

Die *long calls* der Callitrichidae: Ein Beitrag zu ihrer Phylogenie



Vorgelegt von
Livia Wittiger
Juni 2002

Wissenschaftliche Arbeit im Rahmen der ersten Staatsprüfung
für das Lehramt an Gymnasien
Institut für Zoologie
Albert-Ludwigs-Universität Freiburg

Die *long calls* der Callitrichidae: Ein Beitrag zu ihrer Phylogenie

Vorgelegt von
Livia Wittiger
im Juni 2002

Wissenschaftliche Arbeit im Rahmen der ersten Staatsprüfung
für das Lehramt an Gymnasien
Institut für Zoologie
Albert-Ludwigs-Universität Freiburg

Betreuer: Prof. Dr. Klaus Vogt
und
Dr. Thomas Geissmann

Titelbild: *Saguinus labiatus* mit zwei Jungtieren, Zoo Frankfurt (Foto: T. Geissmann)

Livia Wittiger
Auf der Kinzig 50
79112 Freiburg

Inhaltsverzeichnis

Abstract.....	3
1. Einleitung.....	4
1.1 Fragestellung der Arbeit	4
1.2 Die Krallenaffen (Callitrichidae).....	5
1.2.1 Merkmale der Callitrichidae.....	5
1.2.2 Verbreitung der Callitrichidae.....	6
1.2.3 Verwandtschaftliche Beziehungen der Taxa.....	9
1.3 Der <i>long call</i>	16
1.3.1 Vokalsystematik der Primaten	19
1.3.2 Vokalsystematik der Callitrichidae.....	19
2. Material und Methoden.....	21
2.1 Tonaufnahmen.....	21
2.2 Technische Hilfsmittel.....	21
2.3 Auswertung der Tonaufnahmen.....	21
2.3.1 Digitalisierung	21
2.3.2 Vermessung.....	22
2.3.3 Statistische Auswertung.....	24
2.3.4 Phylogenetische Auswertung.....	25
3. Ergebnisse.....	29
3.1 Sonagramme.....	29
3.2 Ergebnisse der statistischen Tests.....	29
3.2.1 ANOVA und Scheffé's <i>F</i> -Test für die numerischen Variablen	29
3.2.2 ANOVA und Scheffé's <i>F</i> -Test für die metrischen Variablen	30
3.3 Ergebnisse der phylogenetischen Analyse.....	32
3.3.1 Beschreibung der Matrix	32
3.3.2 Kladogramme.....	32
4. Diskussion.....	41
4.1 Statistische Ergebnisse	41
4.2 Phylogenetische Analyse.....	41
5. Zusammenfassung	50
6. Danksagung.....	51
7. Literatur.....	52
8. Anhänge.....	60
Anhang 1. Herkunft der verwendeten Tonaufnahmen.....	60
Anhang 2. Anzahl der Stichproben pro Taxon und Rufe pro Stichprobe.....	63
Anhang 3. Definition der Variablen (Merkmale).....	65
Anhang 4. Sonagramme repräsentativer <i>long calls</i>	68
Anhang 5. Merkmalscodierung.....	75
Anhang 6. Datenmatrix	78

Abstract

Long calls of the Callitrichidae are mainly used for territorial defence and for maintaining group cohesion in social groups. These calls exhibit a particularly stereotyped and species-specific structure. As a result, long call characteristics can be used to reconstruct phylogenetic relationships.

For this purpose, long calls of 25 species representing all 6 callitrichid genera were subjected to a phylogenetic analysis. A total of 77 variables (including 33 qualitative, 15 numeric and 29 metric variables) were determined on the sonograms. Based on this vocal data set, two types of maximum parsimony cladograms were generated using heuristic search options: The shortest trees and bootstrap 50% majority-rule consensus trees. Trees were rooted using long calls of *Cebus apella* as an outgroup.

In most trees, taxa form clades according to the recognised callitrichid genera: *Cebuella*, *Callithrix* and *Callimico* each form a monophyletic clade. This is not the case in *Mico*, *Leontopithecus* and *Saguinus*, they are presented as paraphyletic groups.

The long calls of *Callimico* exhibit many supposedly derived characters. In the vocal cladograms, this genus shows affinities with the marmosets (i.e. the genera *Callithrix*, *Cebuella* and *Mico*).

Vocal data also support the split of the marmosets in two distinct groups. One group is formed by the species of the genus *Callithrix* and is supported with high bootstrap values of 98-99%. The second monophyletic group includes the samples of the genera *Mico* and *Cebuella* and is supported with a bootstrap values of 74-80%. The monophyly of *Cebuella* is supported with maximal bootstrap values of 100%. The genus *Mico* appears to be a paraphyletic, because *Mico humeralifer* exhibits closer affinities to the *Callithrix* clade than to the remaining species of the genus *Mico*.

The genus *Saguinus* is not shown as monophyletic groups. Within the genus *Saguinus* only *S. oedipus* and *S. mystax* are supported as monophyletic species with high bootstrap values over 90%. The genus *Leontopithecus* remains an unresolved group falling together with *Saguinus mystax* (albeit weakly supported by bootstrap values of only 61-69%).

A particularly interesting finding is the basal branching-off of a group consisting of *S. oedipus* and *S. geoffroyi*, two closely related species. This group consistently occurs in all trees of this study and is supported by bootstrap values of 61-92%. In none of the previously published callitrichid phylogenies did these two species occur in a basal position. This finding is explained by the radically different structure in the long call of the two species, as compared to the long calls of all other callitrichid species.

1. Einleitung

Die Familie der Callitrichidae (Krallenaffen) zeigt sich als sehr artenreiche, aber verhältnismässig homogene Gruppe der Platyrrhini (Neuweltaffen). Betrachtet man die Größe ihres Verbreitungsgebietes, verwundert die Artenvielfalt dieser Gruppe nicht. Und gerade diese Artenvielfalt bietet für Systematiker und Genetiker immer wieder Diskussionsstoff (Rylands et al., 1993, 2000).

Die Phylogenie der Callitrichidae ist trotz der Analyse verschiedener Gensequenzen noch nicht umfassend geklärt. Die molekularbiologischen Ergebnisse (Canavez, 1999b; Cropp et al., 1999; Pastorini et al., 1998) widersprechen zum Teil den Ergebnissen morphologischer Daten (Byrd, 1981; Ford 1986; Kay 1990; Rosenberger und Coimbra-Filho, 1984). Auch Untersuchungen des Karyotyps liefern keine eindeutigen Ergebnisse, da sie kaum eine definitive Unterscheidung der einzelnen Arten ermöglichen (Nagamachi et al., 1997a, 1997b). Deshalb erscheint es sinnvoll, auch unkonventionelle Methoden anzuwenden, wie die der Analyse der *long calls*, zumal mittels dieser Methode bei Primaten im Hinblick auf die Systematik interessante Ergebnisse erzielt wurden (Gautier, 1988, 1989; Geissmann, 1993, in press; Haimoff et al., 1982; Macedonia und Stanger, 1994; Oates und Trocco, 1983; Stanger, 1995; Zimmermann, 1990).

Der *long call* ist eine stereotype Vokalisation, die zur Kommunikation über weite Distanzen genutzt wird. *Long calls* bestehen aus einer Abfolge von einem bis mehreren Lauten, die eine artspezifische Struktur aufweisen. Auf Grund des konservativen Charakters eignet sich diese Vokalisation bei Primaten allgemein und bei der Familie der Callitrichidae im Speziellen, um verwandtschaftliche Beziehungen darzustellen und ihre Phylogenie zu rekonstruieren (Snowdon, 1989a, 1989b).

Die bisherigen vokalsystematischen Analysen beschränken sich jedoch auf einzelne Gattungen und zeigen kein vollständiges Bild der Callitrichidae (Hodun et al., 1981; Mendes, 1997; Snowdon et al., 1986; Snowdon, 1993). Aus diesen Gründen erscheint es sinnvoll, die Morphologie der *long calls* der Callitrichidae erneut unter phylogenetischen Gesichtspunkten zu betrachten.

1.1 Fragestellung der Arbeit

Das Ziel dieser Arbeit ist es, zu überprüfen, inwieweit bestehende Vorstellungen zur Phylogenie und Systematik der Callitrichidae anhand der *long calls* nachvollzogen werden können. Zu diesem Zweck wurden *long calls* aller sechs Gattungen dieser Primatengruppe vermessen und beschrieben und anschließend einer phylogenetischen Analyse unterzogen. Besonderes Interesse galt dabei den folgenden Teilaspekten der Systematik der Callitrichidae:

Zum einen sollten die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Genera untereinander betrachtet werden. Dabei ging es zum einen um die Frage, ob *Callimico* im System der Callitrichidae ausgehend von vokalen Daten eine basale Position im Stammbaum einnimmt oder eine abgeleitete Form des *long calls* zeigt. Zum anderen sollte die Frage beantwortet werden, ob sich die Aufspaltung der Gattung *Callithrix* in die Gattungen *Mico* und *Callithrix* durch vokale Daten bestätigen lässt. In diesem Zusammenhang interessierte auch die Stellung von *Cebuella* innerhalb der Büschel- und Seidenäffchen. Letztlich sollte diese Untersuchung auch einen Hinweis auf die Beziehungen innerhalb der Gattung *Saguinus* geben.

1.2 Die Krallenaffen (Callitrichidae)

Die Callitrichidae bilden die Familie der Platyrrhini, die sich am deutlichsten in morphologischer Hinsicht von den restlichen Neuweltaffen unterscheidet. Sie wird in sechs Gattungen eingeteilt: Büscheläffchen (*Callithrix*), Seidenäffchen (*Mico*), Zwergseidenäffchen (*Cebuella*), Tamarine (*Saguinus*), Löwenäffchen (*Leontopithecus*) und Springtamarine (*Callimico*) (Rylands et al., 2000).

1.2.1 Merkmale der Callitrichidae

Allen Callitrichidae gemeinsam ist der kleine Körperwuchs; sie erreichen lediglich ein Körpergewicht von 110-620g (Fleagle, 1999).

Eine Besonderheit der Zahnformel ist das Fehlen des dritten Molaren sowie des Hypoconus der oberen Molaren, so dass diese dreihöckrig sind. Nur *Callimico* behält einen verkleinerten dritten Molaren bei und weist vierhöckrige Molaren auf (Hershkovitz, 1977).

Das namensgebende Merkmal der Callitrichidae sind die vermutlich sekundär aus Nägeln entstandenen Krallen, die an allen Strahlen, ausgenommen dem Hallux, entwickelt wurden. Diese Adaptation ermöglicht den kleinen Primaten ein sicheres Klettern an dicken Stämmen, sowohl in vertikaler Richtung, als auch in Kopfüber-Position (Geissmann, 2002).

Ein weiteres Merkmal, das diese Gruppe von allen anderen Anthropoiden unterscheidet, sind die typischerweise vorkommenden Zwillingsgeburten. Die Callitrichidae besitzen einen *Uterus simplex*. Da dieser normalerweise als eine Anpassung an die Einlingsgeburten der anthropoiden Primaten interpretiert wird, handelt es sich hier vermutlich ebenfalls um ein abgeleitetes Merkmal. *Callimico goeldii* zeigt keine Zwillingsgeburten (Heltne et al., 1981).

Die oben genannten charakteristischen Merkmale der Callitrichidae – Krallen, Zwillingsgeburt, das Fehlen der dritten Molaren und des Hypoconus – werden als abgeleitete Merkmale dieser Gruppe interpretiert (Ford, 1980). Ford (1980) sieht die Entwicklung dieser vier Merkmale in Zusammenhang mit der Reduktion der Körpergröße.

Die Gruppengröße der Callitrichidae gestaltet sich relativ einheitlich. Die Gruppengröße der Gattungen *Cebuella*, *Callimico*, *Saguinus* und *Leontopithecus* liegt zwischen drei und sieben Individuen (Christen und Geissmann, 1994; Kleiman et al., 1988; Masataka, 1981, zitiert in

Goeldizen, 1987; Pook and Pook, 1981; Rylands et al., 1993). Bei den Gattungen *Callithrix* und *Mico* liegen die Gruppengrößen im Durchschnitt bei sieben bis zwölf Individuen (Ferrari, 1993; Goldizen, 1987; Rowe, 1996, Soini und Snowdon, 1988). Die Gruppenzusammensetzung ist variabel. Es finden sich Gruppen, die nur aus einem adulten Männchen und einem adulten Weibchen bestehen, die alleine oder mit ihren heranwachsenden Kindern eine Gruppe bilden. Während bei Marmosetten und Seidenäffchen meist eine monogame Fortpflanzungsstruktur besteht, wurden bei Tamarinen auch größere Gruppen mit mehreren adulten Männchen oder mehreren adulten Weibchen beobachtet. (Rowe, 1996). Trotz dieser sehr variablen Gruppenzusammensetzung bleibt die Reproduktion meist dem dominanten Weibchen einer Gruppe vorbehalten (Abott et al., 1993).

Bei adulten Weibchen der Gruppe wird die Ovulation entweder durch Pheromone verhindert, oder das Sexualverhalten der subdominanten Weibchen wird durch Interventionsverhalten des dominanten Weibchens unterdrückt (Abott et al., 1993). An der Jungenaufzucht beteiligt sich insbesondere der Vater. Auch die übrigen Mitglieder der Gruppe unterstützen als Helfer das Elternpaar. Zwischen den Geschlechtern ist kein ausgeprägter Sexualdimorphismus festzustellen (Heltne et al., 1981; Kleiman et al., 1988; Snowdon und Soini, 1988; Soini, 1988; Stevenson und Rylands, 1988).

Die Nahrung setzt sich bei den einzelnen Gattungen hauptsächlich aus Früchten, Blütenbestandteilen, Blättern, Baumexudaten, Arthropoden und kleinen Vertebraten in artspezifischen Verhältnissen zusammen. Die Ernährung durch Baumsäfte spielt bei *Callithrix*, *Mico* und *Cebuella* eine größere Bedeutung als bei *Saguinus*, *Leontopithecus* und *Callimico* (Heltne et al., 1981; Kleiman et al., 1988; Snowdon und Soini, 1988).

1.2.2 Verbreitung der Callitrichidae

Der überwiegende Anteil der Tamarine (Gattung *Saguinus*) hat seine Verbreitung in der Amazonasregion. Ihr Verbreitungsgebiet (Abbildung 1.1) erstreckt sich von Panama über fast das gesamte Amazonasbecken Kolumbiens, Ecuadors, Perus, Boliviens und Nordbrasilens (Hershkovitz, 1977; Rylands et al., 1993). Das Gebiet ist jedoch in zwei disjunkte Gebiete unterteilt. Die Arten *Saguinus oedipus*, *S. geoffroyi* und *S. leucopus* leben isoliert vom Amazonasbecken in einem Gebiet, das von der südöstlichen Spitze Costa Ricas, über Panama bis in den Nordwesten Kolumbiens reicht. Als geographische Barriere zu den Arten, die im Amazonasbecken verbreitet sind, fungieren zum einen die Ausläufer der Anden und zum anderen eine Tiefebene, Ilanos genannt. Bedingt durch den Wechsel von saisonalen Überschwemmungen und Dürreperioden bilden sich dort keine größeren Baumbestände, was vermutlich die Ausbreitung der *Saguinus*-Arten in diesem Gebiet verhindert hat (Eisenberg, 1989).

Im Gebiet des Amazonasbeckens leben verschiedene Arten zum Teil sympatrisch, wie zum Beispiel *Saguinus fuscicollis* mit *S. mystax*, *S. imperator*, *S. labiatus* und *S. nigricollis*. Besonders *S. fuscicollis* ist dafür bekannt, mit anderen sympatrischen *Saguinus*-Arten poly-

spezifische Assoziationen zu bilden (Pook und Pook, 1982; Heymann, 1990, 1987; Windfelder, 1997, 2001).

Ursprünglich waren die Arten der Löwenäffchen (Gattung *Leontopithecus*) in Brasilien vom Staat Bahia bis Sao Paulo zu finden (Hershkovitz, 1977). Heute ist ihr Vorkommen auf Grund von anthropogenen Einflüssen auf einige kleine Gebiete des *Mata Atlantica Forest* beschränkt (Rylands et al., 1993).

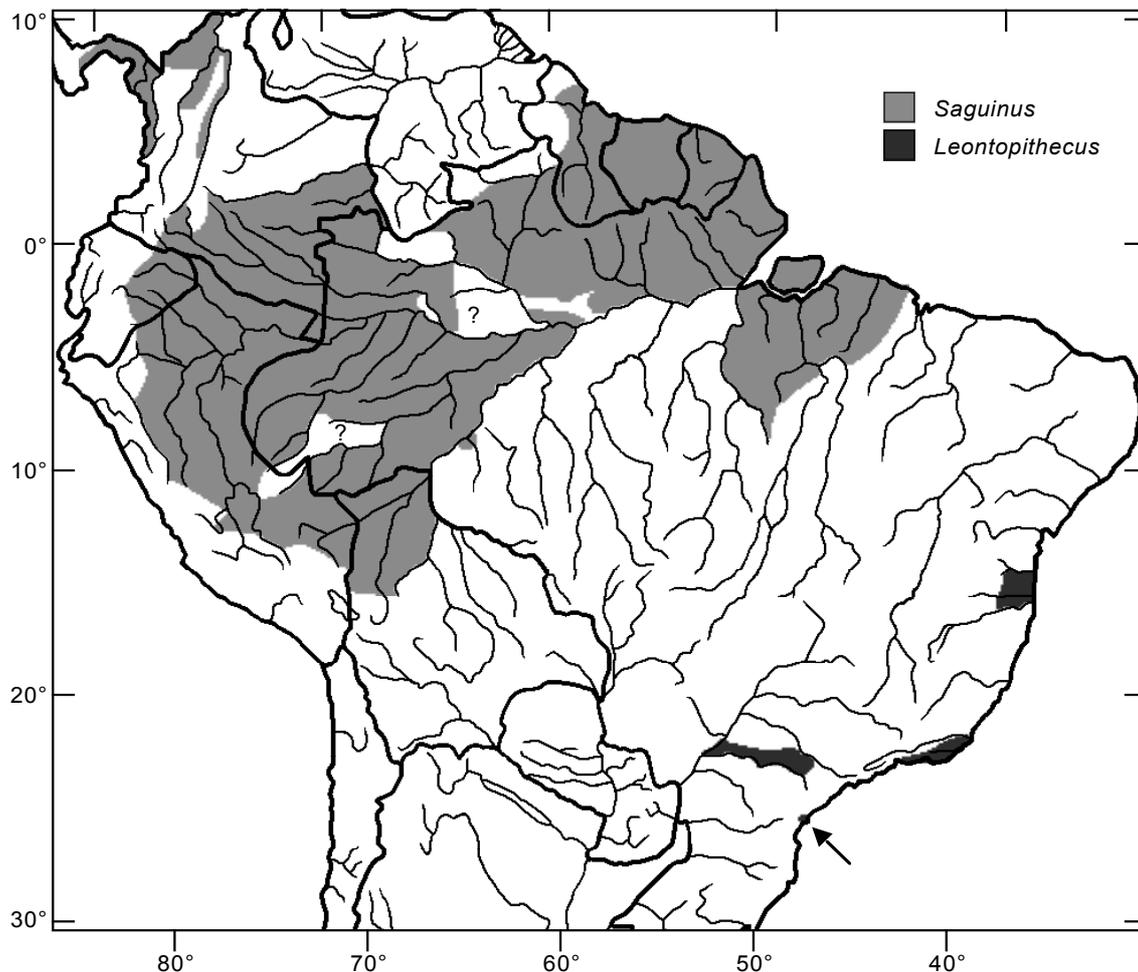


Abbildung 1.1. Verbreitung der Gattungen *Saguinus* und *Leontopithecus*. Ein Fragezeichen steht für Gebiete, in denen die Gattung vermutet wird, ihr Vorkommen aber nicht erwiesen ist (nach Rylands et al., 1993; Roosmalen et al., 2000).

Der Springtamarin (Gattung *Callimico*) hat ein großes Verbreitungsgebiet im oberen Amazonasbecken (Abbildung 1.2.). Das Gebiet erstreckt sich vom südlichen Ufer des Rio Caquetà in Kolumbien südwärts bis nach Nordbolivien (Ferrari et al., 1999). Auch der Springtamarin beteiligt sich teilweise an der Bildung polyspezifischer Assoziationen mit Vertretern der Gattung *Saguinus* (Christen und Geissmann, 1994).

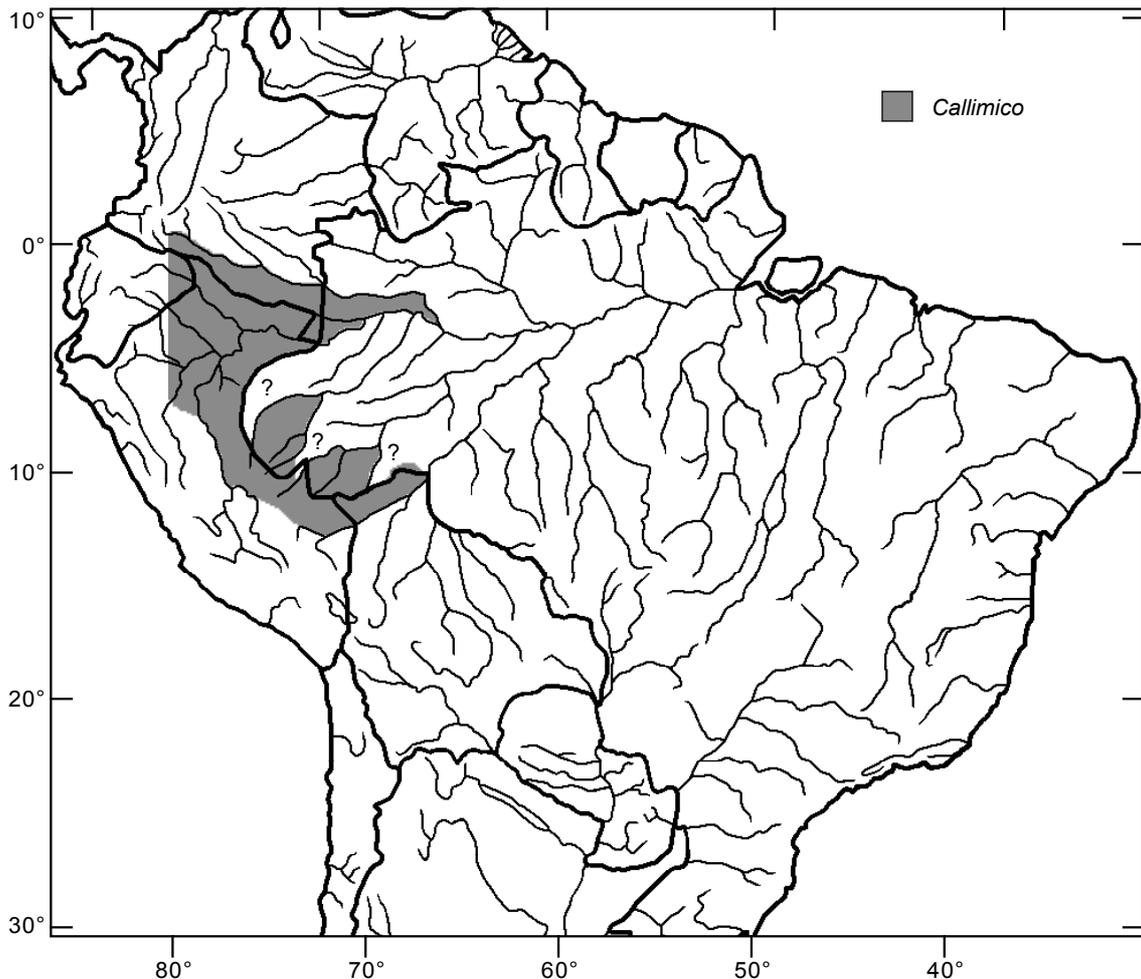


Abbildung 1.2. Verbreitung der Gattung *Callimico*. Ein Fragezeichen steht für Gebiete, in denen die Gattung vermutet wird, ihr Vorkommen aber nicht erwiesen ist (nach Ferrari et al., 1999).

Die Büscheläffchen (Gattung *Callithrix*) sind auf Gebiete Ostbrasilien beschränkt (Abbildung 1.3). Das Gebiet ihrer Verbreitung umfasst die Küstenwälder, schließt aber auch einen Teil des südöstlichen Amazonasbeckens mit ein (Ferrari et al., 1999).

Die Seidenäffchen (Gattung *Mico*) sind in der südlichen Hälfte des Amazonasbeckens beheimatet. Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Nordbrasilien südwärts bis nach Nordparaguay (Ferrari et al., 1999). Zwischen der Gattung *Callithrix* und der Gattung *Mico* gibt es keine Überlappungszone.

Die Zwergseidenäffchen (Gattung *Cebuella*) sind in den tropischen Regenwäldern des oberen Amazonasbeckens verbreitet. Das Verbreitungsgebiet reicht von Südkolumbien südwärts bis nach Nordbolivien (Roosmalen et al., 2000; Rylands et al., 1993).

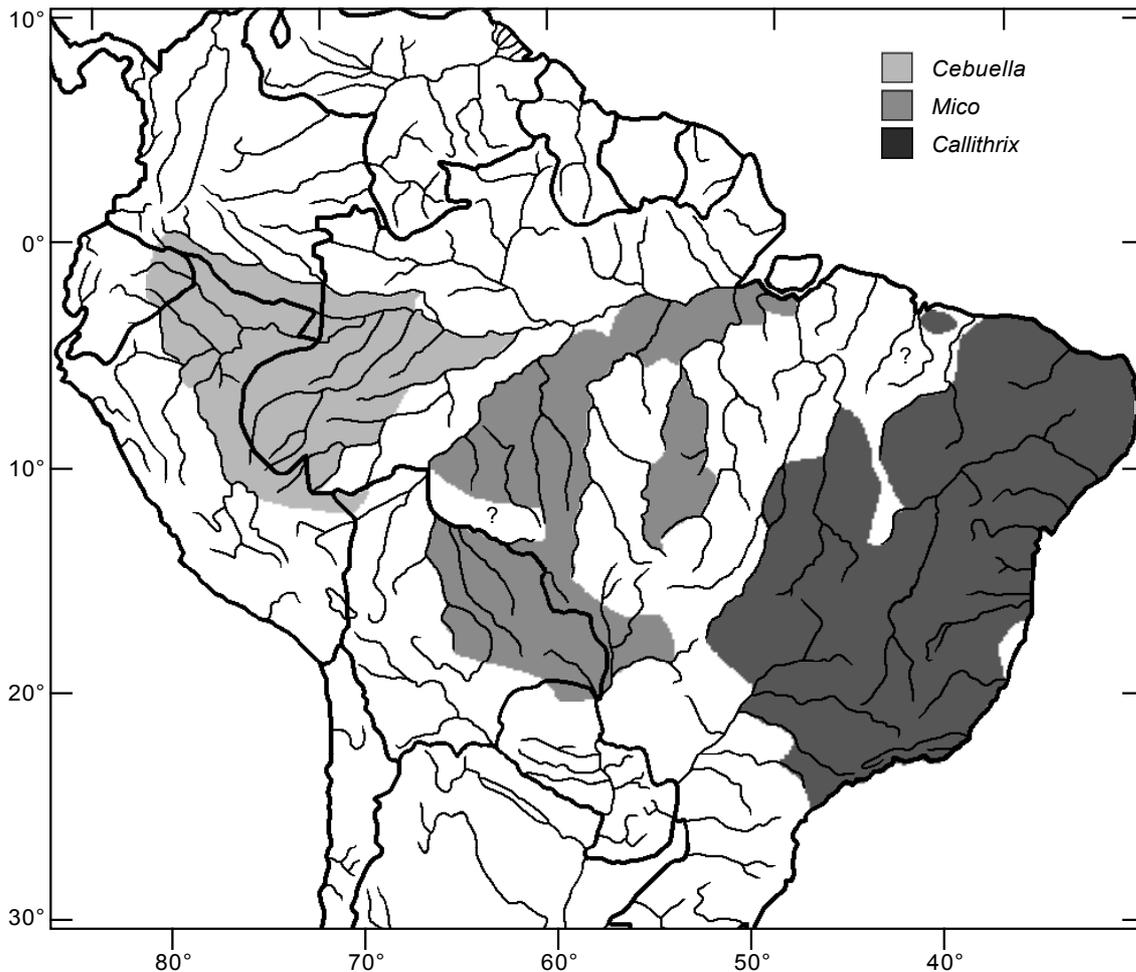


Abbildung 1.3. Verbreitungskarte der Gattungen *Callithrix*, *Cebuella* und *Mico*. Ein Fragezeichen steht für Gebiete, in denen die Gattung vermutet wird, ihr Vorkommen aber nicht erwiesen ist (nach Rylands et al., 1993; Roosmalen et al., 2000).

1.2.3 Verwandtschaftliche Beziehungen der Taxa

Die phylogenetischen Beziehungen der Callitrichidae untereinander bieten seit jeher Diskussionsstoff. Viele Fragen sind noch offen.

Traditionell wurden die Neuweltaffen (Platyrrhini) in zwei große Gruppen unterteilt: die Callitrichidae und die Cebidae. Zu den Callitrichidae zählte man die Gattungen *Callithrix*, *Cebuella*, *Leontopithecus* und *Saguinus*. Die Gattung *Callimico*, die sowohl abgeleitete Merkmale der Callitrichidae als auch Merkmale der Cebidae zeigt, wurde von einigen Autoren zu den Callitrichidae (Mittermeier et al., 1988), von anderen aber zu den Cebidae gezählt (Simons, 1972). Eine alternative Einteilung stellte *Callimico* sogar in eine eigene Familie, die Callimiconidae (Hershkovitz, 1977) oder in die Unterfamilie der Callimiconinae (Napier und Napier, 1967, 1985).

Heute anerkennt man allgemein die Zugehörigkeit von *Callimico* zu den Callitrichidae. Auf Grund morphologischer Daten (Ford, 1986; Kay, 1990) und der Analyse unterschiedlicher

DNS-Sequenzen (Barroso et al., 1997; Canavez et al., 1999a; Schneider et al., 1999) ist man heute der Ansicht, dass die Callitrichidae eine monophyletische Gruppe bilden.

Umstritten sind bis heute jedoch die verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Callitrichidae (Abbildung 1.4.). Dies zeigt sich in der Fülle der Stammbäume, die seit 1980 veröffentlicht wurden.

