supor que, acusticamente, a comunidade biológica da região de ocorrência de *C. kuhlii* seja mais próxima da comunidade de *C. geoffroyi* que esta o é da comunidade de *C. penicillata*, que habita, principalmente, a região do cerrado. Entretanto, o canto de *C. geoffroyi* é o mais grave das espécies estudadas, o de *C. penicillata* é próximo deste, mas o de *C. kuhlii* é o segundo mais agudo, bem distinto de *C. geoffroyi*.

Apesar da comparação de *C. kuhlii* com *C. geoffroyi* não reforçar a hipótese de pressões ambientais como agentes que moldaram as diferenças vocais entre estas espécies, é

conveniente destacar que, segundo Snowdon *et al.* (1986), *Leontopithecus chrysomelas*, que é simpátrico de *C. kuhlii*, difere das outras duas espécies estudadas de uma maneira similar à que *C. kuhlii* difere dos outros *Callithrix*. Ou seja, os cantos de *L. chrysomelas* têm notas mais agudas, mais curtas e em maior número que os de seus congêneres. Isto significa que na única região conhecida em que *Callithrix* e *Leontopithecus* são simpátricos, houve uma convergência na estrutura de suas vocalizações, quando poderia se esperar o contrário, sob a ótica da competição acústica.

A convergência estrutural das vocalizações de *C. kuhlii* e *L. chrysomelas* pode ser mera coincidência, mas mantém a suposição de que as estruturas de seus cantos podem ter sido submetidas às mesmas pressões seletivas.

A última hipótese que apresento para explicar as divergências observadas na estrutura vocal dos *Callithrix* é a da vocalização como reforço ao isolamento reprodutivo. Podemos supor que as espécies de *Callithrix* se diferenciaram alopaticamente (Vivo, 1991; Marroig, 1995; capítulo 1), estabelecendo, posteriormente, zonas de contato secundário, onde passou a ocorrer alguma hibridação. Supondo que os híbridos tenham menor adaptabilidade, espera-se uma pressão seletiva contrária à hibridação, favorecendo a fixação de sinais precisos de reconhecimento específico. O canto, como um sinal de comunicação à distância, que pode atrair parceiros reprodutivos (Snowdon *et al.*, 1986), certamente adquiriu características específicas, que passaram a reforçar o isolamento reprodutivo.

Esta hipótese pode explicar porque as diferenças nas estruturas vocais no subgrupo *jacchus* não são coerentes com as supostas distâncias filogenéticas. Sendo um processo de diferenciação por pressão seletiva, e não por deriva genética, as diferenças tendem a ser proporcionais às pressões. Ou seja, espera-se uma divergência maior entre pares de espécies que tiveram mais contatos entre suas populações. Isto pode explicar, por exemplo, a grande diferença entre os cantos de *C. geoffroyi* e *C. kuhlii*. Como estas espécies habitam ecossistemas adjacentes, sem barreiras ecológicas e geográficas importantes, e têm um padrão geral de coloração muito próximo, certamente foram submetidas a uma forte pressão seletiva a favor da fixação de sinais de reconhecimento específico bem distintos.

É interessante observar que *C. kuhlii* tem uma distribuição geográfica relativamente restrita, com uma história evolutiva de contato com *C. geoffroyi*, *C. penicillata* e, talvez, *C. jacchus*. Certamente isto pressionou para o desenvolvimento de clara identidade vocal, processo que levou seu canto a ser bem distinto do das outras espécies e muito pouco variável.

Não podemos supor que a vocalização seja o único (ou principal) mecanismo de isolamento reprodutivo em *Callithrix*. Certamente em Primates a visão e o olfato são sentidos bastante desenvolvidos e devem ser importantes no reconhecimento específico. Na verdade, estes três mecanismos devem agir conjuntamente no processo de seleção de parceiros reprodutivos, possivelmente sendo a vocalização o primeiro contato, seguido pela visão e, por último, pelo olfato. Eventualmente esses mecanismos podem falhar ou serem ignorados, levando ao acasalamento inter-específico.

É provável que em *Callithrix* a seleção visual tenha um papel análogo à seleção vocal no isolamento reprodutivo das espécies. Há várias características que diferem as espécies de *Callithrix* do grupo *jacchus*, em função da coloração da pelagem. Entretanto, a coloração da face e tufos auriculares são as que mais os distinguem. Certamente estas diferenças podem ser percebidas também pelos saguis e, possivelmente, foram fixadas como marcadores taxonômicos da mesma forma que os cantos. Diferenças primitivas em consequência do isolamento e deriva genética podem ter sido reforçadas, posteriormente, por pressões seletivas em zonas de contato secundário.

Considerando que a seleção visual e vocal agem de forma complementar na distinção das espécies, é inevitável supor que um sinal possa compensar a deficiência do outro. Novamente, o padrão da vocalização de *C. kuhlii* pode corroborar esta hipótese. Esta espécie não é muito bem distinta em termos de coloração de seus vizinhos *C. penicillata* e *C. geoffroyi*. Em alguns aspectos *C. kuhlii* tem traços intermediários em relação a seus vizinhos, levando Hershkovitz (1977) a considerá-la uma população híbrida e a Vivo (1991) a considerá-la como *C. penicillata*. Justamente por ser uma espécie menos distinta visualmente, a vocalização de *C. kuhlii* pode ter sofrido um maior pressão seletiva para diferenciação, explicando, por exemplo, porquê sua vocalização é bem mais distinta de *C. penicillata* e *C. geoffroyi* do que estas são entre si. Além disso, sabe-se que em muitos animais a seleção favorecendo a divergência de *display* sexual de uma espécie com outra aparentada, produziu situações em que as diferenças comportamentais são muito mais pronunciadas que as diferenças morfológicas (Halliday, 1983).

Além da clara distinção entre coloração da face de *C. penicillata* e *C. geoffroyi*, estas espécies ocorrem em biomas distintos e certamente têm potenciais adaptativos ajustados a diferentes ecossistemas. Mesmo sendo *C. penicillata* capaz de colonizar áreas de Mata Atlântica, é provável que seja menos especializada neste bioma que o são *C. geoffroyi* e *C.*

kuhlii. Isto significa que, além da coloração da cara, o isolamento entre *C. geoffroyi* e *C. penicillata* é reforçado pela adaptação ecológica, o que pode não ocorrer, ou ocorrer em menor intensidade, entre *C. geoffroyi* e *C. kuhlii*. Isto pode explicar o fato de *C. penicillata* e *C. geoffroyi*, apesar de também terem distribuições geográficas adjacentes, não serem tão diferenciadas em termos vocais.

Por outro lado, é mais difícil visualizar os limites ecológicos entre *C. penicillata* e *C. jacchus* em termos de distribuição geográfica. Conforme demonstrado no capítulo 2, *C. penicillata* ocorre principalmente no bioma dos cerrados, enquanto *C. jacchus* na caatinga. Entretanto ambas incluem partes expressivas, respectivamente, de caatinga e de cerrado em suas distribuições geográficas. Portanto, é previsível que o isolamento ecológico entre estas espécies seja mais tênue e esperado uma maior identidade nos sinais de reconhecimento específico. Os típicos tufos auriculares brancos de *C. jacchus* e a vocalização nitidamente distinta podem ser consequência deste processo seletivo. É pertinente lembrar que *C. penicillata* e *C. jacchus* habitam áreas mais abertas, têm coloração do dorso mais claras e com um padrão de estrias semelhante e são consideradas filogeneticamente muito próximas com base em dados craniométricos (Natori, 1994). Entretanto, o padrão de cor da face e a estrutura da vocalização as distingue claramente, não sendo coerente com a suposta afinidade filogenética. Portanto, ambos os caracteres podem ter sido submetidos a um processo análogo de diferenciação, como mecanismos de isolamento reprodutivo.

A afinidade filogenética entre *C. aurita* e *C. flaviceps* já foi discutida, inclusive sua manifestação na distribuição da pelagem e na estrutura vocal dessas espécies (*vide* capítulo 1). Também é suposto que ambas têm adaptações ecológicas semelhantes (Rylands *et al.*, 1996a), habitando predominantemente regiões serranas e mais frias que as demais espécies. Apesar de tudo isto, as diferenças na coloração dessas espécies são óbvias, e as estruturas dos cantos têm características que as distinguem claramente. Isto significa que, também no subgrupo *aurita*, o padrão de coloração e a vocalização podem ter evoluído como mecanismos de reforço ao isolamento reprodutivo.

Os dados disponíveis sugerem que fatores ambientais podem fazer parte das pressões seletivas que moldaram as vocalizações de *Callithrix*, mas os padrões encontrados são mais facilmente explicados por pressões de isolamento reprodutivo que levaram à diferenciação e fixação de características específicas. O desenvolvimento e fixação dos padrões das estruturas vocais podem ser análogos aos dos padrões de coloração das espécies. Ambos podem agir de

forma complementar como mecanismos de reconhecimento específico e isolamento reprodutivo pré-zigótico.

f) Diferenças entre campo e cativeiro

As diferenças encontradas entre as estruturas dos cantos de grupos de *C. aurita*, *C. geoffroyi* e *C. kuhlii*, gravados em cativeiro e no campo, podem significar que o ambiente de cativeiro altere as vocalizações dessas espécies, por interferir nos referenciais espaciais ou no estado emocional dos indivíduos. É possível que indivíduos mais excitados tendam a emitir notas mais agudas e moduladas, como no caso de *C. aurita*, ou notas mais curtas, como *C. geoffroyi* e *C. jacchus*. Entretanto, apesar das diferenças terem sido significativas, as amostras destas espécies obtidas em cativeiro são de poucos cantos, de poucos indivíduos, sugerindo cautela na interpretação desses resultados. Por outro lado, *C. kuhlii*, que teve maior amostra em cativeiro, não apresentou diferenças em relação às amostras de campo. Portanto, há uma indicação de que o cativeiro pode mudar o padrão da vocalização de algumas espécies, mas são necessárias amostragens adicionais para uma posição mais conclusiva.

g) Canto de híbridos

A análise conjunta dos três grupos de híbridos de *C. aurita* x *C. flaviceps* gravados no campo demonstrou vocalizações semelhantes às de *C. flaviceps*, para os parâmetros que distinguem estas espécies. Entretanto, um dos grupos apresentou a duração média do intervalo entre notas semelhante à de *C. aurita*. É interessante observar que, em nenhum dos grupos, este parâmetro assumiu valores intermediários entre as espécies. Ou seja, em dois casos se ajustam aos valores de *C. flaviceps* e em um caso ao de *C. aurita*. Isto sugere que nestes híbridos o parâmetro “intervalo entre notas”, que é o mais importante na distinção destas espécies, não é um meio termo entre as espécies maternas, mas pode ter sido herdado ou adquirido de uma ou outra espécie. A modulação de frequência, apesar de uma maior variação, também diferiu de *C. aurita*, mas não de *C. flaviceps*, sugerindo que pode ser transmitida de forma semelhante que o parâmetro anterior.

