



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE  
CIÊNCIAS DA VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**DIREÇÃO E IDADE DAS DISPERSÕES DAS LINHAGENS DE ATELIDAE  
(Primates: Platyrrhini) NA REGIÃO NEOTROPICAL**

**LAURA DE OLIVEIRA**

Foz do Iguaçu

2025



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE  
CIÊNCIAS DA VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**DIREÇÃO E IDADE DAS DISPERSÕES DAS LINHAGENS DE ATELIDAE  
(Primates: Platyrrhini) NA REGIÃO NEOTROPICAL**

**LAURA DE OLIVEIRA**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Peter Löwenberg Neto

Foz do Iguaçu

2025

**LAURA DE OLIVEIRA**

**DIREÇÃO E IDADE DAS DISPERSÕES DAS LINHAGENS DE ATELIDAE  
(Primates: Platyrrhini) NA REGIÃO NEOTROPICAL**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Dr. Peter Löwenberg Neto

**Orientador**

**UNILA**

---

Dr. Castiele Holanda Bezerra

**Universidade Federal do Ceará**

---

Dr. Hermes José Schmitz

**UNILA**

Foz do Iguaçu, \_\_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de \_\_\_\_\_.

Catálogo elaborado pelo Setor de Tratamento da Informação  
Catálogo de Publicação na Fonte. UNILA - BIBLIOTECA LATINO-AMERICANA - CENTRAL

L785

Oliveira, Laura de.

Direção e idade das dispersões das linhagens de Atelidae (Primates: Platyrrhini) na Região Neotropical /  
Laura de Oliveira. - Foz do Iguaçu, 2025.  
47 f.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Programa de Pós-Graduação  
em Biodiversidade Neotropical. Foz do Iguaçu - PR, 2025.  
Orientador: Peter Löwenberg Neto.

1. Área Ancestral. 2. Biogeografia (dispersão-extinção-cladogênese). 3. Primatas - Macacos do novo mundo.  
4. Primatas (Família Atelidae). I. Löwenberg Neto, Peter. II. Título.

CDU 599.8

*À minha família, alicerce de meu caminhar, e a Deus, farol que ilumina minha jornada, dedico este trabalho com gratidão e reverência.*

## AGRADECIMENTOS

A Deus e sua infinita bondade. Aos meus pais, Pedro e Loeri, e aos meus irmãos, Ana, Letícia e Alex (*In memoriam*). Ao Nicholas, meu amor e melhor amigo, Samuel, e a Thomas, Luzia e Gilberto. Agradeço profundamente por se dedicarem todos os dias para que isso fosse possível e por me ensinarem os melhores valores. Espero, com todo o meu coração, poder retribuir, de alguma forma, tudo o que fizeram por mim ao longo da vida.

Aos meus amigos do DELABEN, por terem me incentivado desde o início a seguir na pós-graduação, pelos cafés que aqueceram os dias, pelo apoio que nunca faltou e, acima de tudo, pelo amor e amizade que tornaram tudo mais leve e especial.

Ao Programa de Pós-Graduação e a todos os professores que me auxiliaram ao longo desses dois anos. Agradeço também ao secretário do PPGBN, Celso, pela sua ajuda diária e pelo excelente trabalho com os alunos, sempre acompanhado de seu bom e criativo senso de humor. Aos meus colegas de turma do Mestrado e da vida, agradeço pelo suporte e pela companhia, seja nas aulas ou através de mensagens.

Ao Professor e orientador Peter, cuja paciência e excelência, desde a minha iniciação científica, foram fundamentais para o meu crescimento. O conhecimento que o senhor generosamente compartilhou será guardado com muito carinho, e espero poder transmiti-lo adiante com a mesma excelência e dedicação.

Agradeço à UNILA, que sempre será uma referência de boas memórias e de uma grande família, à educação pública e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio contínuo e pelas valiosas oportunidades oferecidas.

DE OLIVEIRA , LAURA. **Direção e idade das dispersões das linhagens de Atelidae (Primates: Platyrrhini) na Região Neotropical.** 2025. 48p. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2025.

## RESUMO

A Família Atelidae compreende os maiores primatas vivos das Américas e inclui quatro gêneros, *Alouatta*, *Ateles*, *Brachyteles* e *Lagothrix*. As espécies desse grupo ocupam uma ampla área geográfica, que se estende da América Central ao norte do Uruguai. A partir da localização geográfica das espécies e de suas relações evolutivas, a biogeografia histórica permite estimar como as linhagens evoluíram na ocupação geográfica ao longo do tempo, por meio de processos de dispersão e extinção local, além de reconstruir suas áreas ancestrais. Diante disso, este estudo reconstruiu a direção e o tempo dos eventos de dispersão das espécies da família Atelidae na Região Neotropical. Para isso, adotamos a hipótese filogenética proposta por Springer et al. (2012) e atualizada por Silvestro et al. (2019). Obtivemos as distribuições geográficas das espécies nos bancos de dados da *International Union for Conservation of Nature* (IUCN) e do *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF). Aplicamos o esquema de regionalização dos macacos do Novo Mundo e codificamos as bioregiões com base na presença ou ausência das espécies. Reconstruímos as áreas ancestrais e inferimos os eventos de dispersão utilizando o modelo dispersão-extinção-cladogênese. Posteriormente, aplicamos o mapeamento estocástico biogeográfico. A direção e o tempo dos eventos de dispersão foram analisados por meio de visualizações em rede e histogramas de frequência normalizadas. A Amazônia Ocidental (WAM) foi identificada como a área ancestral mais frequente para todo o clado Atelidae, especialmente para *Ateles*. O gênero *Brachyteles* teve origem na Mata Atlântica Sul (SAF), enquanto *Alouatta* apresentou uma distribuição ancestral mais complexa, e *Lagothrix* originou-se entre a WAM e a Amazônia Oriental (EAM). A análise direcional estabeleceu a WAM como a principal fonte de dispersões, com movimentos predominantes em direção à EAM, ao Chaco (CHA) e ao Chocó (CHO). As rotas de dispersão datam do final do Mioceno, com a maior parte concentrando-se no Plioceno e Pleistoceno. Além disso, os resultados indicaram que a dispersão ocorreu em quatro fases distintas. Entre 35 e 5 milhões de anos atrás (Ma), os eventos de dispersão foram pouco frequentes, mas passaram a se intensificar gradualmente, culminando em grande aumento a partir de 4 Ma até o presente. Um aumento expressivo na frequência relativa de dispersão foi registrado entre 12 e 10 Ma. Esse período também se sobrepõe a importantes transformações geológicas, como a transição do sistema Pebas para o sistema Acre na bacia amazônica e a regressão do Mar Paranaense, que favoreceram a conexão entre os biomas Amazônia e Mata Atlântica. Este estudo evidenciou a importância central dos eventos de dispersão na construção da história evolutiva e na distribuição geográfica atual da família Atelidae na região Neotropical.

**Palavras-chave:** Área Ancestral. Dispersão-extinção-cladogênese. Macacos do novo mundo. Biogeografia Histórica. Atelidae.

DE OLIVEIRA , LAURA. **Dirección y edad de las dispersiones de las linajes de Atelidae (Primates: Platyrrhini) en la Región Neotropical.** 2025. 48p. Disertación de maestría del Programa de Postgrado en Biodiversidad Neotropical - Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, Foz do Iguaçu, 2025.

## RESUMEN

La familia **Atelidae** comprende los primates vivos más grandes de las Américas e incluye cuatro géneros: *Alouatta*, *Ateles*, *Brachyteles* y *Lagothrix*. Las especies de este grupo ocupan una amplia área geográfica que se extiende desde América Central hasta el norte de Uruguay. A partir de la ubicación geográfica de las especies y de sus relaciones evolutivas, la biogeografía histórica permite estimar cómo evolucionaron las distintas líneas en su ocupación espacial a lo largo del tiempo, mediante procesos de dispersión y extinción local, además de reconstruir sus áreas ancestrales. En este contexto, este estudio reconstruyó la dirección y el momento de los eventos de dispersión de las especies de la familia Atelidae en la región Neotropical. Para ello, se adoptó la hipótesis filogenética propuesta por Springer et al. (2012) y actualizada por Silvestro et al. (2019). Las distribuciones geográficas de las especies se obtuvieron a partir de las bases de datos de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) y del Global Biodiversity Information Facility (GBIF). Se aplicó el esquema de regionalización de los monos del Nuevo Mundo y se codificaron las bioregiones con base en la presencia o ausencia de las especies. Las áreas ancestrales se reconstruyeron y los eventos de dispersión se infirieron mediante el modelo de dispersión-extinción-cladogénesis, seguido del mapeo estocástico biogeográfico. La dirección y el momento de los eventos de dispersión fueron analizados mediante visualizaciones en red e histogramas de frecuencia normalizada. La Amazonía Occidental (WAM) fue identificada como el área ancestral más frecuente para todo el clado Atelidae, especialmente para *Ateles*. El género *Brachyteles* se originó en la Mata Atlántica Sur (SAF), mientras que *Alouatta* presentó una distribución ancestral más compleja, y *Lagothrix* se originó entre WAM y la Amazonía Oriental (EAM). El análisis direccional estableció a WAM como la principal fuente de dispersión, con movimientos predominantes hacia EAM, el Chaco (CHA) y el Chocó (CHO). Las rutas de dispersión se remontan al final del Mioceno, concentrándose en su mayoría durante el Plioceno y el Pleistoceno. Además, los resultados indicaron que la dispersión ocurrió en cuatro fases distintas. Entre 35 y 5 millones de años atrás (Ma), los eventos de dispersión fueron poco frecuentes, pero comenzaron a intensificarse gradualmente, con un marcado aumento a partir de 4 Ma hasta el presente. Un incremento notable en la frecuencia relativa de dispersión se registró entre 12 y 10 Ma, coincidiendo con importantes transformaciones geológicas, como la transición del sistema Pebas al sistema Acre en la cuenca amazónica y la regresión del Mar Paranaense, que favorecieron la conexión entre los biomas amazónico y atlántico. Este estudio evidenció la importancia central de los eventos de dispersión en la construcción de la historia evolutiva y en la configuración geográfica actual de la familia Atelidae en la región Neotropical.

**Palabras clave:** Área ancestral. Dispersión-extinción-cladogénesis. Monos del Nuevo Mundo. Biogeografía Histórica. Atelidae.

DE OLIVEIRA , LAURA. **Direction and timing of dispersals of Atelidae lineages (Primates: Platyrrhini) in the Neotropical Region.** 2025. 48p. Master's thesis of the Graduate Program in Neotropical Biodiversity - Federal University of Latin American Integration, Foz do Iguaçu, 2025.

## ABSTRACT

The Atelidae family comprises the largest living primates in the Americas and includes four genera: *Alouatta*, *Ateles*, *Brachyteles*, and *Lagothrix*. Species in this group occupy a wide geographic area, ranging from Central America to northern Uruguay. Based on the geographic distribution of species and their evolutionary relationships, historical biogeography makes it possible to estimate how lineages evolved in their spatial occupation over time through processes of dispersal and local extinction, as well as to reconstruct their ancestral areas. In this context, the present study reconstructed the direction and timing of dispersal events in Atelidae species across the Neotropical region. To achieve this, we adopted the phylogenetic hypothesis proposed by Springer et al. (2012) and updated by Silvestro et al. (2019). Species distributions were obtained from the databases of the International Union for Conservation of Nature (IUCN) and the Global Biodiversity Information Facility (GBIF). We applied the regionalization scheme for New World monkeys and coded the bioregions based on species presence or absence. Ancestral areas were reconstructed, and dispersal events were inferred using the dispersal-extinction-cladogenesis model. Subsequently, we applied stochastic biogeographic mapping. The direction and timing of dispersal events were analyzed using network visualizations and normalized frequency histograms. Western Amazonia (WAM) was identified as the most frequent ancestral area for the entire Atelidae clade, particularly for *Ateles*. The genus *Brachyteles* originated in the Southern Atlantic Forest (SAF), while *Alouatta* showed a more complex ancestral distribution, and *Lagothrix* originated between WAM and Eastern Amazonia (EAM). Directional analysis identified WAM as the main source of dispersal, with predominant movements toward EAM, the Chaco (CHA), and the Chocó (CHO). Dispersal routes date back to the Late Miocene, with most events concentrated during the Pliocene and Pleistocene. Additionally, the results indicated that dispersal occurred in four distinct phases. Between 35 and 5 million years ago (Ma), dispersal events were infrequent but gradually increased, culminating in a marked surge from 4 Ma to the present. A significant rise in the relative frequency of dispersal was observed between 12 and 10 Ma. This period also coincides with major geological changes, such as the transition from the Pebas system to the Acre system in the Amazon Basin and the regression of the Paranaense Sea, which facilitated connections between the Amazon and Atlantic Forest biomes. This study highlighted the central role of dispersal events in shaping the evolutionary history and current geographic distribution of the Atelidae family in the Neotropical region.