Diese Phylogenien basieren auf den verschiedensten Datensätzen. Byrd (1981) untersuchte die Ontogenie der Zähne und die Zahnmorphologie. Rosenberger (1984) und Ford (1986) stützten ihre Ergebnisse auf Vermessungen der Schädel- und Kieferknochen. Kay (1990) verglich Merkmale fossiler Funde mit denen rezenter Platyrrhini. Snowdon (1993) untersuchte die Struktur der *long calls*. Purvis (1995) fasste kompilatorisch alle bis zu diesem Zeitpunkt entwickelten Stammbäume in einem Konsens-Baum zusammen. Auffällig ist, dass bis zum Aufkommen molekularbiologischer Phylogenien Autoren praktisch ausnahmslos zur Ansicht gelangten, dass *Callimico* der basalste Vertreter der Callitrichidae sei, der sich als erster vom hypothetischen "Ur-Callitrichid" abgespalten habe (Ausnahme: Byrd, 1981).

Dieser Vorstellung widersprachen erst die Resultate molekularbiologischer Analysemethoden. Verschiedene Autoren untersuchten Gensequenzen des Kerngenoms (Barroso et al., 1997; Canavez et al., 1999a, b; Chaves et al., 1999; Dornum und Ruvolo, 1999; Schneider et al., 1991, 1996) und mitochondrialer DNS (Pastorini et al., 1998; Tagliaro et al., 1997). Nach diesen Resultaten stellt *Callimico goeldii* keinen ursprünglichen Callitrichid dar, sondern steht vielmehr in nächster Verwandtschaft zu den Marmosetten (Seiden- und Büscheläffchen).

Die Frage, welche Gattung sich als erste vom letzten gemeinsamen Vorfahren aller Callitrichidae abgespalten hat, scheint bis heute nicht eindeutig beantwortet zu sein. Außerdem ist auch die Zusammensetzung der Gattungen immer wieder Änderungen unterworfen (Rylands et al., 2000).

Ich möchte mich bei meiner Betrachtung der Phylogenie der Callitrichidae an die Einteilung halten, die von Rylands et al. (2000) im Rahmen des Workshops mit dem Titel "Primate Taxonomy for the New Millenium" erarbeitet wurde (Tabelle 1.1).

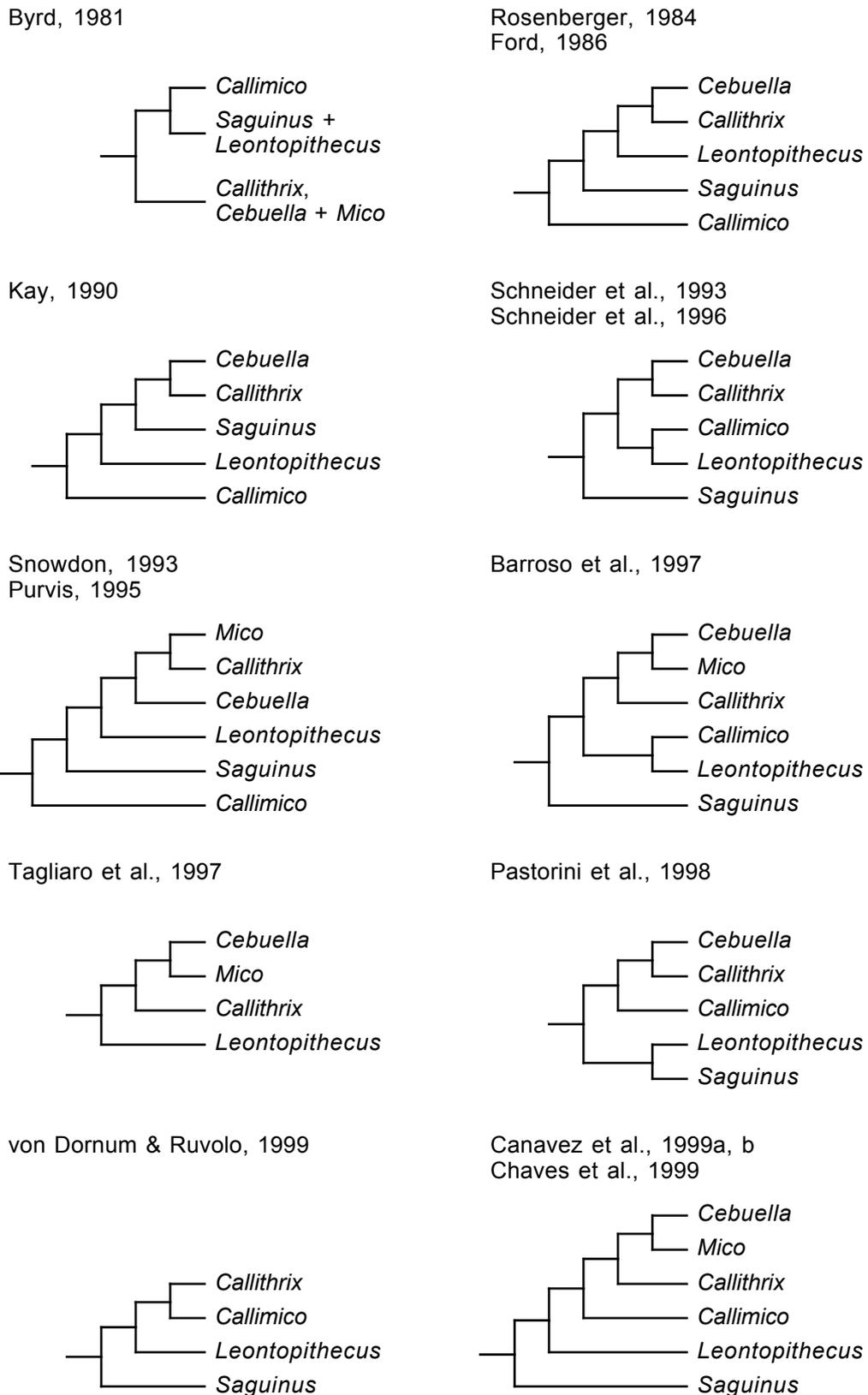


Abbildung 1.4. Zusammenstellung verschiedener Ansichten zu den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Callitrichiden-Gattungen seit 1981

Tabelle 1.1. Anzahl der Arten und Unterarten der Genera der Callitrichidae (Rylands et al., 2000)

Genera der Callitrichidae	Anzahl Art	Anzahl Taxa
<i>Cebuella</i>	1	2
<i>Mico</i>	14	14
<i>Callithrix</i>	6	6
<i>Saguinus</i>	15	33
<i>Leontopithecus</i>	4	4
<i>Callimico</i>	1	1
Total	41	60

Im Folgenden werden die einzelnen Gattungen und ihre Unterteilung genauer dargestellt, wobei ich mich auf das taxonomische Niveau der Arten beschränke und auf die Problematik der Unterarten nicht weiter eingehen möchte. Eine Zusammenstellung von Klassifikationen der Callitrichidae nach verschiedenen Autoren findet sich in Tabelle 1.2.

Tamarine (Saguinus)

Saguinus stellt mit 15 anerkannten Spezies die artenreichste und folglich sehr heterogene Gattung der Callitrichidae (Rylands et al., 2000). Ihr Körpergewicht reicht von 350 g bei *Saguinus fuscicollis* bis 600 g bei *Saguinus oedipus* (Fleagle, 1999).

Traditionell wird die Gattung *Saguinus* in die drei Gruppen eingeteilt, die von Hershkovitz (1977) und Mittermeier et al. (1988) als *hairy-face tamarins*, *bare-face tamarins* und *mottled-face tamarins* bezeichnet werden (Tabelle 1.2). Analysen von DNS-Sequenzen belegen eine basale Zweiteilung in eine Gruppe mit kleinerer Körpergröße (*Saguinus nigricollis*, *Saguinus fuscicollis* und *Saguinus oedipus*) und eine Gruppe mit größerer Körpergröße (*large-bodied clade*), die die übrigen Arten beinhaltet (Cropp et al., 1999).

In einer Analyse der ND4 und tRNA Gene (mtDNS) (Pastorini et al., 1998) erscheint die Gattung *Saguinus* als Schwestergruppe der Gattung *Leontopithecus*. Untersuchungen an α_2 -Microglobulin DNS-Sequenzen (Kern-DNS) (Canavez et al., 1999a, b) deuten hingegen darauf hin, dass sich die Gattung *Saguinus* als erste vom letzten gemeinsamen Vorfahren der Callitrichidae abgespalten hat.

Löwenäffchen (Leontopithecus)

Die Gattung *Leontopithecus* besteht aus vier Arten: *Leontopithecus rosalia*, *Leontopithecus chrysomelas*, *Leontopithecus chrysopygus* und *Leontopithecus leucissara* (Rylands et al., 2000). Mit einem Gewicht von 535-620g (Fleagle, 1999) sind sie die Riesen unter den Zwergen.

Tabelle 1.2. Verschiedene Klassifikationen der Familie der Callitrichidae

Hershkovitz (1977)	Mittermeier et al. (1988)	Rylands et al. (2000)	Groves (2001)
Family Callitrichidae	Family Callitrichidae	Family Callitrichidae	Subfamily Hapalinae
Genus <i>Callithrix</i>	Genus <i>Callithrix</i>	Genus <i>Callithrix</i>	Genus <i>Callithrix</i>
<i>C. jacchus</i> group	<i>C. jacchus</i> group		Subgenus <i>Callithrix</i>
<i>C. jacchus</i>	<i>C. jacchus</i>	<i>C. jacchus</i>	<i>C. jacchus</i>
	<i>C. penicillata</i>	<i>C. penicillata</i>	<i>C. penicillata</i>
	<i>C. aurita</i>	<i>C. aurita</i>	<i>C. aurita</i>
	<i>C. flaviceps</i>	<i>C. flaviceps</i>	<i>C. flaviceps</i>
	<i>C. geoffroyi</i>	<i>C. geoffroyi</i>	<i>C. geoffroyi</i>
	<i>C. kuhlii</i>	<i>C. kuhlii</i>	<i>C. kuhlii</i>
<i>C. argentata</i> group	<i>C. argentata</i> group	Genus <i>Mico</i>	Subgenus <i>Mico</i>
<i>C. argentata</i>	<i>C. argentata</i>	<i>M. argentatus</i>	<i>C. argentata</i>
<i>C. humeralifer</i>	<i>C. humeralifer</i>	<i>M. humeralifer</i>	<i>C. humeralifera</i>
	<i>C. emiliae</i>	<i>M. emiliae</i>	<i>C. emiliae</i>
		<i>M. chrysoleucus</i>	<i>C. chrysoleuca</i>
		<i>M. humilis</i>	<i>C. humilis</i>
		<i>M. intermedius</i>	<i>C. intermedia</i>
		<i>M. leucippe</i>	<i>C. leucippe</i>
		<i>M. marcai</i>	<i>C. marcai</i>
		<i>M. mauesi</i>	<i>C. mauesi</i>
		<i>M. melanurus</i>	<i>C. melanura</i>
		<i>M. nigriceps</i>	<i>C. nigriceps</i>
		<i>M. acariensis</i>	
		<i>M. manicorensis</i>	
		<i>M. saterei</i>	
Genus <i>Cebuella</i>	Genus <i>Cebuella</i>	Genus <i>Cebuella</i>	Subgenus <i>Cebuella</i>
<i>C. pygmaea</i>	<i>C. pygmaea</i>	<i>C. pygmaea</i>	<i>C. pygmaeus</i>
Genus <i>Leontopithecus</i>	Genus <i>Leontopithecus</i>	Genus <i>Leontopithecus</i>	Genus <i>Leontopithecus</i>
<i>L. rosalia</i>	<i>L. rosalia</i>	<i>L. rosalia</i>	<i>L. rosalia</i>
	<i>L. chrysomelas</i>	<i>L. chrysomelas</i>	<i>L. chrysomelas</i>
	<i>L. chrysopygus</i>	<i>L. chrysopygus</i>	<i>L. chrysopygus</i>
		<i>L. caissara</i>	<i>L. caissara</i>
Genus <i>Saguinus</i>	Genus <i>Saguinus</i>	Genus <i>Saguinus</i>	Genus <i>Saguinus</i>
Hairy-face tamarins	Hairy-face tamarins		
<i>S. midas</i> group	<i>S. midas</i> group		<i>S. midas</i> group
<i>S. midas</i>	<i>S. midas</i>	<i>S. midas</i>	<i>S. midas</i>
		<i>S. niger</i>	<i>S. niger</i>
<i>S. nigricollis</i> group	<i>S. nigricollis</i> group		<i>S. nigricollis</i> group
<i>S. nigricollis</i>	<i>S. nigricollis</i>	<i>S. nigricollis</i>	<i>S. nigricollis</i>
<i>S. fuscicollis</i>	<i>S. fuscicollis</i>	<i>S. fuscicollis</i>	<i>S. fuscicollis</i>
	<i>S. tripartitus</i>	<i>S. tripartitus</i>	<i>S. tripartitus</i>
		<i>S. graellsii</i>	<i>S. graellsii</i>
			<i>S. melanoleucus</i>
<i>S. mystax</i> group	<i>S. mystax</i> group		<i>S. mystax</i> group
<i>S. mystax</i>	<i>S. mystax</i>	<i>S. mystax</i>	<i>S. mystax</i>
<i>S. imperator</i>	<i>S. imperator</i>	<i>S. imperator</i>	<i>S. imperator</i>
<i>S. labiatus</i>	<i>S. labiatus</i>	<i>S. labiatus</i>	<i>S. labiatus</i>
			<i>S. pileatus</i>
Bare-face tamarins	Bare-face tamarins		
<i>S. bicolor</i> group	<i>S. bicolor</i> group		<i>S. bicolor</i> group
<i>S. bicolor</i>	<i>S. bicolor</i>	<i>S. bicolor</i>	<i>S. bicolor</i>
		<i>S. martinsi</i>	<i>S. martinsi</i>
<i>S. oedipus</i> group	<i>S. oedipus</i> group		<i>S. oedipus</i> group
<i>S. oedipus</i>	<i>S. oedipus</i>	<i>S. oedipus</i>	<i>S. oedipus</i>
<i>S. leucopus</i>	<i>S. leucopus</i>	<i>S. leucopus</i>	<i>S. leucopus</i>
	<i>S. geoffroyi</i>	<i>S. geoffroyi</i>	<i>S. geoffroyi</i>
Mottled-face tamarins	Mottled-face tamarins		
<i>S. inustus</i>	<i>S. inustus</i>	<i>S. inustus</i>	<i>S. inustus</i> group
			<i>S. inustus</i>
Family Callimiconidae			
Genus <i>Callimico</i>	Genus <i>Callimico</i>	Genus <i>Callimico</i>	Genus <i>Callimico</i>
<i>Callimico goeldii</i>	<i>Callimico goeldii</i>	<i>Callimico goeldii</i>	<i>Callimico goeldii</i>

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der vier Arten untereinander sind ebenfalls noch Gegenstand der Diskussion. In kranio-metrischen Analysen von Burity et al. (1990) scheinen sich *L. chrysopygus* mit *L. chrysomelas* am ähnlichsten zu sein, während *L. caissara* einen Außenseiter darstellt und in den untersuchten Merkmalen eine größere Distanz zu den Arten *L. chrysomelas*, *L. chrysopygus* und *L. obsalia* zeigt als diese untereinander. Aufgrund eines Vergleichs der *long calls* verschiedener Populationen der Arten *L. obsalia*, *L. chrysopygus* und *L. chrysomelas*, wurde vermutet, dass *L. obsalia* und *L. chrysopygus*, zumindest was den *long call* betrifft, mehr gemeinsame Merkmale aufweisen, als *L. chrysomelas* mit *L. obsalia* (Snowdon et al., 1986). Snowdon nimmt deshalb an, dass *L. chrysomelas* und *L. obsalia* einander verwandtschaftlich näher stehen als beide Arten mit *L. chrysomelas*. Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangen Rosenberger und Coimbra-Filho (1984) in einer morphologischen Studie. Dabei wurden Aspekte der Morphologie wie zum Beispiel Körpergröße und Gewicht, kranio-metrische Merkmale sowie Zahnmerkmale berücksichtigt. Allerdings machen die Autoren keine Aussagen über die phylogenetischen Zusammenhänge der von ihnen untersuchten Arten.

Die Analyse der DNS-Sequenzen des Intron II des Retinol Bindungsproteins (IRBP) unterstützt die These, dass *L. obsalia* und *L. chrysopygus* Schwestertaxa darstellen und *L. chrysomelas* sich als erste Art von dem letzten gemeinsamen Vorfahren abgespalten hat (Mundy und Kelly, 2001).

Leontopithecus caissara, 1990 erstmals beschrieben (Lorini und Persson, 1990, zitiert in Rylands et al., 1993), wurde anfangs von Coimbra-Filho (zitiert in Rylands et al., 1993) als Unterart von *L. chrysopygus* geführt, wobei sich Coimbra-Filho besonders auf das Merkmal der Fellfärbung bezieht. Dagegen wird *L. caissara* in Rylands et al. (2000) als eigene Art gelistet. Allgemein kann gesagt werden, dass die *Leontopithecus*-Arten in disjunkten Gebieten verbreitet sind, es daher nicht zu Hybridbildung kommt und keines der Merkmale eine klinale Verbreitung zeigt. Man geht davon aus, dass es durch geographische Barrieren zu genetischer Isolation kam und damit zur Auftrennung in vier verschiedene Arten (Rosenberger und Coimbra-Filho, 1984).

Springtamarine (Callimico)

Die Gattung *Callimico* besteht nur aus einer einzigen Art: *Callimico goeldii*. Die Art, die völlig schwarz gefärbt ist, liegt mit ihrem Körpergewicht von 500 g (Fleagle, 1999) etwa intermediär zwischen *Saguinus* und *Leontopithecus*. *Callimico* nimmt eine besondere Stellung in der Systematik der Callitrichidae ein, denn diese Art weist sowohl Merkmale der Callitrichidae als auch Merkmale der Cebidae auf. Mit den Callitrichidae teilt *Callimico* die reduzierte Körpergröße und das Vorhandensein von Krallen. Die Zahnformel entspricht derjenigen der Cebidae. Die dritten Molaren werden ausgebildet, liegen jedoch in reduzierter Größe vor. Dazu weisen die oberen Molaren noch einen Hypoconus auf. Zudem bringt *Callimico* typischerweise Einlinge zur Welt, während für alle anderen Vertreter der Callitrichidae Zwillingengeburt typisch sind, was meist als ein abgeleitetes Merkmal der letzteren interpretiert wird.

Diese Merkmale verleiteten Hershkovitz und andere Autoren dazu, in *Callimico* einen ursprünglichen Vertreter in der Entwicklung der Callitrichidae zu sehen. Hershkovitz (1977) ordnete *Callimico goeldi* sogar in eine eigene Familie (Callimiconidae) ein. Auch andere Autoren (Coimbra-Filho, 1984; Snowdon, 1993) sahen in *Callimico* die Art, die sich als erste vom "Ur-Callitrichid" abgespalten hatte und die auf einer Stufe zwischen den Cebidae und den Callitrichidae stehen geblieben war.

Bei Untersuchungen verschiedener DNS-Sequenzen (Barroso et al., 1997; Canavez et al., 1999a, b; Chaves et al., 1999; Pastorini et al., 1998) steht *Callimico* jedoch den Gattungen *Callithrix*, *Cebuella* und *Mico* näher als den Gattungen *Saguinus* und scheint keinen ursprünglichen Vertreter der Callitrichiden darzustellen. Es ist daher wahrscheinlich, dass *Callimico* sekundär zu Einlingsgeburten zurückgekehrt ist. Außerdem wird angenommen, dass sich die Reduktion der dritten Molaren mehrmals innerhalb der Callitrichidae vollzogen hat, wie es auch bei anderen Vertretern der Platyrrhini (z.B. *Cebus* und *Saimiri*) zu einer Verkleinerung der dritten Molaren kam (Ford, 1980).

Marmosetten (Callithrix Mico und Cebuella)

Diese drei Gattungen werden als Gruppe der Marmosetten bezeichnet. Vertreter der Gattungen *Callithrix* und *Mico* wiegen zwischen 310 und 470 g (Fleagle, 1999) und sind damit etwa dreimal so schwer wie *Cebuella* (Fleagle, 1999). Allen drei Gattungen gemeinsam ist eine besondere dentale Spezialisierung, die ihnen erlaubt, einen Teil ihres Nahrungsbedarfes aus Baumsäften zu decken. Durch eine Vergrößerung der Incisivi und eine leichte Verkürzung der Canini liegen die Schneideflächen der Zähne im Vordergebiss etwa auf gleicher Höhe. Eine dünne Schmelzschicht der Zähne auf der lingualen Oberfläche, die sich schnell abnützt, bewirkt das meißelähnliche Aussehen der Vorderzähne. Diese Adaptation ermöglicht ihnen, die Rinde von Bäumen aufzunagen und damit den Fluss von Baumsäften anzuregen (Geissmann, 2002).

Hershkovitz (1977) unterteilte das Genus *Callithrix* in zwei Gruppen: die *Callithrix argentata*-Gruppe, welche die amazonischen Arten umfasst, und die *Callithrix jacchus*-Gruppe, deren Arten in den Wäldern der atlantischen Küstenregion Südostbrasilien verbreitet sind. Diese Aufteilung wurde durch Analysen der mtDNS-Kontrollregion bestätigt (Tagliaro et al., 1997).

Aufgrund der näheren Verwandtschaft der amazonischen *Callithrix*-Arten mit *Cebuella* (Tagliaro et al., 1997) wurde vorgeschlagen, erstere als eine eigene Gattung, *Mico* genannt, von den übrigen Vertretern der Gattung *Callithrix* abzuspalten (Rylands et al., 2000). Somit stellen *Cebuella*, *Mico* und *Callithrix* eine monophyletische Gruppe dar. Ohne die Anerkennung der Gattung *Mico* wäre *Callithrix* ein paraphyletisches Taxon.

Cebuella ist mit etwa 110 g (Fleagle, 1999) der kleinste Vertreter der Callitrichidae und der Anthropoidea überhaupt. Die extreme Reduktion der Körpergröße und die besonders starke Anpassung an die Ernährung durch Baumexudate werden als abgeleitete Merkmale dieser

Gattung interpretiert (Geissman, 2002) und rechtfertigen bis heute den Genusstatus von *Cebuella*, einer Gattung die nur aus einer Art besteht (Rylands et al., 2000). Doch auch die systematische Stellung von *Cebuella* ist umstritten.

Aufgrund morphologischer Daten wurde vorgeschlagen, *Cebuella pygmaea* in das Genus *Callithrix* (heute *Callithrix* und *Mico*) einzuordnen (Rosenberger, 1981; Rosenberger und Coimbra-Filho, 1984). Auch die später hinzugezogenen genetischen Daten scheinen diese Interpretation zu unterstützen (Canavez et al., 1999b; Chaves et al., 1999; Roosmalen et al., 2000).

1.3 Der *long call*

Der *long call* oder *loud call* ist eine Vokalisation, die beim überwiegenden Teil der heute lebenden Primatenarten beschrieben werden konnte (Snowdon, 1989b). Schon ihre Bezeichnung gibt ein Indiz auf die Besonderheit dieser Vokalisation: sie ist vergleichsweise laut und über weite Distanzen hörbar.

Auch in der Familie der Callitrichidae gehört dieser artspezifische Ruf zum Vokalisationsrepertoire. Die *long calls* der Callitrichidae bestehen aus einer bis mehreren Lauteinheiten. Die Laute sind tonal, meist deutlich frequenzmoduliert und tragen ihre Hauptenergie in einem Frequenzbereich von durchschnittlich 5-11 kHz. Bei den meisten Arten trägt die Grundfrequenz die Hauptenergie. *Long calls* werden bevorzugt von erhöhter Warte, mit weit geöffnetem Maul und mit nach oben gerichteter Körperhaltung abgegeben.

Die *long calls* sind bis zu einer Reichweite von 200 m im Freiland für den Menschen hörbar. Auf Grund der artspezifischen Struktur können die meisten Arten leicht an ihrem *long call* identifiziert werden (Snowdon, 1989a). Beispielsonagramme der einzelnen Gattungen sind in Abbildung 1.5 dargestellt.

Long calls sind die wahrscheinlich am besten untersuchten Vokalisationen der Callitrichidae. Dies hat auch zu einer Fülle von Bezeichnungen für diese Rufe geführt. Eine Zusammenstellung zeigt Tabelle 1.3.

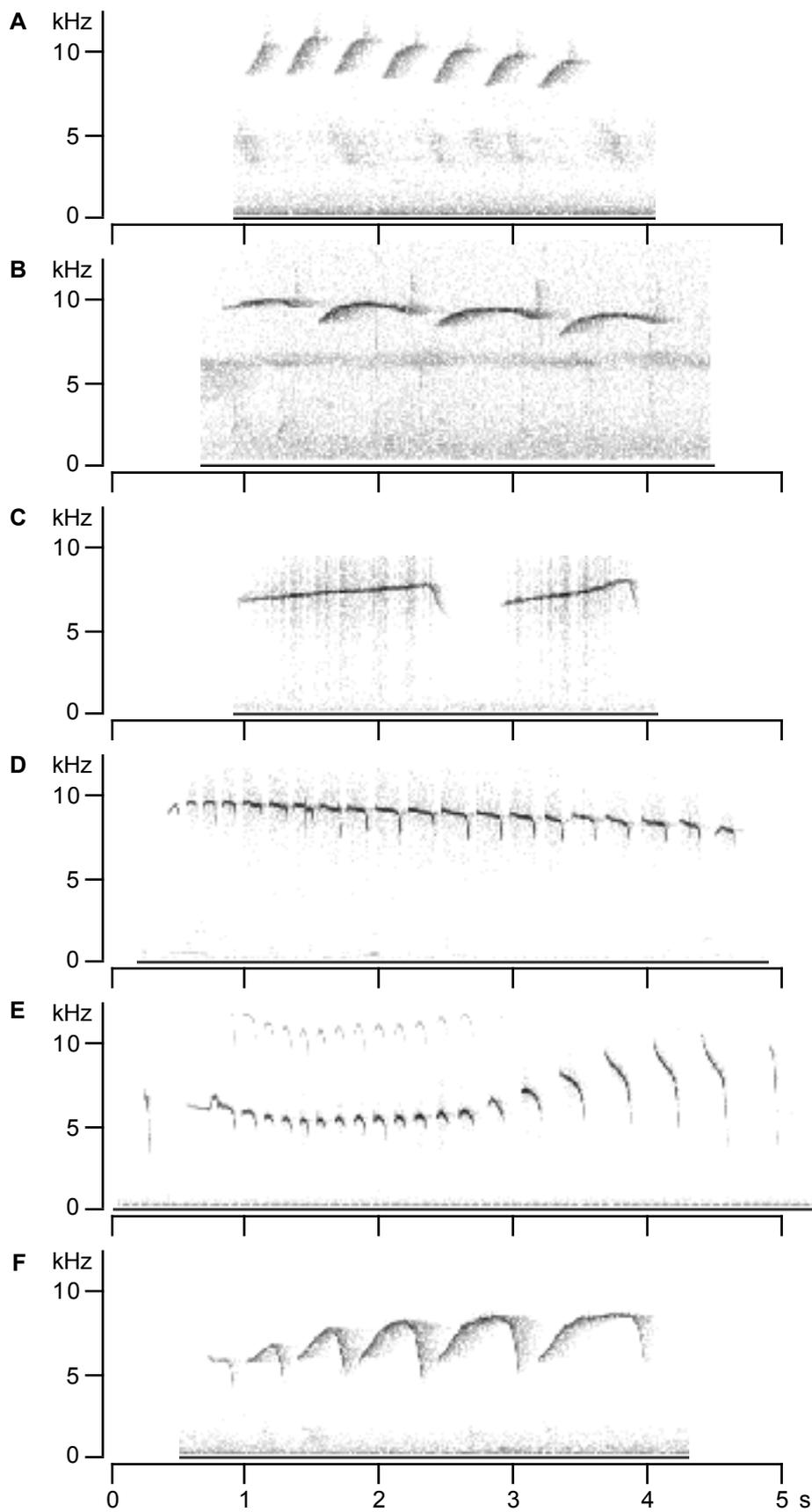


Abbildung 1.5. Sonogramme repräsentativer *long calls* von (A) *Cebuella pygmaea* 4, (B) *Mico humeralifer*, (C) *Callithrix jacchus* 1, (D) *Callimico goeldii* 6, (E) *Leontopithecus chrysomelas* 3 und (F) *Saguinus midas* 3

Tabelle 1.3. *Long call*-Nomenklatur verschiedener Autoren (nur Publikationen mit Sonagrammen wurden berücksichtigt)

Taxon	Rufbezeichnung	Kontexte	Quellen
<i>Callimico goeldii</i>	<i>long call</i>	- Am Morgen beim Verlassen des Nestes - Ankunft bei Futterquelle	Christen und Geissmann, 1994
<i>Callithrix jacchus</i>	<i>loud shrilling call</i>	- Isolation eines Individuums - Sichtkontakt zwischen einander fremden Gruppen - Zwischen Gruppen, die weit voneinander entfernt sind	Pook, 1977
	<i>phoe call</i>	- Kontaktruf (nach Epple, 1968)	Winter, 1978
	<i>phoe call</i>	- Kontaktruf (mit oder ohne soziale Isolation) innerhalb und zwischen Gruppen - Territorialverteidigung	Münch, 2001
<i>Cebuella pygmaea</i>	<i>alerting calls type B</i>	- Isolation eines Individuums	Pola und Snowdon, 1975
	<i>open mouth trill</i>	- Agonistisches Verhalten	Snowdon und Hodun, 1981
	<i>long call</i>	- Warnruf des Typs B - Isolation	Münch, 2001
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	<i>long call</i>	- nicht genannt	Snowdon et al., 1986
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	<i>long call</i>	- nicht genannt	Snowdon et al., 1986
<i>Leontopithecus rosalia</i>	<i>long call</i>	- Bei starker Erregung und wachendem Verhalten, meist in den Morgenstunden - Antwort auf Ruf des Partners	McLanahan und Green, 1977
	<i>long call</i>	- nicht genannt	Snowdon et al., 1986
	<i>long call</i>	- Trennung von Individuen, während Gruppenbewegungen, morgens beim Verlassen des Nestes (zwei Phrasen <i>long call</i>) - Zusammentreffen mit anderer Gruppe (drei Phrasen <i>long call</i>)	Halloy und Kleiman, 1994
<i>Mico argentatus</i>	<i>loud shrill call</i>	- Isolation eines Individuums - Antwort auf <i>long calls</i> anderer Gruppen	Omedes, 1981
<i>Mico melanurus</i>	<i>loud shrill call</i>	- Isolation eines Individuums - Antwort auf <i>long calls</i> anderer Gruppen	Omedes, 1981
<i>Saguinus fuscicollis illigeri</i>	<i>loud long call</i>	- Kommunikation auf größere Entfernung - Antwort auf gleichen Laut	Moody und Menzel, 1976
<i>Saguinus fuscicollis leucogenys</i>	<i>loud shrilling call</i>	- Isolation - Sichtkontakt zwischen einander fremden Gruppen - Zwischen Gruppen, die weit voneinander getrennt sind	Pook, 1977
<i>Saguinus f. fuscicollis, S.f. illigeri, S.f. nigrifrons, S.f. lagonotus</i>	<i>long call</i>	- Isolation eines Individuums von seiner Gruppe	Hodun et al., 1981
<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i>	<i>long call</i>	- Antwort auf gleiche Rufe anderer Gruppen (Playbacks)	Windfelder, 1997, 2001
<i>Saguinus imperator subgrisesescens</i>	<i>long call</i>	- Antwort auf gleiche Rufe anderer Gruppen (Playbacks)	Windfelder, 1997, 2001
<i>Saguinus labiatus labiatus</i>	<i>long call</i>	- nicht genannt	Maeda und Masataka, 1987
	<i>long call</i>	- Antwort auf gleiche Rufe anderer Gruppen (Playbacks)	Masataka, 1988
<i>Saguinus mystax mystax</i>	<i>long call</i>	- Trennung von der Gruppe	Snowdon und Hodun, 1985
	<i>long call</i>	- Kommunikation innerhalb eigener Gruppe, zwischen fremden Gruppen und innerhalb polyspezifischer Gruppen	Heymann, 1987
<i>Saguinus oedipus</i>	<i>normal long call</i>	- Antwort auf gleiche Rufe anderer Gruppen	Cleveland und Snowdon, 1982

Der *long call* erfüllt, wie ebenfalls aus Tabelle 1.3. ersichtlich, verschiedene Funktionen im Sozialleben der Callitrichidae. Zum einen wird er in territorialem Kontext zur Abgrenzung gegen andere Gruppen verwendet. Zum zweiten scheint er dem Gruppenzusammenhalt während Gruppenbewegungen zu dienen, zum Beispiel bei der Nahrungssuche. Werden einzelne Individuen von ihrer Gruppe getrennt, so äußern die isolierten Tiere *long calls*, worauf die Gruppe ebenfalls mit *long calls* antwortet.

