

Sobre os macacos e outros primatas



Carlos Alberto Machado da Rocha

Professor Titular do Instituto Federal de Educação,
Ciência e Tecnologia do Pará – Belém, Pará, Brasil

Autor para correspondência – carlos.rocha@ifpa.edu.br

Palavras-chave: primatas, Anthroidea,
catarrinos, platirrinos, sistemática filogenética

O uso do termo “macacos” é bastante diversificado na linguagem popular e até mesmo na biologia percebe-se alguma dificuldade, particularmente junto aos iniciantes, em delimitar o grupo em relação ao restante dos primatas. Neste artigo são abordados alguns conceitos importantes, além de aspectos da diversidade, **filogenia** e classificação dentro da ordem Primata, com o intuito de ampliar a sua divulgação, contribuindo para o melhor entendimento de “o que são” e “quem são” os macacos de acordo com a biologia.

Macacos do Velho Mundo

- são os nativos da África e Ásia, embora exista um pequeno grupo (os macacos de Gibraltar), que vive na Europa. Constituem a família Cercopithecidae dentro da ordem Primata.

Clado - é um grupo de organismos que inclui um ancestral comum e todos os descendentes (vivos e extintos) desse ancestral.

“Os **macacos do Velho Mundo**, Cercopitecídeos, são realmente um **clado**, um grupo que inclui todos os descendentes de um ancestral comum. Mas os “macacos” como um todo não o são, pois incluem os **macacos do Novo Mundo**, ou Platirrinos. Os macacos do Velho Mundo são primos mais próximos dos Grandes Primatas, com quem estão unidos sob a classificação Catarrinos, do que dos macacos do Novo Mundo. Todos os Grandes Primatas e macacos, juntos, constituem um clado natural, a subordem Anthroipoidea. “Macacos” é um agrupamento artificial (tecnicamente, “**parafilético**”) porque inclui todos os platirrinos e alguns dos catarrinos, mas exclui uma parcela desses últimos, aquela formada pelos Grandes Primatas.”

Richard Dawkins, A Grande História da Evolução, 2009, p. 176.

Primatas constituem uma das mais famosas ordens de mamíferos. Entre as características do grupo, exclusivas ou não, destacam-se: cinco dígitos funcionais tanto nos membros anteriores (superiores) quanto nos posteriores (inferiores); as garras modificadas em unhas achatadas; o ligamento no ombro que permite amplos movimentos nas várias direções, além de um ligamento no cotovelo possibilitando a rotação dos membros anteriores; redução no número de dentes, quando comparados aos mamíferos basais; redução do focinho e dos aparatos olfativos; olhos complexos, com grande acuidade visual e percepção de cores; cérebro grande em relação ao tamanho do corpo; tipicamente apenas um filhote por gravidez; desenvolvimento de mecanismos de cuidados com a prole; somente duas glândulas mamárias e tendência de manutenção ereta do tronco, o que leva ao **bipedalismo** facultativo (Pough et al., 2008).

Há importantes controvérsias na classificação dentro da ordem dos primatas. Uma das propostas clássicas divide a ordem em

duas subordens: os **Prossímios** (Prosimii) correspondem a uma subordem de primatas caracterizados por seus focinhos proeminentes e longas caudas, além de, nas espécies mais basais, uma tendência à disposição lateral dos olhos. Na maioria das formas são noturnos, com alimentação insetívora ou frugívora/carnívora; os **Antropoides** (Anthroipoidea) seriam, então, os membros da outra subordem, com lobos olfatórios pequenos, ossos frontais fundidos, sínfise mandibular fundida, aumento dos molares inferiores, dieta **folívora** ou **frugívora** e hábitos diurnos.

Os antropoides ainda podem ser divididos entre os Platirrinos (**Platyrrhini**, do Grego *platy* = amplo) – os macacos do Novo Mundo com um nariz amplo, três pré-molares de cada lado da mandíbula e cauda muitas vezes **preênsil**, e os Catarrinos (**Catarrhini**, do Grego *cata* = voltado para baixo), com nariz estreito (Figura 1) e dois pré-molares de cada lado da mandíbula, que compreendem os macacos do Velho Mundo e os símios (incluindo os humanos).

Filogenia - é a relação histórica, resultante da evolução, entre grupos de seres vivos, geralmente representada em forma de uma árvore.

Macacos do Novo Mundo - são os nativos do continente americano, compreendendo cinco famílias de primatas encontradas nas regiões tropicais do México, América Central e do Sul.

Parafilético - é aquele grupo que inclui a espécie ancestral comum (conhecida ou hipotética) às espécies do grupo e apenas parte dos seus descendentes.

Dieta folívora - caracteriza-se pela alimentação à base de folhas.