**Keywords:** Ancestral area. Dispersal-extinction-cladogenesis. New World monkeys. Historical biogeography. Atelidae.

## LISTA DAS FIGURAS

- Figura 1.** Distribuição geográfica das espécies de gênero *Alouatta* (em verde). (Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN.Versão 2024-1.(<https://www.iucnredlist.org> Acesso em 01 de Julho de 2024)..... **16**
- Figura 2.** Distribuição geográfica das espécies de gênero *Ateles* (em verde). (Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN.Versão 2024-1.(<https://www.iucnredlist.org> Acesso em 01 de Julho de 2024)..... **17**
- Figura 3.** Distribuição geográfica das espécies de gênero *Brachyteles* (em verde). (Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN.Versão 2024-1.<https://www.iucnredlist.org> . Acesso em 01 de Julho de 2024)..... **18**
- Figura 4.** Distribuição geográfica das espécies de gênero *Lagothrix* (em verde). (Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN.Versão 2024-1.<https://www.iucnredlist.org>. Acesso em 01 de Julho de 2024)..... **18**
- Figura 5.** Bioregiões (destacadas em cores) conforme delineado no estudo de Löwenberg-Neto (2024)..... **26**
- Figura 6.** Número de espécies (riqueza) identificado neste estudo em cada bioregião (A) e Frequência de espécies em relação ao número de bioregiões ocupadas(B)..... **30**
- Figura 7.** Rede que ilustra a direção e a frequência dos eventos de dispersão (A). Os círculos representam as bioregiões, com seus tamanhos indicando o número de espécies. As setas mostram a direção dos movimentos de dispersão, enquanto a espessura das linhas reflete a frequência dos eventos. Mapa com seis rotas mais frequentes (B). As abreviações correspondem a: WAM, Amazônia Ocidental; CHA, Chaco; SAF, Florestas Atlânticas do Sul; EAM, Amazônia Oriental; NAF, Florestas Atlânticas do Norte; MES, Mesoamérica; CHO, Chocó; DNO, Norte Seco da América do Sul; PAT, Patagônia; CAR, Caribe..... **31**

**Figura 8.** Histogramas relacionados aos eventos de dispersão e ao número de linhagens ao longo do tempo: (A) Frequência absoluta dos eventos de dispersão; (B) Número médio de linhagens em cada intervalo de tempo (*Lineage Through Time* – LTT); (C) Número absoluto de eventos de dispersão em relação ao número de linhagens ao longo do tempo (normalizado); (D) Número absoluto de eventos de dispersão por número de linhagens ao longo do tempo, com análise de quebra de tendência (linha tracejada).....**33**

**Figura 9.** Histograma de frequências de eventos de dispersão para as rotas. As barras sombreadas sobre as frequências marcam os valores entre o primeiro e o terceiro quartil. As abreviações correspondem a: WAM, Amazônia Ocidental; CHA, Chaco; SAF, Florestas Atlânticas do Sul; EAM, Amazônia Oriental; NAF, Florestas Atlânticas do Norte; MES, Mesoamérica; CHO, Chocó; DNO, Norte Seco da América do Sul.....**34**

**Figura 10.** Tempo de ocorrência da frequência de dispersão apresentado em diagramas de caixa (boxplots) para as dez rotas mais frequentes do clado Atelidae.....**35**

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Espécies da Família Atelidae existentes utilizadas no estudo de Silvestro et al. (2019).....	<b>24</b>
<b>Tabela 2.</b> Fósseis da família Atelidae utilizados no estudo do Silvestro (2019) .....	<b>25</b>

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>13</b>
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	<b>22</b>
<b>2.1 Geral</b> .....	<b>22</b>
<b>2.2 Específicos</b> .....	<b>22</b>
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>23</b>
<b>3.1 Área de estudo</b> .....	<b>23</b>
<b>3.2 Árvores filogenéticas</b> .....	<b>25</b>
<b>3.3. Distribuição geográfica das espécies da família Atelidae</b> .....	<b>25</b>
<b>3.4 Regionalização (bioregião)</b> .....	<b>25</b>
<b>3.5 Codificação das áreas</b> .....	<b>27</b>
<b>3.6 Dispersão de linhagens</b> .....	<b>27</b>
<b>3.7 Direção e o tempo das dispersões das linhagens</b> .....	<b>28</b>
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>29</b>
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	<b>36</b>
<b>6. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>41</b>
<b>7. REFERÊNCIAS</b> .....	<b>42</b>

## 1. INTRODUÇÃO

A Biogeografia Histórica foca nos processos evolutivos ao longo de milhões de anos em grandes escalas, buscando relações históricas entre áreas de distribuição da biota com base em um panorama evolutivo de relação entre os táxons (Crisci 2001, Posadas et al. 2006). Ao combinar a localização atual das espécies com suas relações evolutivas, busca inferir sua história e reconstruir áreas ancestrais, estimando a evolução das linhagens ao longo do tempo (Ronquist & Sanmartín 2011; Recoder 2011; Ree & Smith 2008; Goldberg et al. 2011; Sanmartín 2012).

A distribuição dos organismos pode não ser aleatória e requer explicação por processos (Myers & Giller, 1988). A dispersão, especiação e extinção, são processos macroevolutivos fundamentais que moldam os padrões de biodiversidade (Hackel & Sanmartín 2021). A especiação é o surgimento de novas espécies (De Queiroz 1998), enquanto a dispersão refere-se à expansão da área de distribuição (Myers & Giller 1988; Morrone 2020). Hackel & Sanmartín (2021) dividem a dispersão em quatro categorias: modo (clado genético ou anagenético), direção, timing (momento que ocorre a dispersão) e taxa. A extinção é a morte de todos os indivíduos de uma população ou espécie em sua área de distribuição geográfica (Crisci et al. 2003).

A Região Neotropical é fundamental para o estudo da distribuição biológica devido à sua alta biodiversidade e diversidade climática e fisiográfica (Goldani & Carvalho, 2003). Abrangendo áreas tropicais da América do Sul, Central, México e Antilhas, ela concentra cerca de um terço da biodiversidade global, incluindo os macacos do Novo Mundo (Platyrrhini) (Antonelli et al., 2018; Morrone 2018; Raven et al., 2020).

Os macacos do novo mundo (Platyrrhini), sendo um clado monofilético (Lynch Alfaro et al. 2015) configuram um grupo monofilético com base em filogenias moleculares, e são considerados como grupo-irmão dos macacos do velho mundo (Perelman et al. 2011; Springer et al. 2012). Atualmente, os macacos do novo mundo possuem 171 espécies (Estrada et al. 2017) e mais de 20 gêneros (Rosenberger 2020; Rylands & Mittermeier 2024). Distribuídos em áreas tropicais da América Central e do Sul (Fleagle 1999), do México e Argentina (Silvestro et al. 2019), até o norte do Uruguai (Jardim et al. 2019). O clado é constituído por três linhagens: Pitheciidae clado irmão de Atelidae + Cebidae (Perelman et al. 2011; Springer et al. 2012; Rosenberger, 2020).

Uma origem dos macacos do Novo Mundo tem sido associada a uma dispersão a partir da África durante o Eoceno, período em que os continentes estavam mais próximos e as correntes oceânicas poderiam ter favorecido a migração transatlântica (de Oliveira 2009; Silvestro et al. 2019). Porém, descobertas fósseis recentes na Amazônia Ocidental, como a de um dente de primata eosimídeos com afinidades sul-asiáticas, sugerem a possibilidade de uma colonização a partir do sul da Ásia (Marivaux et al. 2023). Ao alcançarem a América do Sul, os macacos encontraram um ecossistema rico que favoreceu sua diversificação (Kiesling et al. 2015), iniciada nas regiões tropicais até a Patagônia durante o Mioceno favorecidos pelo clima (Kay 2015; Silvestro et al. 2019). Kay (2015) estima a chegada dos macacos à Patagônia entre 24 e 21 Ma, enquanto Löwenberg-Neto (2024) propõe uma rota pela Amazônia Ocidental há 22 Ma. A expansão dos macacos alcançou a América Central (Bloch et al., 2016) e as Grandes Antilhas, provavelmente colonizadas a partir da América do Sul (MacPhee et al., 1995; Kay 2015). A diversificação continental prosseguiu sem restrições até a elevação máxima dos Andes no Mioceno (Hoorn et al., 2010), resultando a divisão cis- e trans-andina (Haffer 1967).

A região amazônica, ao passar por transformações estruturais e ecológicas ao longo do tempo (Hoorn et al., 2010), teria sido responsável pela diversificação inicial em nível de gênero e espécie dentro de cada uma das famílias do clado Platyrrhini, coincidindo com o desenvolvimento e expansão da floresta (Kiesling et al. 2015). Vallejos-Garrido et al. (2017) indicam a Amazônia como o centro de origem do clado, de onde as espécies se expandiram para outras áreas da região Neotropical. Löwenberg-Neto (2024) considerou a Amazônia Ocidental como área ancestral e principal fonte de dispersão das linhagens, com rotas direcionadas a diversas bioregiões.

Após a floresta Amazônica, certos gêneros se espalharam para a Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga e Campos Centrais (Kiesling et al. 2015), além do Chaco e os Llanos, por meio de múltiplas radiações recentes e independentes (Lynch Alfaro et al. 2015). Adentraram a Mata Atlântica, gerando um padrão de táxons irmãos com distribuições disjuntas em relação à Amazônia, com separações no Mioceno Médio ao Superior. Mesmo sem novos gêneros na Mata Atlântica após 4 Ma, houve expansão para novas áreas, e invasões mais recentemente. Ocorreram ciclos repetidos de expansão e contração da distribuição dos gêneros e também de expansão e contração entre a Amazônia e a Mata Atlântica entre 14-13 Ma e 9-4 Ma, com períodos de descontinuidade

(Lynch Alfaro et al. 2015). Há evidências de que esses eventos ocorrem continuamente desde o Mioceno Inicial (16,20–9,03 Ma), mais cedo do que se pensava (Löwenberg-Neto, 2024). A divergência das famílias e subfamílias dos macacos do Novo Mundo ocorreram entre o final do Oligoceno e o Mioceno médio (Silvestro et al. 2019) e dentre as famílias que se diversificaram está a Atelidae.

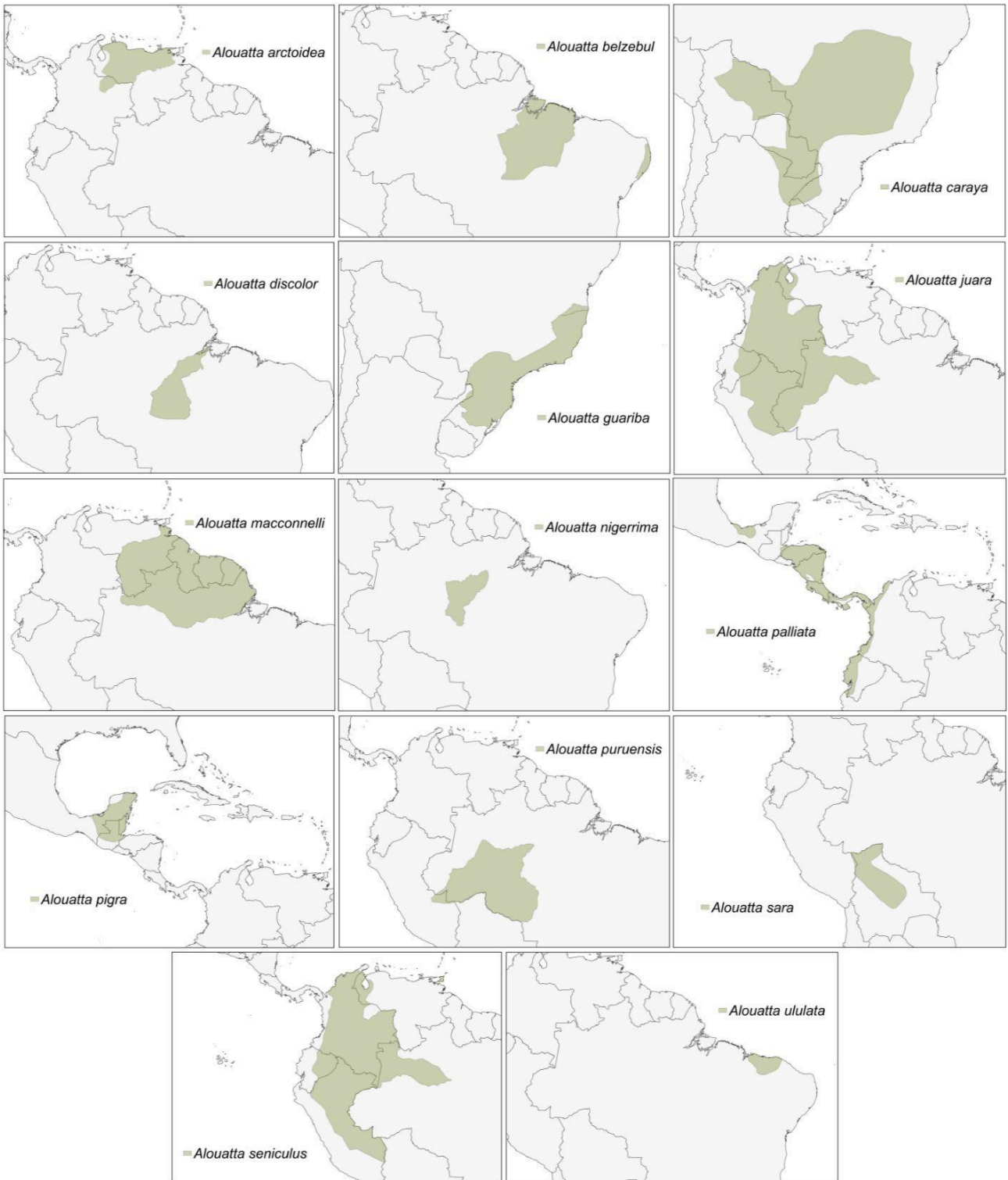
A Família Atelidae Gray, 1825 compreende os maiores primatas vivos na América (Ruiz-Garcia et al. 2010; Ruiz-Garcia et al. 2014), e possuem caudas preênseis (De Lima et al. 2007; Di Fiori et al. 2015), uma adaptação mais marcante compartilhada por todos os atelídeos (Rosenberger 2020). Os Atelídeos consistem em quatro gêneros: *Alouatta* (Lacépède, 1799), *Ateles* (E. Geoffroy, 1806), *Brachyteles* (Spix, 1823) e *Lagothrix* (É. Geoffroy in Humboldt, 1812) (Silva 1940; Meireles et al. 1999a; Fleagle, 2013). A família é monofilética (Di Fiori 2009) e está dividida em dois clados, Alouattinae Trouessart, 1897 (apenas *Alouatta*) e Atelinae Gray, 1825 (que inclui *Ateles*, *Brachyteles* e *Lagothrix*). Em *Atelinae*, *Ateles* é grupo irmão de *Lagothrix* + *Brachyteles* (Meireles et al. 1999 b; Kay & Cozzuol, 2006; Di Fiori et al. 2015).