Um diese vielfältigen Funktionen erfüllen zu können, muss der *long call* nicht nur artspezifisch sein, sondern auch Information zur individuellen Identität des rufenden Tieres enthalten (Moynihan, 1970). Individuelle Unterschiede der *long calls* konnten bei *S. leucostax* in Isolationsbedingungen nachgewiesen werden (Snowdon und Hodun, 1985). In Playbackversuchen (Snowdon et al., 1983) konnte gezeigt werden, dass *S. leucostax* *long calls* der eigenen Gruppe von *long calls* einer fremden Gruppe unterscheidet und im ersten Fall die *long calls* signifikant häufiger beantwortet, als im letzteren Fall.

1.3.1 Vokalsystematik der Primaten

Die Analyse von Vokalisationen wurde bereits mit Erfolg zur Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen bei verschiedenen Primatengruppen eingesetzt, so zum Beispiel bei madagassischen Lemuren (Lemuriformes: Macedonia und Stanger, 1994; Stanger 1995), afrikanischen Galagos (Galagonidae: Zimmermann, 1990), afrikanischen Stummelaffen (Colobini: Oates und Trocco, 1983), afrikanischen Meerkatzen (Cercopithecini: Gautier, 1989) und asiatischen Gibbons (Hylobatidae: Geissmann, 1993; Haimoff et al., 1982).

Vokalisationen werden von Oates und Trocco (1983) und aufgrund ihrer konservativen Struktur als ein besonders nützliches Merkmal in taxonomischen Untersuchungen beurteilt. Dabei messen sie dem *long call* der adulten Männchen besondere Aussagekraft bezüglich phylogenetischer Fragestellungen zu, was auch bisherige phylogenetische Studien an *long calls* belegen.

Anhand von Untersuchungen zur Evolution der Kommunikation der Gibbons (Hylobatidae) wurde gezeigt, dass Vokaldaten auf dem taxonomischen Niveau der Art und der Gattung eine bessere phylogenetische Auflösung zulassen als gleich große Datensätze aus anatomischen Daten oder aus Fellfärbungsmerkmalen (Geissmann, 2002).

1.3.2 Vokalsystematik der Callitrichidae

Auch der *long call* der Callitrichidae wurde bereits für die Analyse phylogenetischer Fragestellungen herangezogen. Da der *long call* bei allen Callitrichiden im gleichen Verhaltenskontext produziert wird, die Struktur des *long calls* bei fast allen Callitrichiden sehr ähnlich ist und auch das Verhalten, das sich bei der Produktion eines *long calls* beobachten lässt, die gleichen Verhaltenskomponenten aufweist, setzt man die Homologie des *long calls* bei den verschiedenen Arten der Callitrichidae voraus. Zudem wird vermutet, dass die Struktur der *long*

calls genetisch bedingt sei (Mendes, 1997), worauf Untersuchungen der *long calls* von Hybriden der Arten *Callithrix jacchus* und *Cebuella pygmaea* hinweisen (Münch, 2001).

Die strukturelle Untersuchung der *long calls* vier verschiedener Unterarten von *S. fuscicollis* zeigte, dass sich die untersuchten Unterarten in der Morphologie der Laute in mehreren Variablen signifikant unterscheiden und demnach anhand des *long calls* mit hoher Treffsicherheit zugeordnet werden können (Hodun et al., 1981).

Der *long call* der Arten *L. chrysomelas*, *L. chrysopygus* und *L. rosalia* wurde qualitativ und quantitativ analysiert, um Aussagen bezüglich ihrer Phylogenie zu machen. Die Ergebnisse entsprachen denen morphologischer Untersuchungen (Rosenberger und Coimbra-Filho, 1984). Dies bekräftigt die Annahme, dass die Morphologie der *long calls* ein Indiz auf die verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Arten und Gattungen sein kann (Snowdon et al., 1986). Zum selben Schluss gelangte Mendez (1997) in seiner Arbeit zur Taxonomie der Gattung *Callithrix*. Snowdon (1993) betrachtet in seiner vokaltaxonomischen Studie zumindest fünf der heute sechs anerkannten Genera. Dennoch analysierte er den *long call* der 16 von ihm untersuchten Arten nur auf sechs Variablen und verzichtete auf eine kladistische Analyse.

2. Material und Methoden

2.1 Tonaufnahmen

Der überwiegende Teil der Tonaufnahmen stammt aus dem Soundarchiv von Dr. Thomas Geissmann. Des Weiteren erhielt ich Aufnahmen von Dr. Anita Christen, Dr. Eckhart Heymann, Prof. Dr. Uwe Jürgens, Herrn Philip Kessler, Dr. Cecilia Veracini und Dr. Tammy Windfelder. Zudem stand mir die CD *Sounds of Neotropical Rainforest Mammals* (Emmons et al., 1997) mit einer Auswahl von *long calls* der Callitrichidae zur Verfügung. Die Aufnahmen wurden teilweise in Zoologischen Gärten, in Instituten verschiedener Universitäten und im Freiland erstellt. Um die Individuenanzahl einiger Arten zu erhöhen, habe ich zusätzlich Tonaufnahmen im Zoo Mulhouse und im Zoo Magdeburg erstellt. Informationen zum Aufnahmeort, zum Geschlecht der aufgenommenen Tiere, zur Entstehung der Aufnahmen und zum Verhaltenskontext der Rufe, sind, soweit vorhanden, im Anhang 1 gelistet.

Bei den Aufnahmen von Dr. T. Geissmann und mir selbst wurden die Tiere durch Playback eines arteigenen *long calls* zum Vokalisieren angeregt. Es wurde ihnen ein arttypischer *long call* vorgespielt, der von den Tieren meist mit mehreren eigenen *long calls* beantwortet wurde. Dieses Vorgehen gewährleistet, dass der Rufkontext während unterschiedlicher Tonaufnahmen vergleichbar ist.

Die Stichprobengrößen (Anzahl der Individuen und Anzahl der Rufe) für alle in die Auswertung eingegangenen Taxa sind in Tabelle 2.1 gelistet. Eine detailliertere Liste mit der Anzahl der Rufe pro Stichprobe findet sich in Anhang 2.

2.2 Technische Hilfsmittel

Dr. A. Christen benutzte für ihre Aufnahmen einen Sony WM-D3 Kassettenrecorder und ein Sennheiser ME 80 (+K3U) Richtmikrophon. Dr. T. Geissmann verwendete einen Sony WM-D6C Kassettenrecorder und ein JVC MZ-707 Mikrophon. Es wurden TDK SA-90 und SONY-UX 90 Audiokassetten benutzt. Für die von mir selbst erstellten Aufnahmen wurde das gleiche Gerät wie bei den Aufnahmen von Dr. T. Geissmann verwendet. Die Aufnahmen von Dr. E. Heymann wurden mit Hilfe eines Uher 4200 Stereo Spulentonbandgerätes erstellt. Er benutzte ein Sennheiser MKH 816 Richtmikrophon und BASF DP 26 Bänder. Die Aufnahmegeschwindigkeit betrug 19 cm/sec.

2.3 Auswertung der Tonaufnahmen

2.3.1 Digitalisierung

Die auf Spulenbänder aufgenommenen Tondokumente wurden mittels eines Sony TC-D5M auf Audiokassetten überspielt. Die Aufnahmen auf Audiokassetten wurden mit Hilfe eines Sony TC-D5M auf einem Power Macintosh 6400/200 digitalisiert.

Tabelle 2.1. Stichprobengrößen (Anzahl der Individuen und Anzahl der Rufe) für alle in die Auswertung eingegangenen Taxa

Art	Anzahl Stichproben pro Art	Anzahl Rufe pro Art
<i>Callimico goeldii</i>	7	57
<i>Callithrix flaviceps</i>	1	3
<i>Callithrix geoffroyi</i>	3	25
<i>Callithrix jacchus</i>	2	33
<i>Callithrix kuhlii</i>	1	8
<i>Callithrix penicillata</i>	1	9
<i>Cebuella pygmaea</i>	4	33
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	3	20
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	2	8
<i>Leontopithecus rosalia</i>	2	10
<i>Mico argentatus</i>	3	21
<i>Mico cf. emiliae</i>	1	6
<i>Mico humeralifer</i>	1	3
<i>Mico melanurus</i>	1	4
<i>Saguinus bicolor</i>	3	17
<i>Saguinus fuscicollis</i>	9	39
<i>Saguinus geoffroyi</i>	1	5
<i>Saguinus imperator</i>	4	34
<i>Saguinus labiatus</i>	6	38
<i>Saguinus leucopus</i>	1	3
<i>Saguinus midas</i>	5	24
<i>Saguinus mystax</i>	5	33
<i>Saguinus nigricollis</i>	1	4
<i>Saguinus oedipus</i>	4	22
<i>Cebus apella</i>	1	10
Total (25 Arten)	72	469

Zur Digitalisierung sowie zur Erstellung der Sonagramme wurde das Programm Canary (*Cornell Laboratory of Ornithology*), Version 1.2.4, benutzt. Die Tonbänder wurden mit einer *sampling rate* von 22 kHz digitalisiert. Die *sample size* betrug 16 bit. Das Programm errechnet die Sonagramme durch eine *Fast-Fourier-Transformation* (FFT). Die dabei benutzten Einstellungen (Charif et al., 1995) sind in Tabelle 2.2 gelistet.

2.3.2 Vermessung

Zur Vermessung wurden nur vollständige *long calls* verwendet. Wenn zwei Tiere gleichzeitig einen *long call* produzierten und sich diese im Sonogramm so überlappten, so dass man sie nicht eindeutig trennen konnte, wurden die Aufnahmen verworfen. Falls von einer Art mehr als zehn Rufe pro Stichprobe vorhanden war, wurde der Stichprobenumfang, durch Verwerfen der jeweils schlechtesten Aufnahmen, auf zehn Rufe pro Stichprobe limitiert.

Die in die Studie eingegangenen *long calls* wurden nach Qualität des Sonagramms ausgewählt, denn diese hat einen entscheidenden Einfluss darauf, ob die zu messenden Variablen exakt bestimmt werden können.

Tabelle 2.2. Liste der zur Erstellung von Sonagrammen mit Canary 1.2.4 benutzten Parameter (*spectrogram options*)

Parameter	Einstellung
Filter Bandwidth	349.70 Hz
Frame Length	512 Points
Time	2.902 Points
Overlap	75 %
Frequency	86.13 Hz
FFT size	512 Points
Window Function	Hamming
Clipping Level	- 80 dB
Display style	Smooth
Amplitude	Logarithmic

Um den *long call* strukturell in seiner Gesamtheit zu erfassen, wurden sowohl Variablen untersucht, die sich auf den gesamten *long call* beziehen, als auch solche, die die einzelnen Laute eines *long calls* beschreiben. Bei der Vermessung der Einzellaute wurden jeweils der erste, der mittlere und der letzte Laut vermessen. Bei gerader Lautanzahl wurde der mittlere Laut durch eine Zufallsauswahl zwischen dem Laut vor und dem Laut nach dem Mittelpunkt gewählt.

Die von mir erfassten Variablen lassen sich in drei Kategorien einteilen: in qualitative, numerische und metrische Variablen.

Qualitative Variablen

Qualitative Variablen beschreiben die sonographische Struktur des *long calls* und der betrachteten Einzellaute. Dabei wurde beispielsweise der Frequenzverlauf des *long calls* sowie der Einzellaute untersucht. Um die Betrachtung der Struktur der Einzellaute zu erleichtern, wurden die Laute optisch in drei Abschnitte aufgeteilt: Anfang, Mitte und Ende. So konnte der Frequenzverlauf eines Lautes, dessen Frequenz anfangs ansteigt, im weiteren Verlauf konstant wird und dann am Ende wieder abfällt, in folgender Weise beschrieben werden:

Anfang	aufsteigend
Mitte	konstant
Ende	absteigend

Manche qualitative Variablen geben auch lediglich das Vorhandensein oder die Abwesenheit eines Merkmals an, wie zum Beispiel das Vorhandensein eines einleitenden, vom Rest des *long calls* abweichenden Lauts. Das Vorhandensein des Merkmals wurde mit 1 codiert, die Abwesenheit mit 0. Die Namen und Definitionen der qualitativen Variablen sind in Anhang 3 gelistet.

Numerische Variablen

Numerische Variablen charakterisieren den gesamten *long call* und können durch Abzählen ermittelt werden. Dazu gehören zum Beispiel die Anzahl der Laute, aus denen ein *long call* besteht oder die Position des Lautes mit tiefster oder höchster Frequenz. Die Namen und Definitionen der numerischen Variablen sind in Anhang 3 gelistet.

Da die Anzahl der Laute eines *long calls* von Ruf zu Ruf eines Individuums variieren kann, müssen durch Abzählen ermittelte Positionswerte auf die Lautanzahl des jeweiligen *long calls* bezogen werden, das heißt, sie werden durch die Anzahl der Laute des vermessenen *long calls* dividiert. So erhält man die ungefähre Lage der untersuchten Variable im *long call*. Ein ähnliches Vorgehen zu Positionsbestimmung findet sich bei Heymann (1987).

Metrische Variablen

Diese Variablen beschreiben die Dauer, sowie Frequenzen und Frequenzauslenkungen des gesamten *long calls* und seiner Einzellaute. Sie konnten durch die in Canary 1.2.4 integrierten Messfunktionen gemessen werden. An Einzellaute wurden jeweils der erste, mittlere und letzte Laut des *long calls* gemessen. Die Namen und Definitionen der metrischen Variablen sind in Anhang 3 gelistet.

2.3.3 Statistische Auswertung

Die gesamte statistische Auswertung wurde mit Hilfe des Statistikprogramms StatView 5.0.1 durchgeführt. Von allen numerischen und metrischen Variablen wurden Standardabweichung, Mittelwerte und Mediane ermittelt. Diese Variablen wurden mittels einer ANOVA (*analysis of variance*) und anschliessendem Scheffé's *F*-Test auf Unterschiede zwischen den einzelnen Stichproben getestet. Alle statistischen angewendeten Verfahren sind zweiseitig. Als Signifikanzschwelle zur Verwerfung von Nullhypothesen wurde ein Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0.05$ verwendet.

ANOVA (*analysis of variance*)

Die einfaktorielle Varianzanalyse testet, ob von mehreren aus Intervalldaten bestehenden Stichproben sich mindestens eine in ihrem Mittelwert von den übrigen unterscheidet. Liefert dieses Verfahren ein signifikantes Ergebnis, zeigt dies lediglich, dass sich mindestens eine Stichprobe in ihrem Mittelwert unterscheidet. Es wird keine Aussage darüber getroffen, welche oder wie viele der Stichproben sich signifikant unterscheiden. Um darüber eine Aussage zu erhalten, muss ein Folgetest angewendet werden (SAS Institute, 1998).

Die einfaktorielle Varianzanalyse verlangt, dass die Stichproben aus normalverteilten Populationen stammen und homogene Varianzen besitzen. Allerdings verhält sie sich recht robust gegen Verletzungen ihrer Vorgaben. Das bedeutet, dass immer noch richtige Aussagen getroffen werden können, selbst wenn die Voraussetzungen nicht hundertprozentig erfüllt sind

(Engel, 1997). Die Stichproben wurden auf Normalverteilung und Homogenität hin untersucht und entsprachen zum überwiegenden Teil den geforderten Kriterien.

Scheffé's *F*-Test

Als *post hoc* Test für multiple Vergleiche wurde Scheffé's *F*-Test ausgewählt. Dieser Test vergleicht die Mittelwerte paarweise und macht Aussagen darüber, ob sich die Mittelwerte zweier Stichproben in ihrem Mittelwert signifikant unterscheiden. Dieser Test wird als sehr robust gegen Verletzungen der Vorgaben eingestuft: Er liefert selbst dann verlässliche Ergebnisse, wenn der Umfang der Stichproben variiert und die Varianzen stark streuen (SAS Institute, 1998).

2.3.4 Phylogenetische Auswertung

Erstellung der Matrix

Zur phylogenetischen Auswertung der gesammelten Daten wird eine Matrix erstellt, die jede untersuchte Stichprobe in ihren Merkmalen charakterisiert. Um die Matrix zu erstellen, wurde die Software MacClade 3.08 a benutzt.

Dazu wurden zuerst die Mediane für die numerischen und metrischen Daten der Stichproben berechnet. Bei den qualitativen Variablen wurde der Modalwert der Stichprobe ermittelt. Dann wurden die Merkmalsausprägungen für jedes Merkmal codiert. Qualitative Variablen können entweder binär sein, also die Präsenz (=1) oder die Abwesenheit (= 0) eines Merkmals beschreiben, oder multiple Merkmalsausprägungen (*multiple character states*) aufweisen (Anhang 5). Der während der Erfassung qualitativer Daten benutzte Code konnte direkt so in die Matrix eingehen. Die quantitativen Merkmale hingegen variieren stetig und müssen daher einem Intervall zugeordnet werden (Swofford und Olsen, 1990). Daher wurde die Merkmalsausprägung der numerischen und metrischen Daten in Klassen eingeteilt und die Merkmalsklassen wurden mit einem Code versehen (Anhang 5).

Die Merkmalsausprägungen eines Merkmals können in der Datenmatrix als *ordered* (geordnet) oder *unordered* (ungeordnet) definiert werden. Merkmalsausprägungen, die als ungeordnet definiert sind, können mit einem einzigen evolutiven Schritt in jede andere Merkmalsausprägung übergehen. Folglich wird sowohl ein Übergang von Merkmalsausprägung 0 zu 1 als auch der von 0 zu 5 als jeweils ein Schritt in die Baumberechnung eingehen. Anders verhält es sich bei Merkmalen, die als geordnet definiert werden. Hier wird die Anzahl der evolutiven Schritte von einer Merkmalsausprägung zur nächsten variieren, je nachdem, in welcher Reihenfolge die Merkmalsausprägungen definiert sind. Das heißt, eine Veränderung von Merkmalsausprägung 0 zu 1 entspricht einem Schritt, während die Veränderung von Merkmalsausprägung 0 zu 5 mit fünf Schritten in die Berechnung miteinfließt (Maddison und Maddison, 1992).

Eine weitere Option stellt die Gewichtung der Merkmale dar. Aus der vorangehenden Beschreibung geordneter und ungeordneter Merkmale ist ersichtlich, dass ein geordnetes Merkmal mit sechs Merkmalsausprägungen fünf mal mehr Gewicht in einer phylogenetischen Analyse erhält als eines mit nur zwei Merkmalszuständen. Dieses kann gerechtfertigt sein, kann aber auch eine Fehlinterpretation darstellen. Um solche Fehlerquellen auszuschließen, ist es möglich, alle Merkmale gleich zu gewichten. Mit der in PAUP vorhandenen Option *equal weights* erhält beispielsweise ein Merkmal, das nur zwei Merkmalsausprägungen aufweist, ebenso ein Gesamtgewicht von 1 wie ein Merkmal mit sechs Merkmalsausprägungen. Während im ersten Fall jede Änderung von einer Merkmalsausprägungen zur anderen einen Einzelschritt mit Schrittlänge 1 bedeutet, gehen jedoch im zweiten Fall die Einzelschritte mit einem Wert von lediglich 0.2 in die Berechnung der Kladogramme ein (Swofford, 1990).

Bei fehlenden Werten wird in der Matrix ein Fragezeichen für den fehlenden Wert eingetragen. Wenn Stichproben in ihrem Median oder durch den Modalwert nicht eindeutig einer Merkmalsausprägung zugeordnet werden können, werden sie als unsicher eingestuft. Sie erhalten den Zusatz "oder". Gibt es also Unsicherheit darüber, ob die Merkmalsausprägung 0 oder 1 zutrifft, so wird diese Zelle der Matrix als 0/1 codiert, wobei der Schrägstrich "oder" bedeutet (Maddison und Maddison, 1992).

Da es keinen rezenten Vertreter der Callitrichidae gibt, dessen *long call* eindeutig als Modell für einen ursprünglichen Vertreter der Familie identifiziert werden kann, wurde *Cebus apella* zum Außengruppenvergleich herangezogen. *Cebus apella* gehört zur Familie der Cebidae, welche nach Auffassung der meisten heutigen Autoren besonders eng mit den Callitrichidae verwandt ist (Canavez et al., 1999 a; Groves, 2001; Schneider et al., 1993; von Dornum und Ruvolo, 1999).

Da also eine vermutlich "ursprüngliche" Merkmalsausprägung in Form der *outgroup* vorgegeben ist, handelt es sich um einen *rooted tree*. Damit wird eine Lesrichtung vorgegeben: kommt eine bestimmte Merkmalsausprägung nur bei den untersuchten Taxa vor, so geht man von einer Apomorphie aus, kommt sie hingegen auch bei der Außengruppe vor, so wird die Merkmalsausprägung als Plesiomorphie interpretiert (Sudhaus und Rehfeld, 1992).

Berechnung der Stammbäume

Aus der Matrix wurden mit Hilfe des Programms PAUP 4.0b 10 (PPC) Kladogramme berechnet (Swofford, 1990).

Maximum Parsimony – Das Prinzip der sparsamsten Erklärung

Das Prinzip der sparsamsten Erklärung ist eine in der phylogenetischen Systematik weitverbreitete Grundlage zur Berechnung von Kladogrammen. Dabei wird von allen aufgrund des Datensatzes erstellbaren Bäumen der derjenige ausgewählt, der die wenigsten evolutiven Schritte und deshalb die kürzeste Baumlänge aufweist. Dies minimiert die Anzahl der Homoplasien, also der durch Konvergenz oder Reduktion entstandenen unabhängigen Übereinstimmungen in der

Merkmalsausprägung zweier Taxa. Anders gesagt, im kürzesten Baum sind die Anzahl der in unrichtiger Weise als Synapomorphien interpretierten Merkmalszustände minimiert (Sudhaus und Rehfeld, 1992; Swofford und Olsen, 1990).

Die heuristische Methode

Da bei der Berechnung großer Datensätze nicht alle möglichen Stammbäume miteinander verglichen werden können, wird mit Annäherungen gearbeitet, so zum Beispiel mittels der heuristischen Methode. Dabei wird zu Anfang ein erster Baum aus drei Taxa generiert. Die Anordnung der Taxa wird verändert, so dass ein Baum mit kürzerer Astlänge entsteht. Wenn der Baum nicht weiter optimiert werden kann, wird er beibehalten. Durch eine stufenweise Addition einzelner Taxa und dem damit verbundenen Umbau des Stammbaums, erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, eine optimale Anordnung der Taxa im Stammbaum zu finden. Mit der *branch swapping*-Option des Programms ist es möglich, benachbarte Äste zu vertauschen, um zu prüfen, ob damit eine Verkürzung der Astlänge erreicht werden kann (Swofford, 1990).

Nicht immer gibt es nur einen einzigen kürzesten Baum; oft sind es mehrere Bäume, welche dieselbe Länge aufweisen. In solchen Fällen werden in der vorliegenden Arbeit alle kürzesten Bäume zu einem Konsens-Baum (*strict consensus tree*) zusammengefasst, in welchem die unterscheidenden Topologien als Polytomien dargestellt werden.

Das Bootstrap-Verfahren

Die Bootstrap-Analyse wird genutzt, um die Stabilität der Gruppierungen (*internal nodes*) innerhalb des Stammbaumes darzustellen. Im Bootstrap-Verfahren wird die Datenmatrix n -fach repliziert. Bei jeder dieser Replikationen werden ein oder mehrere Merkmale der Matrix dupliziert, andere werden weggelassen. Die gesamte Anzahl der Merkmale wird jedoch konstant gehalten. Das kürzeste Kladogramm für jede dieser Pseudoreplikationen wird errechnet und der Grad der Abweichung der so entstandenen Dendrogramme voneinander wird bestimmt. Aus diesen verschiedenen Dendrogrammen geht dann ein Konsens-Baum (*majority rule consensus tree*) hervor, der all diejenigen Gruppierungen beinhaltet, die von mehr als 50% der Pseudoreplikationen unterstützt wird (Geissmann, 1993; Kitching et al., 1998). Die Bootstrap-Werte werden in Prozent angegeben. Der Bootstrap-Wert einer Gruppierung kann als Maß für die Verlässlichkeit dieser Gruppierung interpretiert werden. Wenn eine Gruppierung in mehr als 95% der Bäume dargestellt wird, kann daraus geschlossen werden, dass diese Gruppe zu 95% unterstützt wird (Kitching et al., 1998).

Der *consistency index*

Der *consistency index* (CI) wird in der Literatur als m/s definiert. Hierbei steht s für die minimale Anzahl an evolutiven Schritten, die ein Merkmal in einem bestimmten Kladogramm aufweist, und m stellt die minimale Anzahl von Schritten dar, die das gleiche Merkmal in einem beliebigen Kladogramm aufweisen kann. Ein CI von 1 würde also ein Merkmal ohne Homoplasie beschreiben. Ein CI von 0.5 sagt aus, dass doppelt so viele Schritte als eigentlich benötigt

in diesem Merkmal vorhanden sind. Der CI für alle Merkmale eines Baumes ist die kürzest-mögliche Baumlänge geteilt durch die beobachtete Baumlänge (Kitching et al., 1998, Maddison and Maddison, 1992).

Der *retention index*

Der *retention index* (RI) wird durch die Formel $(g-s)/(g-m)$ beschrieben. Die Variablen s und m entsprechen den oben genannten Werten. Die Variable g beschreibt die größte Anzahl Schritte, die ein Merkmal in einem beliebigen Kladogramm aufweisen kann. Er ist ein Maß für die Ähnlichkeit eines Merkmals, die als Synapomorphie interpretiert werden kann. Der RI für alle Merkmale eines Baumes wird berechnet als $(\text{größt-mögliche Baumlänge} - \text{beobachtete Baumlänge}) / (\text{größt-mögliche Baumlänge} - \text{kürzest-mögliche Baumlänge})$. Er ist ein Maß für die Übereinstimmung zwischen den Merkmalen in der Datenmatrix (Kitching et al., 1998, Maddison and Maddison, 1992).

Der *rescaled consistency index*

Der *rescaled consistency index* (RC) entspricht weitgehend dem Produkt von CI und RI. Wie die oben genannten Indizes kann auch der RC Werte von 0-1 annehmen, wobei höhere Werte wieder für eine höhere Übereinstimmung zwischen den Merkmalen stehen.

3. Ergebnisse

3.1 Sonagramme

Beispielsonagramme für die *long calls* aller untersuchten Taxa werden in Anhang 4 vorgestellt. Die Songaramme belegen bereits optisch, dass die vokalen Unterschiede zwischen den Arten unterschiedlich stark ausgeprägt sind.

3.2 Ergebnisse der statistischen Tests

3.2.1 ANOVA und Scheffé's *F*-Test für die numerischen Variablen

Die Resultate der ANOVA zeigen, dass es in allen untersuchten numerischen Variablen signifikante Unterschiede zwischen den Stichproben gibt, denn die Irrtumswahrscheinlichkeit p liegt bei allen Variablen unter 0.001 (Tabelle 3.1).

Tabelle 3.1. Ergebnisse der ANOVA und der Scheffé's Tests. Signifikante Paarvergleiche des Scheffé's Test sind in Prozent angegeben. Die Nummern entsprechen denen in der Datenmatrix in den Anhängen 5 und 6.