Dieta frugívora - é aquela baseada na ingestão de frutos.

Preênsil - é o tipo de cauda que pode agarrar ou prender-se especialmente por envolvimento.

Bipedalismo - é a capacidade que alguns animais têm de andar sobre as duas patas posteriores.

macaco-prego



macaco-japonês



Nos catarrinos, a cauda é geralmente curta ou ausente e as caudas préênses nunca evoluíram. O grupo divide-se em dois clados: **Cercopithecoidea** (Grego *cercos* = cauda) – os macacos do Velho Mundo e **Hominoidea** (Latim *homini* = homem), que inclui orangotangos, gorilas, chimpanzés, bonobos, gibão e humanos.

Em diferentes áreas do conhecimento, há situações em que o uso de termos populares, sem o rigor científico, favorece o surgimento e difusão de significados diversos, eventualmente incluindo erros. A conceituação de palavras não depende apenas da etimologia, mas, também, de componentes culturais, sociológicos e temporais. A tradução a partir de outro idioma também influencia na nomenclatura popular. Em se tratando do nome de um ser vivo ou de um grupo de seres vivos, observa-se que o nome popular em uma região pode não ser o mesmo em outra.

“Macacos”, quando utilizado em linguagem figurada para descrever seres humanos, pode referir-se àqueles que fazem imitações ou que são espertos, astutos ou inquietos; pode também assumir significados depreciativos como malandros, espertalhões ou maliciosos. Por outro lado, ao ser usado como subs-

tantivo geralmente refere-se aos animais mamíferos do grupo dos primatas. Entretanto, nem todos os primatas são macacos; também não é apropriado considerar que os primatas simplesmente incluem macacos e humanos. Assim, são numerosas as possibilidades de uso de “macacos”, mesmo sem que se analise aqui o uso racista do termo, porque estaria além da abrangência deste artigo.

Embora muitas vezes os termos **macacos** e **símios** sejam empregados como sinônimos por conta de numerosas similaridades, existem diversas razões para que sejam tratados como grupos distintos de primatas. Os símios são em média maiores que os macacos (por isso, “grandes primatas”), não possuem cauda e incluem dois grupos de primatas: humanos e não humanos (chimpanzés, bonobos, gorilas, orangotangos e gibões). Para que se tenha uma ideia, além do bom nível de cognição e alguns comportamentos parecidos, marcadores morfológicos, enzimáticos e genéticos já produzem dados significativos indicando que os símios não humanos são filogeneticamente mais próximos dos humanos, com quem estão unidos formando o clado Hominoidea, do que de macacos do Novo ou Velho Mundo.

Figura 1.

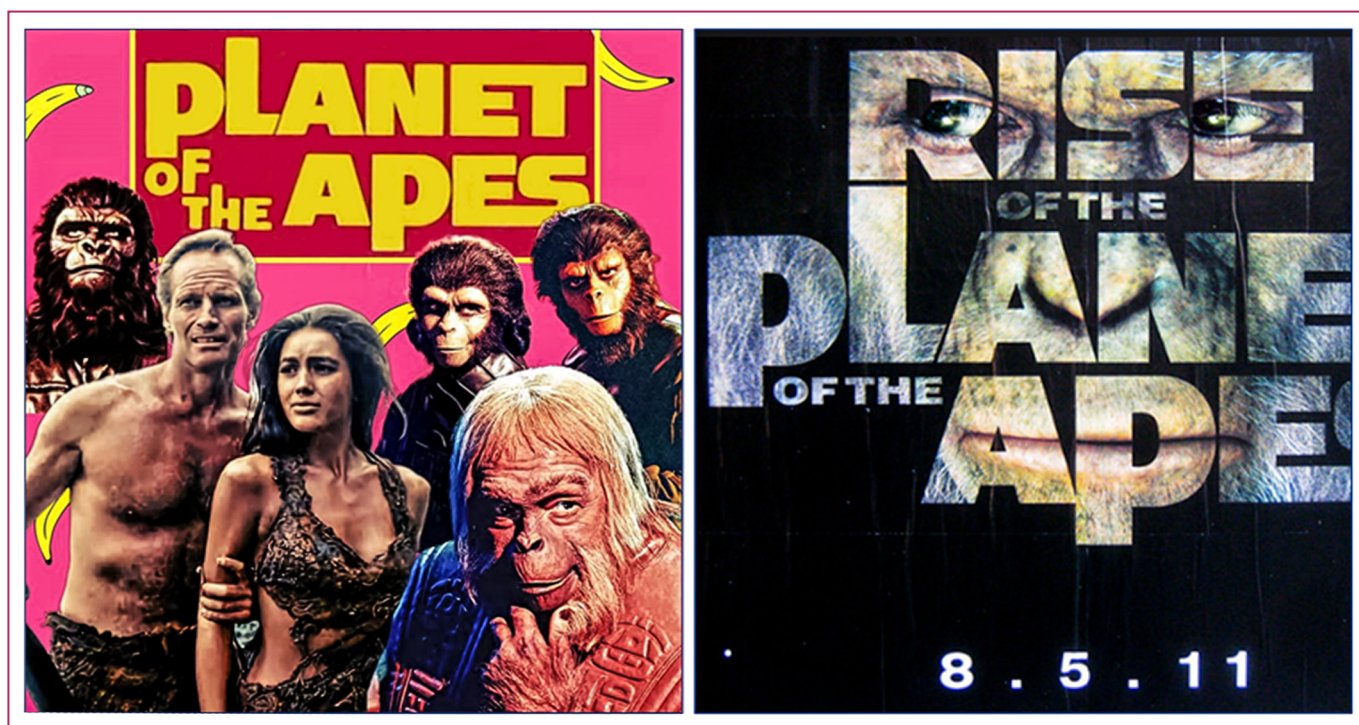
Representante de platirrinos à esquerda e de catarrinos à direita. Fonte: Autoria própria utilizando fotos de uso livre (*creative commons*).