Em relação às espécies desta família, a definição do número de espécies e a classificação de *Alouatta* ainda não está completamente resolvida (Kowaleski et al. 2015). Entretanto, há vários estudos sobre o número de espécies reconhecidas no gênero *Alouatta*, variando de 10 a 14 espécies (Gregorin 2009; Rylands & Mittermeier 2009; Fleagle, 2013; Cortés-Ortiz et al. 2015; IUCN/SSC Primate Specialist Group 2024). Para o gênero *Ateles*, foram propostas de uma a sete espécies por diferentes autores (Hernandez-Camacho & Cooper 1976; Morales-Jimenez et al. 2015b, Ruiz-García et al. 2016; IUCN/SSC Primate Specialist Group 2024). Quanto ao gênero *Brachyteles*, atualmente existem duas espécies (Chaves et al. 2019; Rylands & Mittermeier 2009; IUCN/SSC Primate Specialist Group 2024) e para *Lagothrix*, há duas espécies, (Fooden 1963; Ruiz-Garcia 2014; IUCN/SSC Primate Specialist Group 2024).

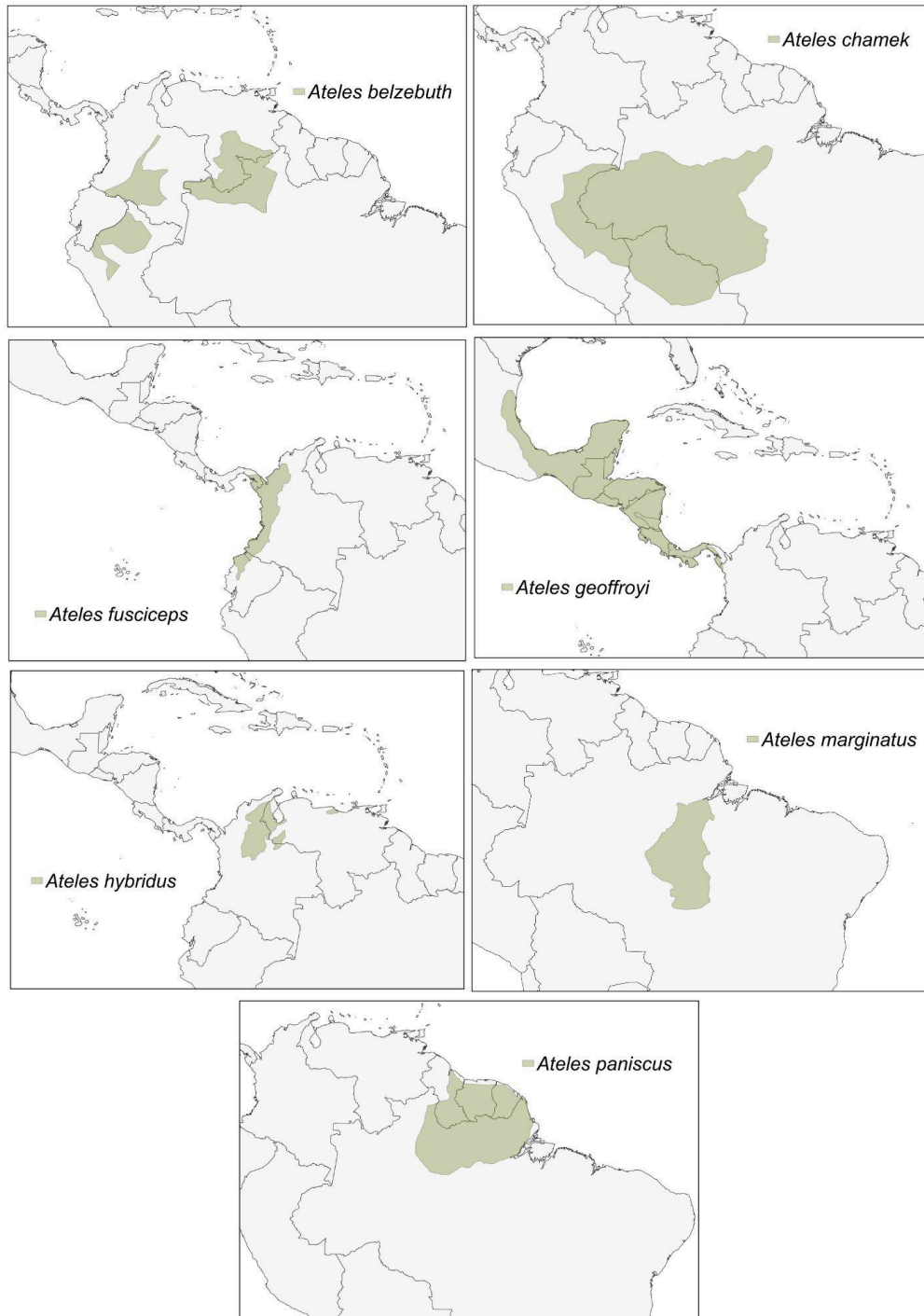
Geograficamente, a família Atelidae distribui-se da América Central ao norte do Uruguai, incluindo espécies adaptadas a ambientes abertos e sazonais, como *Alouatta* (Silvestro et al. 2019; Jardim et al. 2019). *Alouatta* ocorre do sul de Veracruz (México) até o norte do Uruguai (Cortés-Ortiz et al. 2003; Jardim et al. 2019 (Figura 1)). *Ateles* estende-se do sul do México ao norte do Mato Grosso e centro da Bolívia (Kellogg & Goldman 1944; Morales-Jimenez et al. 2015b) (Figura 2). *Brachyteles* é endêmico da Mata Atlântica brasileira (Chaves et al. 2019) (Figura 3), e *Lagothrix* ocorre na bacia

superior do Amazonas e florestas nubladas dos Andes peruanos, restrito à Amazônia Ocidental (Fooden 1963; Rosenberger 2020 (Figura 4)).

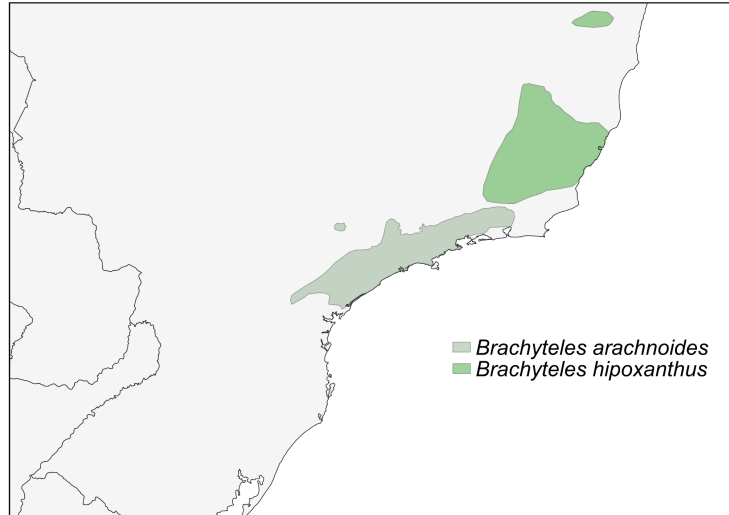
**Figura 1.** Distribuição geográfica das espécies de gênero *Alouatta* (em verde). (Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN.Versão 2024-1.<https://www.iucnredlist.org> . Acesso em 01 de Julho de 2024).



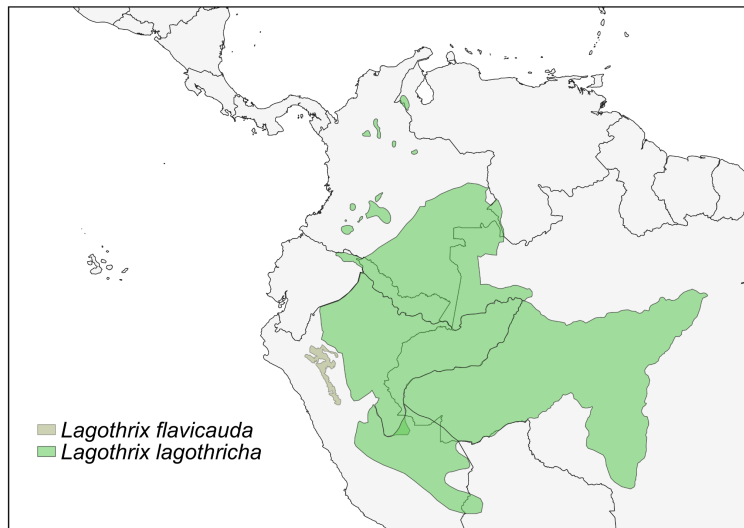
**Figura 2.** Distribuição geográfica das espécies de gênero *Ateles* (em verde). (Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN. Versão 2024-1. <https://www.iucnredlist.org>. Acesso em 01 de Julho de 2024).



**Figura 3.** Distribuição geográfica das espécies de gênero *Brachyteles* (em verde). (Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN.Versão 2024-1.<https://www.iucnredlist.org> . Acesso em 01 de Julho de 2024).



**Figura 4.** Distribuição geográfica das espécies de gênero *Lagothrix* (em verde). (Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN.Versão 2024-1.<https://www.iucnredlist.org> . Acesso em 01 de Julho de 2024).



A história evolutiva de Atelidae, envolve origens e divergências antigas com separação entre os principais clados da família, *Alouattini* (que inclui *Alouatta*) e

*Atelini* (que inclui *Ateles*, *Lagothrix* e *Brachyteles*), ocorrendo entre 14 milhões de anos atrás (Cortés-Ortiz et al. 2003; Perelman et al. 2011; Springer et al. 2012) a 18 Ma. (Silvestro et al. 2019; Doyle et al. 2021). Para o gênero *Alouatta*, a separação entre as linhagens cis e trans-andinas é estimada em 13,2 Ma (Doyle et al. 2021) ou 6,8 Ma (Cortés-Ortiz et al. 2003). A diversificação das espécies sul-americanas (cis-andinas) teria ocorrido em 10,7 Ma (Doyle et al. 2021) ou entre 4,8 e 5,1 Ma, no final do Mioceno (Cortés-Ortiz et al. 2003). Já a divergência entre as espécies mesoamericanas (trans-andinas), *A. pigra* e *A. palliata*, é datada entre 2,8 Ma (Doyle et al. 2021) e 3,0 Ma (Cortés-Ortiz et al. 2003).

O gênero *Alouatta* pode ter se originado na Colômbia, na região de Huila, onde a espécie extinta *Stirtonia tatacoensis*, sendo intimamente relacionada com *Alouatta*, foi encontrada no Mioceno Médio (Doyle et al. 2021; Rosenberger et al. 2015). A partir da região ancestral, a dispersão teria ocorrido para o norte, rumo à Mesoamérica, e para o sul, em direção às florestas Amazônica e Atlântica. No entanto, *Alouatta* pode ter se originado em habitats menos exuberantes fora da bacia amazônica, devido à sua adaptação ecológica generalista (Rosenberger et al. 2009). A espécie *Alouatta guariba* apresentou uma divergência precoce, estimada em cerca de 10,7 Ma, sendo identificada como linhagem irmã dos demais bugios sul-americanos. Esse isolamento antigo reforça hipóteses sobre o intercâmbio biótico entre as florestas tropicais sul-americanas durante o Mioceno (Lynch-Alfaro et al., 2015; Löwenberg-Neto, 2024).

Para os Atelinos, o último ancestral comum entre eles teria vivido aproximadamente entre 12.6 Ma (Cortés-Ortiz et al. 2003), 10.6 Ma (Di Fiore et al. 2015) e 8.6 Ma (Doyle et al. 2021). Para o gênero *Ateles*, ancestral comum mais antigo foi datado de aproximadamente 6,7 milhões de anos, no final do Mioceno (Morales-Jimenez et al. 2015b). Entre as formas transandinas, *A. paniscus* teria divergido há 3,5 Ma, e entre as formas mesoamericanas, *Ateles fusciceps* há 2,2 Ma. Os ancestrais de *Ateles* podem ter surgido no sudoeste da bacia amazônica, onde atualmente se encontram as populações de *Ateles chamek*, e posteriormente se expandido pela própria bacia, em direção ao oeste, atravessando os Andes e estabelecendo-se na América Central e no noroeste da América do Sul (Medeiros et al. 1997). No entanto, é sugerido que *Ateles* tenha provavelmente se originado no sul da bacia amazônica, com *A. marginatus*, como grupo-irmão de todas as demais linhagens (Morales-Jimenez et al. 2015b). Essa hipótese aponta para uma origem na Amazônia meridional para o gênero, e propõe dois cenários filogeográficos onde em ambos, dispersaram-se tanto para a Mesoamérica quanto para a

costa pacífica da América do Sul, no final do Plioceno, após a travessia dos Andes pela região norte (Morales-Jimenez et al. 2015b).

Por outro lado, para as linhagens irmãs *Brachyteles* e *Lagothrix*, a divergência é datada entre 9,5 Ma (Perelman et al. 2011), no Mioceno Superior e 8,5 Ma no Mioceno Superior (Di Fiore et al. 2015). As duas espécies de *Brachyteles* teriam divergindo aproximadamente a 2 Ma (Di Fiore et al. 2015) e 2.6 Ma (Chaves et al. 2019) na transição do Plioceno para o Pleistoceno, e para o gênero *Lagothrix*, a divergência entre *Lagothrix flavicauda*, e o ancestral comum dos demais aponta para 2,1 Ma (Di Fiore et al. 2015) no Pleistoceno.

Para a linhagem do gênero *Lagothrix*, sugere-se que sua população ancestral estava localizada na região superior do rio Amazonas, no Peru (Ruiz-Garcia & Pinedo-Castro 2011). O fato de *Lagothrix flavicauda* representar a linhagem basal do gênero sugere que o grupo que *Lagothrix* se originou na alta Bacia Amazônica ou nas encostas andinas do norte do Peru. A partir dessa região, o grupo teria se expandido em direção à Amazônia Ocidental e Central, alcançando também os vales interandinos e as florestas montanhosas do norte da Colômbia (Di Fiore et al., 2015).

Embora ainda não existam estudos específicos sobre a origem do gênero *Brachyteles*, a divisão filogenética entre suas duas espécies coincide com a localização dos rios Paraíba do Sul e Grande, sugerindo que esse sistema fluvial desempenhou um papel importante na diferenciação genética (Chaves et al., 2019). Além disso, a topografia das serras da Mantiqueira e do Mar pode ter contribuído para o isolamento das populações. Diante desse cenário, permanece a questão sobre se o ancestral do gênero *Brachyteles* se originou e permaneceu na Mata Atlântica (endemismo autóctone), ou se teria se originado em outra região e posteriormente se dispersado (endemismo alóctone).