Nr.	Variable	Anzahl Taxa	ANOVA		Scheffé's <i>F</i> -Test:
			Freiheitsgrad FG	Irrtumswahr- scheinlichkeit p	signifikante Paarver- gleiche in %
34	Lautanzahl	24	23	< 0.001	27.17
35	Längster Laut	24	23	< 0.001	34.59
36	Laut mit minimaler Frequenz	24	23	< 0.001	8.24
37	Kürzester Laut	24	23	< 0.001	0.72
38	Laut mit maximaler Frequenz	24	23	< 0.001	36.96
39	Laut mit minimaler Anfangsfrequenz	24	23	< 0.001	5.47
40	Laut mit maximaler Anfangsfrequenz	24	23	< 0.001	36.23
41	Laut mit minimaler Endfrequenz	24	23	< 0.001	9.06
42	Laut mit maximaler Endfrequenz	24	23	< 0.001	28.62
43	Laut mit der frequenz-tiefsten Hauptenergie ¹	22	21	< 0.001	7.36
44	Laut mit Hauptenergie ¹	22	21	< 0.001	25.54
45	Absteigende Intervalle	24	23	< 0.001	11.96
46	Aufsteigende Intervalle	24	23	< 0.001	32.61
47	Beschleunigte Intervalle	24	23	< 0.001	0
48	Verlangsamte Intervalle	24	23	< 0.001	15.15

¹ Bei den Variablen 43 *Laut mit der frequenz-tiefsten Hauptenergie* und 44 *Laut mit Hauptenergie* wurden die Arten *Saguinus geoffroyi* und *S. oedipus* nicht mitberücksichtigt. Aufgrund der Struktur ihrer *long calls* konnten diese Variablen nicht ermittelt werden. Aus diesem Grund sind bei diesen Variablen zwei Taxa weniger in die Untersuchung eingegangen.

Durch Scheffé's *F*-Test wurden die einzelnen Stichproben zudem im Paarvergleich gegeneinander getestet. Tabelle 3.1 zeigt in Prozent den Anteil der signifikanten Paarvergleiche an der Gesamtzahl der Paarvergleiche. Zudem ist die Anzahl der Freiheitsgrade (FG) angegeben, die in Abhängigkeit von der Stichprobenanzahl.

Bis auf die Variablen *beschleunigte Intervalle* (Variable 47) tragen alle untersuchten Merkmale zur Trennung der untersuchten Stichproben bei. Die Variable *Laut mit maximaler Frequenz* (Variable 38) scheint einen besonders großen Anteil an der Unterscheidung der einzelnen Stichproben voneinander zu haben.

3.2.2 ANOVA und Scheffé's *F*-Test für die metrischen Variablen

Auch sämtliche untersuchten metrischen Variablen zeigen in der ANOVA signifikante Unterschiede zwischen den Stichproben ($p < 0.001$, Tabelle 3.2).

Die Anzahl der signifikanten Paarvergleiche der metrischen Variablen liegt im Durchschnitt höher als die der numerischen, das bedeutet, dass erstere die einzelnen Stichproben besser trennen als die numerischen Variablen. Besonders gut scheinen sich die Variablen *maximale Frequenz* (Variable 52) und *Endfrequenz* des ersten Lautes (Variable 54) zur Unterscheidung der Stichproben zu eignen.

Tabelle 3.2. Ergebnis der ANOVA und des Scheffé's Test. Signifikante Paarvergleiche des Scheffé's Test sind in Prozent angegeben. Die Nummern der Merkmale entsprechen denen in der Datenmatrix in den Anhängen 5 und 6.

Variable	Anzahl Taxa	ANOVA		Scheffé's <i>F</i> -Test: signifikante Paarvergleiche in %
		Freiheitsgrad FG	Irrtumswahrscheinlichkeit <i>p</i>	
Nr. Laut 1				
49 Dauer	24	23	< 0.001	50.00
50 Frequenz mit Hauptenergie	24	23	< 0.001	32.61
51 Minimale Frequenz	24	23	< 0.001	54.35
52 Maximale Frequenz	24	23	< 0.001	59.42
53 Anfangsfrequenz	24	23	< 0.001	54.35
54 Endfrequenz	24	23	< 0.001	59.78
55 Frequenzauslenkung	24	23	< 0.001	19.93
Laut 2 ¹				
56 Dauer	23	22	< 0.001	47.04
57 Frequenz mit Hauptenergie	23	22	< 0.001	26.88
58 Minimale Frequenz	23	22	< 0.001	42.69
59 Maximale Frequenz	23	22	< 0.001	38.34
60 Anfangsfrequenz	23	22	< 0.001	43.48
61 Endfrequenz	23	22	< 0.001	54.94
62 Frequenzauslenkung	23	22	< 0.001	24.11
Laut 3				
63 Dauer	24	23	< 0.001	30.80
64 Frequenz mit Hauptenergie	24	23	< 0.001	22.10
65 Minimale Frequenz	24	23	< 0.001	35.87
66 Maximale Frequenz	24	23	< 0.001	40.22
67 Anfangsfrequenz	24	23	< 0.001	42.03
68 Endfrequenz	24	23	< 0.001	47.83
69 Frequenzauslenkung	24	23	< 0.001	25.72
<i>long call</i>				
70 Dauer	24	23	< 0.001	12.68
71 Frequenz mit Hauptenergie	24	23	< 0.001	29.71
72 Minimale Frequenz	24	23	< 0.001	49.28
73 Maximale Frequenz	24	23	< 0.001	47.46
74 Anfangsfrequenz	24	23	< 0.001	52.90
75 Endfrequenz	24	23	< 0.001	47.10
76 Frequenzauslenkung	24	23	< 0.001	31.88
77 Endfrequenz – Anfangsfrequenz	24	23	< 0.001	19.93

¹ Da nicht alle der untersuchten Taxa einen mittleren Laut aufweisen, wurden Taxa, deren *long call* insgesamt nur aus zwei Lauten besteht, bei den Variablen, die sich auf den zweiten Laut beziehen, nicht berücksichtigt.

3.3 Ergebnisse der phylogenetischen Analyse

3.3.1 Beschreibung der Matrix

Die Datenmatrix, die für die phylogenetische Analyse der *long calls* benutzt wurde, enthält insgesamt 77 Variablen: es werden qualitative ($n = 33$), numerische ($n = 15$), und metrische ($n = 29$) Variablen unterschieden. Es wurden 71 Stichproben von insgesamt 24 Taxa der Callitrichidae betrachtet. Als Außengruppe wurde zusätzlich eine Stichprobe von *Cebus apella* verwendet. Von den 77 Variablen und deren Merkmalszuständen wurden 48 als *ordered* und 29 als *unordered* definiert. Die vollständige Matrix folgt im Anhang 6.

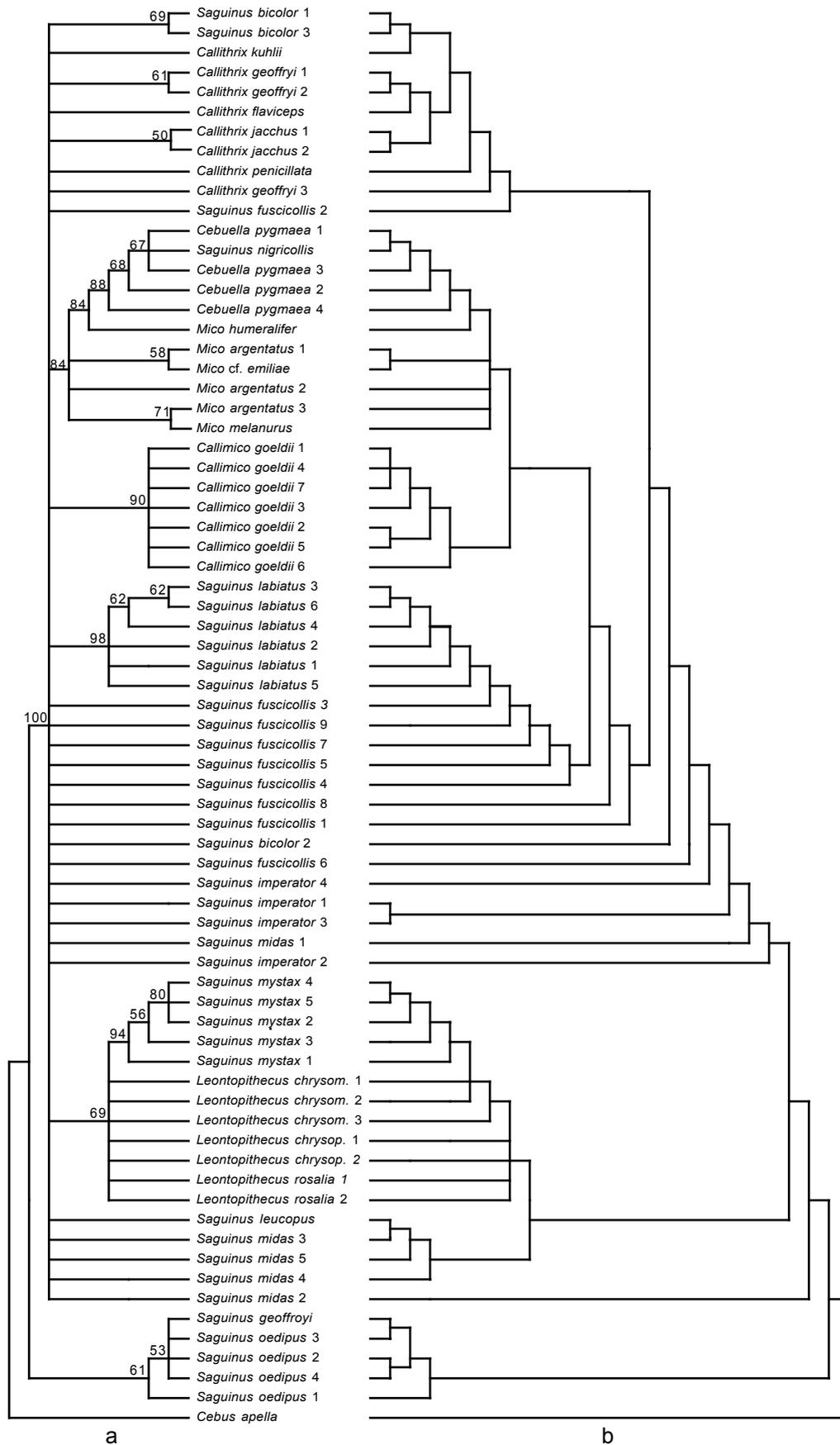
3.3.2 Kladogramme

Die folgenden Abbildungen zeigen die errechneten Stammbäume. Allen Kladogrammen liegt die gleiche Datenmatrix zu Grunde. Es wurde bei einigen Berechnungen nur ein Teil der Taxa verwendet, um verschiedene Aspekte der Callitrichidensystematik genauer zu betrachten.

Unter Einbezug aller Stichproben aller untersuchten Taxa wurden 18 kürzesten Bäume gefunden, von denen Abbildung 3.1b den strikten Konsens-Baum zeigt. *Cebus apella* wurde als Außengruppe verwendet.

Folgende Gruppen werden in diesem Baum gebildet: Die Arten der Gattung *Callithrix* werden in einer monophyletischen Gruppe zusammengefasst. *Callithrix geoffroyi* und *C. flaviceps* bilden eine monophyletische Gruppe, die der Art *C. jacchus* als Schwestertaxon zugeordnet ist. Die Arten der Gattung *Cebuella* und *Mico* bilden ebenfalls eine monophyletische Gruppe, wobei die Art *M. tumeralifer* innerhalb der Gattung *Cebuella* zu finden ist. Sie werden als Schwestertaxa der Gattung *Callimico* dargestellt, die ebenfalls eine monophyletische Gruppe bildet. Die Arten der Gattung *Saguinus* sind weniger gut als monophyletische Gruppen zu erkennen. *Callimico* steht inmitten des Stammbaumes; sie stellt keine basale Gattung dar sondern wird als Schwestertaxon zu *Cebuella* und *Mico* gestellt. Die untersuchten Stichproben der Art *S. oedipus* bilden eine monophyletische Gruppe und stehen der Art *S. muscollis* am nächsten. Es gibt einige schlecht aufgelöste *Saguinus*-Arten wie *S. muscollis*, *S. oedipus* und *S. imperator*, die sich nicht als einheitliche Gruppe darstellen lassen, sondern deren Stichproben in verschiedenen anderen Gruppen erscheinen. Die Stichproben der Arten *S. mystax* fallen zusammen mit den Arten der Gattung *Leontopithecus*. Die Arten *S. oedipus* und *S. geoffroyi* bilden eine monophyletische Gruppe, die sich in basaler Position zu allen anderen Taxa der Callitrichidae befindet.

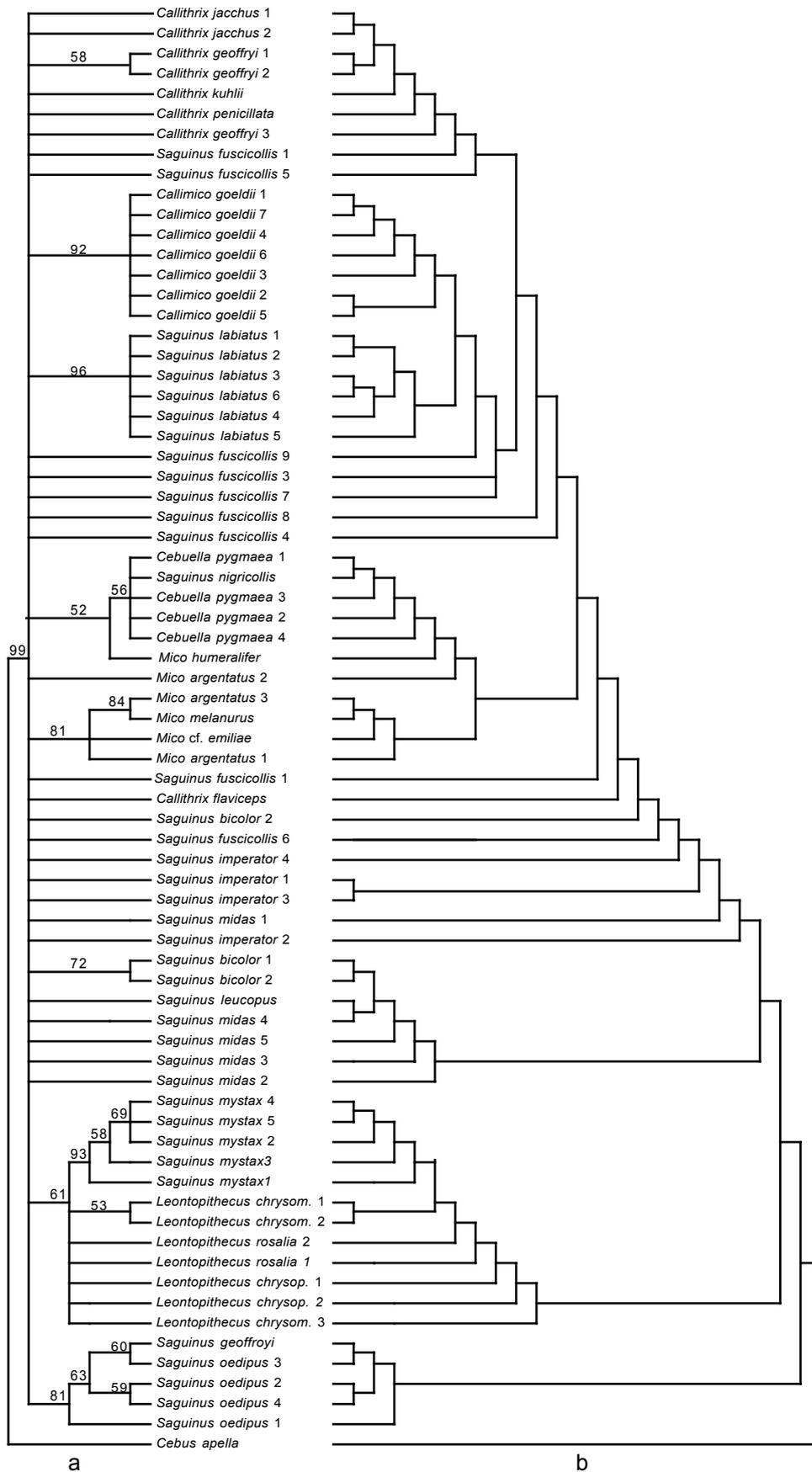
Abbildung 3.1. (nachfolgende Seite). Maximale Parsimonie-Kladogramme aller Stichproben. (a) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes angebracht (Baumlänge 1713, CI 0.133, RI 0.487, RC 0.064). (b) Kürzester Baum nach der heuristischen Suchmethode (Baumlänge 1444, CI 0.198, RI 0.683, RC 0.136)



Das Ergebnis der Bootstrap-Analyse unter den gleichen Vorgaben ist in Abbildung 3.1a dargestellt. Die Bootstrap-Werte, die ein Maß für die Stabilität der Gruppierungen liefern, sind über den entsprechenden Ästen des Baumes notiert. Da nur Werte von über 50 % berücksichtigt werden, sind nicht alle Gruppierungen mit Bootstrap-Werten versehen. Relativ hohe Bootstrap-Werte, die über 80% liegen, erhält unter anderem die Gruppe der Stichproben von *Cebuella pygmaea*, die ihrerseits mit einem Wert von 84% mit *M. humeralifer* zusammenfällt. Auch die Monophylie der Gattungen *Cebuella* und *Mico* wird mit immerhin 84% unterstützt. *Callimico geoldii* wird mit 90% als monophyletisches Taxon dargestellt. Innerhalb der Gattung *Saguinus* zeigt sich ein weniger aussagekräftiges Bild. Zwar werden sowohl die Art *S. oedipus* als auch die Art *S. mystax* als monophyletische Gruppen erkannt (zu 98% respektive 94%), aber die Arten *S. pusillus*, *S. imperator* und *S. niger* konnten nicht als eigenständige Gruppen dargestellt werden.

Abbildung 3.2 zeigt die Analyse unter Verwendung der Option *equal weights*. Hierbei erhalten alle Merkmale die gleiche Gewichtung, unabhängig von der Anzahl der Merkmalsausprägungen. Der Vergleich mit dem oben beschriebenen ungewichteten Baum zeigt eine leichte Verschlechterung der Bootstrap-Werte. Allein die Gruppe aus *S. oedipus* und *S. geoffroyi* wird nun stärker (mit 81%) unterstützt. Ansonsten bilden sich die gleichen Gruppierungen wie bei einer fehlenden Gleichgewichtung der Merkmale.

Abbildung 3.2 (nachfolgende Seite). Maximale Parsimonie-Kladogramme aller Stichproben unter Verwendung der Option "equal weights" für alle Merkmale. (a) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes angebracht (Baumlänge 634.18, CI 0.121, RI 0.439, RC 0.053). (b) Kürzester Baum nach der heuristischen Suchmethode (Baumlänge 402.35, CI 0.191, RI 0.673, RC 0.129)



Ein klares Ergebnis wird gewonnen, wenn verschiedene Gruppen einzeln berechnet werden. Abbildung 3.3a zeigt das Ergebnis der Bootstrap-Analyse der Gattungen *Cebuella*, *Mico* und *Callithrix* unter Verwendung aller Stichproben dieser Gattungen. Hier wurde *Callimico goeldii* als Außengruppe heran gezogen. Es bilden sich drei monophyletische Gruppen, die im Falle der Gattung *Callithrix* mit 99% unterstützt wird. Die Gattung *Cebuella* erhält einen Bootstrap-Wert von 100%. Mit 97% wird *Mico humeralifer* zu *Cebuella* gestellt. Die restlichen Arten der Gattung *Mico* erhalten lediglich einen Bootstrap-Wert von 60%. Die kombinierte Gruppe der Gattungen *Cebuella* und *Mico* wird mit einem Bootstrap-Wert von 80% unterstützt.

Abbildung 3.3b stellt den kürzesten Baum dar: Seine Topologie entspricht weitgehend dem oben beschriebenen Bootstrap-Baum. Die Monophylie der Gruppen *Cebuella*, *Callithrix* bleibt weiter vorhanden. Ein Unterschied zeigt sich darin, dass die Trichotomie in der *Mico*- und *Cebuella*-Gruppe durch eine Dichotomie ersetzt ist, weil *M. argentatus* 2 sich hier nicht vom Kern der *Mico*-Gruppe abspaltet.

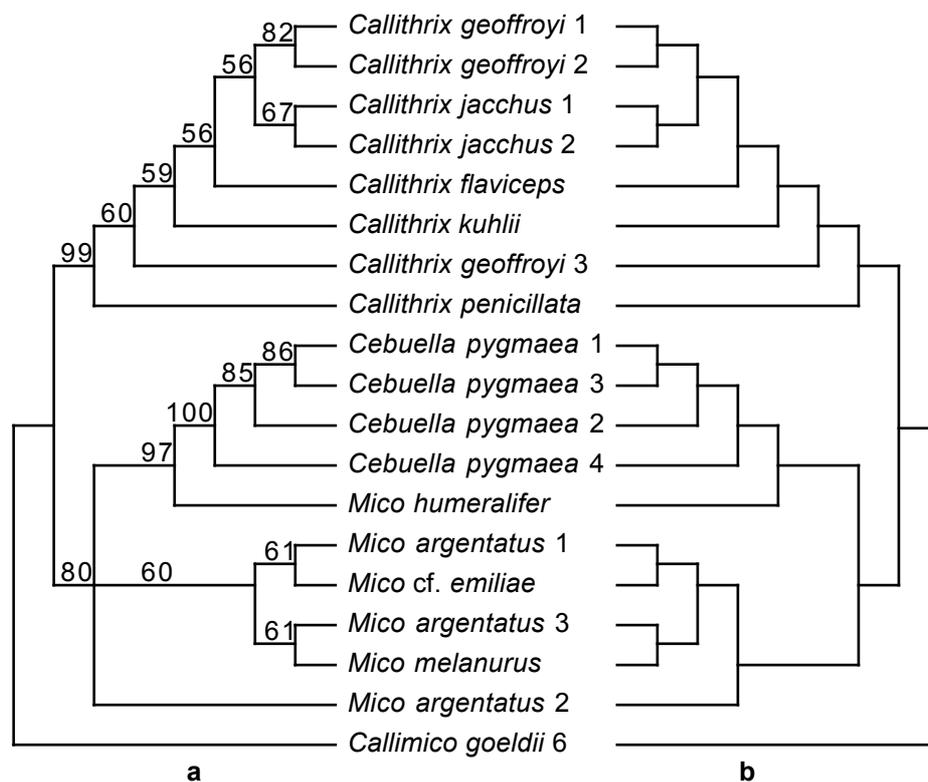


Abbildung 3.3. Maximale Parsimonie-Kladoogramme aller Stichproben der Gattungen *Callithrix*, *Mico*, *Cebuella*. (a) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes angebracht (Baumlänge 329, CI 0.514, RI 0.700, RC 360). (b) Kürzester Baum nach der heuristischen Suchmethode (Baumlänge 324, CI 0.522, RI 0.710, RC 0.370)

Die gefundene Baumtopologie bleibt nicht nur stabil, wenn andere Stichproben von *Callimico goeldii* als Aussengruppe verwendet werden, die Bootstrap-Werte werden mitunter sogar noch deutlich höher. So steigen die Werte für die *Cebuella*-*Mico*-Gruppe von 80 auf 87%

wenn alle *Callimico*-Stichproben gleichzeitig als Aussengruppe dienen, und sogar auf 100%, wenn *Callimico goeldii* 1 die Aussengruppe ist.

Für Abbildung 3.4 wurde die selbe Analyse wiederholt, diesmal unter Gleichgewichtung aller Merkmale. Diese Gewichtung hat weder auf die Baumtopologie noch auf die Bootstrap-Werte einen starken Einfluss. Offenbar weisen die errechneten Kladogramme und die gefundenen Gruppen eine relativ hohe Stabilität auf.

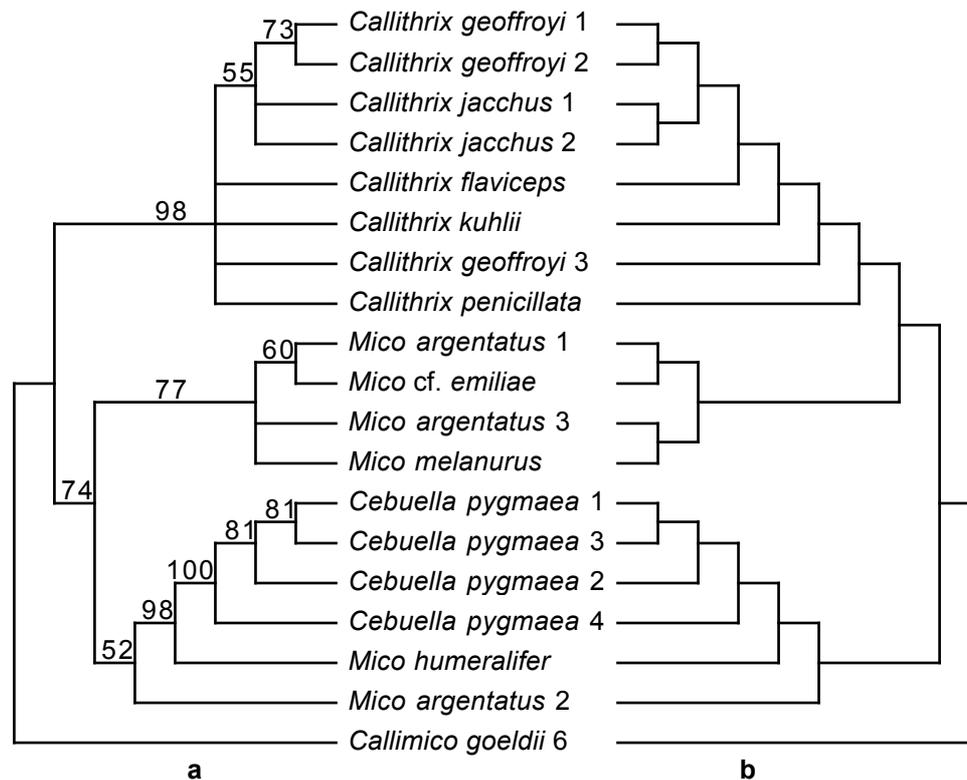


Abbildung 3.4. Maximale Parsimonie-Kladogramme aller Stichproben der Gattungen *Callithrix*, *Mico*, *Cebuella* unter Verwendung der Option "equal weights" für alle Merkmale. (a) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes angebracht (Baumlänge 150.82, CI 0.417, RI 0.647, RC 0.305). (b) Kürzester Baum nach der heuristischen Suchmethode (Baumlänge 138.65, CI 0.512, RI 0.701, RC 0.359)

In einer weiteren Analyse wurden lediglich die Arten der Gattung *Saguinus* betrachtet (Abbildung 3.5). Als Außengruppe diente wieder *Cebus apella*. Abbildung 3.5b zeigt den kürzesten Konsens-Baum aus den zehn kürzesten Bäumen. Als monophyletische Gruppen werden unter anderem die Arten *S. mystax*, *S. oedipus* dargestellt, sowie eine basal absplattende Gruppe aus *S. geoffroyi* und *S. medius*. Keine der übrigen untersuchten Arten bilden monophyletische Gruppen.

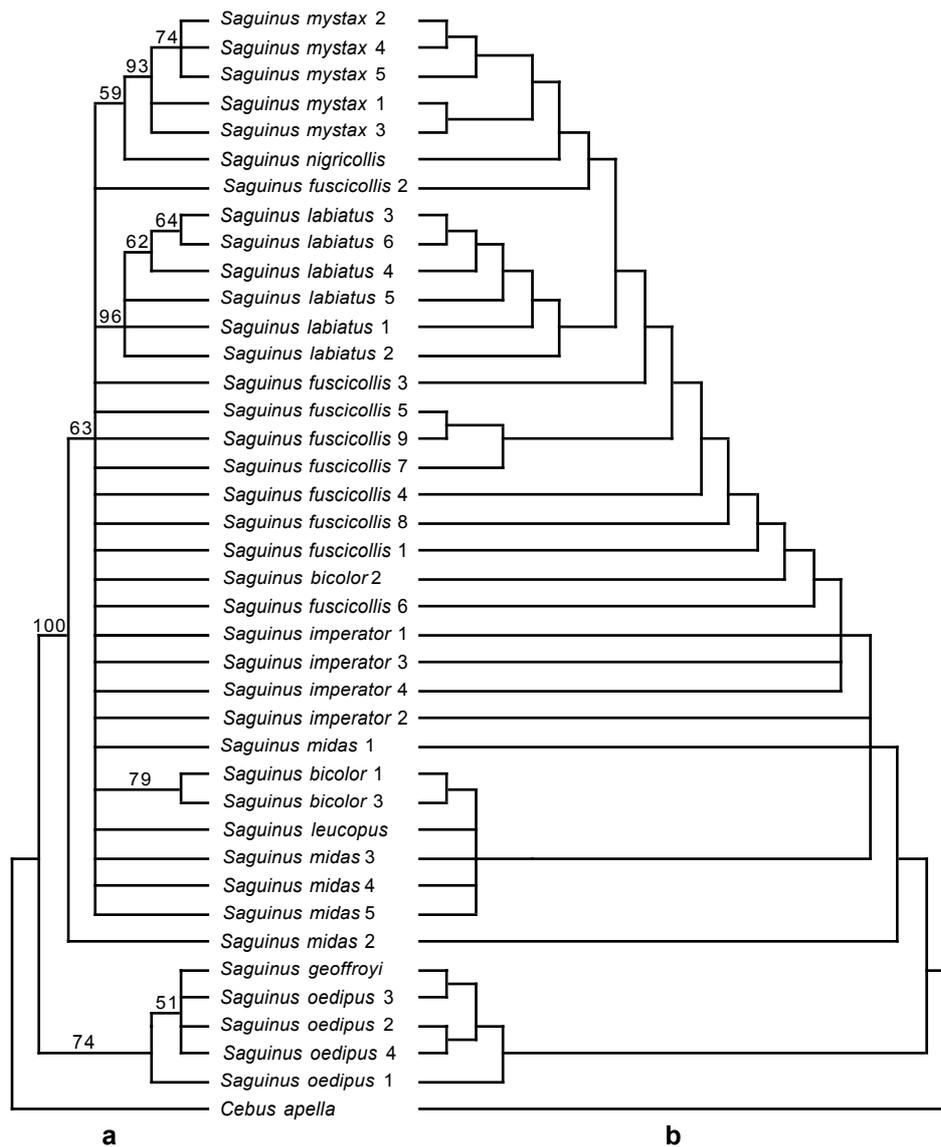


Abbildung 3.5. Maximale Parsimonie-Kladogramme aller Stichproben der Gattung *Saguinus*. (a) strikter Konsens-Baum der 10 kürzesten Bäume (heuristic search, Baumlänge 683, CI 0.300, RI 0.667, RC 0.200). (b) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum für alle Populationen der Gattung *Saguinus*. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes angebracht (Baumlänge 1007, CI 0.204 RI 0.441, RC 0.090)

Die Arten, die sich im Konsens-Baum nicht als monophyletisch darstellen lassen, zeigen auch in der Bootstrap-Analyse keine hohen Bootstrap-Werte (Abbildung 3.5a). Lediglich die Arten *S. mystax* und *S. labiatus* erhalten Werte von über 90%. Die basale Abspaltung der Gruppe bestehend aus *S. oedipus* und *S. geoffroyi* wird zu 74% unterstützt.