Essas diferenças e semelhanças são simplificadas e mais facilmente compreendidas no idioma inglês, em que se utiliza o termo **apes** para se referir coletivamente aos símios e, em muitos casos, apenas aos símios não humanos, e **monkeys** para os macacos do Velho Mundo e macacos do Novo Mundo. Segundo o Dr. Pedro Pereira Rizzato, professor da Universidade de São Paulo – USP (2023): “Isso é interessante porque, se formos reparar, a famosa franquia de filmes que nós conhecemos no Brasil como Planeta dos Macacos é chamada originalmente de **Planet of the Apes**, usando o termo em inglês referente aos gibões, orangotangos, gorilas, chimpanzés e bonobos” (Figura 2).

A título de ilustração, vejamos alguns exemplos de personagens do primeiro filme (1968): Dr. Zaius, o orangotango que desempenhava papel duplo na sociedade dos símios, como Ministro da Ciência e De-

fensor Chefe da fé e General Urko, o gorila Chefe da Segurança, que planejava eliminar os humanos. Destacam-se ainda três chimpanzés: Galen, um veterinário, (assistente do Dr. Zaius), que permite a fuga dos humanos, Cornélius e Zira, dois cientistas que fazem amizade com o humano Taylor (astronauta americano que chegou ao “Planeta” com a queda de sua nave no ano de 3978).

Para os leitores mais jovens a ilustração deve ter maior êxito com o uso de uma produção mais recente. Em “Planeta dos Macacos: A Origem” (*Rise of the Planet of the Apes*), de 2011, o principal personagem símio é o chimpanzé César (Figura 2). Outros destaques são: Rocket (chimpanzé), Koba (bonobo), Buck (gorila) e Maurice (orangotango). Em ambos os filmes não há cenas evidenciando macacos do Novo Mundo e nem do Velho Mundo.



Sobre a filogenia dos primatas

Em biologia, a **sistemática** estuda a biodiversidade com o objetivo de organizar, compreender e classificar os seres vivos. Desde a

antiguidade, diferentes sistemas de classificação de seres vivos vêm sendo organizados e propostos. Atualmente, sistemática é o ramo da **biologia evolutiva** que tem o objetivo de recuperar as relações genealógicas subjacentes à diversidade orgânica. No contexto evolutivo, sistemática biológica é uma ciên-

Figura 2.

Imagens de divulgação dos filmes de 1968 e 2011 da franquia *Planet of the Apes*. Fonte: Autoria própria utilizando fotos de uso livre (*creative commons*).

cia histórica, comparativa e inferencial que, baseada nos conceitos de ancestralidade comum e descendência com modificação, procura estabelecer relações evolutivas entre os grupos de organismos que conhecemos.

A representação da diversidade biológica por meio de uma árvore surgiu com Charles Darwin, no livro “A origem das espécies”. Por sinal, a única figura nesse livro apresenta inter-relações entre espécies, representando as especiações como eventos de ramificação. Ernst Haeckel, criador do termo “filogenia”, foi outro pioneiro na construção de **árvores filogenéticas**, baseadas na comparação de similaridades compartilhadas pelos seres vivos.

O método de reconstrução de árvores evolutivas foi criado por Willi Hennig em sua obra magna *Phylogenetic Systematics* (1950), ampliada e traduzida para o inglês em 1966. Entre os termos indispensáveis ao entendimento da **sistemática filogenética**, destacam-se os adjetivos “monofiléticos” e “parafiléticos”. **Monofiléticos** são os grupos naturais de seres vivos formados pela reunião de todos os descendentes de um ancestral comum, este incluso. Grupos monofiléticos são também denominados **clados**. Por outro lado, são chamados **parafiléticos** os grupos de seres vivos que contêm o ancestral comum mais recente, mas nem todos os seus descendentes.