Diante das evidências disponíveis, pode-se sugerir um cenário geral no qual a família Atelidae teria se originado na região amazônica, reconhecida como uma provável área ancestral, centro de dispersão e responsável pela diversificação inicial em nível de gênero e espécie dentro de cada uma das famílias de macacos do Novo Mundo (Kiesling et al. 2015; Vallejos-Garrido et al. 2017; Löwenberg-Neto 2024). A partir da Amazônia, as linhagens teriam se dispersado em múltiplas direções, se dispersado para regiões ao norte, como a Mesoamérica, ao sul, como a Mata Atlântica, além de outras áreas onde atualmente se encontram distribuídas.

Apesar dos avanços recentes, ainda persistem lacunas importantes quanto à origem exata da família Atelidae, assim como em relação aos diferentes grupos de macacos do Novo Mundo e às suas rotas de dispersão entre as regiões onde atualmente se distribuem. A escassez de registros fósseis desses primatas dificulta a reconstrução de sua história evolutiva, embora estudos anteriores tenham contribuído de maneira significativa por meio de diferentes abordagens, incluindo análises filogenéticas e de relógio molecular utilizando genes mitocondriais e nucleares (Cortés-Ortiz et al., 2003; Di Fiore et al., 2014; Morales-Jimenez et al., 2015a, b; Lynch Alfaro et al., 2015; Doyle et al., 2021).

Ainda assim, persistem limitações quanto à determinação precisa da origem geográfica dos gêneros presentes nas Américas e de suas rotas de dispersão. Para abordar essas questões, o presente estudo utiliza a filogenia de Silvestro et al. (2019), que inclui um grande número de terminais com fósseis incorporados, permitindo estimativas mais consistentes dos tempos de divergência e das relações evolutivas. Além disso, adota-se a regionalização biogeográfica de Löwenberg-Neto (2024), que oferece o primeiro esquema de regionalização baseado nas distribuições geográficas de Platyrrhini, possibilitando uma avaliação mais detalhada das áreas ancestrais e das possíveis rotas de dispersão da família Atelidae.

Diante desse contexto, a dissertação concentra-se na análise da dispersão histórica da linhagem da família Atelidae, com o objetivo de estabelecer rotas de dispersão ao longo do tempo, as quais provavelmente desempenharam um papel relevante na configuração geográfica atual dessas espécies. Além disso, busca-se compreender as áreas ancestrais da família e investigar as possíveis áreas ancestrais dos gêneros que a compõem.

## 2.OBJETIVO GERAL

Reconstruir a direção e o tempo dos eventos de dispersão das espécies de Atelidae na região Neotropical.

### 2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar a área ancestral das linhagens de Atelidae.
- Identificar as principais rotas de dispersão das linhagens de Atelidae na região Neotropical.
- Estimar o tempo dos principais eventos de dispersão das linhagens de Atelidae na região Neotropical.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1 ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo foi a Região Neotropical, onde há a presença das distribuições geográficas das espécies pertencentes à Família Atelidae. A região compreende áreas tropicais da América do Sul, América Central, sul e centro do México e as Antilhas (Morrone 2018, Antonelli & Sanmartin 2011).

#### 3.2 ÁRVORES FILOGENÉTICAS

Este estudo utilizou a hipótese filogenética proposta por Springer et al. (2012) e atualizada por Silvestro et al. (2019), que integra dados moleculares e paleontológicos. No estudo de Silvestro et al. (2019), foram geradas 1000 árvores filogenéticas posteriores, composta por 121 terminais, incluindo 87 de espécies existentes e 34 de espécies extintas dos macacos do Novo Mundo, assegurando assim, uma representação sólida de táxons atuais e fósseis. Apesar de utilizar a filogenia completa dos Platyrrhini, a análise foi restrita às espécies da família Atelidae. Para isso, elaborou-se uma matriz de presença e ausência contendo apenas espécies de Atelidae e seus fósseis, sendo somente essas utilizadas nas análises. Analisaram-se as linhagens da família Atelidae, composta por 19 espécies atuais (*Alouatta*, n = 9; *Ateles*, n = 6; *Brachyteles*, n = 2; e *Lagothrix*, n = 2) e seis fósseis utilizados como terminais: *Cartelles coimbrasilhoi* Halenar & Rosenberger, 2013 (Brasil, Bahia; Pleistoceno Tardio–Holoceno), *Caipora bambuorum* Cartelle & Hartwig, 1996 (Brasil, Bahia; Pleistoceno Tardio–Holoceno), *Paralouatta varonai* Rivero & Arredondo, 1991 (Cuba, Pleistoceno), *Solimoea acensis* Kay & Cozzuol, 2006 (Brasil, Acre; Mioceno Tardio), *Stirtonia tatacoensis* Stirton 1951 (Colômbia, Huila; Mioceno Médio) e *Stirtonia victoriae* Kay et al., 1987 (Colômbia, Huila; Mioceno Médio).

**Tabela 1.** Espécies da Família Atelidae existentes do estudo de Silvestro et al. (2019).

<b>Espécies</b>	<b>Subfamília</b>	<b>Tribo</b>
<i>Alouatta belzebul</i> (Linnaeus, 1766)	Alouattinae	Alouattini
<i>Alouatta caraya</i> (Humboldt, 1812)	Alouattinae	Alouattini
<i>Alouatta guariba</i> (Humboldt, 1812)	Alouattinae	Alouattini
<i>Alouatta macconnelli</i> Elliot, 1910	Alouattinae	Alouattini
<i>Alouatta nigerrima</i> Lönnberg, 1941	Alouattinae	Alouattini
<i>Alouatta palliata</i> (Gray, 1849)	Alouattinae	Alouattini
<i>Alouatta pigra</i> Lawrence, 1933	Alouattinae	Alouattini
<i>Alouatta sara</i> Elliot, 1910	Alouattinae	Alouattini
<i>Alouatta seniculus</i> (Linnaeus, 1766)	Alouattinae	Alouattini
<i>Ateles belzebuth</i> É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1806	Atelinae	Atelini
<i>Ateles chamek</i> (Humboldt, 1812)	Atelinae	Atelini
<i>Ateles fusciceps</i> Gray, 1866	Atelinae	Atelini
<i>Ateles geoffroyi</i> Kuhl, 1820	Atelinae	Atelini
<i>Ateles hybridus</i> I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1829	Atelinae	Atelini
<i>Ateles paniscus</i> (Linnaeus, 1758)	Atelinae	Atelini
<i>Brachyteles arachnoides</i> (E. Geoffroy, 1806)	Atelinae	Atelini
<i>Brachyteles hypoxanthus</i> (Kuhl, 1820)	Atelinae	Atelini
<i>Lagothrix cana</i> É. Geoffroy Saint-Hilaire in Humboldt, 1812	Atelinae	Atelini
<i>Lagothrix lagotricha</i> (Humboldt, 1812)	Atelinae	Atelini

**Tabela 2.** Fósseis da família Atelidae utilizados no estudo do Silvestro et al. (2019).

Fósseis	Subfamília
<i>Cartelles coimbrafilhoi</i>	Alouattinae
<i>Caipora bambuiorum</i>	Atelinae
<i>Paralouatta varonai</i>	Alouattinae
<i>Solimoea acrensis</i>	Alouattinae
<i>Stirtonia tatacoensis</i>	Alouattinae
<i>Stirtonia victoriae</i>	Alouattinae

### 3.3 DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DAS ESPÉCIES DE ATELIDAE

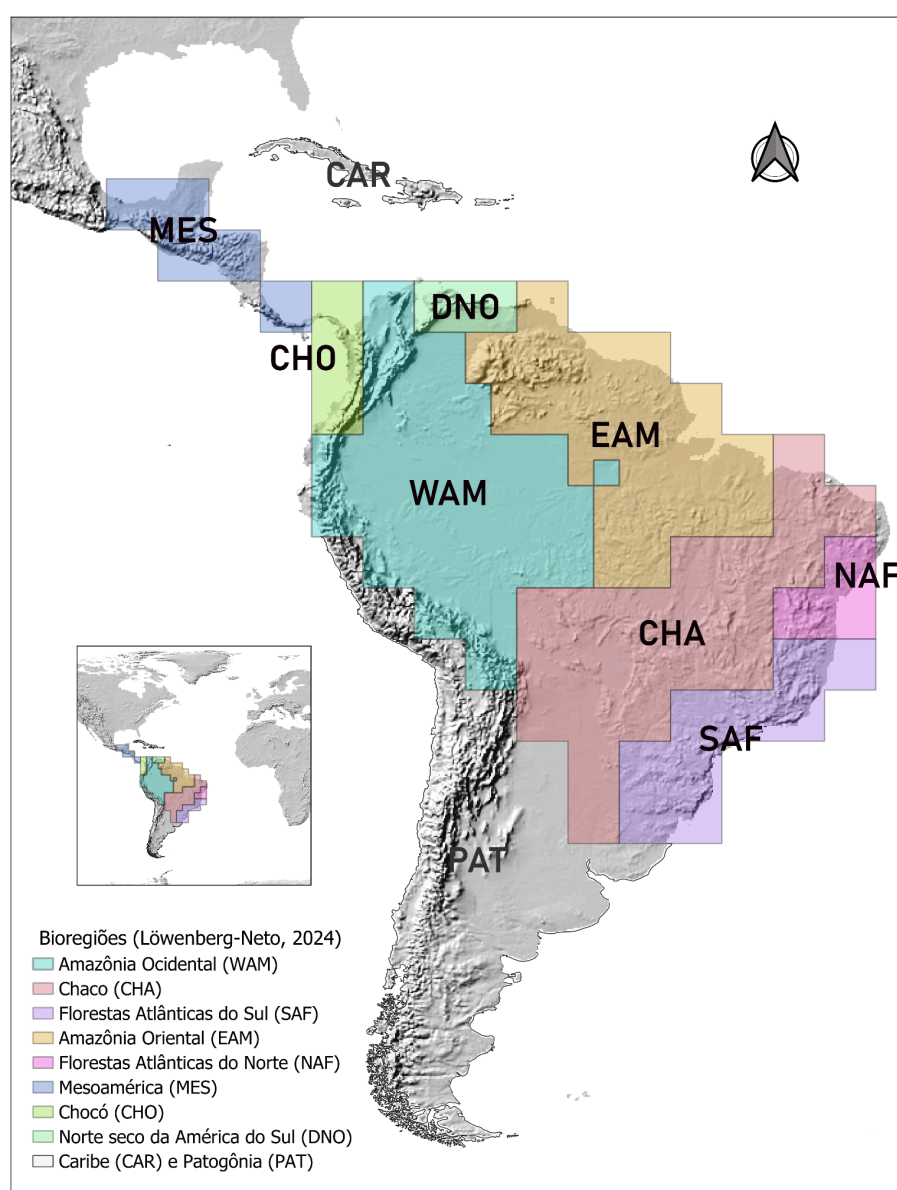
O conjunto de dados incluiu 25 terminais. As informações de distribuição de 18 espécies foram obtidas a partir dos polígonos disponíveis no banco de dados da *International Union for Conservation of Nature* (IUCN) ([www.iucn.org](http://www.iucn.org)). Para *Lagothrix cana*, os registros de ocorrência foram extraídos do *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF) ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)). Além disso, também foram consultados dados do GBIF, por meio do complemento “GBIF Occurrences” do software QGIS, para as mesmas 18 espécies da IUCN, com o objetivo exclusivo de auxiliar na codificação das áreas de ocorrência e permitir a comparação entre as distribuições representadas por polígonos (IUCN) e por pontos (GBIF). A validação dos nomes das espécies foi realizada com base nas informações do *Integrated Taxonomic Information System* ([www.itis.gov](http://www.itis.gov)). Os dados de distribuição foram processados no QGIS para a elaboração dos mapas geográficos das espécies..

### 3.4 REGIONALIZAÇÃO (BIOREGIÃO)

O esquema de regionalização adotado neste estudo foi proposto por Löwenberg-Neto (2024), baseado em análises detalhadas das distribuições atuais dos Platyrrhini, a partir de dados da IUCN e gerado por meio da ferramenta Infomap Bioregions (Edler et al., 2017). Esse aplicativo interativo processa grandes conjuntos de

dados de distribuição e produz mapas de bioregiões com base em uma abordagem de redes. O esquema resultante foi composto por oito bioregiões. Seguimos o código de três letras para as bioregiões (Löwenberg-Neto, 2024): CAR, Caribe; CHA, Chaco; CHO, Chocó; DNO, Norte Seco da América do Sul; EAM, Amazônia Oriental; MES, Mesoamérica; NAF, Mata Atlântica Setentrional; PAT, Patagônia; SAF, Mata Atlântica Meridional; e WAM, Amazônia Ocidental. O Caribe e a Patagônia foram inseridas manualmente.

**Figura 5.** Bioregiões (destacadas em cores) conforme delineado no estudo de Löwenberg-Neto (2024).



### 3.5 CODIFICAÇÃO DAS ÁREAS

Para compreender a distribuição das espécies nas diferentes bioregiões propostas por Löwenberg-Neto (2024), codificamos a presença ou ausência com base nos dados da IUCN e do GBIF. Para isso, analisamos e comparamos suas distribuições a partir dos dois bancos de dados. Essa comparação não foi realizada para espécies cuja distribuição estava disponível apenas no GBIF (*Lagothrix cana*). A partir dessa análise, obtivemos os limites geográficos de cada espécie nas diferentes bioregiões.