Wird auch diese Analyse unter Gleichgewichtung der Merkmale wiederholt, erhält man die in Abbildung 3.6 dargestellten Kladogramme. Auch hier tritt eine leichte Verschlechterung der meisten Bootstrap-Werte ein. Wieder ist es lediglich die Gruppierung bestehend aus *S. oedipus* und *S. geoffroyi*, die den Bootstrap-Wert auf 92% erhöht hat. Im kürzesten Baum (Abbildung 3.6b) kann man drei von voneinander getrennte Gruppen erkennen, die allerdings nicht in der Bootstrap-Analyse bestätigt werden.

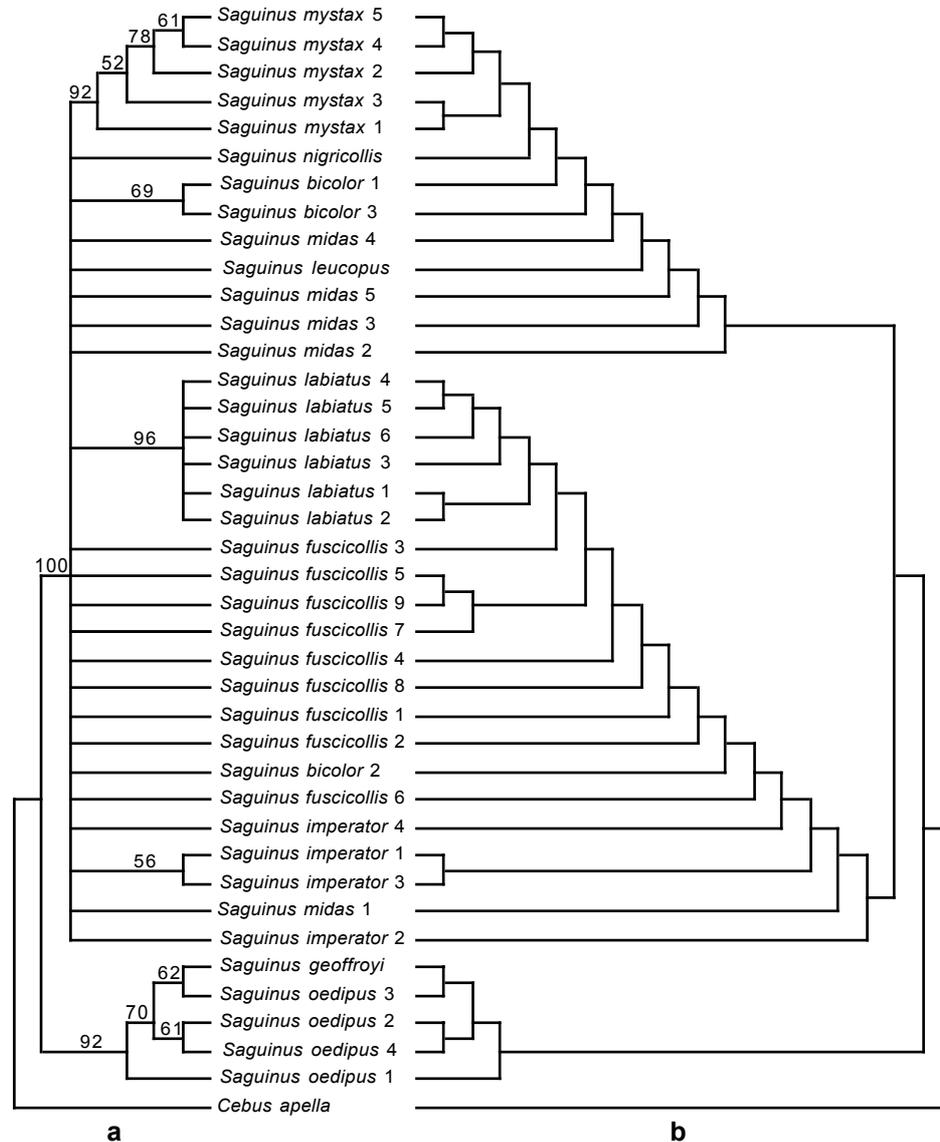


Abbildung 3.6. Maximale Parsimonie-Kladogramme aller Stichproben der Gattung *Saguinus* unter Verwendung der Option "equal weights" für alle Merkmale: (a) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes angebracht (Baumlänge 383.38, CI 0.189 RI 0.3967 RC 0.075); (b) kürzester Baum (heuristic search, Baumlänge 258.1, CI 0.281, RI 0.640, RC 0.180)

Um zu überprüfen, ob die Größe der einzelnen Stichproben einen Einfluss auf das Resultat hat, wurden versuchsweise alle Stichproben von der Analyse ausgeschlossen, in denen weniger als drei Rufe enthalten sind. Das Ergebnis (Abbildung 3.7) zeigt keinen wesentlichen Unterschied zu den bereits vorgestellten Bäumen. Einzig für die basale Gruppe der Arten *S. oedipus* und *S. geoffroyi* steigt der Bootstrap-Wert auf 99%.

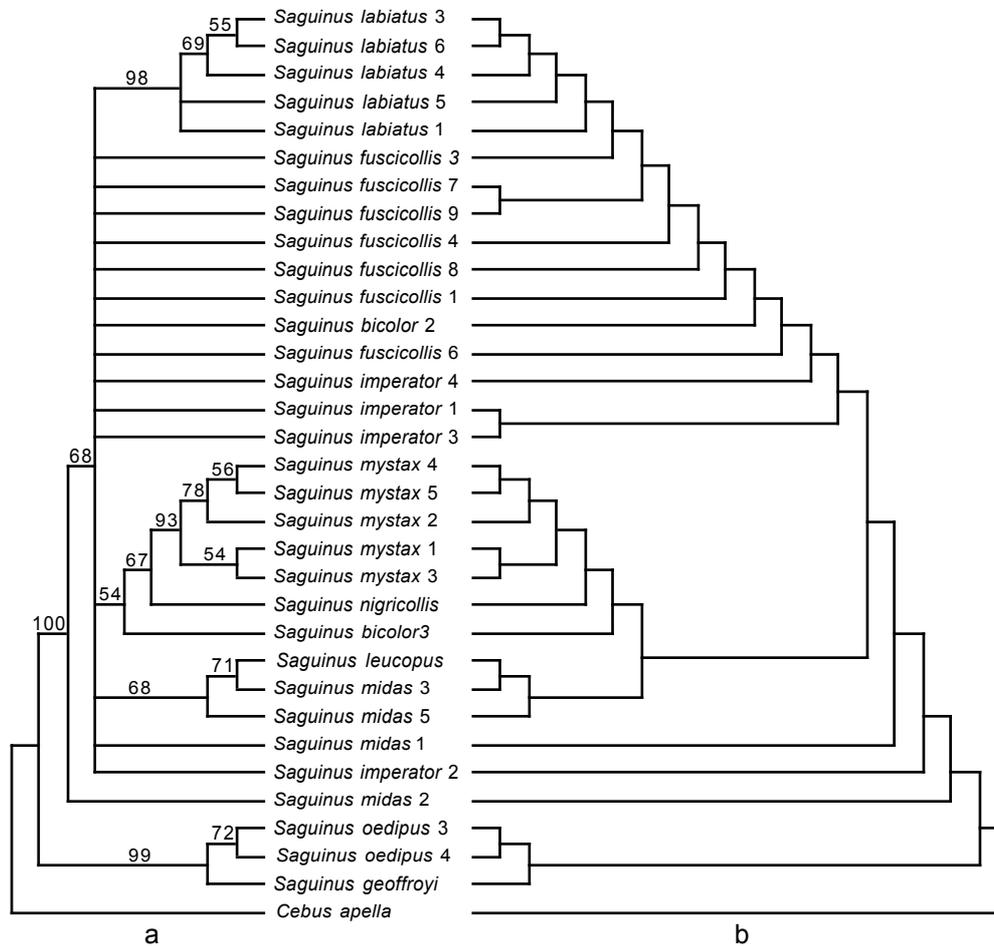


Abbildung 3.7. Maximale Parsimonie-Kladogramme aller Stichproben der Gattung *Saguinus*, die aus mehr als 3 *long calls* bestehen: (a) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes angebracht (Baumlänge 772, CI 0.262, RI 0.494, RC 0.129); (b) strikter Konsens-Baum des kürzesten Baumes (heuristic search, Baumlänge 574, CI 0.352, RI 0.670, RC 0.236)

4. Diskussion

4.1 Statistische Ergebnisse

ANOVA und Scheffé's *F*-Test

Alle getesteten metrischen und numerischen Variablen unterscheiden sich in ihrem Mittelwert signifikant, sowohl im Vergleich der Taxa als auch im Vergleich der einzelnen Stichproben.

Durch Scheffé's *F*-Test lässt sich anschließend im Paarvergleich zeigen, welche der untersuchten Variablen mehr und welche weniger an der Trennung der Taxa und Stichproben beteiligt sind. Das Ergebnis zeigt, dass die metrischen Variablen im Durchschnitt einen höheren Prozentsatz an signifikant unterschiedlichen Paarvergleichen aufweisen als die numerischen. Die Variablen, die sich auf die Dauer und die Frequenz des *long calls* und dessen Einzellaute beziehen, scheinen eine bessere Unterscheidung zwischen den Taxa ermöglichen. Allerdings muss dabei bedacht werden, dass die Messung wie Dauer und der Frequenz eine feinere Unterscheidungen zu lässt, als es bei der Positionbestimmung möglich ist. Daher zeigen sich bei den metrischen Variablen mehr Unterschiede im Mittelwert als bei den numerischen Variablen. Die statistische Analyse zeigt, dass bis auf die Variable 47 (*beschleunigte Intervalle*) alle Variablen zur Trennung der Taxa beitragen.

4.2 Phylogenetische Analyse

Die erstellten Kladogramme stellen das verwandtschaftliche Verhältnis der Taxa untereinander dar, wie es aus den erhobenen vokalen Daten hervorgeht. In der Analyse der gesamten Matrix mit allen Taxa zeigt sich eine deutliche Gruppenbildung nach Gattungen. Nicht alle der Gruppierungen, die im kürzesten Baum (oder im Konsens der kürzesten Bäume) als monophyletische Gruppen dargestellt sind, können in der Bootstrap-Analyse durch Bootstrap-Werte von mehr als 50% unterstützt werden. Solche Gruppierungen erscheinen im Kladogramm der Bootstrap-Analysen unaufgelöst.

Callithrix

Im kürzesten Baum (Abbildung 3.1b) werden die Arten der Gattung *Callithrix* als eine monophyletische Gruppe dargestellt. Innerhalb der *Callithrix*-Gruppe finden sich jedoch drei Vertreter der Gattung *Saguinus*. Die *long calls* von *S. bicolor* 1 und 2 bestehen aus relativ wenigen, langgezogenen Lauten, was der Rufstruktur der *Callithrix*-Arten gleicht. Der Frequenzbereich scheint, zumindest bei den zwei genannten Stichproben, ebenfalls *Callithrix* zu ähneln. Dies dürfte erklären, warum die beiden Stichproben im Kladogramm mit den *Callithrix*-Arten und nicht mit den *Saguinus*-Arten zusammenfallen. Die Stichprobe von *S. fuscicollis* 2 ist nur durch zwei *long calls* repräsentiert. Vermutlich weisen diese zwei Rufe eine für *Saguinus fuscicollis* untypische Struktur auf, was dazu führt, dass die Stichprobe im Kladogramm

ebenfalls in die Gattung *Callithrix* eingeordnet wird. Diese Anordnung wird durch die Bootstrap-Analyse nicht unterstützt.

In der Bootstrap-Analyse (Abbildung 3.1a) werden sowohl die Stichproben von *C. Geoffroyi* als auch die von *C. Jacchus* als monophyletisch erkannt, dennoch wird hier die Gattung *Callithrix* nicht als Gruppe dargestellt.

Da in der Gesamtbetrachtung aller Taxa bezüglich der Gattung *Callithrix* kein eindeutiges Ergebnis erzielt wird, wurden zusätzlich kleinere systematische Einheiten analysiert. Beschränkt man die Analyse auf die Marmosetten (Gattungen *Cebuella*, *Mico* und *Callithrix*), so zeigt sich ein wesentlich klareres Bild (Abbildung 3.3). *Callithrix* wird nun auch in der Bootstrap-Analyse als monophyletische Gruppe dargestellt und mit einem Bootstrap-Wert von 99% unterstützt. Eine Gleichgewichtung der Merkmale (Abbildung 3.4) ergibt praktisch das gleiche Resultat (98%). Innerhalb der Gattung *Callitrix* kann kaum eine deutliche Gruppenbildung festgestellt werden. Zwar werden die Arten *C. Geoffroyi* und *C. Jacchus* zusammen als monophyletische Gruppe dargestellt, welche aber in der Bootstrap-Analyse (Abbildung 3.3) nur zu 56% unterstützt wird und daher wenig verlässlich ist.

Auf ähnliche Probleme stießen Tagliaro et al. (1997), die durch mtDNS-Analysen keine gute Auftrennung zwischen den Arten *C. kuhlii*, *C. penicillata* und *C. Jacchus* erzielen konnten: In jener Untersuchung erschienen alle drei Arten als paraphyletische Gruppen. Die Autoren vermuteten, dass es sich bei den untersuchten Tieren möglicherweise um Hybride handeln könnte. Ausgehend von meinen Ergebnissen könnte man auch annehmen, dass sich vergleichsweise wenige evolutive Schritte bei der Artentrennung dieser Gruppe vollzogen haben und daher eine klare Trennung der Taxa durch vokale Daten erschwert ist.

Cebuella und *Mico*

Die Resultate der vorliegenden Lautanalysen deuten auf eine enge Beziehung zwischen den Gattungen *Cebuella* und *Mico* hin. Dies unterstützen Befunde einer früheren Studie an mtDNS-Sequenzen der Kontrollregion (Tagliaro et al., 1997), die aufgrund der Topologie des Konsens-Baumes ebenfalls auf eine nahe Verwandtschaft zwischen *Cebuella* und *Mico* schliessen liessen.

Obwohl *long calls* von *Cebuella* im Durchschnitt mehr Laute aufweisen als jene von *Mico*, zeigen beide Gattungen starke Übereinstimmungen in ihrer *long call*-Struktur: Bei beiden spielen sich die *long calls* in einem höheren Frequenzbereich ab als bei den übrigen Callitrichiden-Gattungen, und bei beiden steigen die Einzellaute in ihrer Hauptfrequenz im Verlauf des *long calls* ab.

Interessant ist auch die Tatsache, dass *M. tumeralifer* konsistent in allen erstellten Stammbäumen als nächstverwandt mit *Cebuella* dargestellt wird und das mit maximalen Bootstrap-Werten von 98% (Abbildung 3.4). Die Gattung *Mico* erscheint also in allen Klado-grammen als paraphyletische Gruppe. Falls sich dieser Befund durch weitere Daten

untermauern ließe, hätte dies nomenklatorische Konsequenzen. Entweder müsste *M. humeralifer* zur Gattung *Cebuella* gestellt werden (würde also in *Cebuella humeralifer* umbenannt), oder alle Vertreter von *Mico* und *Cebuella* wären kongenerisch, wobei dann aus Prioritätsgründen dem Gattungsnamen *Mico* der Vorrang zu geben wäre. Die Entscheidung zwischen den beiden Alternativen würde dann davon abhängen, ob der Unterschied zwischen der *Cebuella-M. humeralifer*-Gruppe und den übrigen Vertretern von *Mico* groß genug ist, um eine Unterscheidung auf Gattungsebene zu rechtfertigen. Interessanterweise wurde vor der allgemeinen Anerkennung einer eigenständigen Gattung *Mico* von verschiedenen Seiten angedacht, *Cebuella* in die Gattung *Callithrix* einzuordnen (Canavez, 1999b; Barroso et al., 1997; Moreira, 1999; Tagliaro et al., 1997).

Innerhalb der Gattung *Mico* können aufgrund der vorliegenden Untersuchung weniger klare Schlüsse gezogen werden. *Mico argentatus* wird als paraphyletisches Taxon dargestellt (Abbildung 3.3). *Mico argentatus* 1 fällt mit *M. cf. miliae* zusammen, *M. argentatus* 3 dagegen mit *M. melanurus*. Beide Gruppierungen werden nur mit relativ niedrigen Bootstrap-Werten von 61% unterstützt, während die Zuordnung von *M. argentatus* 2 noch weniger abgesichert ist. Bei einer Gleichgewichtung der Merkmale verschlechtern sich die erhaltenen Bootstrap-Werte (Abbildung 3.4). Das bedeutet, dass die *long calls* der Gattung *Mico* – ohne *Mico humeralifer* – eine hohe Übereinstimmung in ihrer Struktur zeigen und daher eine klare Auftrennung der Taxa, zumindest in dieser Studie, nicht erzielt werden konnte.

Callimico

Callimico wird aufgrund der hier erhobenen vokalen Daten nicht als Außengruppe der Callitrichidae dargestellt, sondern mit der Gruppe aus *Cebuella* und *Mico* in nächster Verwandtschaft gesehen (Abbildung 3.1b). Dieses Resultat deckt sich nicht mit einer früheren Studie zu den *long calls* der Callitrichiden, in der *Callimico* als basalster Ast der Callitrichiden auftrat (Snowdon, 1993). Der vorliegende Befund entspricht dafür zumindest teilweise den Resultaten von DNS-Untersuchungen, die *Callimico* als nächsten Verwandten der Marmosetten darstellen (Chaves et al., 1999; Pastorini et al., 1998). Offensichtlich zeigt der *long call* von *Callimico goeldii* keine ursprüngliche Form innerhalb der Callitrichidae, sondern weist mit hoher Wahrscheinlichkeit mit einigen Vertretern der Callitrichidae mehrere gemeinsam abgeleitete Merkmale auf. Zudem belegen die hohen Bootstrap-Werte (90-92%), mit dem die Monophylie dieser Gattung in allen Analysen unterstützt wird, dass sich der *long call* von *Callimico* von den übrigen Gattungen auch in mehreren autapomorphen Merkmalen unterscheidet.

Leontopithecus

Die Arten der Gattung *Leontopithecus* werden allein anhand ihrer *long calls* nicht als monophyletische Gruppe erkannt, sondern mit den Stichproben von *Saguinus mystax* in eine Gruppe platziert. Alle Arten der Gattung *Leontopithecus* weisen eine hohe Lautzahl von durch-

schnittlich 13,8-19,5 Lauten pro *long call* auf. Die Werte von *Saguinus mystax* liegen mit 23,5 Lauten pro *long call* ähnlich hoch. Auch die Dauer des gesamten *long calls* stimmt bei *Leontopithecus* und *S. mystax* in etwa überein. Weitere Merkmale, die charakteristisch für den *long call* der *Leontopithecus*-Arten sind, wie beispielsweise ein aufsteigender Frequenzverlauf und eine starke Verlangsamung am Ende des *long calls*, sind auch typisch für den *long call* von *S. mystax*. Diese strukturellen Ähnlichkeiten der *long calls* führen also dazu, dass die Arten der Gattung *Leontopithecus* und *S. mystax* in der vorliegenden Analyse konsistent in einen gemeinsamen *clade* fallen. Dies widerspricht jedoch den Ergebnissen morphologischer (Hershkovitz, 1977, Rosenberger und Coimbra-Filho, 1984) und molekularbiologischer Untersuchungen (Canavez et al., 1999b; Cropp et al., 1999; Barroso, 1997).

Die einzelnen Arten der Gattung *Leontopithecus* können anhand der untersuchten Variablen nicht eindeutig voneinander getrennt werden. Die untersuchten Arten stimmen in zu vielen der untersuchten Merkmalen miteinander überein, um verlässlich unterschieden zu werden. Die Autoren einer früheren Studie zum *long call* von *Leontopithecus* kamen zum Schluss, dass *L. chrysopygus* und *L. rosalia* Schwestertaxa seien, während *L. chrysomelas* eine basale Position innerhalb der Gattung einnehme (Snowdon et al., 1986). Leider konnten diese Ergebnisse hier nicht reproduziert werden. Dabei sollte jedoch erwähnt werden, dass Snowdon et al. (1986) von den drei Arten *L. chrysopygus*, *L. chrysomelas* und *L. rosalia* jeweils größere Stichproben zur Verfügung standen und jede ihrer Stichproben ihrerseits aus Mittelwerten mehrerer Individuen bestanden. Zudem haben Snowdon et al. (1986) ihre Daten keiner kladistischen Analyse unterzogen. Der Schluss, dass *L. chrysopygus* und *L. rosalia* näher miteinander verwandt seien als beide mit *L. chrysomelas*, basiert allein auf Ähnlichkeit und unter Erwähnung der entsprechenden Ergebnisse von Rosenberger und Coimbra-Filho (1984), die auf morphologischen, dentalen und kranio-metrischen Merkmalen basierten.

Canavez et al. (1999) untersuchten DNS-Sequenzen β_2 -Microglobulins und konnten bei den genannten drei Arten keine Unterschiede feststellen, was dazu führte, dass sie nur *L. rosalia* in ihre kladistische Untersuchung einbezogen. Dies zeigt, dass es auch auf molekularbiologischer Ebene schwer sein kann, diese Arten deutlich voneinander zu trennen, je nachdem, welche DNS-Sequenz untersucht wird.

Saguinus

Die Arten der Gattung *Saguinus* weisen nicht nur in ihren morphologischen Eigenschaften einen hohen Maß an Heterogenität auf, auch einzelne Arten unterscheiden sich in ihren *long calls* sehr stark voneinander. Dies führt dazu, dass sie in der Gesamtanalyse der Callitrichidae (Abbildung 1.1 und 1.2) nicht als Monophylum dargestellt werden können. Einzelne Arten oder einzelne Stichproben erscheinen im gesamten Stammbaum verteilt, und nur wenige Arten werden überhaupt als monophyletische Gruppen dargestellt. Allein *S. oedipatus* und *S. mystax* werden jeweils als monophyletische Arten dargestellt und mit sehr hohen Bootstrap-Werten unterstützt. Dies mag daran liegen, dass die *long call*-Struktur dieser Arten besonders stark von der

Grundstruktur der restlichen *Saguinus*-Arten abweicht. Wie oben erwähnt ähnelt der *long call* von *S. mystax* in mehreren Merkmalen dem von *Leontopithecus*. Der *long call* von *S. oedipus* zeichnet sich durch aus, dass er aus vielen (12.24) Einzellauten besteht und einen konstanten oder leicht abfallenden Frequenzverlauf zeigt. Auch die Lautform entspricht nicht dem bogenförmigen Grundmuster anderer *Saguinus*-Arten, sondern zeigt eine L-förmige Lautform (vergleiche Sonagramme im Anhang 4.6 (C) und (D)).

Die *Saguinus oedipus*-Gruppe

Ein besonders interessantes Ergebnis ist die Position der beiden Arten *S. oedipus* und *S. geoffroyi*, die nicht nur in allen Analysen konsistent als monophyletische Gruppe, sondern ebenso konsistent als basalste Gruppe der Callitrichidae dargestellt werden (Abbildung 3.1 und 3.2). Diese Gruppe wird im Gesamtbaum mit 61% unterstützt, bei Gleichgewichtung der Merkmale sogar zu 81%. In der Einzelanalyse der Gattung *Saguinus* kommt man zu einer sehr ähnlichen Topologie des Baumes (Abbildung 3.5 und 3.6). Die Gruppe wird hier mit 74% bei unterschiedlicher Gewichtung der Merkmale und sogar mit 92% bei Gleichgewichtung der Merkmale unterstützt. Werden lediglich Stichproben in die Analyse miteinbezogen, die mehr als zwei Rufe beinhalten, steigt dieser Wert auf 99%. Dies zeigt, dass es sich hier um eine besonders stabile Gruppierung zu handeln scheint.

Dieses Ergebnis mag zunächst verwundern, da *S. oedipus* und *S. geoffroyi* in bisherigen Klassifikationen noch nie als Außengruppe der Callitrichidae dargestellt wurden (siehe z.B. Tabelle 1.2). Stattdessen werden sie konsistent als Mitglied der Gattung *Saguinus* betrachtet und traditionellerweise zusammen mit einer weiteren Art – *S. leucopus* – zur sogenannten *Saguinus oedipus*-Gruppe zusammengefasst (Groves, 2001; Hershkovitz, 1977; Mittermeier et al., 1988). Betrachtet man allerdings die Sonagramme dieser beiden Arten im Vergleich zu ihrer, nach allgemeiner Auffassung, nächst verwandten Art *S. leucopus* und einer weniger nah verwandten Art *S. imperator* (Abbildung 4.1), so wird sofort klar, warum *S. oedipus* und *S. geoffroyi* in der vokalen Phylogenie derart radikal vom Rest der Callitrichidae abgetrennt werden.

Saguinus oedipus und *S. geoffroyi* sind die einzigen Callitrichiden-Arten bei denen die Grundfrequenz nicht gleichzeitig die Hauptfrequenz ist. Stattdessen liegt die Hauptfrequenz im Mittel auf der dritten harmonischen Frequenz. Die Grundfrequenz des *long calls* liegt bei beiden Arten außergewöhnlich tief (bei 1-2 kHz), während sie bei sämtlichen anderen Callitrichiden viel höher angesiedelt ist (im Durchschnitt bei 5-10 kHz). Die *long calls* von *S. oedipus* und *S. geoffroyi* bestehen nur aus ein bis drei langen Lauten (0.8-1.1 s), die meist mit einem deutlich kürzeren Laut (0.2-0.4 s) eingeleitet werden. Die *long calls* aller anderen untersuchten *Saguinus*-Arten bestehen im Durchschnitt aus deutlich mehr (8.8) und kürzeren Lauten (0.19-0.4 s). Diese Befunde decken sich auch mit Sonagrammen oder Beschreibungen des *long calls* beider Arten in früheren Studien (Snowdon, 1993; Cleveland und Snowdon, 1982; Thürwächter, 1980).

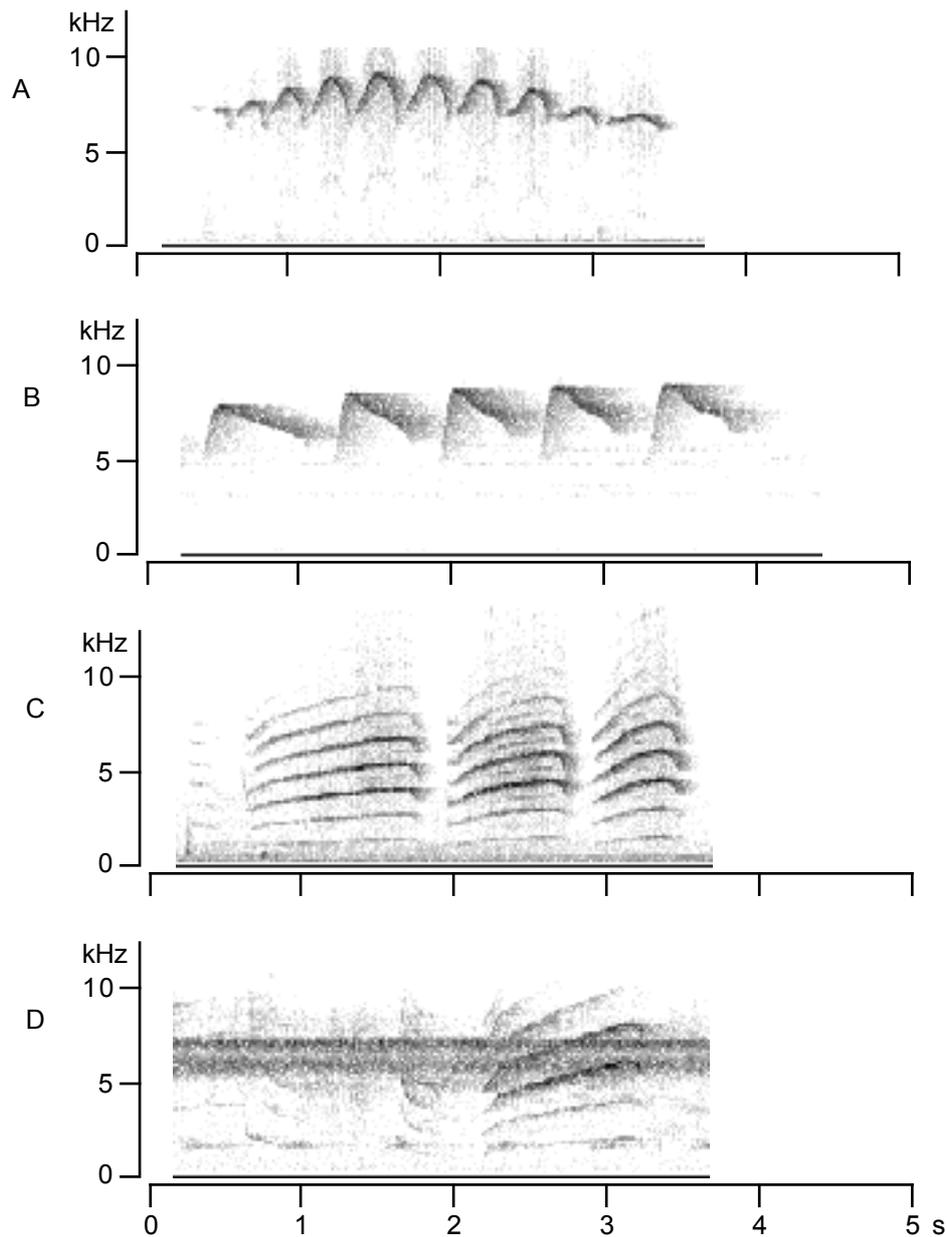


Abbildung 4.1. Sonagramme repräsentativer *long calls* von (A) *Saguinus imperator* 1, (B) *Saguinus leucopus*, (C) *Saguinus oedipus* 4 und (D) *Saguinus geoffroyi*.