O híbrido de cativeiro entre *C. flaviceps* e *C. geoffroyi* apresentou uma padrão vocal muito interessante. Nos parâmetros temporais (duração e intervalo entre notas) ele

assemelhou-se a *C. flaviceps*, na modulação de frequência assemelhou-se a *C. geoffroyi* e na frequência média apresentou valores intermediários entre estas espécies. Vale destacar que, embora seja um único indivíduo, essas diferenças são bastante consistentes, pois a duração média das notas de *C. geoffroyi* é bem maior que de *C. flaviceps* e a modulação de frequência de *C. geoffroyi* é sempre ascendente e de *C. flaviceps* é sempre descendente.

Dos quatro parâmetros analisados, aparentemente o híbrido apresentou três parâmetros similares a uma ou outra espécie e um parâmetro intermediário. É curioso, também, que ele tenha apresentado a modulação de frequência ascendente típica de *C. geoffroyi*, quando é um indivíduo filho de uma fêmea híbrida de *C. flaviceps* com *C. geoffroyi*, acasalado com um macho de *C. flaviceps*. Ou seja, mesmo o principal parâmetro que distingue o subgrupo *jacchus*, do subgrupo *aurita*, que é a modulação de frequência, permaneceu num híbrido de segunda geração, cujo genótipo predominante é de *C. flaviceps*.

Os dados sugerem, portanto, que cada parâmetro vocal analisado pode ser transmitido, independentemente, de um dos pais para os filhos, e que a vocalização de híbridos não é uma média entre uma espécie e outra, mas assemelha-se a uma ou outra espécie ou é um agrupamento de caracteres das duas espécies, formando um mosaico. Este tipo de estrutura vocal evidencia o papel da herança genética na definição desses caracteres. Valores intermediários de frequência, como encontrados no híbrido de *C. flaviceps* com *C. geoffroyi*, podem ser o resultado de ação conjunta de diferentes genes, ou simplesmente a manifestação de uma parte aprendida da vocalização.

h) Herança genética ou aprendizagem?

O canto do indivíduo de *C. flaviceps* criado em contato acústico com *C. geoffroyi* e sem contato acústico com a própria espécie indica que a vocalização de *Callithrix* tem um forte componente genético, que pode ser influenciado pela aprendizagem. A modulação de frequência descendente é um caráter típico do subgrupo *aurita* e se desenvolveu num indivíduo que cresceu sem contato acústico com *C. aurita* ou *C. flaviceps*. Isto indica que a estrutura básica das notas vocais de *Callithrix* (um parâmetro qualitativo) é moldada geneticamente. Os parâmetros quantitativos como frequências, duração das notas e intervalos entre notas parecem ser influenciadas pelo ambiente, mas não totalmente moldadas por este. Se não houvesse uma influência genética nestes parâmetros, era de se esperar que eles se ajustassem aos valores de

C. geoffroyi. Entretanto, eles se apresentaram com valores intermediários entre as duas espécies. Aparentemente a herança genética empurra para uma direção e o contato social para outra, resultando em valores intermediários tanto para os parâmetros de frequência, quanto para os intervalos entre notas.

É preciso ressaltar que, além da influência da outra espécie no aprendizado, a estrutura da vocalização desse indivíduo pode ter sido modificada pelo ambiente de cativeiro. Todas as demais amostras de *C. flaviceps* foram obtidas no campo, portanto, não estou comparando apenas um indivíduo de *C. flaviceps* criado no meio de *C. geoffroyi*, mas um indivíduo de *C. flaviceps* criado em cativeiro, sem a assistência dos pais desde recém-nascido. Isto, entretanto, não invalida as conclusões acima. Seja pelo isolamento social, ambiente de cativeiro ou influência da vocalização de *C. geoffroyi*, trata-se de um exemplar de *C. flaviceps* que manifesta aspectos típicos de seu próprio *taxon*, quantitativamente modificados de maneira a se aproximar dos parâmetros de *C. geoffroyi*.

Os dados combinados dos parâmetros vocais dos híbridos, com os do indivíduo de *C. flaviceps* acima descritos, sugerem que a modulação de frequência, que distingue o subgrupo *aurita* do subgrupo *jacchus* e que representa o “desenho” básico das notas vocais é um caráter claramente determinado por herança genética. Os parâmetros temporais e relativos às frequências predominantes parecem o resultado da interação entre herança genética e as influências ambientais.

A influência do ambiente social na mudança das estruturas das vocalizações de Callitrichidae foi demonstrada por Elowson e Snowdon (1994), estudando os “trinados” de *Cebuella pygmaea*. Eles observaram que houve mudanças na estrutura acústica desses gritos de contato no período de cinco meses, em função da mudança de ambiente social, com a colocação de um novo grupo em contato acústico. As diferenças populacionais na estrutura dos “trinados” desapareceram após contato acústico entre as populações. Os resultados enfatizam a importância de fatores sociais na arquitetura das vocalizações.

Portanto, as informações disponíveis na literatura e os resultados do presente estudo sugerem que em Callitrichidae a estrutura física básica das vocalizações desenvolve-se em consequência de herança genética, mas que sua ontogênese pode ser influenciada pelo contexto social e acústico de cada indivíduo.

CONCLUSÕES

Os dados morfológicos e biogeográficos disponíveis indicam a existência de seis *taxa* de *Callithrix* no grupo *jacchus*. As informações genéticas já publicadas não permitem uma caracterização bem definida desses *taxa*.

As análises dos padrões cromáticos e de morfometria de *Callithrix* do grupo *jacchus* indicam que os *taxa* estudados devem ser tratados como espécies válidas por serem entidades morfológica e biogeograficamente definidas.

Das seis espécies analisadas, quatro (*C. aurita*, *C. flaviceps*, *C. geoffroyi* e *C. kuhlii*) apresentam uma distribuição geográfica basicamente restrita à região da mata atlântica, onde predominam as regiões fitoecológicas denominadas floresta ombrófila densa e floresta estacional semidecidual. As áreas de distribuição geográfica das outras duas espécies (*C. jacchus* e *C. penicillata*) englobam as regiões fitoecológicas mais abertas do interior do Brasil, denominadas caatinga e cerrado.

A espécie de mais ampla distribuição geográfica é *C. penicillata*, devido à sua afinidade com a região fitoecológica de cerrado, que abrange uma grande extensão do Planalto Central brasileiro. A segunda em área de distribuição é *C. jacchus*, em função de sua afinidade com a região de caatinga, seguida por *C. aurita* e *C. geoffroyi* que ocorrem na mata atlântica do sudeste brasileiro. A menor área de distribuição geográfica cabe a *C. flaviceps*, restrita à mata atlântica da região serrana do Espírito Santo e leste de Minas Gerais. Em seguida vem *C. kuhlii*, restrita a uma pequena faixa de mata atlântica do litoral sul da Bahia.

O padrão de distribuição geográfica do grupo *jacchus* é tipicamente parapátrico, com zonas de contatos interespecíficos predominantemente em regiões de transição fitoecológica. Os rios são limites biogeográficos para algumas espécies, mas não parecem ser barreiras geográficas efetivas. Os principais fatores que parecem determinar os limites biogeográficos são as afinidades ecológicas de cada espécie às diferentes regiões fitoecológicas, áreas de vegetação e zonas altitudinais.

Em zonas de contato ocorrem hibridações, mas a presença de populações com característica híbridas restringe-se a faixas estreitas e há provavelmente mecanismos pré-zigóticos que condicionam um isolamento reprodutivo parcial.

Apesar de ocupar uma região com grande presença humana, a distribuição geográfica das espécies de *Callithrix* do grupo *jacchus* não sofreu aparentemente grandes alterações em tempos históricos. O principal impacto antrópico sobre esses primatas tem sido a sua extinção local, e não a mudança no padrão de distribuição das espécies.

A análise das vocalizações do grupo *jacchus* demonstrou que todas as seis espécies estudadas apresentam características nas estruturas físicas de seus cantos que devem ser consideradas espécie-específicas.

Há diferenças qualitativas nos cantos de *Callithrix* do grupo *jacchus* que parecem relacionadas a padrões filogenéticos. Com base na estrutura geral do canto é possível separar as espécies do grupo *jacchus* em dois subgrupos, coerentes com a filogenia inferida a partir de dados morfológicos, biogeográficos e genéticos: *aurita* (*aurita* e *flaviceps*) e *jacchus* (*geoffroyi*, *jacchus*, *kuhlii* e *penicillata*).

As diferenças nas estruturas das vocalizações entre *C. geoffroyi*, *C. kuhlii*, *C. jacchus* e *C. penicillata* não parecem relacionadas às supostas distâncias filogenéticas entre estes *taxa*. Essas diferenças podem estar ligadas à história de contato biogeográfico entre os *taxa* e terem evoluído como mecanismo de reforço ao isolamento reprodutivo.

Há evidências de um importante papel da herança genética na definição da estrutura vocal de *Callithrix*, mas as estruturas básicas das vocalizações podem sofrer ajustes por influência do ambiente social.

A análise da vocalização de híbridos sugere que cada parâmetro vocal pode ser herdado, independentemente, de um ou de ambos os pais, de maneira que sua vocalização é semelhante a de um dos pais ou é um “mosaico” com caracteres de ambos.

A comparação de vocalizações de algumas espécies demonstrou que o ambiente de cativeiro pode alterar a estrutura física das vocalizações de *Callithrix*, mas isto nem sempre ocorre e as alterações não apresentaram um padrão coerente entre as diferentes espécies.