A filogenética de Hennig visa à criação de um sistema classificatório que reflita caminhos da evolução, de modo que apenas grupos monofiléticos sejam considerados naturais. Alguns outros termos que se sobressaem nas análises filogenéticas são: **apomorfia**, que se refere a um caráter (característica) de um grupo de seres vivos que difere de seu estado ancestral, ou seja, refere-se a um estado derivado do caráter; **plesiomorfia**, que se refere a um caráter de um grupo de seres vivos que permanece no estado herdado do ancestral, ou seja, refere-se ao estado ancestral do caráter.

Ao ser analisada a proposta clássica de divisão dos primatas em duas subordens, Prossímios e Antropoides, logo surgem inconsis-

tências. Embora os Antropoides constituam um clado, por conta de sua **monofilia**, o mesmo não ocorre com os Prossímios. Neste grupo de mamíferos basais costumam ser incluídos os Lemuriformes (lêmures), Chiromyiformes (aie-aie), Lorisiformes (Lóris e Gálagos) e Tarsiiformes (társios). Entretanto, essas quatro infraordens não apresentam nenhuma característica apomórfica que justifique o seu agrupamento e os estudos têm acumulado informações significativas que indicam maior proximidade filogenética dos társios com os macacos e símios, de modo que esse agrupamento para constituir os Prossímios é, atualmente, considerado um caso de **parafilia**.

Importante também notar que em outro modelo de classificação, aquele que divide os primatas em **estrepisirinos** (com nariz úmido e nu ligado ao lábio superior que por sua vez se encontra fundido à gengiva, o que limita a variedade de expressões faciais) e **haplorrinos** (com nariz seco e peludo não ligado ao lábio superior, permitindo movimentos e expressões faciais mais flexíveis), os társios são reunidos aos antropoides como haplorrinos, sendo considerados evolutivamente separados dos restantes antigos prossímios, que são mantidos como estrepisirinos.

A melhor proposta taxonômica, portanto, parece ser aquela que organiza os primatas em três subordens: Prosimii, Tarsiiformes e Anthropeidea. Uma visão geral da filogenia dos primatas é apresentada na Figura 3, podendo-se observar que Tarsiiformes e Anthropeidea são mais proximamente relacionados, enquanto Prosimii aparece mais externamente.

A filogenia ilustrada na Figura 3 torna evidente também que reunir os macacos do Novo Mundo (Infraordem Platyrrhini) e os macacos do Velho Mundo (superfamília Cercopithecoidea) no que seria o clado “Macacos” representa mais um caso de parafilia. Ocorre que esse agrupamento somente alcança êxito em formar um clado natural se também incluir os Grandes Primatas (superfamília Hominoidea), formando a subordem Anthropeidea.