Embora os pontos das espécies geralmente estivessem dentro de seus respectivos polígonos, excluímos registros isolados sem localizações precisas ou representados por apenas uma ocorrência em sub-bioregiões, para evitar uma superestimação de eventos de dispersão e/ou a inflação na reconstrução das áreas ancestrais. Posteriormente, realizamos a codificação manual, resultando na formulação e preenchimento de uma tabela indicando a presença (1) e ausência (0) das espécies em suas respectivas bioregiões (Material Suplementar S1)

### 3.6 DISPERSÃO DE LINHAGENS

O modelo dispersão-extinção-cladogênese (DEC) foi utilizado para estimar as áreas ancestrais e inferir os eventos de dispersão, sendo implementado na análise por meio do pacote *BioGeoBEARS* no software R (Matzke, 2018). O DEC possui dois componentes principais: o paleogeográfico, que representa conjunto de áreas com conexões, e o filogenético, que envolve a filogenia calibrada (Ree et al. 2005). Para aplicar o modelo DEC, utilizamos as filogenias de Silvestro et al. (2019) e a distribuição geográfica das espécies codificadas em bioregiões (Löwenberg-Neto 2024), com um número máximo de áreas ancestrais igual a 4, para 100 árvores posteriores diferentes que foram sorteadas aleatoriamente (Silvestro et al., 2019).

O modelo dispersão-extinção-cladogênese (Ree et al. 2005; Ree & Smith 2008), busca inferir as expansões e as contrações na distribuição geográfica das linhagens ao longo do tempo. A idade da transição na linhagem é um processo estocástico ao longo dos ramos da árvore filogenética (Sanmartín, 2012). Dentro do DEC, uma linhagem evolui como resultado de dois parâmetros, eventos de dispersão (expansão

da distribuição) e extinção local (contração da distribuição) dentre as áreas; sendo os parâmetros estimados por máxima verossimilhança (Ree & Smith 2008).

Após a aplicação do modelo DEC, que estabeleceu os parâmetros para a evolução das distribuições geográficas ancestrais nas linhagens filogenéticas, foi realizado o mapeamento estocástico biogeográfico (BSM). Vários cenários históricos de evolução das distribuições geográficas ao longo dos ramos da filogenia, com base nos parâmetros estimados por máxima verossimilhança (Hackel & Sanmartín, 2021) foram realizados pelo mapeamento. As simulações consideram os tempos e locais dos eventos biogeográficos ao longo dos ramos da árvore (Dupin et al., 2017), sendo geradas 10 simulações para cada uma das 100 árvores filogenéticas utilizadas. O BSM permitiu identificar os eventos biogeográficos e estimar suas frequências ao longo das árvores simuladas.

### 3.7 DIREÇÃO E O TEMPO DAS DISPERSÕES DAS LINHAGENS

Para facilitar a visualização das dispersões entre as bioregiões, foi construída uma rede de dispersão (Antonelli et al. 2018; Löwenberg-Neto e de Carvalho, 2020), na qual cada bioregião é representada por um nó, cujo tamanho reflete a quantidade de espécies presentes. As setas indicam a direção e intensidade da dispersão, sendo sua espessura proporcional ao número de eventos, com a rede gerada no R por meio do pacote *qgraph* (Epskamp et al. 2012). A construção baseou-se nas dez rotas de dispersão com maior frequência, representando a conectividade e o fluxo de dispersão entre as bioregiões. Complementarmente a rede, foram elaborados histogramas para essas rotas, com intervalos de 1 milhão de anos ao longo de 30 milhões de anos, incluindo marcações que demarcam os períodos de início e término das épocas geológicas, Oligoceno, Mioceno, Plioceno e Pleistoceno.

Além de estatísticas descritivas que foram calculadas para investigar mais detalhadamente o momento desses eventos (Löwenberg-Neto, 2024), com base nos valores mínimos, primeiro quartil (Q1), média, mediana e terceiro quartil (Q3). Com base nos valores de Q1 e Q3, considerou-se que os eventos de dispersão ocorreram dentro do intervalo interquartil, em vez de desde o início mostrado nos histogramas, a fim de fornecer estimativas estatísticas mais precisas e confiáveis da frequência de dispersão.

Considerando que o número de ramos na filogenia aumenta ao longo do tempo, resultando em um aumento natural na contagem absoluta de eventos de dispersão (Antonelli et al. 2015), foi elaborado um gráfico do número de linhagem ao longo do tempo (*Lineage Through Time - LTT*) para normalizar a frequência dos eventos de dispersão ao longo do tempo (Löwenberg-Neto, 2024). Após a normalização da dispersão, para investigar como a taxa de dispersão se modificou ao longo do tempo, foi realizado o teste t de Student com Sieve-bootstrap, com o pacote *funtimes* no R (Noguchi et al., 2011).

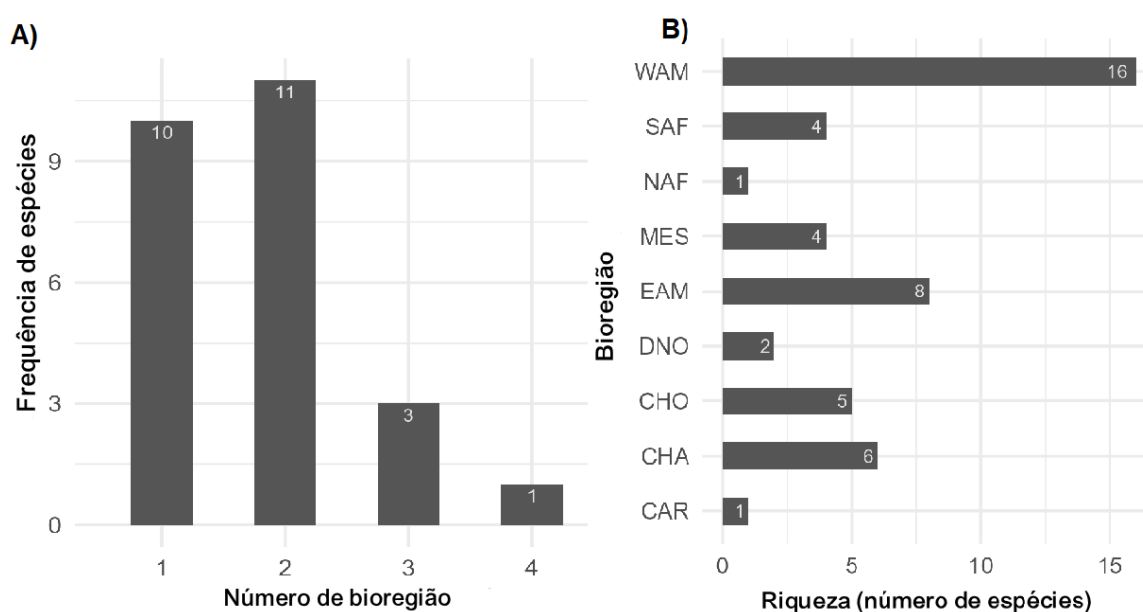
O teste identificou um padrão não linear. Devido a isso, foi realizado uma regressão (*threshold regression analysis*) para verificar o número de quebra e também suas respectivas localizações, com pacote *strucchange* no R (Zeileis et al., 2002). A partir dos pontos de ruptura, foram testados modelos com diferentes quantidades de mudanças, variando de zero a seis pontos, e comparados entre si por meio da função "anova()", a fim de selecionar aquele com o melhor ajuste aos dados (Dornelas et al., 2013).

#### 4.0 RESULTADOS

A análise do número de espécies, incluindo fósseis, com base na matriz binária de presença e ausência (Material Suplementar: **MS1**), indicou a Amazônia Ocidental (WAM) como a bioregião com maior riqueza de espécies da família Atelidae (Figura 6), seguida pela Amazônia Oriental (EAM). A maioria das espécies apresenta distribuição restrita, limitada a poucas bioregiões, evidenciando o endemismo.

Com base nas análises realizadas do modelo Dispersão-Extinção-Cladogênese (DEC), com no máximo 4 áreas ancestrais e os mapeamentos estocásticos com 1.000 simulações geradas a partir de 10 mapeamentos estocásticos aplicados a cada uma das 100 árvores filogenéticas analisadas (Material Suplementar: **MS3** e **MS4**), foram geradas várias combinações de ancestrais para a família Atelidae e seus gêneros (Tabela 3). A Amazônia Ocidental destacou-se como a bioregião mais frequentemente inferida como ancestral, sendo como área única para alguns gêneros e, para outros, como parte de combinações com outras áreas.

**Figura 6.** Frequência de espécies em relação ao número de bioregiões ocupadas (A) e Número de espécies (riqueza) identificado neste estudo em cada bioregião (B). As abreviações correspondem a: WAM, Amazônia Ocidental; CHA, Chaco; SAF, Florestas Atlânticas do Sul; EAM, Amazônia Oriental; NAF, Florestas Atlânticas do Norte; MES, Mesoamérica; CHO, Chocó; DNO, Norte Seco da América do Sul; PAT, Patagônia; CAR, Caribe.

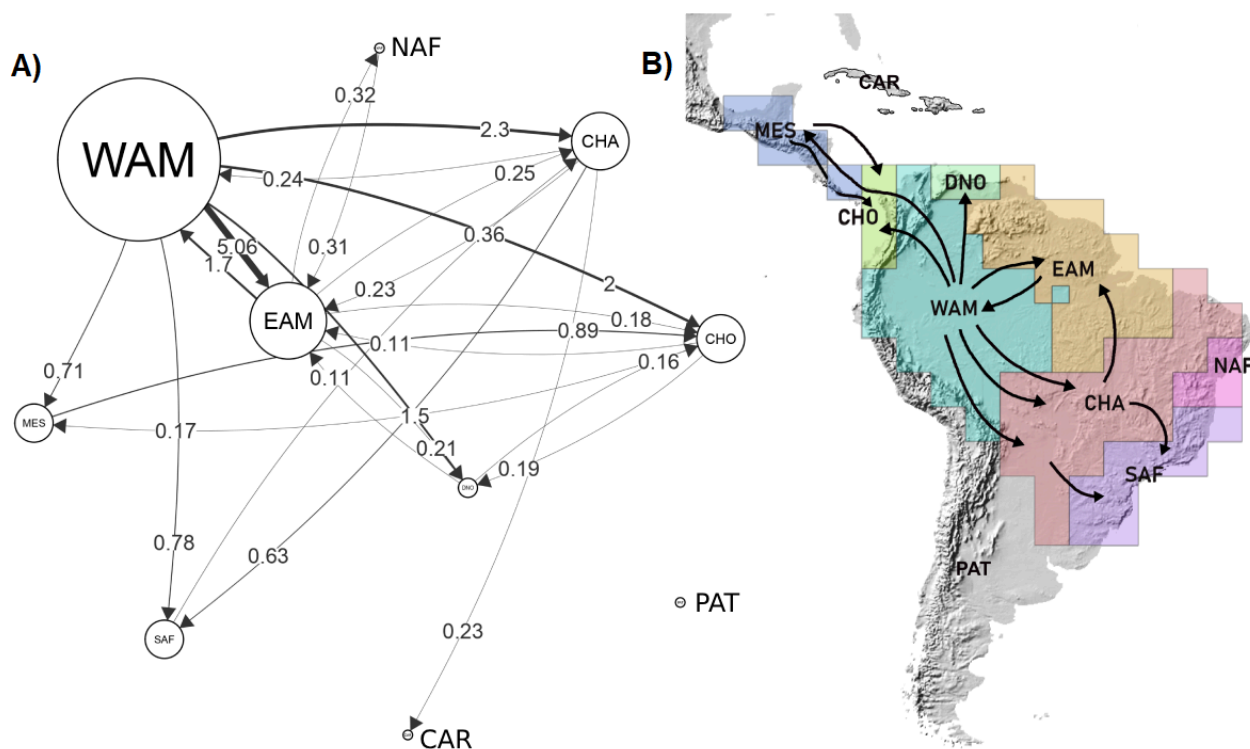


**Tabela 3.** Número de replicações das áreas ancestrais inferidas para a Família Atelidae.

Família e gêneros	Combinação de áreas ancestrais mais frequentes	Replicações
Atelidae	Amazônia Ocidental (WAM)	655
<i>Alouatta</i>	Amazônia Ocidental + Chaco + Floresta Atlântica Sul + Mesoamérica	79
	Amazônia Ocidental + Chaco + Amazônia Oriental + Mesoamérica	78
	Amazônia Ocidental + Chaco + Floresta Atlântica Sul + Mesoamérica	72
<i>Ateles</i>	Amazônia Ocidental (WAM)	544
<i>Lagothrix</i>	Amazônia Ocidental + Amazônia Oriental (WAM + EAM)	842
<i>Brachyteles</i>	Floresta Atlântica Sul (SAF)	910

A análise da rede de dispersão (Figura 7) indicou que a Amazônia Ocidental (WAM) foi a principal fonte de linhagens da família Atelidae, com maior frequência de eventos direcionados à Amazônia Oriental (EAM), que também apresentou dispersão de retorno, embora menos frequentes. A segunda rota mais expressiva foi da Amazônia Ocidental (WAM) para o Chaco (CHA), seguida por Amazônia Ocidental (WAM) para Chocó (CHO). As rotas menos frequentes incluíram os fluxos de DNO para EAM e de Mesoamérica (MES) para CHO. Algumas dispersões originadas na WAM e indo para Mesoamérica (MES), Florestas Atlânticas do Sul (SAF), Norte Seco da América do Sul (DNO) e Chocó (CHO), não apresentaram retorno à região de origem. Já nas demais rotas, foram observados movimentos de ida e volta. A dispersão para o Caribe (CAR) refere-se exclusivamente ao fóssil *Paralouatta varonai*, único registro para essa bioregião.