O emprego de parâmetros vocais no estudo de taxonomia e evolução de espécies de primatas neotropicais ainda é muito incipiente, mas é um campo fértil para a pesquisa, principalmente considerando a hipótese de que a vocalização, como mecanismo de comunicação à distância, pode ser um importante caráter no reconhecimento específico e na seleção de parceiros reprodutivos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alonso, C., D. S. Faria, A. Langguth, e D. F. Santee. 1987. Variação da pelagem na área de intergradação entre *Callithrix jachhus* e *Callithrix penicillata*. *Revista Brasileira de Biologia* 47(4): 465-470.
- Altmann, S. A. 1967. The structure of primate communication. Páginas 325-362 in S. A. Altmann, Ed. *Social Communication among Primates*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ávila-Pires, F. D. 1969. Taxonomia e zoogeografia do gênero *Callithrix* Erxleben, 1777 (Primates, Callitrichidae). *Revista Brasileira de Biologia* 29:49-64.
- Ayres, J. M., e T. H. Clutton-Brock. 1992. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *The American Naturalist* 140:531-537.
- Ball, I. R. 1976. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Systematic Zoology* 24:407.
- Barroso, C. M. L., H. Schneider, M. P. C. Schneider, I. Sampaio, M. L. Harada, J. Czelusniak, e M. Goodman. (em prep.). Update on the phylogenetics of new world monkeys: Further DNA evidence for placing the pygmy marmoset (*Cebuella*) within the marmoset genus *Callithrix*.
- Brockelman, W. Y., e D. Schilling. 1984. Inheritance of stereotyped gibbon calls. *Nature* 312:634-636.
- Brown, K. S., Jr. 1975. Geographical patterns of evolution in neotropical Lepidoptera. Systematics and derivation of known and new Heliconiini (Nymphalidae: Nymphalinae). *Journal of Entomology* (B) 44:201-242.
- Brown, K. S., Jr. 1977. Centros de evolução, refúgios quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical: padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Acta Amazônica* 7:75-137.
- Bush, M. B. 1994. Amazonian speciation: a necessary complex model. *Journal of Biogeography* 21:5-17.
- Câmara, I. G. 1991. *Plano de Ação para a Mata Atlântica*. Fundação SOS Mata Atlântica. São Paulo.
- Canavez, F., G. Alves, T. G. Fanning, e H. N. Seuanetz. 1996. Comparative caryology and evolution of the amazonian *Callithrix* (Platyrrhini, Primates). *Chromosoma* 104(5):348-357.
- Cerqueira, R., G. Marroig, e L. Pinder. (em prep.). The distribution of the family Callitrichidae (Primates) in Rio de Janeiro State, southeastern Brazil.
- Cleveland, J., e C. T. Snowdon. 1982. The complex vocal repertoire of the adult cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 58:231-270.
- Coimbra-Filho, A. F. 1986. Sagui-da-serra-escuro, *Callithrix aurita* (E. Geoffroy, 1812). *Informativo FBCN* 10(2):3.
- Coimbra-Filho, A. F. 1990. Sistemática, distribuição geográfica e situação atual dos símios brasileiros (Platyrrhini-Primates). *Revista Brasileira de Biologia* 50(4):1063-1079.

- Coimbra-Filho, A. F. 1991. Apontamentos sobre *Callithrix aurita* (E. Geoffroy, 1812), um sagui pouco conhecido (Callitrichidae, Primates). Páginas 145-158 in A. B. Rylands e A. T. Bernardes, Eds. *A Primatologia no Brasil 3*. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- Coimbra-Filho, A. F., e R. A. Mittermeier. 1973. New data on the taxonomy of the Brazilian marmosets of the genus *Callithrix* Erxleben, 1777. *Folia Primatologica* 20:241-264.
- Coimbra-Filho, A. F., R. A. Mittermeier, e I. D. Constable. 1981. *Callithrix flaviceps* (Thomas, 1903) recorded from Minas Gerais, Brazil (Callitrichidae, Primates). *Revista Brasileira de Biologia* 41(1):141-147.
- Coimbra-Filho, A. F., A. Pissinati, R. R. Silva, e A. B. Rylands. 1993. Experimental multiple hybridism and natural hybrids among *Callithrix* species from eastern Brazil. in A. B. Rylands, Ed. *Marmosets and Tamarins: Systematics, Ecology and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- Cosenza, B. A. P. 1993. Primatas do município de Carangola. *Boletim do Museu Municipal* 1:1-17.
- Courtenay, D. O., e S. K. Bearder. 1989. The taxonomic status and distribution of bushbabies in Malawi with emphasis on the significance of vocalizations. *International Journal of Primatology* 10(1):17-34.
- Coutinho, P. E.G., e H. K. M. Corrêa. 1995. Polygyny in a free-ranging group of buffy-tufted-ear-marmosets (*Callithrix aurita*). *Folia Primatologica* 65(1):25-29.
- Cracraft, J., e R. O. Prum. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* 42:603-620.
- Diego, V. H., S. F. Ferrari, e F. D. C. Mendes. 1993. Conservação do sagui-da-serra (*Callithrix flaviceps*). O papel de matas particulares. Páginas 129-137 in M. E. Yamamoto e M. B. C. Sousa, Eds. *A Primatologia no Brasil - 4*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Natal.
- Digby, L., S. F. Ferrari, e A. A. J. F. Castro. 1996. Preliminary records of common marmosets (*Callithrix jacchus*) from the Sete Cidades National Park, Piauí, Brazil. *Neotropical Primates* 4(2):53-55.
- Elowson, A. M. e C. T. Snowdon. 1994. Pygmy marmosets, *Cebuella pygmea*, modify vocal structure in response to changed social environment. *Animal Behavior* 47:1267-1277.
- Endler, J. A. 1977. *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton University Press, Princeton.
- Epple, G. 1968. Comparative studies on vocalization in marmoset monkeys (Hapalidae). *Folia Primatologica* 8:1-40.
- Eve, R. 1991. L'environnement acoustique d'un peuplement d'oiseaux en forêt tropicale; organisation ou chaos? *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 46:191-229.
- Ferrari, S. F. 1988. *The behaviour and ecology of the buffy-headed marmoset, Callithrix flaviceps (O. Thomas, 1903)*. Tese de Doutorado. University College London (Londres).
- Ferrari, S. F., e V. H. Diego. 1992. Long-term changes in a wild marmoset group. *Folia Primatologica* 58:215-218.

- Ferrari, S. F., e M. A. Lopes. 1992. A new species of marmoset, Genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates), from western Brazilian Amazonia. *Goeldiana, Zoologia* 12:1-13.
- Ferrari, S. F., e S. L. Mendes. 1991. Buffy-headed marmosets 10 years on. *Oryx* 25:105-109.
- Ferrari, S. F., H. K. M. Correa, e P. E. G. Coutinho. 1996. Ecology of "southern" marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*) - How different, how similar? Páginas 157-171 in M. A. Norconk, A. L. Rosenberger e P. A. Garber, Eds. *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press, New York and London.
- Fontes, M. A. L., A. T. Oliveira Filho, e M. Galetti. 1996. The miqui in the Parque Estadual de Ibitipoca, Minas Gerais. *Neotropical Primates* 4(1):23-25.
- Garber, P. A., e M. F. Teaford. 1986. Body weights in mixed species troops of *Saguinus mystax mystax* and *Saguinus fuscicollis nigrifrons* in Amazonian Peru. *American Journal of Physical Anthropology* 71:331-336.
- Gautier, J. P. 1978. Répertoire sonore de *Cercopithecus cephus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 46:113-169.
- Gautier, J. P., e A. Gautier. 1977. Communication in old world monkeys. Páginas 890-964 in T. E. Sebeok, Ed. *How Animals Communicate*. Indiana University Press, Bloomington.
- Gerhardt, H. C. 1983. Information and communication. Páginas 82-113 in T. R. Halliday e P. J. B. Slater, Eds. *Animal Behaviour. Communication*. Volume 2. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Goedeking, P., e J. D. Newman. 1987. Intraindividual and interindividual variability in phee calls of captive common marmosets. *American Journal of Primatology* 12:344.
- Green, S. 1975. Variation of vocal pattern with social situation in the Japanese Monkey (*Macaca fuscata*): a field study. Páginas 1-102 in L. A. Rosenblum, Ed. *Primate Behavior: Developments in Field and Laboratory Research*. Volume 4. Academic Press, New York.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian birds. *Science* 165:131-137.
- Haffer, J. 1992. Parapatric species of birds. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 112:250-264.
- Haimoff, E. H., D. J. Chivers, S. P. Gittins, e T. Whitten. 1982. A phylogeny of gibbons (*Hylobates* spp.) based on morphological and behavioural characters. *Folia Primatologica* 39:213-237.
- Halliday, T. 1983. Information and communication. Páginas 43-81 in T. R. Halliday e P. J. B. Slater, Eds. *Animal Behaviour. Communication*. Volume 2. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Halliday, T. R., e P. J. B. Slater. 1983. Introduction. Páginas 1-8 in T. R. Halliday e P. J. B. Slater, Eds. *Animal Behaviour. Communication*. Volume 2. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Herskovitz, P. 1966. On the identification of some marmosets, family Callitrichidae (Primates). *Mammalia*, 30(2):327-332.
- Herskovitz, P. 1975. Comments on taxonomy of brazilian marmosets (*Callithrix*, Callitrichidae). *Folia Primatologica* 24:137-172.