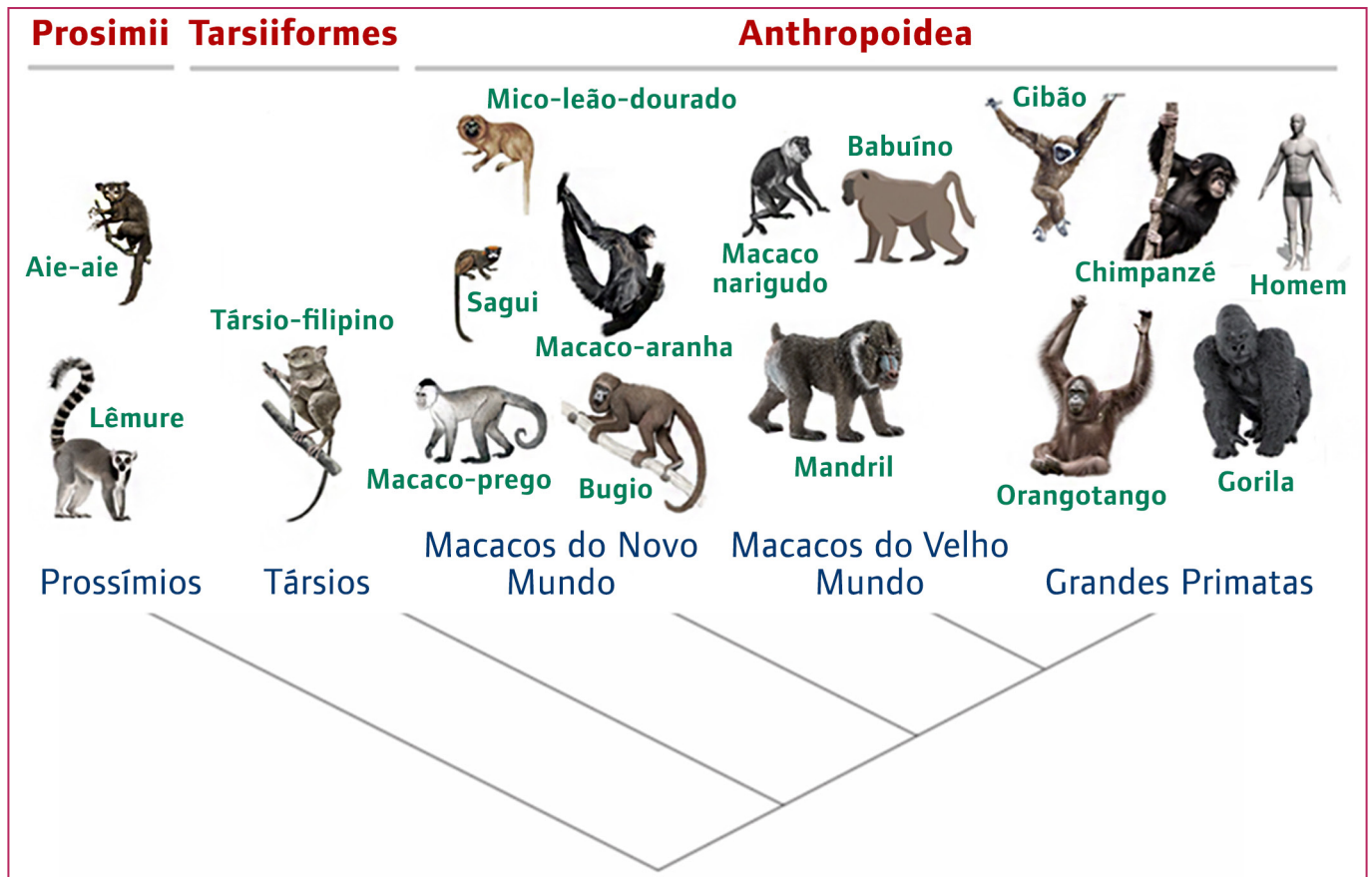


Figura 3. Visão geral da filogenia dos primatas, apresentando as três subordens: Prosimii, Tarsiiformes e Anthropoidea. Fonte: Autoria própria utilizando fotos de uso livre (*creative commons*).

A superfamília Hominoidea inclui duas famílias: Hylobatidae (gibões) e Hominidae. Apesar de antigas controvérsias, um modelo interessante foi proposto por Ernst Mayr em 2002, no qual a família Hominidae é dividida em duas subfamílias: Ponginae, que inclui os orangotangos (gênero *Pongo*) e Hominiinae, que inclui os gorilas (gênero *Gorilla*), os chimpanzés e bonobos (gênero *Pan*) e os humanos.

Os macacos do Velho Mundo

Os primatas conhecidos como macacos do Velho Mundo constituem um grupo monofilético: Cercopithecoidea, uma única família dentro da superfamília Cercopithecoidea, no clado Catarrhini. São macacos nativos da África e Ásia, habitando diversos ambientes, desde savanas até florestas tropicais, terrenos montanhosos e áreas semiáridas. Incluem atualmente duas subfamílias: **Colobinae** e **Cercopithecinae**.

Os colobíneos são encontrados na África e Ásia, incluindo os colobos, os lãngures, os macacos-narigudos e os macacos-dourados. Esses macacos são principalmente arborícolas, com uma grande cauda e membros peitorais maiores que os pélvicos. A alimentação é predominantemente folívora, apresentando molares mais afiados e com cúspides mais altas, além de um estômago complexo destinado à fermentação de fibras vegetais.

Na subfamília Colobinae estão os únicos primatas em que existe um estômago complexo, com três ou quatro câmaras, em que um microbioma digere as paredes celulares de vegetais, antes que o alimento siga para a câmara do estômago rica em lisozima. Encontra-se aqui um excelente exemplo de **evolução convergente** com os ruminantes, tanto nas adaptações morfofisiológicas do estômago quanto na sequência de aminoácidos de suas lisozimas.

Os cercopitecíneos são quase exclusivamente africanos, incluindo os babuínos, os mandris e o macaco verde africano, embora

o gênero *Macaca* ocorra na Ásia (macaco rhesus) e na Europa (macaco-de-Gibraltar). Macacos cercopitecíneos vivem em grupos, são diurnos e principalmente terrestres, o que é comprovado por sua cauda curta e pela proporção equivalente entre os membros peitorais e pélvicos. A maioria das espécies é onívora, ocupando variados tipos de terreno e clima, desde florestas tropicais, savanas, áreas rochosas ou até montanhas frias.