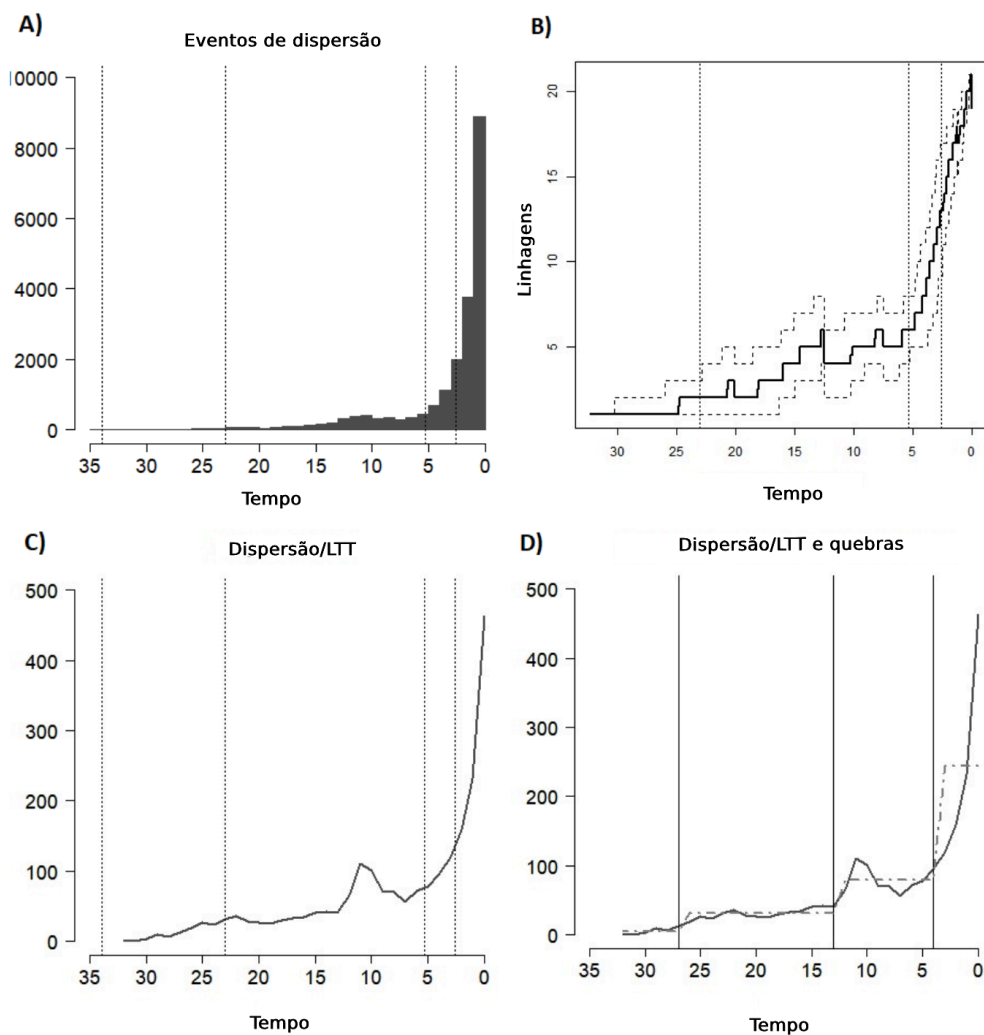
**Figura 7.** Rede que ilustra a direção e a frequência dos eventos de dispersão (A). Círculos representam as bioregiões, com seus tamanhos indicando o número de espécies. As setas mostram a direção dos movimentos de dispersão, enquanto a espessura das linhas reflete a frequência dos eventos. Mapa com seis rotas mais frequentes (B). As abreviações correspondem a: WAM, Amazônia Ocidental; CHA, Chaco; SAF, Florestas Atlânticas do Sul; EAM, Amazônia Oriental; NAF, Florestas Atlânticas do Norte; MES, Mesoamérica; CHO, Chocó; DNO, Norte Seco da América do Sul; PAT, Patagônia; CAR, Caribe.



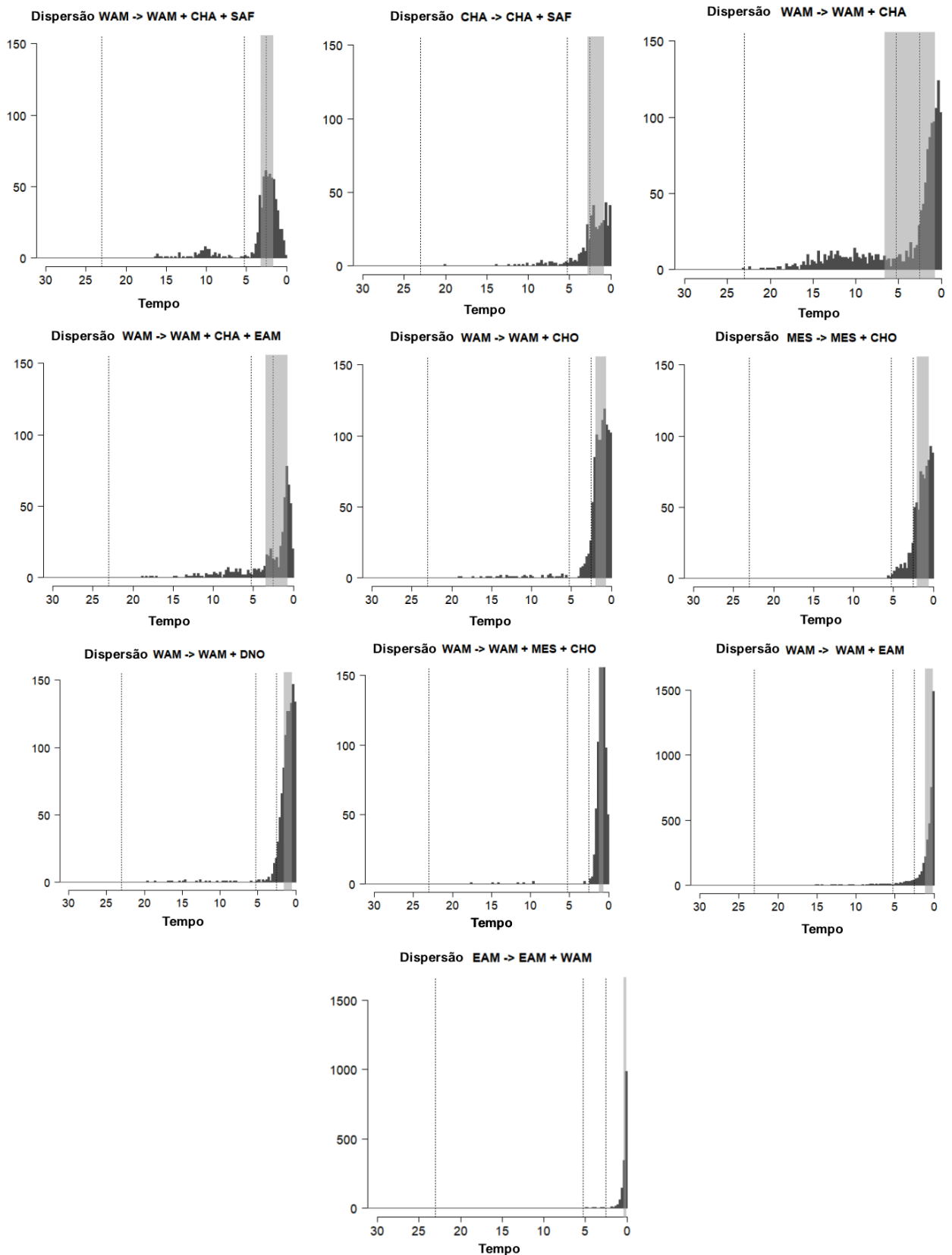
Os resultados, indicaram que os eventos de dispersão estavam mais concentrados em períodos mais recentes (Figura 8 e Figura 9), com o aumento acentuado a partir de 4 milhões de anos até os dias atuais (Figura 8.A), sendo eventos infrequentes entre 35 e 5 milhões de anos atrás. A análise da frequência normalizada pelo número de linhagens, no gráfico de LTT (Figura 8.C) demonstrou uma tendência geral de aumento tanto nos eventos de dispersão quanto nos de diversificação. Houve um pico proeminente em torno de 12-10 Ma, marcado por alta frequência absoluta de dispersão, mas sem aumento correspondente no número de linhagens (Figuras 8.B–C) quando comparado com o gráfico LTT (Figura 8. B-C), o que poderia indicar a influência de eventos que intensificaram a dispersão em determinadas direções. A análise apontou três quebras (27, 13 e 4 Ma) associadas a aumentos na dispersão relativa, definindo quatro fases distintas nas tendências de dispersão (Figura 8.D)

Ao observar as dez rotas de dispersão, a rota de dispersão mais antiga identificada no estudo foi da Amazônia Ocidental (WAM) para o Chaco (CHA) (com o intervalo interquartil de 6,59 a 0,75 Ma), seguida pela rota da Amazônia Ocidental (WAM) para Chaco + Amazônia Oriental (EAM) (com o intervalo interquartil de 3,44 a 0,76 Ma) (Figuras 9 e 10).

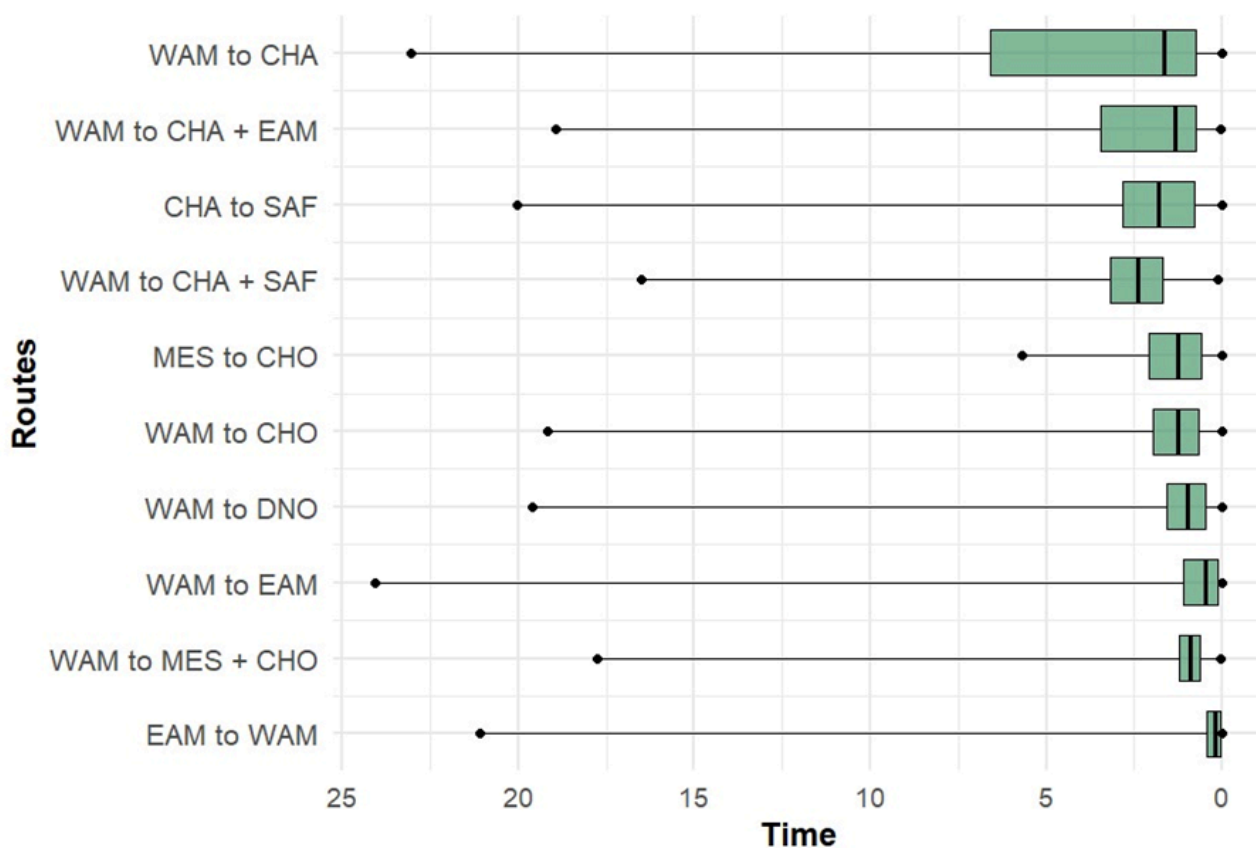
**Figura 8.** Histogramas relacionados aos eventos de dispersão e ao número de linhagens ao longo do tempo: (A) Frequência absoluta dos eventos de dispersão; (B) Número médio de linhagens das 100 árvores analisadas em cada intervalo de tempo (*Lineage Through Time* – LTT); (C) Número absoluto de eventos de dispersão em relação ao número de linhagens ao longo do tempo (normalizado); (D) Número absoluto de eventos de dispersão por número de linhagens ao longo do tempo, com análise de quebra de tendência (pontos de quebra 27, 13 e 4 Ma, linhas verticais e linha tracejada).



**Figura 9.** Histograma de frequências de eventos de dispersão para as rotas. As barras sombreadas sobre as frequências marcam os valores entre o primeiro e o terceiro quartil. As abreviações correspondem a: WAM, Amazônia Ocidental; CHA, Chaco; SAF, Florestas Atlânticas do Sul; EAM, Amazônia Oriental; NAF, Florestas Atlânticas do Norte; MES, Mesoamérica; CHO, Chocó; DNO, Norte Seco da América do Sul.



**Figura 10.** Tempo de ocorrência da frequência de dispersão apresentado em diagramas de caixa (boxplots) para as dez rotas mais frequentes do clado Atelidae.



## 5.0 DISCUSSÃO

Neste estudo, houve uma abordagem integrativa que reuniu dados de distribuição geográfica das espécies, filogenias e ferramentas de modelagem de dispersão, com o objetivo de reconstruir a biogeografia histórica da família Atelidae e compreender o tempo e direções das principais rotas de dispersão que moldaram a atual diversidade e a distribuição do grupo na região Neotropical. A análise dos eventos de dispersão da família Atelidae, com base em 1.000 simulações geradas a partir de 10 mapeamentos estocásticos aplicados a cada uma das 100 árvores filogenéticas avaliadas, indicou a Amazônia Ocidental (WAM) como principal região de origem das

linhagens. A Amazônia Oriental (EAM), por outro lado, foi identificada como o principal destino ao longo das rotas de dispersão. Ao longo do tempo, nossa análise apontou uma tendência geral de aumento nos eventos de dispersão da família Atelidae.

Nas reconstruções das áreas ancestrais, a Amazônia Ocidental (WAM) foi inferida como a região ancestral da família Atelidae (Kiesling et al., 2015), além de ser apontada como a bioregião com maior riqueza de espécies (Vallejos-Garrido et al., 2017). Esses achados são consistentes com seu reconhecimento como um dos principais centros de biodiversidade da região Neotropical (Antonelli et al., 2018) e de linhagens de primatas do Novo Mundo (Löwenberg-Neto, 2024).