- Hershkovitz, P. 1977. *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*. Volume 1. University of Chicago Press, Chicago.
- Heyer, W. R., e L. R. Maxson. 1982. Neotropical frog biogeography: Paradigms and problems. *American Zoologist* 22:397-410.
- Heymann, E. W. 1987. Behavior and communication of moustached tamarins *Saguinus mystax mystax* (Primates: Callitrichidae), in an outdoor enclosure. The physical structure of long calls of the moustached tamarin. *Primate Report* 17:45-52.
- Hirsch, A. 1995. *Censo de Alouatta fusca Geoffroy, 1812 (Platyrrhini, Atelidae) e Qualidade do Habitat em dois Remanescentes de Mata Atlântica em Minas Gerais*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais (Belo Horizonte).
- Hirsch, A., R. J. Subira e C. T. Landau. 1994. Levantamento de primatas e zoneamento das matas na região do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Neotropical Primates* 2(3):4-6.
- Hodun, A., C. T. Snowdon, e P. Soini. 1981. Subspecific variation in the long calls of the tamarin, *Saguinus fuscicollis*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 57:97-110.
- Hohmann, G. 1989. Comparative study of vocal communication in two Asian leaf monkeys, *Presbytis johnii* and *Presbytis entellus*. *Folia Primatologica* 52:27-57.
- Hubrecht, R. C. 1985. Home-range size and use and territorial behavior of the common marmoset *Callithrix jacchus jacchus*, at Tapacurá Field Station, Recife, Brazil. *International Journal of Primatology* 6(5):533-550.
- IBGE (Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) 1993. *Mapa de Vegetação do Brasil*. Escala 1:5.000.000.
- Jones, B. S., D. H. R. Harris, e C. K. Catchpole. 1993. The stability of vocal signature in phee call of the common marmoset, *Callithrix jacchus*. *American Journal of Primatology* 31:67-75.
- Key, K. H. L. 1981. Species, paraptry and morabine grasshoppers. *Systematic Zoology* 30:425-458.
- Kinzey, W. G. 1982. Distribution of primates and forest refuges. Páginas 455-482 in G. T. Prance, Ed. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- Kroodsma, D. E. 1996. Ecology of passerine song development. Páginas 3-19 in D. E. Kroodsma e E. H. Miller, Eds. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca.
- Kummer, H. 1970. Behavioral characters in primate taxonomy. Páginas 25-37 in J. R. Napier e P. H. Napier, Eds. *Old World Monkeys: Evolution, Systematics and Behavior*. Academic Press, New York.
- Lemos de Sá, R. M., T. R. Pope, K. E. Glander, T. T. Struhsaker e G. A. Fonseca. 1990. A pilot study of genetic and morphological variation in the muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *Primate Conservation* 11:23-30.
- Lieblich, A. K., D. Symmes, J. D. Newmann, e M. Shapiro. 1980. Development of the isolation peep in laboratory-bred squirrel monkeys. *Animal Behavior* 28:1-9.

- Lima, M. G. 1990. *Uma Proposta para a Conservação dos Primatas da Mata Atlântica do Sul da Bahia*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Paraíba (João Pessoa).
- Maeda, T., e N. Masataka. 1987. Locale specific vocal behaviour of the tamarin (*Saguinus l. labiatus*). *Ethology* 75:25-30.
- Marinho-Filho, J. 1992. Os mamíferos da Serra do Japi. Páginas 264-286 in L. P. C Morellato, Ed. *História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas.
- Mariño, J. H. F. 1986. *Análise da Comunicação Sonora no Anu-Branco Guira guira (Aves: Cuculidae), Avaliações Eco-Etológicas e Evolutivas*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas (Campinas).
- Marler, P. 1955. Characteristics of some animal calls. *Nature* 176:6-8.
- Marler, P. 1970. Vocalizations of east african monkeys: I. Red colobus. *Folia Primatologica* 13:81-91.
- Marler, P. 1991. Song-learning behavior: the interface with neuroethology. *TINS* 14(5):199-206.
- Marroig, G. 1995a. Espécies ou subespécies em *Callithrix*? *Neotropical Primates* 3(1):10-13.
- Marroig, G. 1995b. *Padrões e Processos Evolutivos no Gênero Callithrix (Callitrichidae, Primates)*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro (Rio de Janeiro).
- Marshall, J. T., e E. R. Marshall. 1976. Gibbons and their territorial songs. *Science* 193: 235-237.
- Masataka, N. 1983. Categorical responses to natural and synthesized alarm calls in Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *Primates* 24(1):40-51.
- Masataka, N. 1987. The perception of sex-specificity in long calls of the tamarin (*Saguinus labiatus labiatus*). *Ethology* 76:56-64.
- Masataka, N. 1988. The response of red-chested moustached tamarins to long calls to their natal and alien populations. *Animal Behavior* 36:55-61.
- Masters, J. C. 1991. Loud calls of *Galago crassicaudatus* and *G. garnettii* and their relation to habitat structure. *Primates* 32:153-167.
- Meireles, C. M. M., M. I. C. Sampaio, e M. P. C. Schneider. 1992. Protein variation, taxonomy and differentiation in five species of marmosets (Genus *Callithrix* Erxleben, 1777). *Primates* 33:227-238.
- Melo, F. R., S. L. Mendes e P. De Marco Júnior. (em prep.). Group size and composition of *Callicebus personatus* (Primates, Cebidae) in forest fragments in Viçosa, Minas Gerais.
- Mendes, S. L. 1991. Situação atual dos primatas em reservas florestais do Estado do Espírito Santo. Páginas 347-356 in A. B. Rylands e A. T. Bernardes, Eds. *A Primatologia no Brasil - 3*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Belo Horizonte.
- Mendes, S. L. 1993. Distribuição geográfica e estado de conservação de *Callithrix flaviceps* (Primates, Callitrichidae). Páginas 139-154 in M. E. Yamamoto e M. B. C. Sousa, Eds. *A Primatologia no Brasil - 4*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Natal.

- Mendes, S. L. 1995. Importância dos remanescentes de Mata Atlântica no Estado do Espírito Santo para a conservação de primatas. *Cadernos de Pesquisa da UFES* 4:1-14.
- Mendes, S. L. 1997. Hybridization in free ranging *Callithrix flaviceps* and the taxonomy of the Atlantic forest marmosets. *Neotropical Primates* 5(1):6-8.
- Mendes, S. L. (em prep.). Hibridação entre *Callithrix flaviceps* e *Callithrix geoffroyi* na natureza e em cativeiro.
- Miranda-Ribeiro, A. 1924. Alguns factos e mais dois símios novos da nossa fauna. *Boletim do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 1(3):211-215.
- Mittermeier, R. A., e A. F. Coimbra-Filho. 1981. Systematics: Species and subspecies. Páginas 29-111 in A. F. Coimbra-Filho e R. A. Mittermeier, Eds. *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Volume 1. Academia Brasileira de Ciências, Belo Horizonte.
- Mittermeier, R. A., A. F. Coimbra-Filho, e I. D. Constable. 1980. Range extension for an endangered marmoset. *Oryx*:380-383.
- Mittermeier, R. A., A. F. Coimbra-Filho, I. D. Constable, A. B. Rylands, e C. Valle. 1982. Conservation of primates in the Atlantic forest region of eastern Brazil. *International Zoo Yearbook* 22:2-17.
- Mittermeier, R. A., M. Schwarz, e J. M. Ayres. 1992. A new species of marmoset, Genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates) from the rio Maués region, State of Amazonas, central Brazilian Amazonia. *Goeldiana, Zoologia* 14:1-17.
- Mori, S. A., e B. M. Boom. 1983. Southern bahian moist forests. *The Botanical Review* 49(2):155-232.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 108:17-34.
- Morton, E. S. 1977. On the occurrence and signification of motivational-structural rules in some bird and mammal sounds. *American Naturalist* 111:855-869.
- Moynihan, M. 1970. Some behavior patterns of platyrrhine mokeys. II. *Saguinus geoffroyi* and some other tamarins. *Smithsonian Contributions to Zoology* 28:1-77.
- Muller, P. 1973. *Dispersal centres of terrestrial vertebrates in the neotropical realm*. *Biogeographica* 2. Junk, The Hague.
- Mundinger, P. C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations in birds. Páginas 147-208 in D. E. Kroodsma e E. H. Miller, Eds. *Acoustic Communication in Birds*. Academic Press, New York.
- Mundy, N. I e D. S. Woodruff. (em prep.). Molecular phylogeny of the marmosets (*Callithrix* and *Cebuella*) based on mitochondrial DNA sequences.
- Muskin, A. 1984. Field notes and geographic distribution of *Callithrix aurita* in eastern Brazil. *American Journal of Primatology* 7:377-380.
- Nagamachi, C. Y., J. C. Pieczarka, M. Schwarz, C. M. C. Paiva, R. M. S. Barros e M. S. Mattevi. 1994. Karyotype of *Callithrix mauesi* (Callitrichidae, Primates) and its relation with those of *C. emiliae* and *C. jacchus*. *American Journal of Primatology* 33:309-315.
- Nagamachi, C. Y., J. C. Pieczarka, M. Schwarz, R. M. S. Barros, e M. S. Mattevi. 1997. Comparative chromosomal study of five taxa of genus *Callithrix*, group *jacchus* (Platyrrhini, Primates). *American Journal of Primatology* 41:53-60.

- Natori, M. 1986. Interspecific relationships of *Callithrix* based on the dental characters. *Primates* 27(3):321-336.
- Natori, M. 1990. Numerical analysis of systematic status of *Callithrix kuhli* based on measurements of the postcanine dentition. *Primates* 31(4):555-562.
- Natori, M. 1994. Craniometrical variation among eastern Brazilian marmosets and their systematic relationships. *Primates* 35(2):167-176.
- Newmann, J. D., e D. Symmes. 1982. Inheritance and experience in the acquisition of primate acoustic behavior. Páginas 259-278 in C. T. Snowdon, C. H. Brown e M. R. Petersen, Eds. *Primate Communication*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Norcross, J. L., e J. D. Newman. 1993. Context and gender-specific differences in the acoustic structure of common marmoset (*Callithrix jacchus*) phee calls. *American Journal of Primatology* 30:37-54.
- Norcross, J. L., J. D. Newman, e W. Fitch. 1994. Responses to natural and synthetic phee calls by common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology* 33:15-29.
- Oates, J. F., e T. F. Trocco. 1983. Taxonomy and phylogeny of black-and-white Colobus monkeys. *Folia Primatologica* 40:83-113.
- Oliver, W. L. R., e I. B. Santos. 1991. Threatened endemic mammals of the Atlantic forest region of south-east Brazil. *Wildlife Preservation Trust Special Scientific Report* 4:1-126.
- Olmos, F., e P. Martuscelli. 1995. Habitat and distribution of the buffy-tufted-ear marmoset *Callithrix aurita* in São Paulo State, Brazil, with notes on its natural history. *Neotropical Primates* 3(3):75-79.
- Passamani, M. 1996. *Ecologia e Comportamento de um Grupo de Sagui-da-cara-branca (Callithrix geoffroyi) em um Fragmento de Mata Atlântica no Espírito Santo*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais (Belo Horizonte).
- Passamani, M., L. M. S. Aguiar, R. B. Machado, e E. Figueiredo. 1997. Hybridization between *Callithrix geoffroyi* and *C. penicillata* in southeastern Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Primates* 5(1):9-10.
- Peixoto, L. I. S., e M. C. Pedreira. 1982. Polimorfismo cromossômico em Callitrichidae. Páginas 133-146 in P. H. Saldanha, Ed. *Genética Comparada de Primatas Brasileiros*. Sociedade Brasileira de Genética, .
- Pereira, R. F., e A. M. Goncalves. 1995. Primates from the vicinity of Viçosa, Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Primates* 3(4):171-173.
- Petersen, M. R. 1982. The perception of species-specific vocalizations by primates: a conceptual framework. Páginas 171-211 in C. T. Snowdon, C. H. Brown e M. R. Petersen, Eds. *Primate Communication*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pinto, L. P. S. 1994. *Distribuição Geográfica, População e Estado de Conservação do Mico-Leão-da-Cara-Dourada, Leontopithecus chrysomelas (Callitrichidae, Primates)*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais (Belo Horizonte).
- Pinto, L. P. S., J. P. O. Costa, G. A. B. Fonseca, e C. M. R. Costa. 1996. *Mata Atlântica: Ciência, Conservação e Políticas - Workshop Científico sobre a Mata Atlântica*. Documentos Ambientais: Secretaria do Meio Ambiente, Governo do Estado de São Paulo.