Diversos estudos por meio de sequências parciais de genes nucleares e mitocondriais indicam que lãngures e macacos narigudos formam um clado, tendo os colobos como grupo irmão, dentro da subfamília Colobinae. Indicam ainda que, na subfamília Cercopithecinae, mandris e babuínos são os macacos mais proximamente relacionados, com o gênero *Macaca* como grupo irmão e, mais externamente, o macaco verde africano (Figura 4).

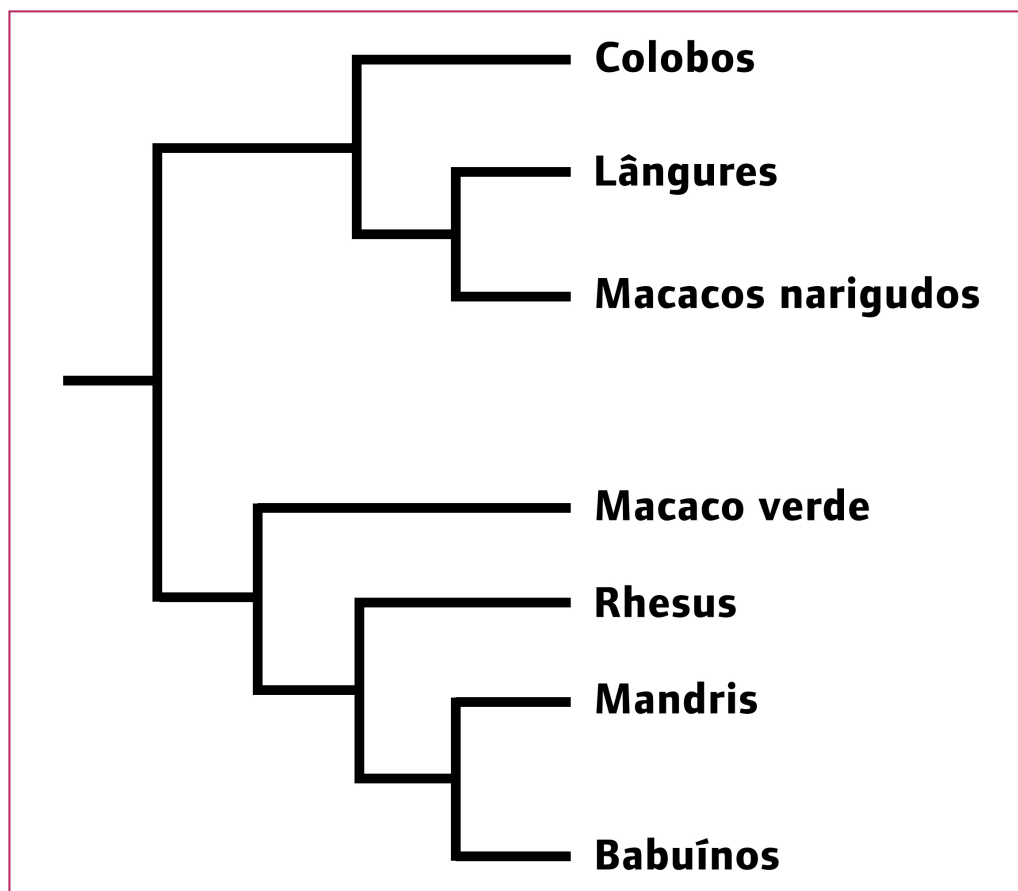


Figura 4. Resumo da filogenia de macacos do Velho Mundo.

Os babuínos incluem cinco espécies do gênero *Papio*, que habitam savanas, áreas semidesérticas e rochosas. Os mandris (*Mandrillus sphinx*) são os macacos de maior porte e estão entre os mais coloridos, habitam florestas tropicais, podendo ocasionalmente ser vistos em zonas de savana. Estes se assemelham aos babuínos, mas são maiores, com a cauda bem mais reduzida e formam bandos de até várias centenas de indivíduos (Figura 5).

Macaca mulata é a denominação científica do macaco rhesus (ou reso), a espécie de primata não humano mais bem estudada e utilizada em pesquisas médicas em todo o mundo. O nome rhesus tornou-se mais popular por conta da descoberta do fator Rh (as duas primeiras letras de rhesus), de seus glóbulos vermelhos, que permite a detecção dos tipos sanguíneos Rh positivo e Rh negativo em humanos. Historicamente, tem contribuído

macaco-narigudo**macaco rhesus****babuíno****mandril**

de maneira significativa para a saúde humana como no desenvolvimento de vacinas contra raiva e poliomielite e de drogas contra HIV/AIDS. No Brasil, a Fiocruz emprega o rhesus

como modelo experimental para o desenvolvimento de vacinas contra leishmaniose e estudos de vírus vacinal de febre amarela, entre outros.