Wie in der Einleitung erwähnt, bewohnen die meisten *Saguinus*-Arten ein amazonisches Verbreitungsgebiet, während *S. oedipus*, *S. geoffroyi* und *S. leucopus* viel weiter nördlich verbreitet sind, in einem durch die Ausläufer der Anden und den *llano*, eine Baumbestand arme Tiefebene, von den übrigen Arten weiträumig isolierten Gebiet. Die Trennung der beiden Gebiete dürfte während der Eiszeiten sogar noch wesentlich größer gewesen sein (Eisenberg, 1989). Man ist zunächst geneigt, die Erklärung für die abweichenden *long calls* von *S. oedipus*, *S. geoffroyi* auf ihre geographische Isolation zurückzuführen. Allerdings würde man dann auch einen ähnlich abweichenden *long call* bei *S. leucopus* erwarten, einer Art, die ebenfalls nördlich des *llano* angesiedelt ist und deren Verbreitungsgebiet direkt an das von *S. oedipus* angrenzt.

Entgegen dieser Erwartung weist *S. leucopus* eine *long call*-Struktur auf, die derjenigen der übrigen *Saguinus*-Arten entspricht.

Untersuchungen an mtDNS-Sequenzen kamen zum Schluss, dass *S. leodipus*, *S. geoffroyi* und *S. leucopus* eine monophyletische Gruppe bilden (Canavez et al., 1999b), wobei *S. leodipus* und *S. geoffroyi* näher miteinander verwandt sind als beide mit *S. leucopus* (Cropp et al., 1999). Zum selben Resultat gelangten auch kranio-metrische und zahn-morphologische Untersuchungen (Natori und Hanihara, 1988, 1989), wohingegen eine Untersuchung, die sich auf morphologische Merkmale und Fell-färbung stützt, *S. leucopus* mit *S. leodipus* näher verwandt sieht (Skinner, 1991). Die Resultate der vorliegenden Arbeit machen aber eine nähere Verwandtschaft zwischen *S. leucopus* mit *S. leodipus* sehr unwahrscheinlich.

Die Gruppe aus *S. leodipus* und *S. geoffroyi* wird in der vokalen Phylogenie konsistent und mit hohen Bootstrap-Werten als erste sich abspaltende Gruppe der Callitrichidae dargestellt, da sie in vielen Merkmalen (vor allem Merkmalen der Laut-Frequenz) mit der Außengruppe *Cebus apella* übereinstimmen. Dieses Ergebnis wirft die Frage auf, ob unter Umständen die Stellung der Arten *S. leodipus* und *S. geoffroyi* im System der Callitrichidae neu überdacht werden muss.

Nach allen bisherigen Untersuchungen erscheint es aber nicht sehr wahrscheinlich, dass es sich bei *S. leodipus* und *S. geoffroyi* um eine besonders basale Gruppe handelt oder dass ihr *long call* besonders ursprünglich ist. Vielmehr dürfte es sich dabei um eine besonders stark abgeleitete *long call*-Form handeln.

Ein vergleichbares Phänomen zeigt sich in der Phylogenie der Hominidae. Obwohl *Pan* und *Homo* sich phylogenetisch näher stehen, sehen sich *Pan* und *Gorilla* viel ähnlicher und weisen zahlreiche gemeinsame Merkmale auf. Bei diesen handelt es sich aber vermutlich nicht um Synapomorphien, sondern vorwiegend um Sympleiomorphien, die keine Information über die phylogenetische Verwandtschaft liefern. *Homo* hat in seiner relativ kurzen Evolution viele autapomorphe Merkmale entwickelt, so dass die Ähnlichkeit zu *Pan* stärker reduziert wurde als die Ähnlichkeit zwischen *Pan* und *Gorilla* (Geissmann, 2002).

Eine ähnlich schnelle Entwicklung könnte sich auch innerhalb der Phylogenie von *S. leodipus* und *S. geoffroyi* nach der Trennung von *S. leucopus* ereignet haben. Dies könnte dazu geführt haben, dass die Ähnlichkeit ihres *long calls* zu dem von *S. leucopus* stärker reduziert wurde, als die zwischen *S. leucopus* und anderen *Saguinus*-Arten.

Vermutlich kam es nach einer basalen Abspaltung der Art *S. leucopus* von der *S. leodipus*-Gruppe bei den Arten *S. leodipus* und *S. geoffroyi* zu einer starken und schnellen Veränderung des *long calls*, so dass die beiden Arten heute viele synapomorphe Merkmale in ihrem *long call* aufweisen, die sie von allen übrigen Callitrichidenarten unterscheiden.

Über die Gründe für diese starke Abweichung der *long calls* von der für die Callitrichiden charakteristischen Struktur kann bisher nur spekuliert werden (Snowdon, 1989a). Möglicher-

weise sollte überprüft werden, ob verhaltensökologische Gründe (wie unterschiedliches Habitat, unterschiedliche Predatoren) zur Veränderung der Rufstruktur geführt haben können.

Phylogenie: Zusammenfassung und Ausblick

Die vorliegende Analyse vokaler Daten stellt die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Callitrichiden, zumindest in Teilbereichen des Stammbaumes, ähnlich dar wie genetische Analysen. So scheint *Callimico* kein ursprünglicher Vertreter der Callitrichidae zu sein, sondern in seinem *long call* viele abgeleitete Merkmale aufzuweisen, welche die Gattung im Stammbaum näher zu *Callithrix*, *Mico* und *Cebuella* platziert als zu *Saguinus* und *Leontopithecus*.

Ferner konnte die Abspaltung der Gattung *Callithrix* von *Mico* bestätigt werden. *Cebuella* zeigt sich im vokalen Stammbaum am nächsten mit *Mico* verwandt. *Mico* erscheint aber aufgrund der vorliegenden Daten nicht als monophyletische Gruppe. Aufgrund dieses Befundes sollten sowohl die Stellung von *M. tumeralifer* als auch die generische Eigenständigkeit von *Cebuella* nochmals überprüft werden.

Für die Phylogenie innerhalb der Gattung *Saguinus* erbrachten die untersuchten Stichproben wenige verlässliche Aussagen. Die einzige Arten-Gruppierung, die hier konsistent in allen Analysen mit hohen Bootstrap-Werten als solche unterstützt wurde, besteht aus *S. oedipus* und *S. Geoffroyi*. Dabei wurde auch die besondere Stellung, die diese zwei Arten bezüglich ihrer *long call* Struktur innerhalb der Callitrichidae aufweisen, deutlich.

In der vorliegenden Studie konnte gezeigt werden, dass sich der *long call* der Callitrichidae eignet, um Verwandtschaftsverhältnisse darzustellen und Rückschlüsse auf ihre Phylogenie zu ziehen. Es zeigte sich jedoch auch, dass innerhalb einiger Gattungen keine gute Auflösung der Arten zu erzielen war, wie beispielsweise bei den Gattungen *Saguinus* und auch *Leontopithecus*. Die für *Leontopithecus* in einer früheren vokalen Studie erzielte Trennung der Arten ist scheinbar besser, da dort mit Mittelwerten mehrerer Individuen operiert wurde (Snowdon et al., 1986). Dennoch bleibt zu fragen, wie Methodik und Vorgehensweise verbessert werden könnten, um den Stammbaum der Callitrichiden mit vokalen Daten noch besser aufzulösen.

In einer Folgestudie mit ähnlichem Ansatzpunkt wäre es sicher von Vorteil, die Qualität der Aufnahmen zu verbessern und die Aufnahmemethodik zu vereinheitlichen. Besonders bei Freilandaufnahmen sollte ein gewisser kritischer Abstand zwischen Tier und Mikrofon nicht überschritten werden, um die Aufnahmequalität zu verbessern. Die Erstellung der Tonaufnahmen sollte möglichst nach einem einheitlichen Verfahren erfolgen. Durch Auslösen der *long calls* über Playbacks könnte garantiert werden, dass die aufgenommenen Rufe einem einheitlichen Kontext entstammen. Da die Aufnahmen, die in dieser Studie verwendet wurden, von ganz unterschiedlichen Quellen stammten, war diese Voraussetzung hier sicher nicht erfüllt, was zu einer erhöhten Variabilität zwischen den Stichproben geführt haben dürfte. Auch sollte die Stichprobengröße eine bestimmte Rufanzahl nicht unterschreiten. Schon ein einziger un-

typischer Ruf kann in einer kleinen Stichprobe zu stark veränderten Werten und damit zu einer erhöhten Variabilität zwischen Stichproben führen.

Ein weiterer Ansatzpunkt zur Verbesserung des Ergebnisses wäre auch, sich auf einzelne Gattungen zu beschränken. Dies würde eine feinere Merkmalscodierung erlauben und voraussichtlich die Unterscheidung der einzelnen Arten erleichtern und eine bessere Differenzierung innerhalb des Stammbaumes ermöglichen.

Die Wahl der Außengruppe bleibt auf jeden Fall ein Problem bei einer Vokalphylogenie, welche die gesamte Familie der Callitrichidae untersuchen soll. In dieser Studie wurde *Cebus apella* als Außengruppe gewählt, da *Cebus apella* einen *long call* produziert, der aus mehr als 2 Lauten besteht. Allerdings liegt das Frequenzband, das *Cebus* sp. verwendet, viel tiefer als das der Callitrichidae. Bei der Verwendung anderer *Outgroups* der Callitrichidae könnte das Problem nicht gelöst werden. Die *long calls* der Gattung *Saimiri* würden zum Beispiel im Frequenzbereich näher an den Werten der Callitrichiden liegen, bestehen aber im Durchschnitt aus nur 2 Lauten, was einen Vergleich mit vielen Callitrichidenmerkmalen ausschliesst.

Trotz der genannten Einschränkungen konnte gezeigt werden, dass die Analyse der *long calls* wichtige neue Resultate zur Phylogenie und Systematik der Primaten zu liefern im Stande ist und daher in zukünftigen Untersuchungen neben morphologischen und molekularbiologischen Analyseverfahren nicht außer Acht gelassen werden sollte.

5. Zusammenfassung

Die *long calls* der Callitrichidae weisen eine konservative und artspezifische Struktur auf und werden von allen Arten dieser Primatengruppe unter anderem in territorialen Verhaltenskontexten aber auch zur Aufrechterhaltung des Gruppenzusammenhalts benutzt. Die stereotype und relativ komplexe Struktur des *long calls* erlaubt es, diese Vokalisation zur Rekonstruktion phylogenetischer Zusammenhänge zu verwenden.

In der vorliegenden Arbeit wurden die *long calls* von 24 Arten aller sechs Gattungen der Callitrichidae qualitativ und quantitativ analysiert und einer kladistischen Analyse unterzogen, um Aussagen über die Systematik und die Phylogenie dieser Primatenfamilie zu treffen.

Es wurden 33 qualitative, 15 numerische und 29 metrische Variablen erfasst (total 77). Die Berechnung der Kladogramme erfolgte nach der *maximum parsimony*-Methode. Dabei wurden mit dem heuristischen Verfahren die jeweils kürzesten Bäume ermittelt und in der Bootstrap-Analyse sogenannte Bootstrap-Werte als Maß für die Verlässlichkeit der gefundenen Gruppen bestimmt. Als Aussengruppe wurde *Cebus apella* verwendet.

In den gefundenen Kladogrammen ordnen sich die meisten Taxa den Gattungen entsprechend an. Die Gattungen *Cebuella*, *Callithrix*, *Callimico* werden als monophyletische Gruppen dargestellt; *Mico*, *Leontopithecus* und *Saguinus* jedoch nicht.

Der *long call* von *Callimico* weist vermutlich viele abgeleitete Merkmale auf. Im Kladogramm steht *Callimico* den Marmosetten am nächsten.

Die vorliegende Analyse bestätigt die Aufteilung der Marmosetten (*Callithrix*, *Mico* und *Cebuella*) in zwei distinkte Gruppen. Die Monophylie der einen Gruppe, der Gattung *Callithrix*, wird mit Bootstrap-Werten von 98-99% als sehr stabil bewertet; die zweite Gruppe besteht aus den Gattungen *Mico* und *Cebuella* und wird mit Bootstrap-Werten von 74-80% unterstützt. *Cebuella* wird mit maximalen Bootstrap-Werten (100%) als monophyletisches Taxon bestätigt. Dies gilt jedoch nicht für die Gattung *Mico*, die paraphyletisch zu sein scheint. *Mico humeralifer* nimmt mit Bootstrap-Werten von 97-98% eine Schwestergruppen-Position zu *Cebuella* ein.

Die Gattungen *Saguinus* und *Leontopithecus* werden nicht als monophyletische Gruppen dargestellt, und nur zwei Arten der Gattung *Saguinus* (*S. oedipus* und *S. mystax*) werden als monophyletische Taxa bestätigt (diese dann aber mit Bootstrap-Werten über 90%). Die Gattung *Leontopithecus* fällt als unaufgelöste Gruppe mit *S. mystax* zusammen, aber diese Gruppe wird nur durch Bootstrap-Werte von 61-69% unterstützt. Um so interessanter ist die in allen Kladogrammen auftretende konsistente Abspaltung einer Gruppe, die aus den zwei nahverwandten Arten *S. oedipus* und *S. Geoffroyi* gebildet wird (61-92%). Die *long calls* dieser Gruppe weichen radikal vom Rufmuster aller anderen Callitrichiden ab. Diese Gruppe nimmt in allen hier gerechneten Bäumen die basalste Stellung innerhalb der Callitrichidae ein, was mit keiner der bisher veröffentlichten Untersuchungen zur Krallenaffensystematik übereinstimmt.

6. Danksagung

Zunächst möchte ich Herrn Prof. Klaus Vogt für die Zulassung des Themas danken.

Des Weiteren danke ich Dr. Anita Christen, Dr. Louise Emmons, Dr. Eckhart Heymann, Prof. Dr. Uwe Jürgens, Herrn Philip Kessler, Dr. Cecilia Veracini und Dr. Tammy Windfelder, die mir ihre Tonaufnahmen zur Verfügung gestellt haben, ohne die diese Arbeit nicht hätte durchgeführt werden können.

Mein besonderer Dank gilt Dr. Thomas Geissmann, dem wissenschaftlichen Betreuer der Arbeit, der nicht nur seine Tonaufnahmen zur Verfügung gestellt hat, sondern mir auch in allen Phasen der Arbeit mit Rat und Tat zur Seite stand. Ich möchte mich bei ihm besonders für seine Anregungen und Hilfestellungen bei der Anfertigung und Niederschrift dieser Arbeit bedanken und dafür, dass er mir verschiedene Forschungsbereiche der Primatologie näher gebracht hat.

Mein ganz herzlicher Dank geht an die Direktion und Mitarbeiter der Zoologischen Gärten Magdeburg und Mulhouse, wo ich eigene Tonaufnahmen erstellen durfte. Ich wurde dort nach allen Kräften unterstützt und mir wurde die Familie der Krallenaffen nicht nur akustisch näher gebracht. Außerdem möchte ich mich auch bei Robert Dallmann für Tipps und Lösungsvorschläge zu Fragen der Statistik und bei Philipp J. Miede bedanken, stellvertretend für alle, die geholfen haben das Manuskript von Fehlern zu säubern.

Mein größter Dank gilt jedoch meiner Familie und Tobias Wölfling, die mich nicht nur materiell sondern auch moralisch nach allen Kräften während dieser Zeit, und auch durch mein gesamtes Studium hindurch, unterstützt haben. Ich möchte ihnen besonders danken, da sie auch in schlechten Zeiten immer ihr Vertrauen in mich gesetzt haben und mich meinen Weg gehen ließen, auch wenn der nicht immer ganz geradlinig zu sein schien.

7. Literatur

- Abott, D. H., Barret, J. & George, L. M. 1993. Comparative aspects of the social suppression of reproduction in female marmosets and tamarins. In: *Marmosets and tamarins. Systematics, behaviour, and ecology* (Ed. by Rylands, A. B.), pp. 152-163. Oxford und New York: Oxford University Press.
- Barroso, C. M., Schneider, H., Schneider, M. P., Sampaio, I. C., Harada, M. L., Czelusniak, J. & Goodman, M. 1997. Update on the phylogenetic systematics of New World monkeys: Further DNA evidence for placing the pygmy marmoset (*Cebuella*) within the genus *Callithrix*. *International Journal of Primatology*, 18, 651-674.
- Burity, C. H. F., Mandarim-De-Lacerda, C. A. & Pissinatti, A. 1999. Cranial and mandibular morphometry in *Leontopithecus* Lesson, 1840 (Callitrichidae, Primates). *American Journal of Primatology*, 48, 185-196.
- Byrd, K. E. 1981. Sequences of dental ontogeny and Callitrichid taxonomy. *Primates*, 22, 103-118.
- Canavez, F. C., Moreira, M. A. M., Ladasky, J. J., Pissinatti, A., Parham, P. & Seuánez, H. N. 1999a. Molecular phylogeny of New World primates (Platyrrhini) based on α_2 -microglobulin DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12, 74-82.
- Canavez, F. C., Moreira, M. A. M., Simon, F., Parham, P. & Seuánez, H. N. 1999b. Phylogenetic relationships of the Callitrichinae (Platyrrhini, Primates) based on α_2 -microglobulin DNA sequences. *American Journal of Primatology*, 48, 225-236.
- Charif, R. A., Mitchell, S. & Clark, C. W. 1995. Canary 1.2.4 user's manual. Ithaca, New York: Cornell Laboratory of Ornithology.
- Chaves, R., Sampaio, I. C., Schneider, M. P., Schneider, H., Page, S. L. & Goodman, M. 1999. The place of *Callimico goeldii* in the callitrichine phylogenetic tree: Evidence from von Willebrand Factor gene intron II sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13, 392-404.
- Christen, A. & Geissmann, T. 1994. Primate survey in northern Bolivia with special reference to Goeldi's monkey, *Callimico goeldii*. *International Journal of Primatology*, 15, 239-274.
- Cleveland, J. & Snowdon, C. T. 1982. The complex vocal repertoire of the adult cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 58, 231-270.
- Cropp, S. J., Larson, A. & Cheverud, J. M. 1999. Historical biogeography of tamarins, genus *Saguinus*: The molecular phylogenetic evidence. *American Journal of Physical Anthropology*, 108, 65-89.

- Eisenberg, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics: The northern Neotropics, volume 1: Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana*. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Emmons, L. H., Whitney, B. M. & Ross, D. L., Jr. 1997. *Sounds of Neotropical rainforest mammals. An audio field guide (compact disk)*. Ithaca, N.Y.: Library of Natural Sounds, Cornell Laboratory of Ornithology.
- Engel, J. 1997. *Signifikante Schule der schlichten Statistik*. Fürth: Filander Verlag.
- Epple, G. 1968. Comparative studies on vocalization in marmoset monkeys (Hapalidae). *Folia Primatologica*, 8, 1-40.
- Ferrari, S. F. 1993. Ecological differentiation in the Callitrichidae. Systematics, behaviour, and ecology. In: *Marmosets and tamarins. Systematics, behaviour, and ecology* (Ed. by Rylands, A. B.), pp. 314-128. Oxford and New York: Oxford University Press.
- Ferrari, S. F., Iwanaga, S., Ramos, C. S. & Cruz Neto da, E. H. 1999. Expansion of the known distribution of Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) in South-Western Brazilian Amazonia. *Folia Primatologica*, 10, 112-116.
- Fleagle, J. G. 1999. *Primate adaptation and evolution, second edition*. San Diego und London: Academic Press.
- Ford, S. M. 1980. Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the Callitrichidae in Platyrrhini. *Primates*, 21, 31-43.
- Ford, S. M. 1986. Systematics of the New World monkeys. In: *Comparative primate biology, volume 1: Systematics, evolution, and anatomy* (Ed. by Swindler, D. & Erwin, J.), pp. 71-135. New York: Alan R. Liss.
- Gautier, J. P. 1988. Interspecific affinities among guenons as deduced from vocalizations. In: *A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons* (Ed. by Gautier-Hion, A., Boulière, F. & Gautier, J. P.), pp. 195-226. Cambridge und New York: Cambridge University Press.
- Gautier, J. P. 1989. A redrawn phylogeny of guenons based upon their calls - biogeographical implications. *Bioacoustics*, 2, 11-21.
- Geissmann, T. 1993. Evolution of communication in gibbons (Hylobatidae). Phd thesis. Zürich: *Anthropological Institut, Philosoph. Faculty II*, Zürich University.
- Geissmann, T. 2002. *Vergleichende Primatologie*. Heidelberg & New York: Springer Verlag.
- Geissmann, T. in press. Taxonomy and evolution of gibbons. In: *Primateology and anthropology: Into the third millennium (Evolutionary Anthropology Supplement)* (Ed. by Soligo, C., Anzenberger, G. & Martin, R. D.). New York: Wiley.

- Goldizen, A. W. 1987. Tamarins and Marmosets: Communal care of offspring. In: Primate Societies (Ed. by Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. & Struhsaker, T. T.), pp. 34-43. Chicago und London: The University of Chicago Press.
- Groves, C. P. 2001. Primate taxonomy. Washington and London: Smithsonian Institution Press.
- Haimoff, E. H., Chivers, D. J., Gittins, S. P. & Whitten, A. J. 1982. A phylogeny of gibbons (*Hylobates* spp.) based on morphological and behavioural characters. *Folia Primatologica*, 39, 213-237.
- Halloy, M. & Kleiman, D. G. 1994. Acoustic structure of long calls in free-ranging groups of golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *American Journal of Primatology*, 31, 303-310.
- Hanihara, T. & Natori, M. 1989. Evolutionary trends of the hairy-face *Saguinus* in terms of the dental and cranial morphology. *Primates*, 30, 531-541.
- Heltne, P. G., Wojcik, J. F. & Pook, A. G. 1981. Goeldi's monkey, genus *Callimico*. In: *Ecology and behavior of Neotropical primates, volume 1* (Ed. by Mittermeier, R. A. & Coimbra-Filho, A. F.). Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Hershkovitz, P. 1977. *Living New World monkeys (Platyrrhini), with an introduction to primates, vol. 1*. Chicago and London: University of Chicago Press.
- Heymann, E. W. 1987. Behaviour and communication of the moustached tamarin, *Saguinus mystax* (Primates: Callitrichidae) in an outdoor enclosure: I. The physical structure of long calls of the moustached tamarin. *Primate Report*, 17, 45-52.
- Heymann, E. W. 1990. Interspecific relations in a mixed-species troop of moustached tamarins, *Saguinus mystax*, and saddle-back tamarins, *Saguinus fuscicollis*, (Platyrrhini: Callitrichidae), at the Río Blanco, Peruvian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 21, 115-127.
- Hodun, A., Snowdon, C. T. & Soini, P. 1981. Subspecific variation in the long calls of the tamarin, *Saguinus fuscicollis*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 57, 97-110.
- Kay, R. F. 1990. The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae (Platyrrhini, Anthropeidea). *Journal of Human Evolution*, 19, 175-208.
- Kitching, I. J., Forey, P. L., Humphries, J. & Williams, D. M. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis, second edition*. New York und New York: Oxford University Press.
- Kleiman, D. G., Hoage, R. J. & Green, K. M. 1988. The lion tamarins, genus *Leontopithecus*. In: *Ecology and behavior of Neotropical primates, volume 2* (Ed. by Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F. & Fonseca da, G. A. B.), pp. 299-347. Washington, D.C.: World Wildlife Fund.

- Macedonia, J. M. & Stanger, K. F. 1994. Phylogeny of the Lemuridae revisited: Evidence from communication signals. *Folia Primatologica*, 63, 1-43.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 1992. *MacClade. Analysis of phylogeny and character Evolution, version 3*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Maeda, T. & Mastaka, N. 1987. Locale-specific vocal behaviour of the tamarin (*Saguinus l. labiatus*). *Ethology*, 75, 25-30.
- Masataka, N. 1988. The response of red-chested moustached tamarins to long calls from their natal and alien populations. *Animal Behaviour*, 36, 55-61.
- McLanahan, E. B. & Green, K. M. 1977. The vocal repertoire and an analysis of the contexts of vocalizations in *Leontopithecus rosalia*. In: *The biology and conservation of the Callitrichidae* (Ed. by Kleiman, D. G.), pp. 251-269. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Mendes, S. L. 1997. Vocalizations in Atlantic Forest marmosets, *Callithrix*. *Neotropical Primates*, 5, 115-116.
- Mitani, J. C. 1987. Species Discrimination of male song in gibbons. *American Journal of Primatology*, 13, 413-424.
- Mittermeier, R. A., Rylands, A. B. & Coimbra-Filho, A. F. 1988. Systematics: Species and subspecies - an update. In: *Ecology and behavior of Neotropical primates, volume 2* (Ed. by Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F. & Fonseca da, G. A. B.), pp. 13-78. Washington, D.C.: World Wildlife Fund.
- Moody, M. I. & Menzel, E. W., jr. 1976. Vocalizations and their behavioral context in the tamarin *Saguinus fuscicollis*. *Folia Primatologica*, 25, 73-94.
- Moreira, M. A. & Seuánez, H. N. 1999. Mitochondrial pseudogenes and phylogenetic relationships of *Cebuella* and *Callithrix* (Platyrrhini, Primates). *Primates*, 40, 253-364.
- Moynihan, M. 1970. Some behavior patterns of Platyrrhine monkeys: II. *Saguinus geoffroyi* and other tamarins. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 28, 1-77.
- Münch, M. 2001. Gattungshybriden bei Krallenaffen (*Cebuella* x *Callithrix*): Eine Mosaikuntersuchung., pp. 131. Diplomarbeit. Zürich: Anthropologisches Institut, Universität Zürich-Irchel.
- Mundy, N. I. & Kelly, J. 2001. Phylogeny of lion tamarins (*Leontopithecus* spp.) based on interphotoreceptor retinol binding protein intron sequences. *American Journal of Primatology*, 54, 33-40.
- Nagamachi, C. Y., J.C., P., Muniz, J. A., Regina, M. S. & Mattevi, M. S. 1997a. Comparative chromosomal study of five taxa of genus *Callithrix*, group *jacchus* (Platyrrhini, Primates). *American Journal of Primatology*, 41, 53-60.

- Nagamachi, C. Y., J.C., P., Muniz, J. A., Regina, M. S. & Mattevi, M. S. 1997a. Comparative chromosomal study of five taxa of genus *Callithrix*, group *jacchus* (Platyrrhini, Primates). *American Journal of Primatology*, 41, 53-60.
- Nagamachi, C. Y., Pieczarka, J. C., Schwarz, M., Barroso, R. M. & Mattevi, M. S. 1997b. Chromosomal similarities and differences between tamarins, *Leontopithecus* and *Saguinus* (Platyrrhini, Primates). *American Journal of Primatology*, 43, 265-276.
- Napier, J. R. & Napier, P. H. 1967. *A handbook of living primates*. London and New York: Academic Press.
- Napier, J. R. & Napier, P. H. 1985. *The natural history of primates*. London: British Museum (Natural History).
- Natori, M. & Hanihara, T. 1989. Morphological variations of the cranium within the genus *Leontopithecus*. *Primates*, 30, 265-268.
- Natori, M. 1988. A cladistic analysis of interspecific relationships of *Saguinus*. *Primates*, 29, 263-276.
- Oates, J. F. & Trocco, T. F. 1983. Taxonomy and phylogeny of black-and-white colobus monkey. Inferences from an analysis of loud call variation. *Folia Primatologica*, 40, 83-113.
- Omedes Regàs, A. 1981. A comparative study of social communication in two subspecies of the marmoset *Callithrix argentata*. PhD thesis. University of Wales.
- Pastorini, J., R., F. M., Martin, R. D. & Melnick, D. J. 1998. A reexamination of the phylogenetic Position of *Callimico* (Primates) incorporating new mitochondrial DNA sequence data. *Journal of Molecular Evolution*, 47, 32-41.
- Pola, Y. V. & Snowdon, C. T. 1975. The vocalizations of pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*). *Animal Behaviour*, 23, 826-842.
- Pook, A. G. & Pook, G. 1981. A field study of the socio-ecology of the Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) in Northern Bolivia. *Folia Primatologica*, 35, 288-312.
- Pook, A. G. & Pook, G. 1982. Polyspecific association between *Saguinus fuscicollis*, *Saguinus labiatus*, *Callimico goeldii* and other primates in North-Western Bolivia. *Folia Primatologica*, 38, 196-216.
- Pook, A. G. 1977. A comparative study of the use of contact calls in *Saguinus fuscicollis* and *Callithrix jacchus*. In: *The biology and the conservation of the Callitrichidae* (Ed. by Kleiman, D. G.), pp. 271-280. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Purvis, A. 1995. A composite estimate of primate phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 348, 405-421.
- Roosmalen van, M. G., Roosmalen van, T., Mittermeier, R. A. & Rylands, A. B. 2000. Two new species of marmoset, genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates), from the

- Tapajós/Madeira interfluvium, south Central Amazonia, Brazil. *Neotropical Primates*, 8, 2-18.
- Rosenberger, A. L. & Coimbra-Filho, A. F. 1984. Morphology, taxonomic status and affinities of the lion tamarins, *Leontopithecus* (Callitrichidae, Cebidae). *Folia Primatologica*, 42, 149-179.
- Rosenberger, A. L. 1981. Systematics: the higher taxa. In: *Ecology and behavior of Neotropical primates, volume 1* (Ed. by Coimbra-Filho, A. F. & Mittermeier, R. A.), pp. 9-27. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Rowe, N. 1996. *The pictorial guide to the living primates*. East Hampton, New York: Pogonias Press.
- Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F. & Mittermeier, R. A. 1993. Systematics, geographic distribution, and some notes on the conservation status of the Callitrichidae. In: *Marmosets and Tamarins. Systematics, behavior, and ecology* (Ed. by Rylands, A. B.), pp. 11-77. Oxford and New York: Oxford University Press.
- Rylands, A. B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R. A., Groves, C. P. & Rodríguez-Luna, E. 2000. An assessment of the diversity of New World primates. *Neotropical Primates*, 8, 61-93.
- SAS Institute. 1998. *StatView Reference*. Cary, NC: SAS Institute.
- Schneider, H., Sampaio, I. C., Harada, M. L., Barroso, R. M., Schneider, M. P., Czelusniak, J. & Goodman, M. 1996. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates) based on two unlinked nuclear genes: IRBP intron 1 and epsilon globin sequences. *American Journal of Physical Anthropology*, 100, 153-179.
- Schneider, H., Schneider, M. P., Sampaio, I. C., Harada, M. L., Stanhope, M. J., Czelusniak, J. & Goodman, M. 1993. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2, 225-242.
- Simons, E. L. 1972. *Primate evolution. An introduction to man's place in nature*. New York: Macmillan.
- Skinner, C. 1991. Justification for reclassifying Geoffroy's tamarin *Saguinus oedipus geoffroyi* to *Saguinus geoffroyi*. *Primate Report*, 31, 77-85.
- Snowdon, C. T. & Hodun, A. 1985. Troop-specific responses to long calls of isolated tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology*, 8, 205-213.
- Snowdon, C. T. & Soini, P. 1988. The tamarins, genus *Saguinus*. In: *Ecology and behavior of Neotropical primates, volume 2* (Ed. by Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F. & Fonseca da, G. A. B.), pp. 223-298. Washington, D.C.: World Wildlife Fund.
- Snowdon, C. T. 1989a. The structure and the usage of long calls in marmosets and tamarins. In: *Perspectives in primate biology, vol. 3* (Ed. by Seth, P. K. & Seth, S.), pp. 83-92. New Delhi, India: Today & Tomorrow's Printers and Publishers.