- Pires, M. R. S. 1990. *Análise Filogenética e Biogeográfica da Família Callitrichidae (Platyrrhini - Primates)*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Paraíba (João Pessoa).
- Quris, R. 1980. Emission vocale de forte intensité chez *Cercocebus galeritus agilis*: structure, caractéristiques spécifiques e individuelles, modes d'émission. *Mammalia* 44(1):35-50.
- Rice, W. R., e E. E. Hostert. 1993. Laboratory experiments on speciation: What have we learned in 40 years? *Evolution* 47(6):1637-1653.
- Richards, D. G., e R. H. Wiley. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *American Naturalist* 115(3):381-399.
- Rosenberger, A. L. 1981. Systematics: the higher taxa. Páginas 9-27 in A. F. Coimbra-Filho e R. A. Mittermeier, Eds. *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Volume 1. Academia Brasileira de Ciências, Belo Horizonte.
- Rosenberger, A. L. 1992. Evolution of feeding niches in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 88:525-562.
- Rylands, A. B. 1989. Sympatric Brazilian callitrichids: the black-tufted-ear marmoset, *Callithrix kuhli*, and the golden-headed lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas*. *Journal of Human Evolution* 18:679-695.
- Rylands, A. B., C. M. R. Costa. 1988. *Population density and habitats of marmosets. Some observations on a hybrid population of Callithrix geoffroyi x Callithrix penicillata at the Research and environment Development Station of Peti (Companhia Energética de Minas Gerais, CEMIG), Minas Gerais, Brasil*. Relatório não publicado.
- Rylands, A. B., e D. S. Faria. 1993. Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. Páginas 262-272 in A. B. Rylands, Ed. *Marmosets and Tamarins: Systematics, Ecology and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- Rylands, A. B., A. F. Coimbra-Filho, e R. A. Mittermeier. 1993. Systematics, geographic distribution, and some notes on the conservation status of the Callitrichidae. Páginas 11-77 in A. B. Rylands, Ed. *Marmosets and Tamarins; Systematics, Ecology and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- Rylands, A. B., W. R. Spironelo, V. L. Tornisielo, R. L. de Sá, M. C. M. Kierulff, e I. B. Santos. 1988. Primates of the Rio Jequitinhonha valley, Minas Gerais, Brazil. *Primate Conservation* 9:100-109.
- Rylands, A. B., G. A. B. Fonseca, Y. L. R. Leite, e R. A. Mittermeier. 1996a. Primates of the Atlantic Forest: Origin, Distributions, Endemism, and Communities. Páginas 21-51 in M. A. Norconk, A. L. Rosenberger e P. A. Garber, Eds. *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press, New York.
- Rylands, A. B., A. Hirsch, P. P. Toledo, B. F. A. Brito. 1996b. Levantamento da situação das populações de primatas em remanescentes de Mata Atlântica nos vales dos rios Doce, Manhuaçu e Piracicaba. Relatório Técnico. FAPEMIG - PADCT/CIAMB - ICB/UFMG.
- Sampaio, I. S., M. P. Schneider, C. M. L. Barroso, e H. Schneider. 1996. Polymorphism of phosphogluconate dehydrogenase (PGD) in new world monkeys: taxonomic significance. *Revista Brasileira de Genética* 19(1):87-92.

- Santee, D. P., e M. F. Arruda. 1994. The Nisia Floresta common marmoset research station. *Neotropical Primates* 2:8-11.
- Santos, I. B., C. M. C. Vale, C. Alves, R. A. Mittermeier, 1983. Levantamento preliminar da fauna de primatas do Parque Florestal Estadual do Rio Doce (PFERD), Timóteo, Minas Gerais, Brasil. Páginas 397-398 in *Resumos do X Congresso Brasileiro de Zoologia*. Sociedade Brasileira de Zoologia. Belo Horizonte.
- Scanlon, C. E., N. R. Chalmers e M. A. O. Monteiro da Cruz. 1988. Changes in the size, composition and reproductive condition of wild marmoset groups (*Callithrix jacchus jacchus*) in north east Brazil. *Primates* 29(3):295-305.
- Schneider, H., M. P. C. Schneider, I. Sampaio, M. L. Harada, M. Stanhope, J. Czelusniak e M. Goodman, 1993. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Molecular Phylogenetic and Evolution* 2:225-242.
- Selander, R. K. 1971. Systematics and speciation in birds. Páginas 57-147 in D. S. Farner e J. R. King, Eds. *Avian Biology*. Volume 1. Academic Press, New York.
- Sick, H. 1979. A voz como caráter taxonômico em aves. *Boletim do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 294:1-11.
- Slater, P. J. B. 1983. The Study of Communication. Páginas 9-42 in T. R. Halliday e P. J. B. Slater, Eds. *Animal Behaviour. Communication*. Volume 2. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Snowdon, C. T. 1993. A vocal taxonomy of the callitrichids. Páginas 78-94 in A. B. Rylands, Ed. *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Snowdon, C. T., e Y. V. Pola. 1978. Intraspecific and interspecific responses to synthesized pygmy marmoset vocalizations. *Animal Behavior* 26:192-206.
- Snowdon, C. T. e A. Hodun. 1981. Acoustic adaptations in pygmy marmoset contact calls: locational cues vary with distance between conspecific. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9:295-300.
- Snowdon, C. T., J. Cleveland e J. A. French. 1983. Responses to context-and individual-specific cues in cotton top tamarin long calls. *Animal Behaviour* 31:92-101.
- Snowdon, C. T., A. Hodun, A. L. Rosenberger, e A. F. Coimbra-Filho. 1986. Long-call structure and its relation to taxonomy in lion tamarins. *American Journal of Primatology* 11:253-261.
- Sorjonen, J. 1986. Factors affecting the structure of song and the singing behaviour of some northern european passerine birds. *Behaviour* 98:286-304.
- Stallings, J. R. e J. G. Robinson. 1991. Disturbance, forest heterogeneity and primate communities in a Brazilian Atlantic Forest state park. Páginas 357-368 in A. B. Rylands e A. T. Bernardes, Eds. *A Primatologia no Brasil - 3*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Belo Horizonte.
- Struhsaker, T. T. 1970. Phylogenetic implications of some vocalizations of *Cercopithecus* monkeys. Páginas 365-444 in J. R. Napier e P. H. Napier, Eds. *Old World Monkeys: Evolution, Systematics, end Behavior*. Academic Press, New York.

- Tagliaro, C. H., M. P. C. Schneider, H. Schneider, I. C. Sampaio, e M. J. Stanhope. 1997. Marmoset phylogenetics, conservation perspectives, and evolution of the mtDNA control region. *Molecular Biology and Evolution* 14(6):674-684.
- Thorpe, W. H. 1958. The learning of song patterns by birds with special reference to the song of the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ibis* 100:535-570.
- Vanzolini, P. E. 1967. Problems and programs in Amazonian zoology. *Acta do Simpósio Biota Amazonica* 5:85-95.
- Venturini, A. C., A. M. S. Ofranti, J. B. M. Varejão e P. R. Paz. 1996. *Aves e Mamíferos na Restinga. Parque Estadual Paulo César Vinha - Guarapari - ES*. Volume 1. Secretaria de Estado de Desenvolvimento Sustentável. Governo do Estado do Espírito Santo, Vitória.
- Vieira, C. O. C. 1944. Os símios do Estado de São Paulo. *Papéis Avulsos de Zoologia* 4(1):1-31.
- Vieira, C. O. C. 1955. Lista remissiva dos mamíferos do Brasil. *Arquivos de Zoologia* 8(11):341-474.
- Vielliard, J. 1987. O uso da bio-acústica na observação de aves. *Anais do II Encontro Nacional de Anilhadores de Aves*, 27-31 julho de 1986.
- Vielliard, J. 1989. O registro dos sinais de comunicação sonora em aves: parâmetros etológicos e testes de *play-back*. *Anais de Etologia* 7:134-149.
- Vielliard, J. 1995. Phylogeny of bioacoustical parameters in birds. *Bioacoustics* 6(2):171-174.
- Vivo, M. 1988. *Sistemática de Callithrix Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates)*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo (São Paulo).
- Vivo, M. 1991. *Taxonomia de Callithrix Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates)*. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- Waser, P. M. 1982. The evolution of male loud calls among mangabeys and baboons. Páginas 117-143 in C. T. Snowdon, C. H. Brown e M. R. Petersen, Eds. *Primate Communication*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiley, R. H. e D. J. Richards. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implication for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:69-94.
- Wied, M. zu. 1826. *Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien*. II Band. Weimar.
- Winter, M. 1978. Some aspects of the ontogeny of vocalizations of the hand reared common marmosets. Páginas 127-139 in H. Rothe, H. J. Wolters e J. P. Hearn, Eds. *Biology and Behaviour of Marmosets*. Eigenverlag Rothe, Gottingen.
- Winter, M., e H. Rothe. 1979. Darstellung des lautrepertoires handaufgezogener weißbuschelaffen (*Callithrix j. jacchus*) unter besonderer Berücksichtigung des fließenden Übergänge zwischen den einzelnen Lautgruppen. *Primates* 20(2):259-276.
- Yoneda, M. 1981. Ecological studies of *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus labiatus*, with reference to habitat segregation and height preference. *Kyoto University Overseas Research Repport New World Monkeys* 2, 43-50.
- Zimmermann, E., S. K. Bearder, G. A. Doyle, e A. B. Andersson. 1988. Variations in vocal patterns in Senegal and South African lesser bushbabies and their implications for taxonomic relationships. *Folia Primatologica* 51:87-105.