Figura 5.

Representantes da fauna de macacos do Velho Mundo.

Fonte: Autoria própria utilizando fotos de uso livre (*creative commons*).

Os macacos do Novo Mundo

Os primatas conhecidos como macacos do Novo Mundo constituem um grupo monofilético: Ceboidea, a única superfamília no clado Platyrrhini. Ocorrem ao longo das Américas do Sul e Central, além do México. Os macacos platinos formam um grupo diversificado de primatas arbóreos de pequeno a médio porte, que podem ser encontrados em uma ampla variedade de habitats, preferencialmente florestais.

Do ponto de vista ecológico, os platinos destacam-se como dispersores de sementes da maior importância. Na realidade, eles são apontados como os principais dispersores de sementes em florestas tropicais devido ao seu grande volume corporal e enorme deslocamento que realizam. Ao ingerir os frutos, esses macacos carregam sementes dentro de seu intestino, as quais vão sendo defecadas em diferentes locais, à medida que se deslocam pelas árvores na floresta. Dessa forma aumentam as chances de que as sementes caiam em solo com água e nutrientes necessários para o desenvolvimento das novas plantas.

Estima-se que a divergência entre os clados Platyrrhini e Catarrhini tenha ocorrido há cerca de 40 milhões de anos. Naquele período, a distância entre África e América do Sul era menor, as correntes oceânicas na direção oeste

eram fortes e o nível do Atlântico era mais baixo, o que talvez deixasse expostas numerosas ilhas em cadeia. Acredita-se que as espécies ancestrais dos macacos do Novo Mundo tenham migrado para as Américas em jangadas de vegetação, como ilhas flutuantes. Apesar de ainda ser impossível afirmar com certeza, essa hipótese de uma jornada transatlântica já não parece tão absurda atualmente.

Os macacos do Novo Mundo abrigam a maior biodiversidade entre os primatas, com mais de 200 espécies e subespécies. Até a década de 1980 as propostas de taxonomia desses macacos eram baseadas na morfologia e os organizavam em dois grupos: atelídeos, em média um pouco maiores e caracterizados pela locomoção arbórea usando a cauda preênsil além dos membros (macaco barrigudo, macaco-aranha, bugios, uacaris); cebídeos, de porte médio menor, em muitos casos comparável ao tamanho dos esquilos (saguís, micos-leões, macaco-prego, macaco-da-noite).

Na década de 1990 surgiram as inovações da primeira filogenia molecular apresentada por Schneider et al. (1993), que foi seguida por um grande número de estudos baseados em dados moleculares visando a elucidação da filogenia dos macacos do Novo Mundo. Mais recentemente, a sistemática filogenética sugere que os Platyrrhini atuais sejam divididos em cinco famílias: Atelidae, Pitheciidae, Cebidae, Aotidae e Callitrichidae (Figura 6).

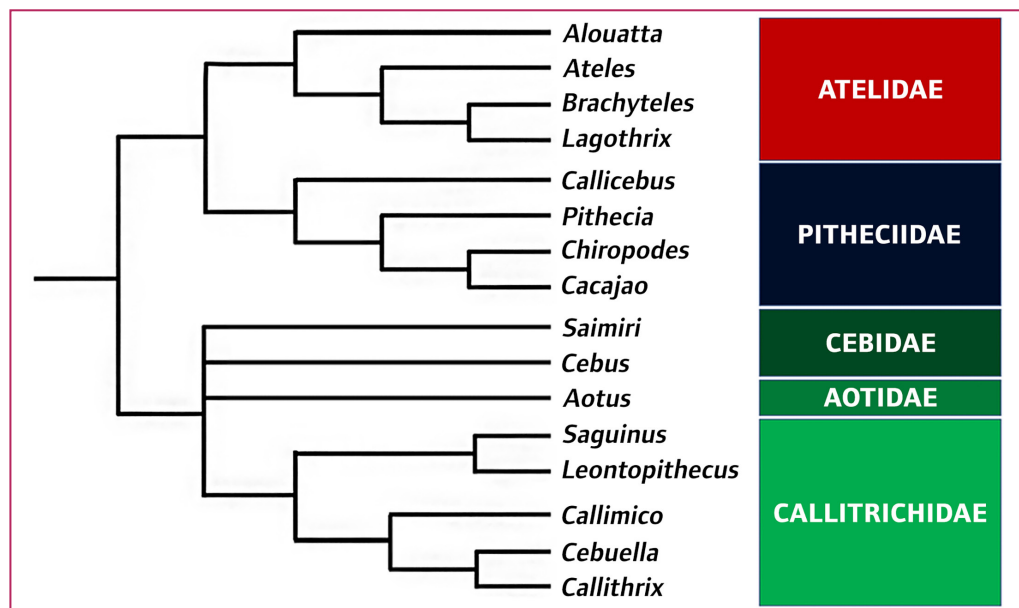


Figura 6. Filogenia de macacos do Novo Mundo, apresentando relações dos 16 principais gêneros, com base em Schneider et al. (1993). À direita, as cinco famílias atuais são relacionadas aos gêneros presentes na árvore.