- Snowdon, C. T. 1989b. Vocal communication in New World monkeys. *Journal of Human Evolution*, 18, 611-633.
- Snowdon, C. T. 1993. A vocal taxonomy of the callitrichids. In: *Marmosets and tamarins. Systematics, behaviour, and ecology* (Ed. by Rylands, A. B.), pp. 78-94. Oxford and New York: Oxford University Press.
- Snowdon, C. T., Cleveland, J. & French, J. A. 1983. Responses to context- and individual-specific cues in cotton-top tamarin long calls. *Animal Behaviour*, 31, 92-101.
- Snowdon, C. T., Hodun, A., Rosenberger, A. L. & Coimbra-Filho, A. F. 1986. Long-call structure and its relation to taxonomy in lion tamarins. *American Journal of Primatology*, 11, 253-261.
- Soini, P. 1988. The pygmy marmoset, genus *Cebuella*. In: *Ecology and behavior of Neotropical primates, volume 2* (Ed. by Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F. & Fonseca da, G. A. B.), pp. 79-130. Washington, D.C.: World Wildlife Fund.
- Stanger, K. F. 1995. Vocalizations of some cheirogaleid prosimians evaluated in a phylogenetic context. In: *Creatures of the dark* (Ed. by Alterman, L., Doyle, G. A. & Izard, M. K.), pp. 353-376. New York: Plenum Press.
- Stevenson, M. F. & Rylands, A. B. 1988. The marmosets, genus *Callithrix*. In: *Ecology and behavior of Neotropical primates, volume 2* (Ed. by Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F. & Fonseca da, G. A. B.), pp. 131-222. Washington, D.C.: World Wildlife Fund.
- Sudhaus, W. & Rehfeld, K. 1992. *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Swofford, D. L. & Olsen, G. J. 1990. Phylogeny reconstruction. In: *Molecular systematics* (Ed. by Willis, D. M. & Moritz, C.). Sunderland, Mass.: Sinauer.
- Swofford, D. L. 1990. *PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.0: Manual (unpublished draft)*. Champaign, Illinois.
- Tagliaro, C. H., Schneider, M. P., Schneider, H., Sampaio, I. C. & Stanhope, M. J. 1997. Marmoset phylogenetics, conservation perspectives, and evolution of the mtDNA control region. *Molecular Biology and Evolution*, 14, 674-684.
- Thürwächter, W. 1980. Einzel- und Gruppenverhalten des Krallenäffchens *Saguinus oedipus oedipus* (Wollkopftamarin) in Gefangenschaft unter besonderer Berücksichtigung des *long-calls*. Zulassungsarbeit. Freiburg i.Br.: Zoologisches Institut, Universität Freiburg i.Br.
- von Dornum, M. & Ruvolo, M. 1999. Phylogenetic relationships of the New World monkeys (Primates, Platyrrhini) based on nuclear G6PD DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11, 459-476.

- Windfelder, T. L. 1997. Polyspecific association and interspecific communication between two Neotropical primates: Saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*) and the emperor tamarins (*Saguinus imperator*). PhD thesis. Department of Zoology. Durham, N.C.: Duke University.
- Windfelder, T. L. 2001. Interspecific communication in mixed-species groups of tamarins: evidence from playback experiments. *Animal Behaviour*, 61, 1193-1201.
- Winter, M. 1978. Some aspects of the ontogeny of vocalizations of hand-reared common marmosets. In: *Biology and behaviour of marmosets* (Ed. by Rothe, H., Wolters, J.-H. & Hearn, J. P.), pp. 127-139. Göttingen: Eigenverlag Hartmut Rothe.
- Zimmermann, E. 1990. Differentiation of vocalizations in bushbabys (Galaginae, Prosimiae, Primates) and the significance for assessing phylogenetic relationships. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 28, 217-239.

8. Anhänge

Anhang 1. Herkunft der verwendeten Tonaufnahmen

Die Auflistung erfolgt nach Arten getrennt

Art	Stichproben-Nr.	Aufnahmeort und -datum ¹	Aufgenommen von	Bemerkungen ¹
<i>Callimico</i>				
<i>C. goeldii</i>	1	Bol.: Pando Department, Northwest, 17.-20.11.1989	A. Christen	Freiland
	2	Anthropologisches Institut Zürich, 14.06.1993, 04.10.2001	T. Geissmann	Fiete, m, Playback
	3	Anthropologisches Institut Zürich, 14.06.1993	T. Geissmann	Kongo, m, Playback
	4	Zoo Mulhouse, 2001	L. Wittiger	3 m, 1 w Playback
	5	Anthropologisches Institut Zürich, 14.06.1993	T. Geissmann	Renzo, m Playback
	6	Zoo Apenheul, 22.08.1999	T. Geissmann	Playback
	7	Anthropologisches Institut Zürich, 14.06.1993	T. Geissmann	Roberta, w Playback
<i>Callithrix</i>				
<i>C. flaviceps</i>	1	Bras.: Minas Gerais, Fazenda Montes Claros	M. van der Willigen ²	Freiland
<i>C. geoffroyi</i>	1	Zoo Magdeburg, 2001	L. Wittiger	m, w, mit Playback
	2	Zoo Mulhouse, 06.06.1996	T. Geissmann	Playback
	3	Zoo Berlin, 15.05.1998	T. Geissmann	2 m
<i>C. jacchus</i>	1	Anthropologisches Institut Zürich, 04.10.2001	T. Geissmann	1 adultes Paar, Playback
	2	Anthropologisches Institut Zürich, 04.10.2001	T. Geissmann	1 adultes Paar, Playback
<i>C. kuhlii</i>	1	Zoo Mulhouse, 06. + 07.06.1996	T. Geissmann	m
	1	Zoo Mulhouse, 2001	L. Wittiger	m, Playback
<i>C. penicillata</i>	1	Zoo Magdeburg, 2001	L. Wittiger	m, w, ohne Playback
<i>Cebuella</i>				
<i>C. pygmaea</i>	1	Peru: Loreto, Quebrada Sucusari	T.A. Parker ²	Freiland
	2	Peru: Loreto, Quebrada oran.	B.M. Whitney ²	Freiland
	3	Zoo Mulhouse, 09.-13.07.2001	L. Wittiger	1 m, Playback
	4	Zoo Zürich, 05.05.1995	T. Geissmann	

Anhang 1. (Fortsetzung)

Art	Stichproben-Nr.	Aufnahmeort und -datum ¹	Aufgenommen von	Bemerkungen ¹
Leontopithecus				
<i>L. chrysomelas</i>	1	Bras.: Rio de Jan., Center for Primate Research	C.T.Snowdon ²	
	2	Zoo Apenheul, 22.08.1999	T. Geissmann	6Tiere, m, w
	3	Jersey WPT, Juli, 1995	N. Chaoui	
<i>L. chrysopygus</i>	1	Bras.: Rio de Jan., Center for Primate Research	C.T. Snowdon ²	
	2	Zoo Mulhouse, 03.07.1993	T. Geissmann	
		Zoo Magdeburg, 2001	L. Wittiger	2m, 1 w, mit Playback
<i>L. rosalia</i>	1	Bras.: Rio de Jan., Res. Biol. de Poço das Antas	B.M. Whitney ²	Freiland
	2	Singapore Zoo, 05.09.1993	T. Geissmann	Playback
Mico				
<i>M. argentatus</i>	1	Bras.: Para Miritituba, Rio Tapajós	B.M. Whitney ²	Freiland
	2	Jersey WPT, Juli, 1995	N. Chaoui	
	3	Bras.: Ferreire Penna scientific Station, Para, 2000	C. Veracini	Freiland
<i>M. cf. emiliae</i>	1	Bras.:Mato Grosso, Inst. Ecologico Christalino	B.M. Whitney ²	
<i>M. humeralifer</i>	1	Bras.: Pará, Apacy, Rio Tapajós	B.M. Whitney ²	Freiland
<i>M. melanurus</i>	1	Bras.: Rondônia, Rio Jiparaná	T.S. Schulenberg ²	Freiland
Saguinus				
<i>S. bicolor</i>	1	Bras.: Amazonas, Manaus	R.O. Bierregaard ²	schlechte Aufnahme
	2	Zoo Mulhouse, 2001	L. Wittiger	2 w, Playback
	3	Zoo Mulhouse, 2001	L. Wittiger	1 m, 1 w, Playback
<i>S. fuscicollis</i>	1	Bol.: Pando Department, Northwest, 23.11.1989	A. Christen	Freiland
	2-9	Peru: Cocha Cashu Biological Research Station, Manu National Park, Mai-Dez 1995 and Mai-Nov. 1996	T. Windfelder	m, w, teilweise nach Isolation oder Gruppenkonfrontation, Freiland
<i>S. geoffroyi</i>	1	Pan.: PN Darién, Cana	B.M. Whitney ²	Freiland
<i>S. imperator</i>	1	Zoo Mulhouse, 2001	L. Wittiger	Playback, Käfig hinter Affenhaus
	2	Zoo Mulhouse, 02.07.1993	T. Geissmann	Playback
	3	Zoo Magdeburg, 03.05.1997	S. Singer	
	4	Peru: Cocha Cashu Biological Research Station, Manu National Park, Mai-Dez 1995 and Mai-Nov. 1996	T. Windfelder	Freiland

Anhang 1. (Fortsetzung)

Art	Stich- proben -Nr.	Aufnahmeort und -datum ¹	Aufgenommen von	Bemerkungen ¹
<i>S. labiatus</i>	1-3	Bol.: Pando Department, Northwest, 17.-23.11.1989	A. Christen	Freiland
	4	Zoo Magdeburg, 2001	L. Wittiger	2m, 2w, ohne Playback
	5	Zoo Beijing, 09.11.1993	T. Geissmann	1w, Playback
	6	Bol.: Pando, Cobija, Camino Mucden	T.A. Parker ²	Freiland
<i>S. leucopus</i>	1	Col.: Caldas, 20km NNW La Victoria	B.M. Whitney ²	Freiland
<i>S. midas</i>	1	Zoo Magdeburg, 2001	L. Wittiger	m, w, mit Playback
	2	Zoo Mulhouse, 02.07.1993	T. Geissmann	Playback
	3	Zoo Hong Kong, 31.10.1993	T. Geissmann	1m
	4	Frz. Guyana: Station des Nouragues, 05.07.1994	P. Kessler	Freiland, versch. Gruppen
<i>S. mystax</i>	1	Bras.: Acre, PN da Serra do Divisor	B.M. Whitney ²	Freiland
	2-4	Peru: CdRC, Iquitos	E. Heymann	verschiedene Gruppen (m, w)
<i>S. nigricollis</i>	1	Equ.: Sucumbios, Río Napo	L.H. Emmons ²	Freiland
<i>S. oedipus</i>	1	Col.: Sucre, Coloso	C.T.Snowdon ²	
	2	Zoo Magdeburg, 2001	L. Wittiger	m, w, mit Playback
	3	Zoo Hannover, 2001	L. Wittiger	Playback
	4	Zoo Mulhouse, 2001	L. Wittiger	3 m, Playback
Cebus				
<i>Cebus apella</i>		Frz. Guyana: Station des Nouragues, 14.09.1984	P. Kessler	Freiland, relativ weit entfernt

¹ Abkürzungen: Arg.=Argentinien, Bol.=Bolivien, Bras.=Brasilien, CdRD=Centro de Reproducción y Conservación de Primates, Col.=Columbien, Cos.=Costa Rica, Equ.=Ecuador, FrG.=Französisch Guyana, m=männlich, PN = Parque Nacional, Pan.=Panama, w=weiblich, WPT=Jersey Wildlife Protection Trust.

² Laute publiziert auf CD in Emmons et al. (1997)

Anhang 2. Anzahl der Stichproben pro Taxon und Rufe pro Stichprobe

Art	Anzahl Individuen pro Art	Stichprobennummer	Anzahl Rufe pro Stichprobe	Anzahl Rufe pro Art
<i>Callimico goeldii</i>	7	1	10	57
		2	4	
		3	10	
		4	7	
		5	10	
		6	10	
		7	6	
<i>Callithrix flaviceps</i>	1	1	3	3
<i>Callithrix geoffroyi</i>	3	1	14	25
		2	2	
		3	9	
<i>Callithrix jacchus</i>	2	1	26	33
		2	7	
<i>Callithrix kuhlii</i>	1	1	8	8
<i>Callithrix penicillata</i>	1	1	9	9
<i>Cebuella pygmaea</i>	4	1	1	33
		2	4	
		3	13	
		4	15	
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	3	1	2	20
		2	10	
		3	8	
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	2	1	2	8
		2	6	
<i>Leontopithecus rosalia</i>	2	1	2	10
		2	8	
<i>Mico argentatus</i>	3	1	5	21
		2	1	
		3	15	
<i>Mico cf. emiliae</i>	1	1	6	6
<i>Mico humeralifer</i>	1	1	3	3
<i>Mico melanurus</i>	1	1	4	4
<i>Saguinus bicolor</i>	3	1	4	17
		2	10	
		3	3	
<i>Saguinus fuscicollis</i>	9	1	10	39
		2	2	
		3	3	
		4	5	
		5	2	
		6	4	
		7	5	
		8	4	
		9	4	
<i>Saguinus geoffroyi</i>	1	1	5	5

Anhang 2. (Fortsetzung)

Art	Anzahl Individuen pro Art	Stichprobennummer	Anzahl Rufe pro Stichprobe	Anzahl Rufe pro Art
<i>Saguinus imperator</i>	4	1	10	34
		2	10	
		3	4	
		4	10	
<i>Saguinus labiatus</i>	6	1	10	38
		2	1	
		3	6	
		4	10	
		5	6	
		6	5	
<i>Saguinus leucopus</i>	1	1	3	3
<i>Saguinus midas</i>	5	1	4	24
		2	4	
		3	10	
		4	2	
		5	4	
<i>Saguinus mystax</i>	5	1	3	33
		2	11	
		3	3	
		4	6	
		5	10	
<i>Saguinus nigricollis</i>	1	1	4	4
<i>Saguinus oedipus</i>	4	1	1	22
		2	2	
		3	9	
<i>Cebus apella</i>	1	1	10	10
Total (25)			469	469

Anhang 3. Definition der Variablen (Merkmale)

Abkürzungen: o.E. = ohne Einheit, Hz = Herz, s = Sekunden;
 Nr. = Nummer des Merkmals in der Datenmatrix

Nr.	Qualitative Variablen	Einheit	Definition
1	Frequenzverlauf des <i>long calls</i>	o.E.	Anstieg, Konstanz oder Abstieg der Frequenz mit Hauptenergie im Verlauf des <i>long calls</i> vom ersten bis zum letzten Laut des <i>long calls</i>
2	Lautform	o.E.	Beschreibung der Form des Einzellautes
	Laut 1		erster Laut
3	Frequenzverlauf	o.E.	Hauptanteil des Lautes in der Frequenz ansteigend, konstant oder absteigend
4	Anf.Frequenzverlauf	o.E.	Frequenzverlauf am Anfang des Lautes (Anstieg/Konstanz/Abstieg)
5	EndeFrequenzverlauf	o.E.	Frequenzverlauf am Ende des Lautes (Anstieg/Konstanz/Abstieg)
6	Pos.MaxFrequenz	o.E.	Position der maximalen Frequenz im Einzellaut
7	Pos.MinFrequenz	o.E.	Position der minimalen Frequenz im Einzellaut
8	Pos.Hauptenergie	o.E.	Position der Frequenz mit Hauptenergie im Einzellaut
	Laut 2		mittlerer Laut
9	Frequenzverlauf	o.E.	siehe Laut 1
10	Anf.Frequenzverlauf	o.E.	siehe Laut 1
11	EndeFrequenzverlauf	o.E.	siehe Laut 1
12	Pos.MaxFrequenz	o.E.	siehe Laut 1
13	Pos.MinFrequenz	o.E.	siehe Laut 1
14	Pos.Hauptenergie	o.E.	siehe Laut 1
	Laut 3		letzter Laut
15	Frequenzverlauf	o.E.	siehe Laut 1
16	Anf.Frequenzverlauf	o.E.	siehe Laut 1
17	EndeFrequenzverlauf	o.E.	siehe Laut 1
18	Pos.MaxFrequenz	o.E.	siehe Laut 1
19	Pos.MinFrequenz	o.E.	siehe Laut 1
20	Pos.Hauptenergie	o.E.	siehe Laut 1
	<i>long call</i>		gesamter <i>long call</i>
21	Beschleunigung	o.E.	Beschleunigung durch Verkürzung der Laute oder der Zeitintervalle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Lauten
22	Verlangsamung	o.E.	Beschleunigung durch Verlängerung der Laute oder der Zeitintervalle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Lauten
23	Grundfrequenz trägt Hauptenergie	o.E.	Die Grundfrequenz trägt die Hauptenergie im Verlauf des <i>long calls</i>
24	Harmonie mit MaxEnergie	o.E.	Harmonie, die Hauptfrequenz trägt
25	Intervall Anfang	o.E.	Dauer des Zeitintervalls zwischen erstem und zweitem Laut
26	Intervall Mitte	o.E.	Dauer des Zeitintervalls nach mittlerem Laut
27	Intervall Schluss	o.E.	Dauer des Zeitintervalls vor letztem Laut

Anhang 3. (Fortsetzung)

28	Intro lange Note	o.E.	<i>Long call</i> wird durch Laut eingeleitet, der sich in der Struktur von den restlichen Lauten unterscheidet. Einleitender Laut besteht aus langer Note
29	Intro kurze Note	o.E.	Einleitung durch eine Note, die wesentlich kürzer ist, als die übrigen Laute des <i>long calls</i>
30	Intro langer Triller	o.E.	Einleitung durch einen langen Triller, der in den <i>long call</i> übergeht
31	Intro kurzer Triller	o.E.	Einleitung durch einen kurzen Triller, der in den <i>long call</i> übergeht
32	Coda Triller	o.E.	<i>long call</i> endet in einen Triller
33	EndFrequenzverlauf	o.E.	Abstieg, Konstanz oder Anstieg der Hauptfrequenz am Ende der Einzellautes vom ersten bis zum letzten Laut des <i>long calls</i>
Numerische Variablen			
34	Lautanzahl	o.E.	Anzahl der Einzellaute <i>des long calls</i>
35	Pos.Längst.Laut	o.E.	Position ¹ des längsten Lautes
36	Pos.Kürzest.Laut	o.E.	Position ¹ des Laut mit Minimalfrequenz
37	Pos.MinFrequenz	o.E.	Position ¹ des kürzesten Lautes
38	Pos.MaxFrequenz	o.E.	Position ¹ des Lautes mit Maximalfrequenz
39	Pos.MinAnf.Frequenz	o.E.	Position ¹ des Laut mit tiefster Anfangsfrequenz
40	Pos.MaxAnf.Frequenz	o.E.	Position ¹ des Laut mit höchster Anfangsfrequenz
41	Pos.MinEndfrequenz	o.E.	Position ¹ des Laut mit tiefster Endfrequenz
42	Pos.MaxEndfrequenz	o.E.	Position ¹ des Laut mit höchster Endfrequenz
43	Pos.Laut mit der frequenz-tiefsten Hauptenergie	o.E.	Position ¹ des Laut mit tiefster Hauptfrequenz
44	Pos.Hauptenergie	o.E.	Position ¹ des Lautes mit höchster Hauptfrequenz
45	%FreqAbst.Intervalle	o.E.	Intervallanzahl absteigender Intervalle ²
46	%FreqAnst.Intervalle	o.E.	Intervallanzahl ansteigender Intervalle ²
47	%Bescheunigte Intervalle	o.E.	Intervallanzahl beschleunigter Intervalle ²
48	%Verlangsamte Intervalle	o.E.	Intervallanzahl verlangsamer Intervalle ²
Metrische Variablen		Einheit	Code der Merkmalszustände
Laut 1			
49	Dauer	s	Zeitintervall zwischen Beginn und Ende des ersten Lautes
50	Frequenz mit Hauptenergie	Hz	Frequenz, die Hauptenergie des ersten Lautes trägt
51	Minimale Frequenz	Hz	tiefste Frequenz des ersten Lautes
52	Maximale Frequenz	Hz	höchste Frequenz des ersten Lautes
53	Anfangsfrequenz	Hz	Frequenz zu Beginn des ersten Lautes
54	Endfrequenz	Hz	Frequenz am Ende des ersten Lautes
55	Frequenzauslenkung	o.E.	Differenz zwischen maximaler und minimaler Frequenz des ersten Lautes

Anhang 3. (Fortsetzung)

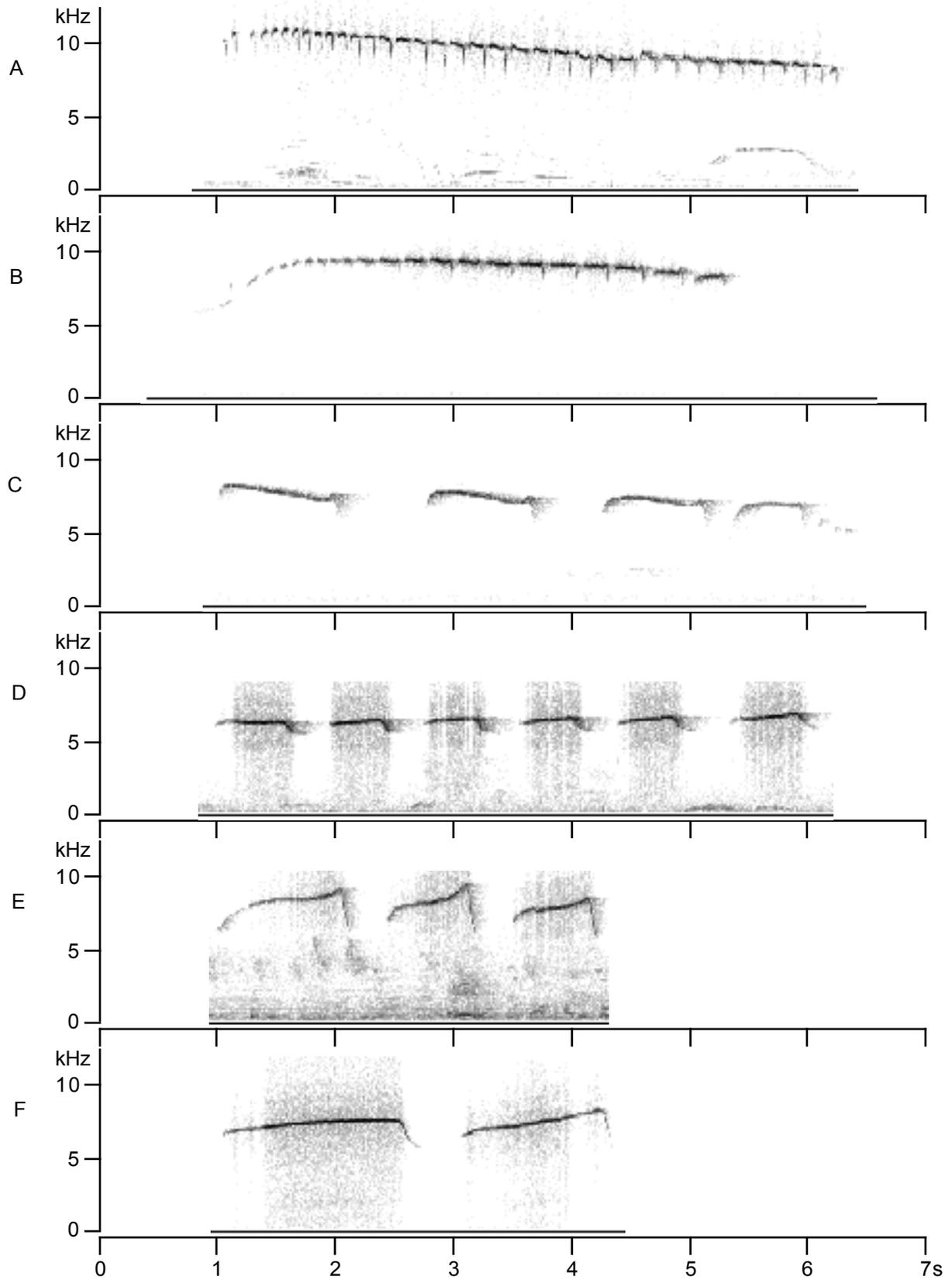
Laut 2			
56	Dauer	s	Zeitintervall zwischen Beginn und Ende des mittleren Lautes
57	Frequenz mit Hauptenergie	Hz	Frequenz, die Hauptenergie des mittleren Lautes trägt
58	Minimale Frequenz	Hz	tiefste Frequenz des mittleren Lautes
59	Maximale Frequenz	Hz	höchste Frequenz des mittleren Lautes
60	Anfangsfrequenz	Hz	Frequenz zu Beginn des mittleren Lautes
61	Endfrequenz	Hz	Frequenz am Ende des mittleren Lautes
62	Frequenzauslenkung	o.E.	Differenz zwischen maximaler und minimaler Frequenz mittleren Lautes
Laut 3			
63	Dauer	s	Zeitintervall zwischen Beginn und Ende des letzten Lautes
64	Frequenz mit Hauptenergie	Hz	Frequenz, die Hauptenergie des letzten Lautes trägt
65	Minimale Frequenz	Hz	tiefste Frequenz des letzten Lautes
66	Maximale Frequenz	Hz	höchste Frequenz des letzten Lautes
67	Anfangsfrequenz	Hz	Frequenz zu Beginn des letzten Lautes des <i>long calls</i>
68	Endfrequenz	Hz	Frequenz am Ende des letzten Lautes des <i>long calls</i>
69	Frequenzauslenkung	o.E.	Differenz zwischen maximaler und minimaler Frequenz des letzten Lautes
<i>long call</i>			
70	Dauer	s	Zeitintervall zwischen Beginn des ersten Lautes bis zum Ende des letzten Lautes
71	Frequenz mit Hauptenergie	Hz	Frequenz, die Hauptenergie des <i>long calls</i> trägt
72	Minimale Frequenz	Hz	tiefste Frequenz des <i>long calls</i>
73	Maximale Frequenz	Hz	höchste Frequenz des <i>long calls</i>
74	Anfangsfrequenz	Hz	Frequenz zu Beginn des ersten Lautes des <i>long calls</i>
75	Endfrequenz	Hz	Frequenz am Ende des letzten Lautes des <i>long calls</i>
76	Frequenzauslenkung	o.E.	Differenz zwischen maximaler Frequenz und minimaler Frequenz des <i>long calls</i>
77	Endfrequenz – Anfangsfrequenz	o.E.	Differenz zwischen End- und Anfangsfrequenz des <i>long calls</i>

¹ Bezogen auf die gesamte Lautanzahl des *long calls*. Dazu wird der ermittelte Zahlenwert durch die gesamte Lautanzahl dividiert.

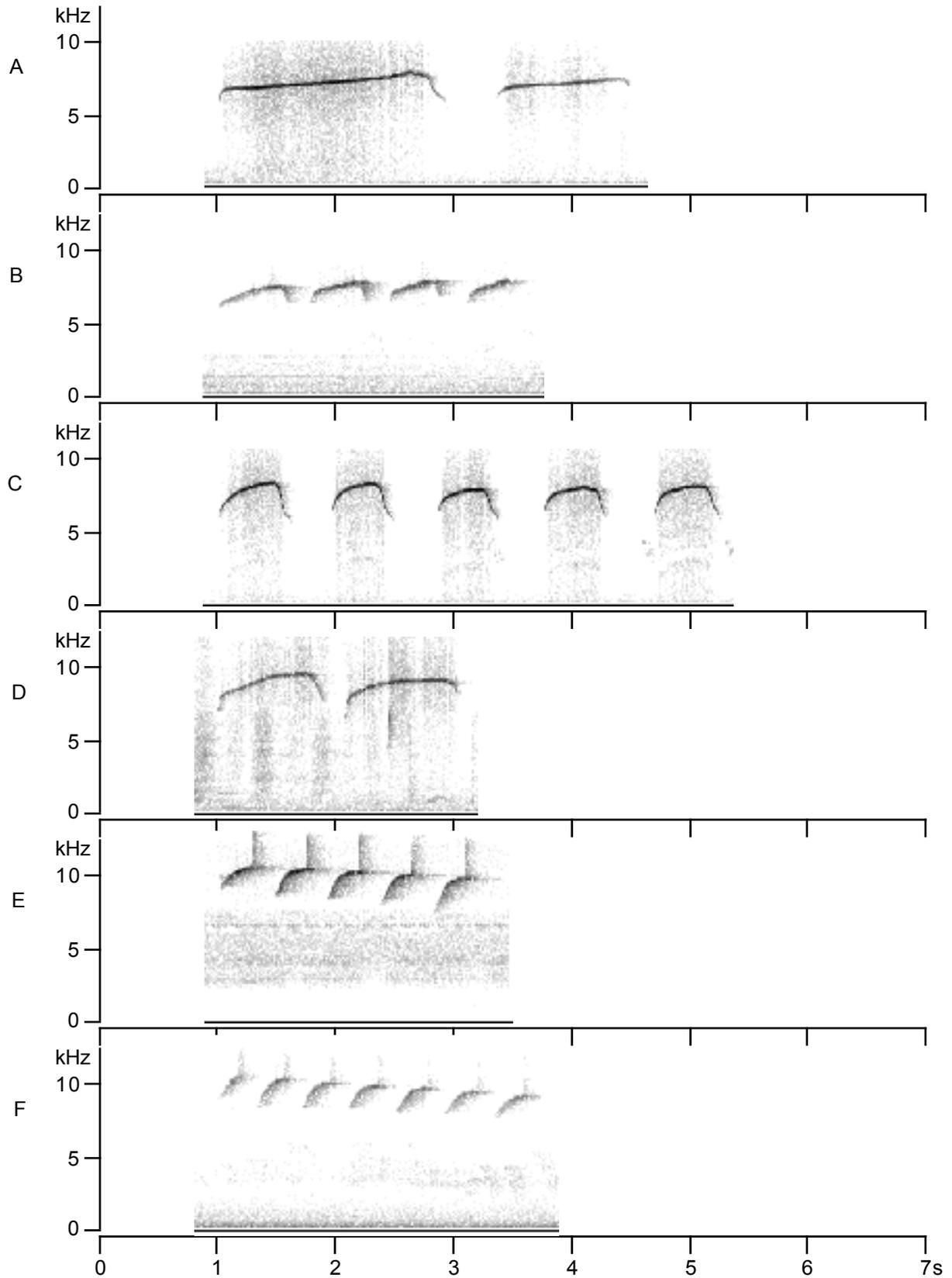
² Bezogen auf die ges. Anzahl der Intervalle. Dazu wird der ermittelte Zahlenwert durch die gesamte Intervallanzahl dividiert.