ANEXO. Localidades de ocorrência de *Callithrix* do grupo *jacchus* (Gazetteer).

Obs.: Os código alfanuméricos são os mesmos usados nas figuras. Os números de origem são aqueles usados pelos autores citados como fonte. Os nomes das localidades obtidas diretamente em museus estão transcritos conforme as etiquetas.

a) *Callithrix aurita*

Código	Procedência	Latitude S	Longitude W	Fonte	Nº origem
A1	Silveira Lobo, MG	21° 18'	42° 16'	Herskovitz (1977)	317
A2	Água Limpa, Além Paraíba, MG	21° 41'	42° 33'	Herskovitz (1977)	318a
A3	Mar de Espanha, MG	21° 52'	43° 00'	Herskovitz (1977)	318b
A4	Santa Rita da Floresta, RJ	21° 55'	42° 26'	Herskovitz (1977)	327
A5	Porto das Flores, Rio Preto, RJ	22° 06'	43° 34'	Herskovitz (1977)	328
A6	Bem Posta, Rio Paraíba, RJ	22° 09'	43° 07'	Herskovitz (1977)	329
A7	Itatiaia, Rio Paraíba, RJ	22° 30'	44° 34'	Herskovitz (1977)	330
A8	Parati, RJ	23° 13'	44° 43'	Herskovitz (1977)	331c
A9	Rio de Janeiro, RJ (desconsiderada - ver texto)	22° 54'	43° 14'	Herskovitz (1977)	332
A10	Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ	22° 27'	42° 57'	Herskovitz (1977)	333
A11	Nova Friburgo, RJ	22° 16'	42° 32'	Herskovitz (1977)	335
A12	Campinas, RJ	22° 10'	42° 41'	Herskovitz (1977)	336
A13	Serra de Macaé, RJ	22° 19'	42° 20'	Herskovitz (1977)	336
A14	Boracéia, alto Rio Tietê, SP	22° 10'	48° 45'	Herskovitz (1977)	343a
A15	Campinas, SP	22° 54'	47° 05'	Herskovitz (1977)	345
A16	Itatiba, SP	23° 00'	46° 51'	Herskovitz (1977)	345
A17	Mato Dentro, Taubaté, SP	22° 54'	44° 55'	Herskovitz (1977)	346
A18	Serão do Taquara, Serra da Bocaina, SP	22° 45'	44° 45'	Herskovitz (1977)	346
A19	São João, SP	23° 33'	47° 01'	Herskovitz (1977)	348
A20	Cantareira, alto Rio Tietê, SP	23° 25'	46° 39'	Herskovitz (1977)	350a
A21	Alto da Serra, SP	23° 47'	46° 19'	Herskovitz (1977)	350b

b) *Callithrix flaviceps*

Código	Localidade	Latitude S	Longitude W	Fonte	Nº origem
F1	Engenheiro Reeve (Rive), Alegre, ES	20° 46'	41° 28'	Herskovitz (1977)	325c
F2	Santa Teresa, ES	19° 55'	40° 36'	Herskovitz (1977)	320b
F3	Fazenda Montes Claros, Caratinga, MG	19° 44'	41° 51'	Mittermeier <i>et al.</i> (1980)	1
F4	Manhuaçu, BR-116, km 405, MG	20° 14'	42° 02'	Mittermeier <i>et al.</i> (1980)	2
F5	Ribeirão do Meio, Venda Nova, ES	20° 21'	41° 07'	Mittermeier <i>et al.</i> (1980)	4
F6	Parque Estadual Pedra Azul, ES	20° 25'	41° 00'	Mendes (1991)	---
F7	Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, ES	20° 30'	41° 06'	Mendes (1991)	---
F8	Estação Biológica de São Lourenço, Santa Teresa, ES	19° 57'	40° 32'	Mendes (1991)	---
F9	Rebio Augusto Ruschi, Sta Teresa, ES	19° 55'	40° 37'	Mittermeier <i>et al.</i> (1982)	---
F10	Fazenda Montes Verdes, Vargem Alta, ES	19° 50'	40° 32'	Mendes (1991)	---
F11	Reserva Florestal de Forno Grande, Castelo, ES	20° 26'	41° 00'	Mendes (1993)	---
F12	Alto Jatibocas, Itarana, ES	19° 59'	40° 52'	Mendes (1993)	---
F13	Sítio Irmãos Medane, Santa Teresa, ES	19° 56'	40° 34'	Mendes (1993)	---
F14	São Sebastião, Sta Maria do Jetibá, ES	20° 02'	40° 42'	Mendes (1993)	---
F15	Represa Rio Bonito, Sta Leopoldina, ES	20° 03'	40° 38'	Mendes (1993)	---
F16	Faz. Vicente Florindo, Lajinha, MG	20° 07'	41° 29'	Mendes (1993)	---
F17	Faz. Jovelino Nunes, Iúna, ES	20° 20'	41° 33'	Mendes (1993)	---
F18	Fazenda Torresmo, Carangola, MG	20° 44'	41° 57'	Cosenza (1993)	---
F19	Serra da Caiana, Carangola, MG	20° 41'	41° 56'	Cosenza (1993)	---
F20	Fazenda Saet, Bom Jesus do Galho, MG	19° 49'	42° 16'	Rylands <i>et al.</i> (1996b)	---

c) *Callithrix geoffroyi*

Código	Localidade	Latitude S	Longitude W	Hershkovitz (1977)	N° origem
G1	Araçuaí, MG	16° 52'	42° 04'	Hershkovitz (1977)	314a
G2	Machacalis, MG	17° 05'	40° 45'	Hershkovitz (1977)	314a
G3	Teófilo Otoni, MG	17° 51'	41° 30'	Hershkovitz (1977)	314b
G4	Conceição do Mato Dentro, MG	19° 01'	43° 25'	Hershkovitz (1977)	315a
G5	São José da Lagoa, Rio Doce, MG	19° 45'	43° 03'	Hershkovitz (1977)	315b
G6	Rio Doce (Rio Piracicaba), MG	19° 30'	42° 31'	Hershkovitz (1977)	315b
G7	Alto Rio Piracicaba, MG	19° 55'	43° 10'	Hershkovitz (1977)	315b
G8	Visconde do Rio Branco, MG (desconsiderada - ver texto)	21° 01'	42° 50'	Hershkovitz (1977)	316
G9	Rio Itaúnas, ES (Localidade não especificada)	18° 00'	40° 28'	Hershkovitz (1977)	319a
G10	Lagoa Juparanã, Linhares, ES	19° 20'	40° 04'	Hershkovitz (1977)	319c
G11	Rio Doce, ES (Localidade não especificada)	19° 37'	39° 49'	Hershkovitz (1977)	320a
G12	Rio Doce, Colatina, ES	19° 32'	40° 37'	Hershkovitz (1977)	320b
G13	Aracruz, ES	19° 49'	40° 16'	Hershkovitz (1977)	320b
G14	Pau Gigante (Ibiraçu), ES	19° 50'	40° 22'	Hershkovitz (1977)	320b
G15	Santa Teresa, ES (abaixo de 500 m)	19° 55'	40° 36'	Hershkovitz (1977)	320b
G16	Rio Mutum, ES	19° 30'	40° 53'	Hershkovitz (1977)	320c
G17	Rio Reis Magos, ES	20° 03'	40° 12'	Hershkovitz (1977)	321a
G18	Vitória, ES	20° 19'	40° 21'	Hershkovitz (1977)	321b
G19	Vila Velha, ES	20° 20'	40° 17'	Hershkovitz (1977)	321b
G20	Rio Jucú, ES	20° 24'	40° 20'	Hershkovitz (1977)	323
G21	Araçatiba, Rio Espírito Santo, ES	20° 28'	40° 30'	Hershkovitz (1977)	324a
G22	Reserva Biológica de Sooretama, ES	19° 00'	40° 10'	Kinzey (1982)	30
G23	São Domingos, ES	19° 08'	40° 38'	Kinzey (1982)	31
G24	Morro de Argola, ES	20° 20'	40° 21'	Kinzey (1982)	36
G25	Estrada Linhares - São Mateus, km 12-18, ES	19° 18'	40° 04'	Vivo (1991)	8