O Brasil abriga a mais rica fauna de primatas neotropicais e alguns representantes tornaram-se populares por variadas razões (Figura 7). Os bugios ou guaribas (gênero *Alouatta*), por exemplo, estão entre os animais mais barulhentos que existem e a vocalização é feita tanto pelos machos quanto pelas fêmeas. O gênero tem ampla distribuição nas Américas do Sul e Central, ocorrendo em diversos biomas. Algumas espécies de bugios encontram-se ameaçadas de extinção principalmente pela perda de habitat e caça indiscriminada.

Muriquis (gênero *Brachyteles*), com distribuição restrita à Mata Atlântica, são os maiores macacos do Novo Mundo, podendo alcançar até 15 quilos. O macaco-aranha ou coatá (gênero *Ateles*) ocorre da Amazônia ao sul do México, é o que mais se aproxima do porte do muriqui e, tal como este, movimenta-se pelas copas **braquiando**, ou seja, usando os braços (mais longos que as pernas) para se movimentar rapidamente, e se segurando com a cauda, que funciona como um quinto membro.



Figura 7. Representantes da fauna de macacos do Novo Mundo. Fonte: Autoria própria utilizando fotos de uso livre (creative commons).

O gênero *Cacajao* inclui os macacos conhecidos como uacaris. É o único gênero da família Pitheciidae endêmico da bacia amazônica e sua evolução foi influenciada pelo desenvolvimento de florestas inundadas ao longo das margens ribeirinhas na bacia do alto rio Ama-

zonas. Várias espécies do gênero enfrentam risco de extinção. Por sinal, a preservação do uacari-branco (*Cacajao calvus*) foi um importante motivo para a criação da primeira Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Brasil, a Reserva Mamirauá, no estado do Amazonas.

Macaco-prego é a denominação usada para os primatas neotropicais pertencentes ao gênero *Cebus*, com distribuição em diversos biomas das Américas do Sul e Central. A espécie *Cebus apella* surpreende pela habilidade cognitiva e capacidade de usar ferramentas, sendo considerada a mais inteligente entre os platirrinos. Macaco-da-noite refere-se ao gênero *Aotus*, difundido em vários biomas da América do Sul e no Panamá; com olhos grandes, são os únicos antropóides atuais de hábitos noturnos.

Saguís (gêneros *Cebuella* e *Callithrix*) e micos-leões (gênero *Leontopithecus*), distinguem-se do restante dos Platyrrhini pela capacidade reprodutiva e por gerarem gêmeos. O mico-leão-dourado (*Leontopithecus rosalia*), espécie ameaçada de extinção devido à grande perda de seu habitat, remanescendo apenas em fragmentos da Mata Atlântica, tornou-se mais conhecido do público em geral pela sua imagem impressa na cédula de 20 reais.

Quase 60% das espécies de primatas do mundo correm risco de extinção devido à redução de habitat. A expansão das fronteiras agrícolas é a principal ameaça a esses mamíferos. Ressalte-se que os macacos represen-

tam a maior parcela da diversidade de primatas viventes. Um dos esforços de conservação desses animais é marcado pelo **Dia Mundial do Macaco**, comemorado em 14 de dezembro. A comemoração não é oficial e começou como uma brincadeira dos cartunistas norte-americanos Casey Sorrow e Eric Millikin, em 2000, mas ganhou popularidade e atualmente é celebrada em todo o mundo como uma tentativa de chamar atenção sobre os macacos e outros primatas.

Para saber mais

DAWKINS, R. *A Grande História da Evolução: na trilha de nossos ancestrais*. São Paulo: Companhia das Letras, 2009.

FLEAGLE, J.G.; SEIFFERT, E.R. The phylogeny of primates. In: *Evolutionary neuroscience*. eds. J. H. Kaas and L. Krubitzer (Cambridge, MA: Academic Press), 483–518, 2020.

POUGH, F.H.; JANIS, C.M.; HEISER, J.B. *A vida dos vertebrados*. 4ª edição. São Paulo: Atheneu, 2008.

SCHNEIDER, H.; SCHNEIDER, M.P.C.; SAMPAIO, M.I.C.; HARADA, M.L.; STANHOPE, M.; GOODMAN, M. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Mol Phylogenet Evol*, v. 2, p. 225-242, 1993.