Para o gênero *Alouatta*, a reconstrução da área ancestral indicou múltiplas regiões (Amazônia Ocidental + Chaco + Floresta Atlântica Sul + Mesoamérica e Amazônia Ocidental + Chaco + Amazônia Oriental + Mesoamérica). Embora estudos anteriores tenham proposto outras áreas de origem, como na região de Huila, na Colômbia (Doyle et al. 2019), ou regiões fora da Bacia Amazônica (Rosenberger et al. 2009), nossas estimativas mais amplas podem refletir a longa história evolutiva e a ampla distribuição geográfica do gênero. Isso inclui a separação precoce entre os clados mesoamericano e sul-americano, há 13,2 milhões de anos, e a divergência de *Alouatta guariba*, há 10,7 milhões de anos. A Mata Atlântica Sul (SAF) como parte da área ancestral do gênero reforça as hipóteses de isolamento genético de longa duração e de antigos eventos de intercâmbio biótico envolvendo essa linhagem (Doyle et al., 2021).

Para o gênero *Ateles*, a área ancestral foi frequentemente associada à Amazônia Ocidental, corroborada pelos estudos de Medeiros et al. (1997) e Morales-Jimenez et al. (2015b), que sugerem o sudoeste e o sul da Bacia Amazônica como possíveis origens. Nossos resultados alinham-se mais com a hipótese de Medeiros et al. (1997), já que o sudoeste da Bacia Amazônica se aproxima da Amazônia Ocidental (WAM), conforme definido por Löwenberg-Neto (2024). Por outro lado, Morales-Jimenez et al. (2015b) propõem uma origem na Bacia Amazônica Sul, que pode abranger áreas da Amazônia Ocidental (WAM) e também da Amazônia Oriental (EAM).

Para *Brachyteles*, os resultados indicam a Floresta Atlântica Sul (SAF) como sua área ancestral, sugerindo uma evolução autóctone, com a linhagem se desenvolvendo e permanecendo ao longo do tempo nessa bioregião, com divergência das espécies ocorrendo há cerca de 2 a 2,6 milhões de anos (Di Fiore et al. 2015; Chaves et

al. 2019). Para *Lagothrix*, as regiões da Amazônia Ocidental e Amazônia Oriental (WAM + EAM) foram frequentemente recuperadas como áreas ancestrais do gênero. Embora estudos anteriores tenham proposto a alta Bacia Amazônica como provável origem de *Lagothrix* (Ruiz-García & Pinedo-Castro, 2011; Di Fiore et al., 2015), essa área corresponde majoritariamente à WAM. Assim, nossa inferência mais abrangente, ao incluir tanto a WAM quanto a EAM, sugere uma área ancestral mais extensa, que abrange também a porção oriental da Amazônia.

A partir dessa área ancestral, as linhagens da família Atelidae iniciaram processos de dispersão que contribuíram para moldar sua atual distribuição geográfica, sendo isso destacado em nossas dez rotas de dispersão. Exemplos disso, foi a rota de Amazônia Ocidental para Chocó, que reforçou a dispersão transandina de espécies de *Ateles*, como *A. fusciceps*, que ocupou a costa do Pacífico, e *A. geoffroyi*, que chegou à Mesoamérica por meio do istmo do Panamá (Medeiros et al., 1997; Morales-Jimenez et al., 2015). Embora ocorram com menor frequência, os movimentos de dispersão da região Seca do Norte da América do Sul (DNO) para a Amazônia Oriental (EAM) e de MES para CHO evidenciam ainda mais o padrão complexo e multidirecional das rotas de dispersão de Atelidae.

Os eventos de dispersão mais frequentes se dispersaram da região da Amazônia Ocidental (WAM) para a Oriental (EAM), indicando uma forte relação inter-amazônica (Löwenberg-Neto, 2024) (Tabela 3; Figura 11), havendo também eventos de dispersão reversa da EAM para a WAM. Além de dispersões entre as regiões da Amazônia, houve rota saindo da WAM para as bioregiões do Chaco (CHA) e do Chocó (CHO). Ao analisar essas rotas com as áreas ancestrais e as expansões dos gêneros, tais padrões são compatíveis com a expansão proposta para *Alouatta*, tanto em direção ao sul, alcançando as florestas Amazônica e Atlântica, quanto ao norte, rumo à Mesoamérica (Doyle et al., 2021). Além disso, para *Ateles*, apoia os cenários complexos de dispersão do gênero, uma vez que sugere-se uma extensa dispersão ao longo da Bacia Amazônica, em direção a oeste, atravessando os Andes em direção à América Central e também ao noroeste da América do Sul (Medeiros et al., 1997; Morales-Jimenez et al., 2015).

Nossa análise temporal de eventos de dispersão, houve um aumento geral na frequência ao longo do tempo. Os eventos eram infreqüentes entre 35 e 5 Ma, aumentando gradualmente e se intensificando a partir de 4 até os dias atuais. Inicialmente, a 35-27 Ma antecede o impacto do Sistema Pebas (23–11 Ma), além do

levantamento dos Andes na parte Norte há 10 Ma, que se tornaram barreiras entre os Andes e a Amazônia, dificultando a dispersão de espécies dependentes de florestas de terra firme (Hoorn et al. 2022; Wesselingh et al. 2001; Chazot et al. 2019). Embora o regime úmido tenha fragmentado as florestas tropicais, a vegetação diversificada persistiu nas bordas do sistema (Hoorn et al., 2010), e rotas de dispersão ainda estavam disponíveis em áreas como os escudos das Guianas e do Brasil e a região atlântica (Lynch Alfaro 2017). A diversificação pode ter sido limitada ou concentrada nessas bordas até cerca de 10 Ma (Wesselingh et al., 2001).

A análise dos pontos de quebra indica que o marco em 13 Ma representa um momento crucial na história evolutiva do gênero *Alouatta*, ressaltando o Mioceno Médio como um período importante para o gênero. Isso se deve ao fato de que, por volta de 13,2 Ma, é estimada a divergência entre os clados mesoamericano e sul-americano, além da separação da espécie *Alouatta guariba*, ocorrida aproximadamente a 10,7 Ma (Doyle et al., 2021). Além disso, entre 15 e 10 Ma, ocorreu a transição para o sistema fluvial Acre (Hoorn et al., 2022), o que provavelmente favoreceu a conectividade entre habitats e promoveu um aumento na dispersão, contribuindo para a expansão de *Alouatta* e de outras espécies (Löwenberg-Neto, 2024).

Entre 10-12 Ma, houve um pico na frequência relativa de dispersão, sendo esse pico não acompanhado pelo aumento no número de linhagens ao longo do tempo, demonstrando ao contrário, um número reduzido de linhagens. É evidenciado pela interrupção das linhagens de três espécies fósseis nas filogenias (*Solimoea acrensis*, *Stirtonia tatacoensis* e *Stirtonia victoriae*), provenientes dos depósitos de La Venta (Carrillo et al., 2023). Como consequência, houve uma redução no número total de linhagens, o que, ao se calcular a dispersão relativa (frequência absoluta de dispersão dividida pelo número de linhagens), resultou em um aumento.

Entre 12 e 10 Ma observando os histogramas, as rotas de dispersão mais frequentes partiram da Amazônia Ocidental (WAM) em direção ao Chaco (CHA), além da Amazônia Ocidental para Chaco e Amazônia Oriental (EAM), e Amazônia Ocidental para Chaco e Mata Atlântica (SAF). Além disso, entre 15 e 10 Ma, houve a regressão do Mar Paranaense (Hoorn et al., 2010; Hoorn et al., 2022), que era uma barreira, e posteriormente, provavelmente auxiliou no aumento da dispersão para essas áreas.

As rotas de dispersão mais antiga e frequente para a família foi da Amazônia Ocidental para o Chaco (WAM para CHA) (intervalo interquartil entre 6,59 e

0,75 Ma) abrangendo do Plioceno Superior ao Pleistoceno Inferior. Enquanto análises anteriores para os macacos do Novo Mundo sugerem uma rota mais antiga (13,14 a 5,89 Ma; Löwenberg-Neto, 2024), nossos resultados apontam para uma dispersão mais recente, associada às expansões em direção a ambientes mais secos e abertos durante o Plio-Pleistoceno (Lynch-Alfaro, 2015). A dispersão rumo à Mata Atlântica também parece ter ocorrido por meio do Chaco (CHA para SAF), com intervalo estimado entre

Paralelamente a essas expansões em direção ao sul, o fechamento do Istmo do Panamá, por volta de 3,5 Ma, viabilizou a dispersão para o norte do continente, permitindo que alguns macacos do Novo Mundo, incluindo *Ateles* e *Alouatta*, ampliassem sua distribuição nessa direção (Lynch Alfaro, 2017; Cortés-Ortiz et al., 2003; Morales-Jimenez et al., 2015). Na região noroeste, duas rotas indicaram conexões entre a Amazônia Ocidental e as áreas da Mesoamérica e do Chocó. A primeira corresponde ao trajeto de Amazônia Ocidental para o Chocó (WAM para CHO) (intervalo entre 1,98 e 0,66 Ma) abrangendo o Pleistoceno Inferior ao Médio. Essa rota é mais recente do que a estimada por Löwenberg-Neto (2024) (4,31 a 1,24 Ma) e contrasta com hipóteses anteriores que sugerem dispersões para a América Central ainda no Mioceno e Plioceno (Silvestro et al., 2019; Kay, 2015; Ali et al., 2021), indicando uma colonização mais tardia por parte de Atelidae.

A segunda rota, conectando a Amazônia Ocidental à Mesoamérica + Chocó (WAM para MES + CHO), evidenciou dispersão ao noroeste (intervalo estimado entre 1,21 e 0,62 Ma), durante a transição do Pleistoceno Inferior para o Médio. Também foi identificada uma rota direta da Mesoamérica para o Chocó (MES para CHO) (2,07 a 0,59 M), reforçando a hipótese de movimentos de retorno entre essas regiões. Para a região ao norte, foi identificada uma rota de dispersão da Amazônia Ocidental para o Norte Seco da América do Sul (WAM para DNO) (intervalo entre 1,57 a 0,48 Ma), no Pleistoceno Médio, indo até o início do Pleistoceno Superior. Essa rota é corroborada parcialmente às estimativas de Löwenberg-Neto (2024), mas indica uma dispersão mais recente para os Atelidae.

Por fim, as dispersões mais recentes da família Atelidae ocorreram entre as porções ocidental e oriental da Amazônia. A rota de Amazônia Ocidental para Oriental (WAM para EAM) (1,12 a 0,14 Ma) no Pleistoceno Inferior, coincide com o período final de aumento nas taxas de dispersão (Löwenberg-Neto, 2024). Já a rota inversa, de EAM para

WAM, com intervalo entre 0,42 e 0,04 Ma (Pleistoceno Médio ao Superior), sugere uma continuidade nos movimentos de dispersão entre essas duas bioregiões amazônicas.

O aumento consistente nos eventos de dispersão a partir de aproximadamente 4 Ma, que se estende até os dias atuais, coincide com a diversificação ocorrida no Plioceno em *Ateles* e com as divergências mais recentes observadas em *Lagothrix* e *Brachyteles*. Com o fechamento do Istmo do Panamá durante o Plioceno (Hoorn et al., 2010), teve início o Grande Intercâmbio Biótico Americano, permitindo que alguns macacos do Novo Mundo expandissem sua distribuição para regiões mais ao norte (Lynch Alfaro, 2017).

Além disso, ao longo do Plioceno e do Pleistoceno, evidenciam-se, para a família Atelidae, movimentos dispersivos tanto em direção ao sul e sudeste da América do Sul, alcançando bioregiões como o Chaco e a Mata Atlântica, quanto rumo ao norte do continente, atingindo o Chocó, a Mesoamérica e o Norte Seco da América do Sul. Esses padrões indicam que Atelidae foi capaz de explorar uma ampla diversidade de paisagens e de transpor barreiras ecológicas significativas ao longo de sua história evolutiva. Um exemplo notável é o gênero *Alouatta*, cujas espécies exibem adaptações a ambientes mais abertos e sujeitos a sazonalidade climática (Silvestro et al., 2019).

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados apontam consistentemente a Amazônia Ocidental (WAM) como a principal área ancestral do grupo e um importante centro de origem e diversificação, especialmente no caso do gênero *Ateles*. Por outro lado, *Brachyteles* apresentou uma origem independente na Mata Atlântica Sul (SAF), reforçando o endêmico autóctone, enquanto para o gênero *Alouatta* revelou-se uma distribuição ancestral mais ampla e complexa, associada à sua divergência antiga. Já *Lagothrix* apresentou origens nas porções ocidental e oriental da Amazônia. A análise da direção das dispersões confirmou o papel central da Amazônia Ocidental como ponto de partida para dispersões para diferentes direções, com destaque para expansão rumo à Amazônia Oriental (EAM), bem como para as bioregiões do Chaco (CHA) e do Chocó (CHO).

Ao analisar o tempo, os eventos de dispersão da família foram relativamente raros entre 35 e 5 Ma, tornando-se progressivamente mais frequentes a partir de 4 Ma, o que culmina em um aumento expressivo até os dias atuais. A dispersão de Atelidae pode ser dividida em quatro fases principais, marcadas por mudanças significativas aos 27, 13 e 4 Ma. Um pico importante entre 12 e 10 Ma pode estar relacionado à extinção de algumas linhagens e à eliminação de barreiras geográficas, como a transição do sistema Pebas para o sistema Acre e a retração do Mar Paranaense, eventos ocorridos entre 15 e 10 Ma.

O último grande aumento na dispersão da família acabou coincidindo com a diversificação pliocena de *Ateles* e o fechamento do Istmo do Panamá (~3,5 Ma), o que facilitou a dispersão dentro da América do Sul quanto em direção à Mesoamérica. Ao integrar dados sobre áreas ancestrais, tempo e rotas de dispersão este estudo oferece uma base sólida para compreender os processos evolutivos que moldaram a distribuição atual da família Atelidae, além de contribuir com novas perspectivas para a biogeografia histórica dos primatas neotropicais.