C. geoffroyi (continuação)

G26	Fazenda Jacaré, Linhares, ES	19° 23'	40° 03'	Vivo (1991)	9
G27	Estação Experimental Gregório Bondar, CEPLAC, BA	16° 03'	39° 12'	Oliver e Santos (1991)	85
G28	Estação Experimental de Pau Brasil, CEPLAC, BA	16° 19'	39° 11'	Oliver e Santos (1991)	93
G29	Vizinhança de Teixeira de Freitas, BA	17° 31'	39° 45'	Oliver e Santos (1991)	107
G30	15 km sul de Teixeira de Freitas, BA	17° 38'	39° 45'	Oliver e Santos (1991)	108
G31	Rio Capivari, Chapada do Norte, MG	17° 06'	42° 32'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	8
G32	Fazenda Arqueana, Araçuaí, MG	16° 43'	41° 53'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	20
G33	Taquaral, Itinga, MG	16° 43'	41° 52'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	22
G34	Fazenda Anta Podre, Joaíma, MG	16° 40'	41° 19'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	25
G35	Almenara, margem direita do Rio Jequitinhonha, MG	16° 14'	40° 41'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	39
G36	Reserva Biológica de Duas Bocas, Cariacica, ES	20° 15'	40° 30'	Mendes (1991)	---
G37	Reserva Florestal da CVRD, Linhares, ES	19° 10'	40° 00'	Mendes (1991)	---
G38	Estação Biológica de Santa Lúcia, Sta Teresa, ES	19° 57'	40° 32'	Mendes (1991)	---
G39	Reserva Biológica do Córrego Grande, Conceição Barra, ES	18° 15'	39° 50'	Mendes (1991)	---
G40	Represa Suíça, Santa Leopoldina, ES	20° 04'	40° 33'	Mendes (1993)	---
G41	Cachoeira Véu de Noiva, Santa Leopoldina, ES	20° 03'	40° 32'	Mendes (1993)	---
G42	Domingos Martins, ES	20° 22'	40° 40'	Mendes (1993)	---
G43	Parque Estadual Rio Doce, Coronel Fabriciano, MG	19° 30'	42° 33'	Santos <i>et al.</i> (1983)	---
G44	Parque Estadual de Itaúnas, Conceição da Barra, ES	18° 25'	39° 45'	Mendes (1995)	---
G45	Parque Estadual Paulo César Vinha, Guarapari, ES	20° 35'	40° 25'	Venturini <i>et al.</i> (1996)	---
G46	Alto Rio Novo, ES	19° 03'	41° 02'	observação pessoal	---
G47	Povoação, Linhares, ES	19° 25'	39° 50'	observação pessoal	---
G48	APA de Jacarenema, Vila Velha, ES	20° 25'	40° 22'	observação pessoal	---
G49	APA Mestre Álvaro, Serra, ES	20° 08'	40° 23'	observação pessoal	---

d) *Callithrix jacchus*

Código	Local	Latitude S	Longitude W	Fonte	Nº origem
J1	São João dos Patos, MA	06° 30'	43° 42'	Herskovitz (1977)	282a
J2	Arara, PI	08° 39'	41° 35'	Herskovitz (1977)	282b
J3	Deserto, PI	08° 06'	40° 42'	Herskovitz (1977)	283
J4	Icarai, Mosquito, CE	03° 03'	39° 38'	Herskovitz (1977)	284a
J5	Mondubim, CE	03° 48'	38° 35'	Herskovitz (1977)	284b
J6	São Benedito, CE	04° 03'	40° 53'	Herskovitz (1977)	284c
J7	Ipu, Serra do Ibiapaba, CE	04° 20'	40° 42'	Herskovitz (1977)	284d
J8	Pacoti, CE	04° 13'	38° 56'	Herskovitz (1977)	284e
J9	Pernambuquinho, CE	04° 14'	38° 57'	Herskovitz (1977)	284e
J10	Serra de Guaramiranga, CE	04° 14'	38° 56'	Herskovitz (1977)	284e
J11	Mulungu, CE	04° 18'	39° 00'	Herskovitz (1977)	284e
J12	Batunite, CE	04° 20'	38° 53'	Herskovitz (1977)	284e
J13	Chapada do Araripe, CE	07° 20'	40° 00'	Herskovitz (1977)	285a
J14	Crato, CE	07° 14'	39° 23'	Herskovitz (1977)	285b
J15	Iguatu, CE	06° 22'	39° 18'	Herskovitz (1977)	286
J16	Mamanguape, PB	06° 50'	35° 07'	Herskovitz (1977)	287a
J17	Nossa Senhora da Penha, PB	07° 10'	34° 48'	Herskovitz (1977)	287b
J18	Coremas, PB	07° 01'	37° 58'	Herskovitz (1977)	287c
J19	Tapera, PE	08° 24'	38° 05'	Herskovitz (1977)	288a
J20	Triunfo, PE	07° 50'	38° 07'	Herskovitz (1977)	288b
J21	São Lourenço, PE	08° 00'	35° 03'	Herskovitz (1977)	289a
J22	Dois Irmãos, Recife, PE	08° 03'	34° 54'	Herskovitz (1977)	289b
J23	Quebrangulo, AL	09° 20'	36° 29'	Herskovitz (1977)	290
J24	São Miguel, AL	09° 47'	36° 05'	Herskovitz (1977)	290

C. jacchus (continuação)

J25	Maceió, AL	09° 40'	35° 43'	Hershkovitz (1977)	290
J26	Mangabeiras, AL	09° 57'	36° 08'	Hershkovitz (1977)	291
J27	Santa Rita de Cássia (atualmente Ibipetuba), BA	11° 00'	44° 32'	Hershkovitz (1977)	292a
J28	Santo Amaro, BA (considerado híbrido por P. Hershkovitz)	12° 32'	38° 43'	Hershkovitz (1977)	293b
J29	Salvador, BA	12° 59'	38° 31'	Hershkovitz (1977)	294
J30	Ilha Madre de Deus, BA	12° 44'	38° 37'	Hershkovitz (1977)	294
J31	Curupeba, Recôncavo, BA	12° 43'	38° 36'	Hershkovitz (1977)	294
J32	Ilha de Itaparica, BA	13° 00'	38° 42'	Hershkovitz (1977)	295
J33	Valencia, PI	06° 24'	41° 45'	Kinzey (1982)	168
J34	Água Azul, Vicência, PE	07° 40'	35° 20'	Kinzey (1982)	187
J35	Vitória de Santo Antão, PE	08° 07'	35° 18'	Kinzey (1982)	189
J36	Água Preta, PE	08° 42'	35° 31'	Kinzey (1982)	190
J37	Juá, CE	03° 52'	39° 53'	Vivo (1991)	5
J38	Arajara, CE	07° 20'	39° 23'	Vivo (1991)	8
J39	Sítio Vertentes, Caruaru, PE	08° 17'	35° 54'	Vivo (1991)	14
J40	Ibipetuba, BA (considerado híbrido por M. de Vivo)	11° 00'	44° 32'	Vivo (1991)	18
J41	Estação Ecológica de Tapacurá, PE	07° 58'	35° 10'	Scanlon <i>et al.</i> (1988)	---
J42	Nisia Floresta, RN	06° 05'	35° 12'	Santee e Arruda (1994)	---
J43	Parque Nacional de Sete Cidades, PI	04° 05'	41° 30'	Digby <i>et al.</i> (1996)	---
J44	Cristinápolis, SE	11° 30'	37° 45'	M. Nacional, 5 exemplares	---
J45	Brejo Grande, SE	10° 25'	36° 27'	M. Nacional, 1 exemplar	---
J46	Mata de Capatuba, Sapé, PB	07° 03'	35° 10'	J. Vieliard (com. pess.)	---
J47	Ao redor de Alagoinhas, BA	12° 10'	38° 21'	Alonso <i>et al.</i> (1987)	---
J48	Timon, MA (margem esquerda do Rio Parnaíba)	05° 07'	42° 50'	J. S. Silva Jr. (com. pess.)	---
J49	União, PI (margem direita do Rio Parnaíba)	04° 35'	42° 52'	J. S. Silva Jr. (com. pess.)	---
J50	Tutóia, MA	02° 46'	42° 18'	J. S. Silva Jr. (com. pess.)	---

e) *Callithrix kuhli*

Código	Localidade	Latitude S	Longitude W	Fonte	Nº origem
K1	Rio do Braço (várias fazendas), Ilhéus, BA	14° 39'	39° 16'	M. Nacional, 30 exemp.	---
K2	Ribeirão da Fortuna, Buerarema, Ilhéus, BA	14° 57'	39° 19'	M. Nacional, 1 exemp.	---
K3	Urucutuca, Aritaguá, Ilhéus, BA	14° 39'	39° 03'	M. Nacional, 3 exemp.	---
K4	Fazenda Pirataquissé, Ilhéus, BA	14° 50'	39° 05'	M. Nacional, 17 exemp.	---
K5	Japu, Repartimento, Ilhéus, BA	14° 55'	39° 12'	M. Nacional, 1 exemp.	---
K6	Sambaituba, Aritaguá, Ilhéus, BA	14° 43'	39° 06'	M. Nacional, 13 exemp.	---
K7	Banco da Vitória, Ilhéus, BA	14° 48'	39° 06'	M. Nacional, 8 exemp.	---
K8	Pontal, Repartimento, Ilhéus, BA	14° 50'	39° 01'	M. Nacional, 3 exemp.	---
K9	Vizinhança de Nazaré, BA	12° 59'	39° 00'	Oliver e Santos (1991)	24
K10	Vizinhança de Valença, BA	13° 18'	39° 01'	Oliver e Santos (1991)	36
K11	Vizinhança de Itabuna, BA	14° 50'	39° 17'	Oliver e Santos (1991)	60
K12	7 km sul de Ilhéus, BA	14° 51'	39° 02'	Oliver e Santos (1991)	61
K13	Estação Experimental Lemos Maia, BA	15° 15'	39° 05'	Oliver e Santos (1991)	67
K14	Fazenda Cristal, Jacinto e Jordânia, MG	16° 01'	40° 12'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	40
K15	Fazenda Morro Grande, Salto da Divisa, MG	15° 52'	40° 05'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	43b
K16	Fazenda Unacau, Una, BA	15° 08'	39° 17'	Lima (1990)	36
K17	Faz. Boa Vista, Belmonte, BA (direita do R. Jequitinhonha)	16° 03'	39° 17'	Lima (1990)	80
K18	Entre Camacã e Mascote, BA	15° 32'	39° 20'	observação pessoal	---

f) *Callithrix penicillata*

Código	Localidade	Latitude S	Longitude W	Fonte	Nº origem
P1	Canabrava, Rio Tocantins, TO	09° 14'	48° 12'	Hershkovitz (1977)	275a
P2	Palma, TO	12° 33'	47° 42'	Hershkovitz (1977)	275b
P3	Pilar, GO	14° 41'	49° 27'	Hershkovitz (1977)	276a
P4	Veadeiros, Rio Corumbá, GO	14° 07'	47° 31'	Hershkovitz (1977)	276c
P5	Rio Uruhu (Uru), GO	15° 27'	49° 44'	Hershkovitz (1977)	277a
P6	Rio das Almas, Jaraguá, GO	15° 45'	49° 20'	Hershkovitz (1977)	277b
P7	Planaltina, GO	15° 37'	47° 40'	Hershkovitz (1977)	277c
P8	Aragarças, Rio Araguaia, GO	15° 55'	52° 15'	Hershkovitz (1977)	278a
P9	Anápolis, GO	16° 20'	48° 58'	Hershkovitz (1977)	278b
P10	Inhumas, GO	16° 22'	49° 30'	Hershkovitz (1977)	279
P11	Goiânia, GO	16° 23'	49° 19'	Hershkovitz (1977)	280
P12	Ponte do Paranaíba, Itumbiara, GO	18° 25'	49° 13'	Hershkovitz (1977)	281a
P13	Catalão, Rio Jordão, GO	18° 10'	47° 57'	Hershkovitz (1977)	281b
P14	Lamarão, alto Rio Itapicuru, BA	10° 46'	40° 21'	Hershkovitz (1977)	292d
P15	Macaco Seco, BA	12° 59'	41° 07'	Hershkovitz (1977)	296
P16	Fazenda da Serra, Malhada, BA	14° 18'	43° 47'	Kinzey (1982)	296
P17	Mundo Novo, Rio Pardo, BA	15° 16'	40° 58'	Hershkovitz (1977)	298
P18	Rio Jordão, MG	18° 26'	48° 06'	Hershkovitz (1977)	308a
P19	Araguari, MG	18° 38'	48° 11'	Hershkovitz (1977)	308b
P20	Verissimo, MG	19° 42'	48° 18'	Hershkovitz (1977)	309a
P21	Água Suja, Romaria, MG	18° 53'	47° 38'	Hershkovitz (1977)	309b
P22	Uberaba, MG	19° 45'	47° 55'	Hershkovitz (1977)	309c
P23	São João do Glória, MG	20° 38'	46° 30'	Hershkovitz (1977)	309d
P24	Rio São Francisco, Januária, MG	15° 30'	44° 21'	Hershkovitz (1977)	310

C. penicillata (continuação)

P25	Pirapora, MG	17° 21'	44° 56'	Hershkovitz (1977)	311
P26	Lassance, MG	17° 54'	44° 34'	Hershkovitz (1977)	312a
P27	Buenópolis, MG	17° 54'	44° 11'	Hershkovitz (1977)	312a
P28	Curvelo, MG	18° 45'	44° 25'	Hershkovitz (1977)	312b
P29	Barra do Paraopeba, MG	18° 50'	45° 11'	Hershkovitz (1977)	312c
P30	Rio das Velhas, Lagoa Santa, MG	19° 40'	43° 58'	Hershkovitz (1977)	313
P31	Serra do Itaíta, MG (desconsiderada - ver texto)	22° 33'	44° 38'	Hershkovitz (1977)	318c
P31	Rio Jucuruçu, BA (desconsiderada - ver texto)	17° 21'	39° 13'	Hershkovitz (1977)	307a
P33	Riachão dos Neves, BA	11° 48'	44° 44'	Kinzey (1982)	4
P34	Barreiras, BA	12° 08'	45° 00'	Kinzey (1982)	5
P35	Bom Jesus da Lapa, Rio São Francisco, BA	13° 15'	43° 25'	Kinzey (1982)	12
P36	João Pinheiro, MG	17° 45'	46° 10'	Kinzey (1982)	46
P37	Pompéia, MG	19° 12'	44° 59'	Kinzey (1982)	60
P38	Porto do Rio Paraná, MG	19° 59'	47° 48'	Kinzey (1982)	100
P39	Rio Grande, MG	20° 07'	51° 04'	Kinzey (1982)	101
P40	Rio Grande, Barretos, MG	20° 33'	48° 33'	Kinzey (1982)	104
P41	Porto Nacional, Rio Tocantins, TO	10° 42'	48° 25'	Kinzey (1982)	149a
P42	Nerópolis, GO	16° 25'	49° 14'	Kinzey (1982)	160a
P43	Trinidade, GO	16° 40'	49° 30'	Kinzey (1982)	161a
P44	Caldas Novas, GO	17° 45'	48° 38'	Kinzey (1982)	163
P45	Humberto de Campos, (Antiga Miritiba), MA	02° 27'	43° 28'	Vivo (1991)	1
P46	Bela Vista, TO	09° 50'	48° 44'	Vivo (1991)	2
P47	Hidrolândia, GO	16° 58'	49° 13'	Vivo (1991)	12
P48	Brasília, DF	15° 48'	47° 53'	Vivo (1991)	6
P49	Senhor do Bonfim, BA	10° 28'	40° 11'	Vivo (1991)	19
P50	São Gonçalo, BA	12° 27'	38° 57'	Vivo (1991)	20

C. penicillata (continuação)

P51	Cachoeira do Rio Uruçuia, Buritis, MG	15° 37'	46° 26'	Vivo (1991)	27
P52	Riacho da Cruz, MG	15° 21'	44° 14'	Vivo (1991)	28
P53	Tomás Gonzaga, MG	18° 27'	44° 19'	Vivo (1991)	32
P54	Morro do Garça, MG	18° 33'	44° 36'	Vivo (1991)	33
P55	Lagoa Formosa, Cabeceiras, MG	18° 46'	46° 24'	Vivo (1991)	38
P56	Barretos, SP	20° 23'	48° 33'	Vivo (1991)	43
P57	Pedregulho, SP	20° 16'	47° 29'	Vivo (1991)	44
P58	Fazenda Irmãos Atachi, Buriti, Berilo, MG	16° 51'	42° 38'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	10
P59	Cristália, MG	16° 49'	42° 41'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	11
P60	Córrego Contendas, Cristália, MG	16° 45'	42° 52'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	12a
P61	Barra do Itacambiricú, Cristália, MG	16° 45'	42° 42'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	13
P62	Fazenda Giro, Grão Mogol, MG	16° 34'	43° 02'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	15
P63	Porto Mandacarú, Virgem da Lapa, MG	16° 42'	42° 13'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	16
P64	Fazenda Paiol, Virgem da Lapa, MG	16° 50'	42° 13'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	17a
P65	Fazenda Santana, Itinga, MG	16° 40'	41° 59'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	19b
P66	Fazenda Estância Betânia, Almenara, MG	16° 01'	40° 51'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	38
P67	Pque Est. Rio Doce, MG (provavelmente introduzido)	19° 30'	42° 33'	Stallings e Robinson	---
P68	Parque Estadual de Ibitipoca, MG	21° 42'	43° 53'	Hirsch <i>et al.</i> (1994)	---
P69	Parque Nacional da Serra do Cipó, MG	19° 22'	43° 34'	Passamani (1996)	---
P70	A noroeste de Feira de Santana, BA	11° 55'	39° 25'	Alonso <i>et al.</i> (1987)	---
P71	Fazenda Boa Vista, Palmas de Monte Alto, BA	14° 17'	43° 20'	M. Goeldi, 2 exemplares	---
P72	Felixlândia, MG	18° 45'	44° 53'	M. Goeldi, 2 exemplares	---
P73	Fazenda Taquari, Uruaçu, GO	14° 30'	49° 10'	M. Goeldi, 2 exemplares	---
P74	Belo Horizonte, MG	19° 49'	43° 57'	observação pessoal	---
P75	Paulo Afonso, BA	09° 22'	38° 15'	I.B.Santos (com. pess.)	---

C. penicillata (continuação)

P76	Jeremoabo, BA	10° 04'	38° 18'	I. B. Santos (com. pess.)	---
P77	Estação Ecológica de Jataí, SP	21° 35'	47° 52'	Olmos e Martuscelli (1995)	---
P78	90 km a nordeste de Juazeiro, BA	09° 00'	40° 00'	M. Da Ré (com. pess.)	---

g) Híbridos (Ca: *C. aurita*, Cf: *C. flaviceps*, Cg: *C. geoffroyi*, Cj: *C. jacchus*, Ck: *C. kuhli*, Cp: *C. penicillata*)

Código	Híbrido	Localidade	Latitude S	Longitude W	Fonte	Nº origem
AF1	Ca x Cf	Alto da Torre, Carangola, MG (Fazenda Sta Rita)	20° 46'	42° 02'	Cosenza (1993); Mendes (1993)	---
AF2	Ca x Cf	Sítio Cór. da Mata, Carangola, MG (V. Papagaio)	20° 40'	42° 02'	Cosenza (1993); Mendes (1993)	---
AF3	Ca x Cf	Fazenda Laranjeira, Ipanema, MG	19° 29'	41° 48'	Mendes (1993)	---
AF4	Ca x Cf	Cachoeira do Vazito, Carangola, MG	20° 47'	41° 58'	Cosenza (1993)	---
FG1	Cf x Cg	Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, ES	19° 57'	40° 32'	Mendes (1993)	---
FG2	Cf x Cg	Sítio Irmãos Medane, Santa Teresa, ES	19° 56'	40° 34'	Mendes (1993)	---
FG3	Cf x Cg	Domingos Martins, ES	20° 22'	40° 40'	Mendes (1993)	---
JP1	Cj x Cp	Vizinhança de Tabaas, BA	12° 30'	39° 43'	Oliver e Santos (1991)	13
JP2	Cj x Cp	Santo Amaro, BA	12° 32'	38° 43'	Herskovitz (1977)	293b
JP3	Cj x Cp	Ibipetuba, antiga Santa Rita de Cássia, BA	11° 00'	44° 32'	Vivo (1991)	---
JP4	Cj x Cp	Em torno de Feira de Santana, BA	12° 15'	38° 57'	Alonso <i>et al.</i> (1987)	---
JP5	Cj x Cp	Quatro quilômetros a norte de Ipirá, BA	12° 08'	39° 43'	Alonso <i>et al.</i> (1987)	---
PG1	Cp x Cg	Parque Estadual Rio Doce, Cel. Fabriciano, MG	19° 30'	42° 33'	Hirsch (1995)	---
PG2	Cp x Cg	Córrego do Machado, Antonio Dias, MG	19° 39'	42° 52'	Passamani <i>et al.</i> (1997)	---
PG3	Cp x Cg	Estação Pesq. e Desenvol. Ambiental de Peti - MG	19° 54'	42° 32'	Rylands e Costa (1988)	---
PK1	Cp x Ck	Almenara, MG	16° 11'	40° 46'	Rylands <i>et al.</i> (1988)	37

fim