## 7. REFERÊNCIAS

ALI, J. ; FRITZ, U. ; VARGAS-RAMIREZ, M. Monkeys on a free-floating island in a Colombian river: further support for over-water colonization. *Biogeographia—The Journal of Integrative Biogeography*, v. 36, 2021.

ANTONELLI, A. S. I. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, v. 60, n. 2, p. 403-414, 2011.

ANTONELLI, A. et al. An engine for global plant diversity: highest evolutionary turnover and emigration in the American tropics. *Frontiers in Genetics*, v. 6, p. 130, 2015.

ANTONELLI, A. et al. Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. *PeerJ*, v. 6, p. e5644, 2018.

ANTONELLI, A. et al. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 115, n. 23, p. 6034-6039, 2018.

CARTELLE, C.; HARTWIG, W. C. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 93, n. 13, p. 6405-6409, 1996.

CARRILLO, J.D. et al. The Miocene La Venta Biome (Colombia): A century of research and future perspectives. *Geodiversitas*, v. 45, n. 26, p. 739-767, 2023.

CORTÉS-ORTIZ, L. et al. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 26, n. 1, p. 64-81, 2003.

CORTÉS-ORTIZ, L.; RYLANDS, A. B.; MITTERMEIER, R. A. The taxonomy of howler monkeys: integrating old and new knowledge from morphological and genetic studies. In: MITTERMEIER, R. A.; COIMBRA-FILHO, A.; RYLANDS, A. B. (orgs.). *Howler monkeys: Adaptive radiation, systematics, and morphology*. p. 55-84. 2015.

CHAVES, P. B. et al. Phylogeographic evidence for two species of miqui (genus *Brachyteles*). *American Journal of Primatology*, v. 81, n. 12, p. e23066, 2019.

BLOCH, J. I. et al. First North American fossil monkey and early Miocene tropical biotic interchange. *Nature*, v. 533, n. 7602, p. 243-246, 2016.

CARTELLE, C.; HARTWIG, W. C. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 93, n. 13, p. 6405-6409, 1996.

CRISCI, J. V. The voice of historical biogeography: *Historical Biogeography*. *Journal of Biogeography*, v. 28, n. 2, p. 157–168, 2001.

CRISCI, J. V.; KATINAS, L.; POSADAS, P. *Historical biogeography: an introduction*. Harvard University Press, 2003.

- DE OLIVEIRA, F. B.; MOLINA, E.; MARROIG, G. Paleogeography of the South Atlantic: a route for primates and rodents into the New World? In: COIMBRA-FILHO, A. et al. (orgs.). *The South Atlantic in the Paleogene*. p. 55–68. 2009.
- DE LIMA, M. M. C. et al. Spider monkey, Muriqui and Woolly monkey relationships revisited. *Primates*, v. 48, p. 55-63, 2007.
- DE QUEIROZ, K. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. In: *Endless forms: species and speciation*. 1998.
- DI FIORE, A. Genetic approaches to the study of dispersal and kinship in New World primates. In: *South American primates: Comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. New York, NY: Springer New York, 2009. p. 211-250.
- DI FIORE, A. et al. The rise and fall of a genus: Complete mtDNA genomes shed light on the phylogenetic position of yellow-tailed woolly monkeys, *Lagothrix flavicauda*, and on the evolutionary history of the family Atelidae (Primates: Platyrrhini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 82, p. 495-510, 2015.
- DORNELAS, M. et al. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 280, n. 1750, p. 20121931, 2013.
- DOYLE, E. D. et al. Molecular phylogenetic inference of the howler monkey radiation (Primates: Alouatta). *Primates*, v. 62, p. 177-188, 2021.
- DUPIN, J. et al. Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae. *Journal of Biogeography*, v. 44, n. 4, p. 887-899, 2017.
- EDLER, D. et al. Infomap Bioregions: Interactive Mapping of Biogeographical Regions from Species Distributions. *Systematic Biology*, v. 66, p. 197–204, 2017.
- ESTRADA, A. et al. Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Science Advances*, v. 3, n. 1, p. e1600946, 2017
- EPSKAMP, S. et al. qgraph: Network visualizations of relationships in psychometric data. *Journal of statistical software*, v. 48, p. 1-18, 2012.
- FOODEN, J. A revision of the woolly monkeys (genus *Lagothrix*). *Journal of Mammalogy*, v. 44, n. 2, p. 213-247, 1963.
- FLEAGLE, J. *Primate adaptation and evolution*. Academic Press, 1999.
- GOLDANI, A.; CARVALHO, G. S. Análise de parcimônia de endemismo de cercopídeos neotropicais (Hemiptera, Cercopidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 47, p. 437-442, 2003.
- GOLDBERG, E. et al. Phylogenetic inference of reciprocal effects between geographic range evolution and diversification. *Systematic Biology*, v. 60, n. 4, p. 451-465, 2011.

- GREGORIN, R. Taxonomy and geographic variation of species of the genus *Alouatta Lacépède* (Primates, Atelidae) in Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 23, p. 64-144, 2006.
- HACKEL, J.; SANMARTÍN, I. Modelling the time and mode of lineage dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 36, n. 12, p. 1102-1112, 2021.
- HAFER, J. Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. 1967.
- HARTWIG, W. C.; CARTELLE, C. A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. *Nature*, v. 381, n. 6580, p. 307-311, 1996.
- HOORN, C. et al. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, v. 330, n. 6006, p. 927-931, 2010.
- HOORN, C. et al. The Miocene wetland of western Amazonia and its role in Neotropical biogeography. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 199, n. 1, p. 25-35, 2022.
- IUCN SSC PRIMATE SPECIALIST GROUP. Primates of the Neotropics. Disponível em: [http://www.primates-sg.org/primates\\_of\\_neotropics/](http://www.primates-sg.org/primates_of_neotropics/). Acesso em: 26 abr. 2024.
- JARDIM, M. MA et al. Southern extension of the geographic range of black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Mammalia*, v. 84, n. 1, p. 102-106, 2020.
- KAY, R. F. et al. *Stirtonia victoriae*, a new species of Miocene Colombian primate. *Journal of Human Evolution*, v. 16, n. 2, p. 173-196, 1987.
- KAY, R. F.; COZZUOL, M. A. New platyrrhine monkeys from the Solimões formation (late Miocene, Acre State, Brazil). *Journal of Human Evolution*, v. 50, n. 6, p. 673-686, 2006.
- KAY, R. F. Biogeography in deep time—What do phylogenetics, geology, and paleoclimate tell us about early platyrrhine evolution?. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 82, p. 358-374, 2015.
- KIESLING, N. M. J. et al. The tempo and mode of New World monkey evolution and biogeography in the context of phylogenomic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 82, p. 386-399, 2015.
- KELLOGG, R.; GOLDMAN, E. A. Review of the spider monkeys. *Proceedings of the United States National Museum*, 1944.
- KOWALEWSKI, M. M. et al. Why is it important to continue studying the anatomy, physiology, sensory ecology, and evolution of howler monkeys? In: *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology*. p. 3-17, 2015.
- LYNCH ALFARO, J. W. et al. Comparative biogeography of Neotropical primates. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 82, p. 518–529, 2015.
- LYNCH ALFARO, Jessica. The monkeying of the Americas: primate biogeography in the Neotropics. *Annual Review of Anthropology*, v. 46, n. 1, p. 317-336, 2017.

LÖWENBERG-NETO, P.; LOYOLA, R. D. Biogeografia da Conservação. In: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. (orgs.). Biogeografia da América do Sul: Análise de tempo, espaço e forma. Rio de Janeiro: Roca, 2016.

LÖWENBERG-NETO, P., & de Carvalho, C. J. Neotropical endemism and dispersal events between tropical and extra-tropical regions underlay the reticulate assemblages of muscid flies. *Journal of Biogeography*, v. 47, n. 7, p. 1574-1584, 2020.

LÖWENBERG-NETO, P. Validating the timing of New World monkey dispersal routes by lineage dispersal modeling and description of the Amazonian eastward route. *Journal of Mammalian Evolution*, v. 31, n. 2, p. 14, 2024.

MACPHEE, R. D. E.; ITURRALDE-VINENT, M. A. Earliest monkey from greater Antilles. *Journal of Human Evolution*, v. 28, n. 2, p. 197-200, 1995.

MARIVAUX, Laurent et al. An eosimiid primate of South Asian affinities in the Paleogene of Western Amazonia and the origin of New World monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 120, n. 28, p. 1-10, 2023.

MATZKE, N. J. BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and likelihood) Evolutionary Analysis with R Scripts. R package version 1.1.1, 2018.

MEDEIROS, M. A. et al. Radiation and speciation of spider monkeys, genus *Ateles*, from the cytogenetic viewpoint. *American Journal of Primatology*, v. 42, n. 3, p. 167-178, 1997.

MEIRELES, C. M. et al. Phylogenetic relationships among Brazilian howler monkeys, genus *Alouatta* (Platyrrhini, Atelidae), based on g1-globin pseudogene sequences. *Genetics and Molecular Biology*, v. 22, p. 337-344, 1999 a.

MEIRELES, C. M. et al. Molecular phylogeny of Ateline New World monkeys (Platyrrhini, Atelinae) based on  $\gamma$ -globin gene sequences: Evidence that *Brachyteles* is the sister group of *Lagothrix*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 12, n. 1, p. 10-30, 1999 b.

MORALES-JIMENEZ, A. L.; CORTÉS-ORTIZ, L.; DI FIORE, A. Phylogenetic relationships of Mesoamerican spider monkeys (*Ateles geoffroyi*): Molecular evidence suggests the need for a revised taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 82, p. 484-494, 2015.

MORALES-JIMENEZ, A. L.; DISOTELL, T.; DI FIORE, A. Revisiting the phylogenetic relationships, biogeography, and taxonomy of spider monkeys (genus *Ateles*) in light of new molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 82, p. 467-483, 2015.

MORRONE, J. J. *Evolutionary biogeography of the Andean region*. CRC Press, 2018.

MORRONE, J. J. Biotic assembly in evolutionary biogeography: A case for integrative pluralism. *Frontiers of Biogeography*, v. 12, n. 4, 2020.

MYERS, A. A.; GILLER, P. S. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, 1988.

NOGUCHI, K.; GEL, Y. R.; DUGUAY, C. R. Bootstrap-based tests for trends in hydrological time series, with application to ice phenology data. *Journal of Hydrology*, v. 410, n. 3-4, p. 150-161, 2011.

POSADAS, P.; CRISCI, J. V.; KATINAS, L. Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, v. 66, n. 3, p. 389-403, 2006.

PERELMAN, P. et al. A molecular phylogeny of living primates. *PLoS Genetics*, v. 7, n. 3, p. e1001342, 2011.

RAVEN, P. H. et al. The distribution of biodiversity richness in the tropics. *Science Advances*, v. 6, n. 37, p. eabc6228, 2020.

RECODER, R. Biogeografia baseada em eventos: uma introdução. *Revista da Biologia, São Paulo*, v. especial Biogeografia, p. 18-25, 2011.

REE, Richard H. et al. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution*, v. 59, n. 11, p. 2299-2311, 2005.

REE, R. H.; SMITH, S. A. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, v. 57, n. 1, p. 4-14, 2008.

RIVERO, M.; ARREDONDO, O. *Paralouatta varonai*, a new Quaternary platyrrhine from Cuba. *Journal of Human Evolution*, v. 21, n. 1, p. 1-11, 1991.

ROSENBERGER, Alfred L. et al. Platyrrhine ecophylogenetics in space and time. In: *South American primates: Comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. New York, NY: Springer New York. p. 69-113, 2009.

RONQUIST, F.; SANMARTÍN, I. Phylogenetic methods in biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 42, p. 441-464, 2011.

ROSENBERGER, Alfred L. et al. Fossil alouattines and the origins of *Alouatta*: craniodental diversity and interrelationships. *Howler monkeys: Adaptive radiation, systematics, and morphology*, p. 21-54, 2015.

ROSENBERGER, A. L. *New World monkeys: The evolutionary odyssey*. Princeton University Press, 2020.

RUIZ-GARCÍA, M.; PINEDO-CASTRO, M. O. Molecular systematics and phylogeography of the genus *Lagothrix* (Atelidae, Primates) by means of the mitochondrial COII gene. *Folia Primatologica*, v. 81, p. 109-128, 2011.

RUIZ-GARCÍA, M.; PINEDO-CASTRO, M.; SHOSTELL, J. M. How many genera and species of woolly monkeys (Atelidae, Platyrrhine, Primates) are there? The first molecular analysis of *Lagothrix flavicauda*, an endemic Peruvian primate species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 79, p. 179-198, 2014.

RYLANDS, A. B.; MITTERMEIER, R. A. The diversity of the New World primates (Platyrrhini): An annotated taxonomy. In: *South American primates: Comparative*

perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation. New York, NY: Springer New York. p. 23-54, 2009.

RYLANDS, A. B.; MITTERMEIER, Russell A. Taxonomy and systematics of the Neotropical primates: a review and update. *Frontiers in Conservation Science*, v. 5, p. 1391303, 2024.

SANMARTÍN, I. Historical biogeography: evolution in time and space. *Evolution: Education and Outreach*, v. 5, n. 4, p. 555-568, 2012.

SILVA, F. Mamíferos Silvestres-Rio Grande do Sul. Porto Alegre: Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Publicações Avulsas FZB, v. 7, p. 246, 1994.

SILVESTRO, D. et al. Early arrival and climatically-linked geographic expansion of New World monkeys from tiny African ancestors. *Systematic Biology*, v. 68, n. 1, p. 78-92, 2019.

SPRINGER, M. S. et al. Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PloS One*, v. 7, n. 11, p. e49521, 2012

VALLEJOS-GARRIDO, P. et al. Historical dynamics and current environmental effects explain the spatial distribution of species richness patterns of New World monkeys. *PeerJ*, v. 5, p. e3850, 2017.

WESSELINGH, F. P. et al. Lake Pebas: a palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainozoic Research*, v. 1, n. 1/2, p. 35-68, 2001.

ZEILEIS, A. et al. strucchange: An R package for testing for structural change in linear regression models. *Journal of statistical software*, v. 7, p. 1-38, 2002.