Anhang 4. Sonagramme repräsentativer *long calls*

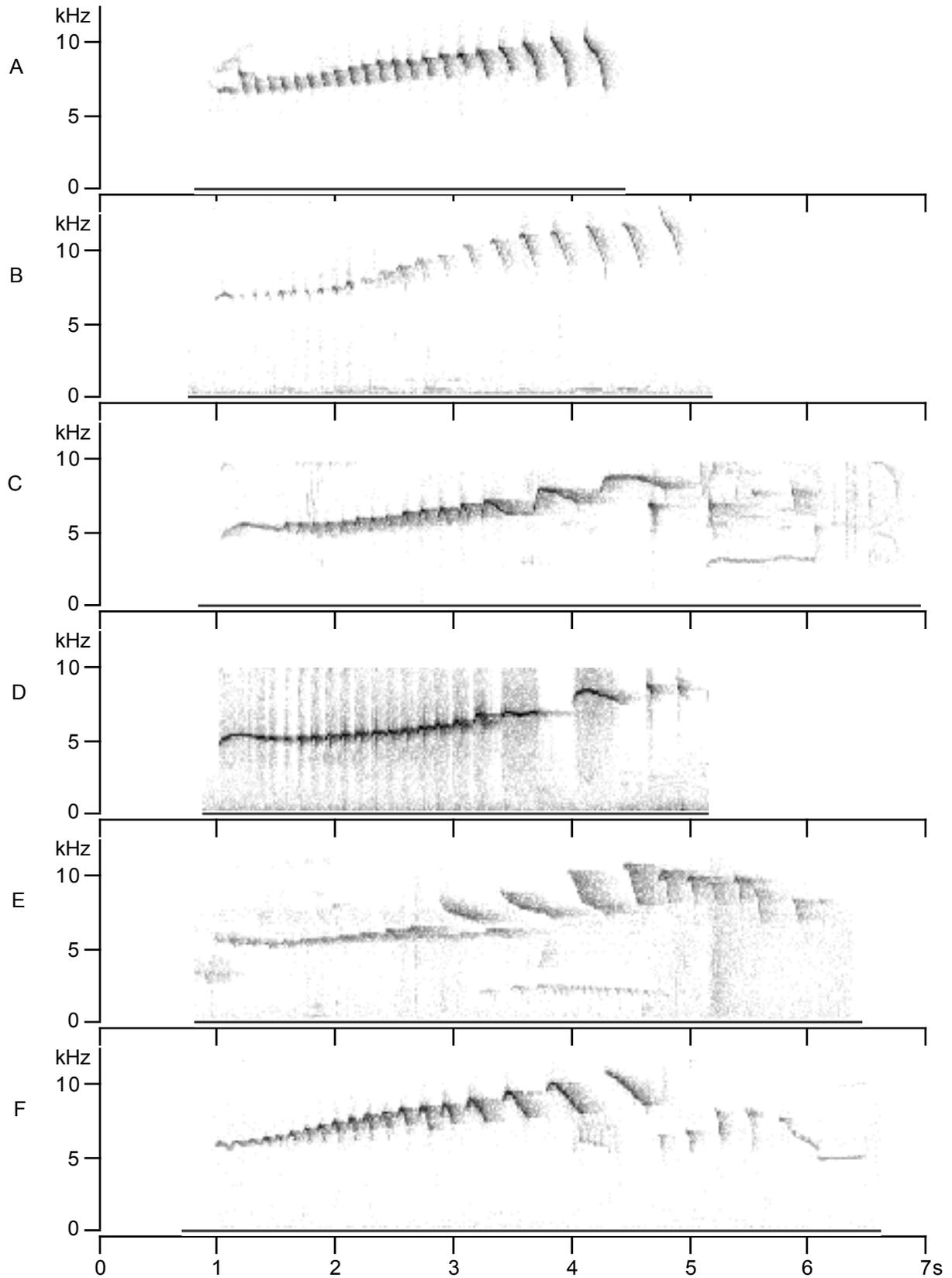
Anhang 4.1. *Long calls* verschiedener Individuen. (A) *Callimico goeldii* 6, (B) *C. goeldii* 5, (C) *Callithrix flaviceps*, (D) *C. geoffroyi* 1, (E) *C. geoffroyi* 3, (F) *C. jacchus* 1



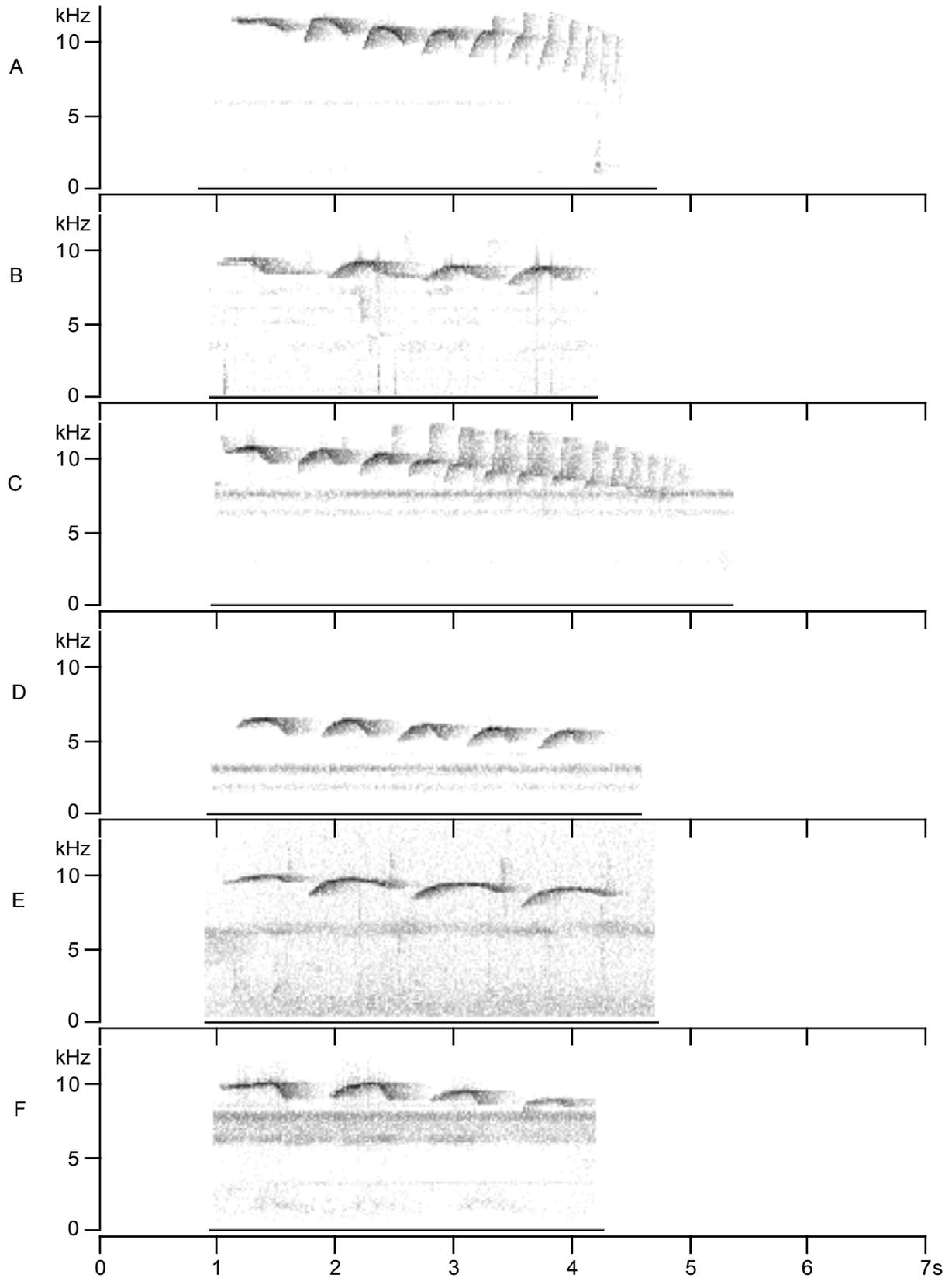
Anhang 4.2. *Long calls* verschiedener Individuen. (A) *Callithrix jacchus* 2, (B) *C. kuhlii* 1, (C) *C. kuhlii* 1 (vermutlich anderes Individuum), (D) *C. penicillata*, (E) *Cebuella pygmaea* 2, (F) *C. pygmaea* 4



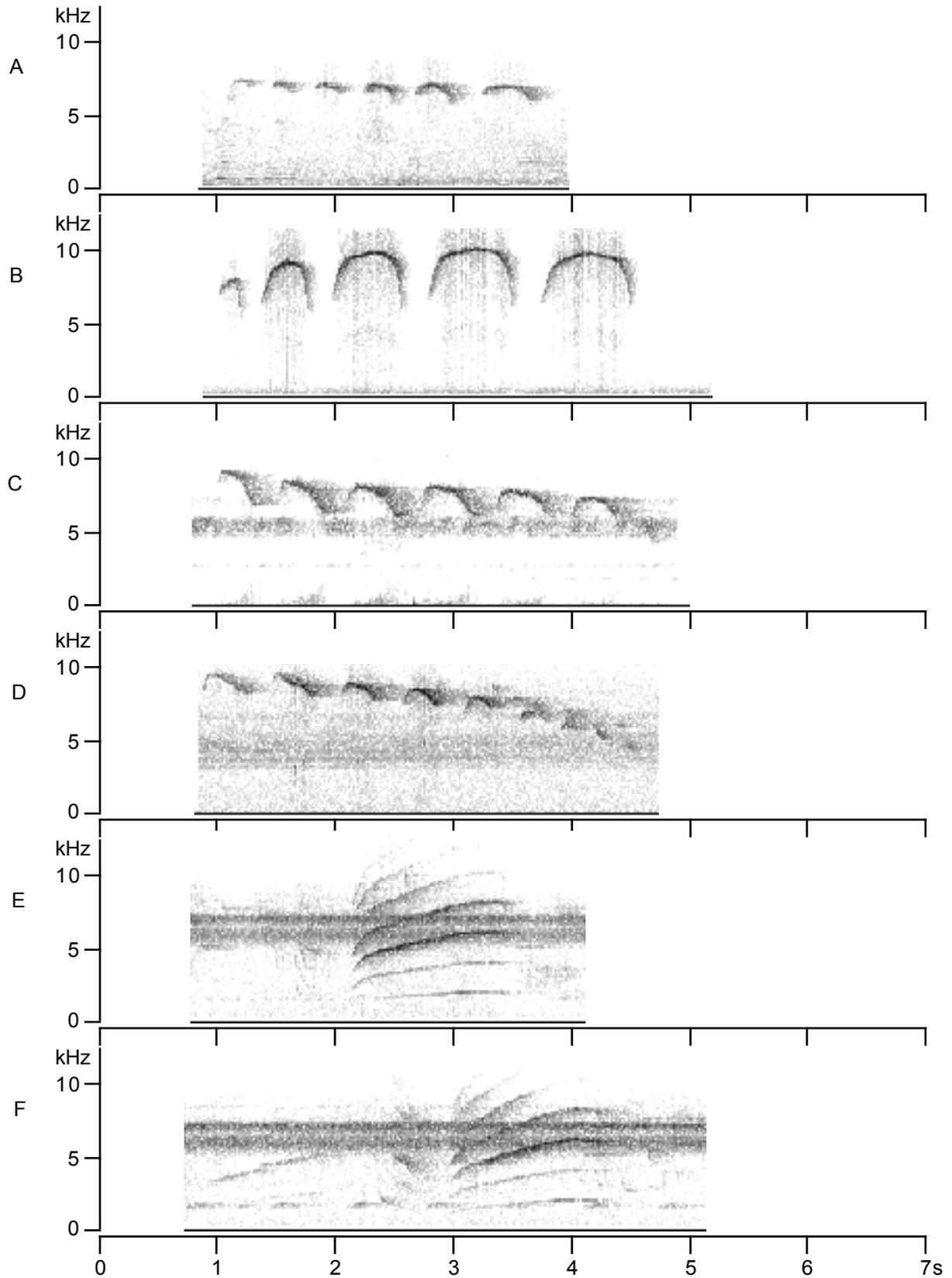
Anhang 4.3. *Long calls* verschiedener Individuen. (A) *Leontopithecus chysomelas* 1, (B) *L. chysomelas* 2, (C) *L. chrysopygus* 1, (D) *L. chrysopygus* 2, (E) *L. rosalia* 1, (F) *L. rosalia* 2



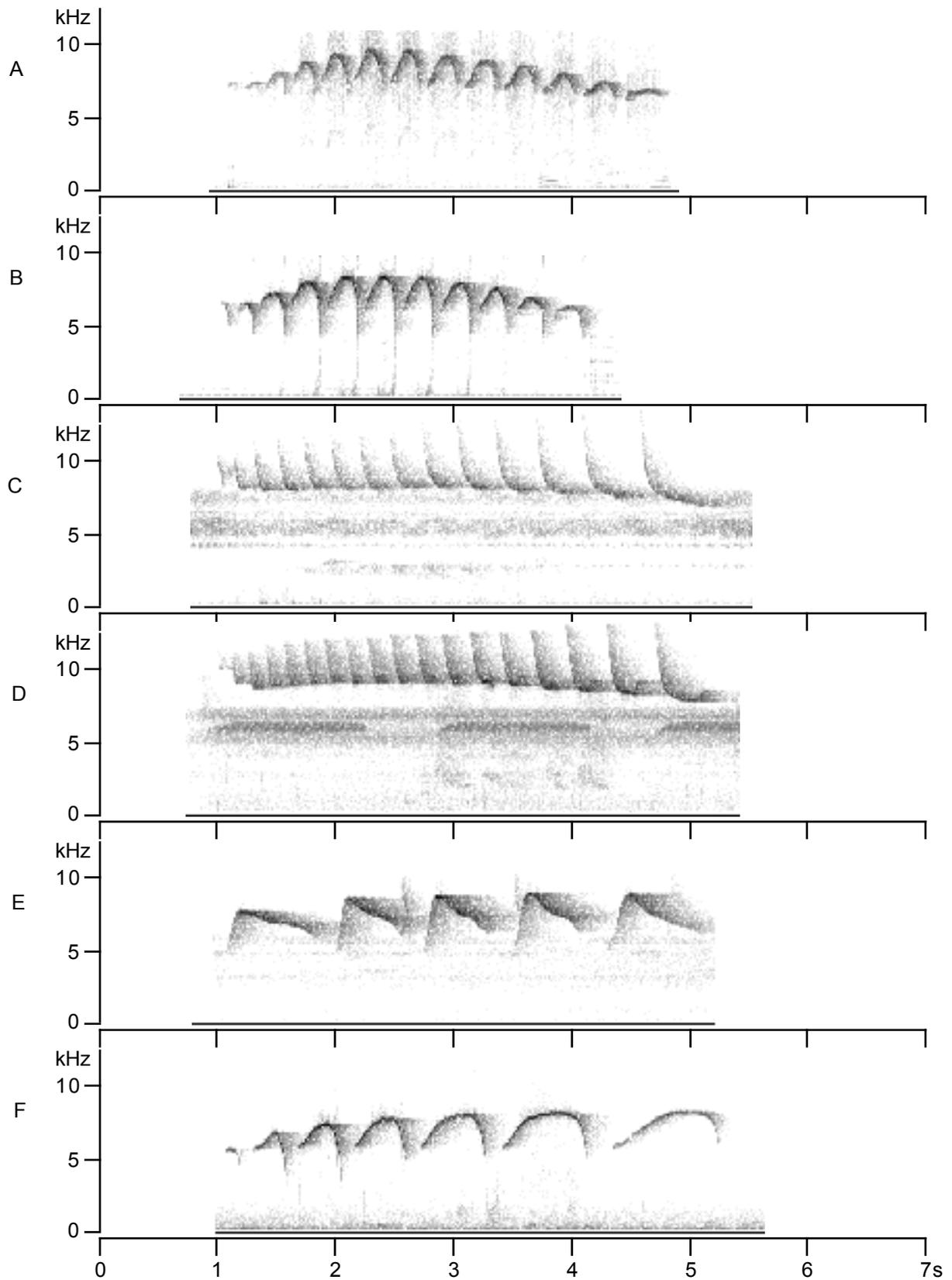
Anhang 4.4. *Long calls* verschiedener Individuen. (A) *Mico argentatus* 1, (B) *M. argentatus* 3, (C) *M. cf emiliae*, (D) *M. cf emiliae* (vermutlich selbes Individuum, aber mit Schlusstriller), (E) *M. humeralifer*, (F) *M. melanurus*



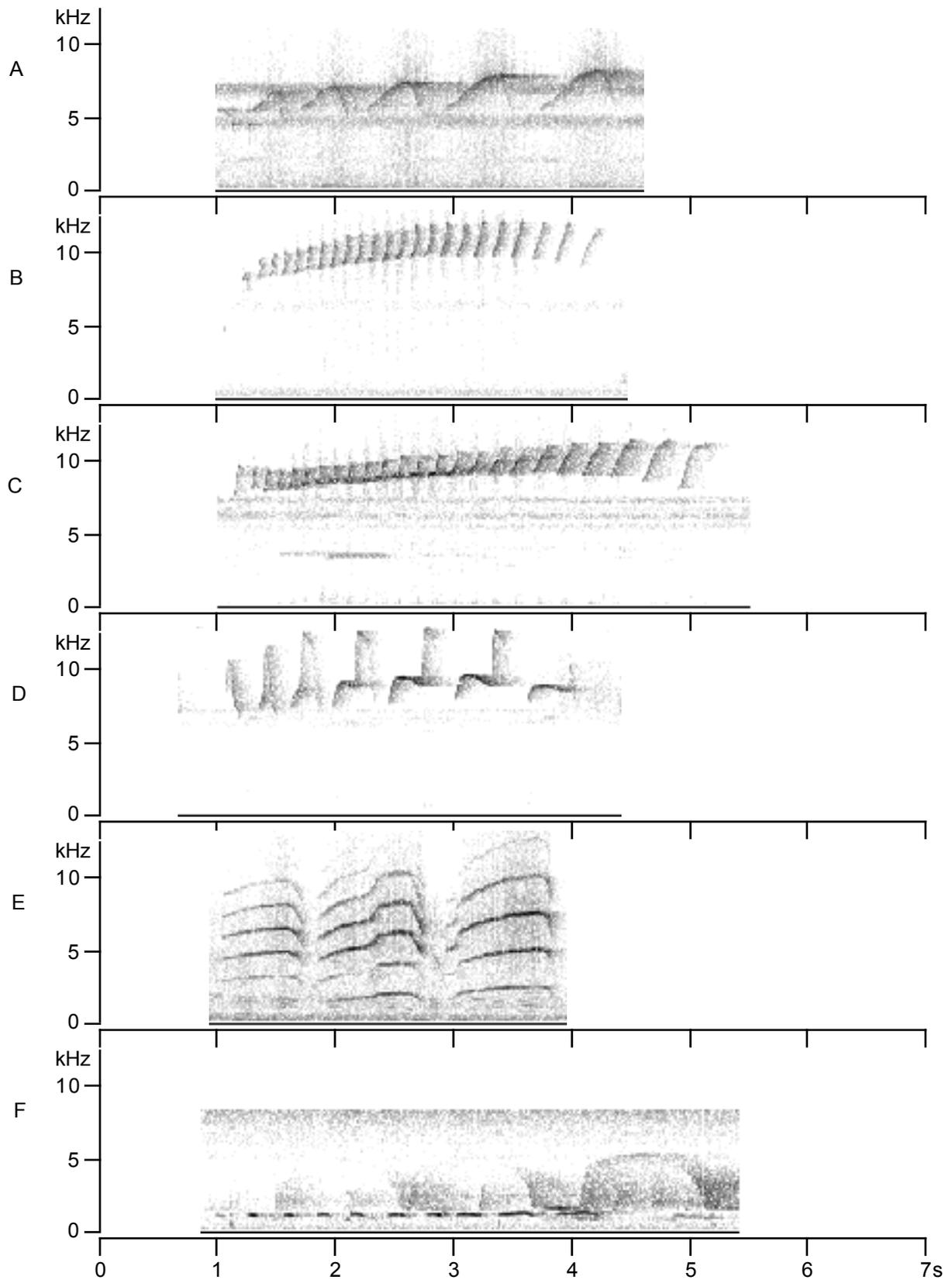
Anhang 4.5. *Long calls* verschiedener Individuen. (A) *Saguinus bicolor* 2, (B) *Saguinus bicolor* 3, (C) *S. fuscicollis* 1, (D) *S. fuscicollis* 8, (E) *S. geoffroyi* (F) *S. geoffroyi* (vermutlich selbes Individuum)



Anhang 4.6. *Long calls* verschiedener Individuen. (A) *Saguinus imperator* 1, (B) *S. imperator* 3, (C) *S. labiatus* 1, (D) *S. labiatus* 6, (E) *S. leucopus*, (F) *S. midas* 3



Anhang 4.7. *Long calls* verschiedener Individuen. (A) *Saguinus midas* 5, (B) *S. mystax* 4, (C) *S. mystax* 2, (D) *S. nigricollis*, (E) *S. oedipus* 4, (F) *Cebus apella*



Anhang 5. Merkmalscodierung

Ungeordnete Merkmale: Nr. 1-24, 28-32; geordnete Merkmale: Nr. 25-27, 33-77;
 Nr. = Nummer des Merkmals in der Datenmatrix

Nr..	Qualitative Variablen	Code der Merkmalszustände
1	Frequenzverlauf des <i>long calls</i>	0 = auf, 1 = konstant, 2 = ab, 3 = auf-ab
2	Lautform	0 = gerade Linie, 1 = schwacher Bogen, 2 = starker Bogen, 3 = L-förmig, 4 = J-förmig, 5 = rechter Haken, 6 = linker Haken,
Laut 1		
3	Frequenzverlauf	0 = auf, 1 = konstant, 2 = ab, 3 = auf-ab, 4 = ab-auf
4	Anf.Frequenzverlauf	0 = auf, 1 = konstant, 2 = ab, 3 = auf-ab
5	EndeFrequenzverlauf	0 = auf, 1 = konstant, 2 = ab, 3 = auf-ab
6	Pos.MaxFrequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
7	Pos.MinFrequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
8	Pos Hauptenergie	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
Laut 2		
9	Frequenzverlauf	0 = auf, 1 = konstant, 2 = ab, 3 = auf-ab
10	Anf.Frequenzverlauf	0 = auf, 1 = konstant, 2 = ab, 3 = auf-ab
11	EndeFrequenzverlauf	0 = auf, 1 = konstant, 2 = ab, 3 = auf-ab
12	Pos.MaxFrequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
13	Pos.MinFrequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
14	Pos Hauptenergie	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
Laut 3		
15	Frequenzverlauf	0 = auf, 1 = konstant, 2 = ab, 3 = auf-ab, 4 = ab-auf
16	Anf.Frequenzverlauf	0 = auf, 1 = konstant, 2 = ab, 3 = auf-ab
17	EndeFrequenzverlauf	0 = auf, 1 = konstant, 2 = ab, 3 = auf-ab
18	Pos.MaxFrequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
19	Pos.MinFrequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
20	Pos. Hauptenergie	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
<i>long call</i>		
21	Beschleunigung	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
22	Verlangsamung	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
23	Grundfrequenz trägt Hauptenergie	0 = nicht zutreffend, 1 = zutreffend
24	Harmonie mit MaxEnergie	0 = Grundfrequenz, 1 = 3. Harmonische
25	Intervall Anfang	0 = klein, ≤ 0.09 s, 1 = mittel, 3 = groß, ≥ 0.3 s
26	Intervall Mitte	0 = klein, ≤ 0.09 s, 1 = mittel, 3 = groß, ≥ 0.3 s
27	Intervall Schluss	0 = klein, ≤ 0.09 s, 1 = mittel, 3 = groß, ≥ 0.3 s
28	Intro lange Note	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
29	Intro kurze Note	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
30	Intro langer Triller	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
31	Intro kurzer Triller	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
32	Coda Triller	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
33	EndFrequenzverlauf	0 = aufsteigend, 1 = konstant, 3 = absteigend

Anhang 5. (Fortsetzung)

Nr.	Numerische Variablen	Code der Merkmalszustände
34	Lautzahl	0 = 1 Laut, 1 = 2 Laute, 3 = 2-6 Laute, 4 = 7-11 Laute, 5 = 12-16 Laute, 6 = >22 Laute
35	Pos.LängstLaut	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
36	Pos.KürzestLaut	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
37	Pos.MinFrequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
38	Pos.MaxFrequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
39	Pos.MinAnf.Frequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
40	Pos.MaxAnf.Frequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
41	Pos.MinEndfrequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
42	Pos.MaxEndfrequenz	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
43	Pos.Laut mit der frequenz-tiefsten Hauptenergie	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
44	Pos.HauptEnergie	0 = Anfang, 1 = Mitte, 2 = Ende
45	%FreqAbst.Intervalle	0 = schwach, 1 = mittel, 2 = stark
46	%FreqAnst.Intervalle	0 = schwach, 1 = mittel, 2 = stark
47	%Bescheunigte.Intervalle	0 = schwach, 1 = mittel, 2 = stark
48	%Verlangsamte Intervalle	0 = schwach, 1 = mittel, 2 = stark
Nr.	Metrische Variablen	Code der Merkmalszustände
Laut 1		
49	Dauer (S)	0 = < 0.100, 1 = 0.100-0.199, 2 = 0.200-0.399, 3 = 0.400-0.599, 4 = 0.600-0.799, 5 = ≥ 0.800
50	Frequenz mit Hauptenergie (Hz)	0 = < 4000, 1 = 4000-5999, 2 = 6000-7999, 3 = 8000-9999, 4 = ≥ 10000
51	Minimale Frequenz (Hz)	0 = < 2000, 1 = 2000-3999, 2 = 4000-5999, 3 = 6000-7999, 4 = ≥ 8000
52	Maximale Frequenz (Hz)	0 = < 4000, 1 = 4000-5999, 2 = 6000-7999, 3 = 8000-9999, 4 = <10000-11999, 5 = ≥ 12000
53	Anfangsfrequenz (Hz)	0 = < 4000, 1 = 4000-5999, 2 = 6000-7999, 3 = 8000-9999, 4 = ≥10000
54	Endfrequenz (Hz)	0 = < 2000, 1 = 2000-3999, 2 = 4000-5999, 3 = 6000-7999, 4 = 8000-9999, 5 = ≥ 10 000
55	Frequenzauslenkung	0 = < 1000, 1 = 1000-1999, 2 = 2000-2999, 3 = 3000-3999, 4 = ≥ 4000
Laut 2		
56	Dauer (S)	0 = < 0.100, 1 = 0.100-0.199, 2 = 0.200-0.399, 3 = 0.400-0.599, 4 = ≥ 0.600
57	Frequenz mit Hauptenergie (Hz)	0 = < 5000, 1 = 5000-6999, 2 = 7000-8999, 3 = 9000-9999, 4 = ≥ 10 000
58	Minimale Frequenz (Hz)	0 = < 4000, 1 = 4000-5999, 2 = 6000-7999, 3 = ≥ 8000
59	Maximale Frequenz (Hz)	0 = < 5000, 1 = 5000-6999, 2 = 7000-8999, 3 = 9000-10999, 4 = ≥ 11000
60	Anfangsfrequenz (Hz)	0 = < 4000, 1 = 4000-5999, 2 = 6000-7999, 3 = 8000-9999, 4 = ≥ 10000
61	Endfrequenz (Hz)	0 = < 2000, 1 = 2000-3999, 2 = 4000-5999, 3 = 6000-7999, 4 = 8000-9999, 5 = ≥ 10 000
62	Frequenzauslenkung	0 = < 1000, 1 = 1000-1999, 2 = 2000-2999, 3 = 3000-3999, 4 = ≥ 4000

Anhang 5. (Fortsetzung)

Nr.	Metrische Variablen	Code der Merkmalszustände
Laut 3		
63	Dauer (S)	0 = < 0.250, 1 = 0.250-0.499, 2 = 0.500-0.749, 3 = 0.750-0.999, 4 = ≥ 1.000
64	Frequenz mit Hauptenergie (Hz)	0 = < 4000, 1 = 4000-5999, 2 = 6000-7999, 3 = 8000-9999, 4 = ≥ 10 000
65	Minimale Frequenz (Hz)	0 = < 4000, 1 = 4000-5999, 2 = 6000-7999, 3 = ≥ 8000
66	Maximale Frequenz (Hz)	0 = < 5000, 1 = 5000-6999, 2 = 7000-8999, 3 = 9000-10999, 4 = ≥ 11000
67	Anfangsfrequenz (Hz)	0 = < 4000, 1 = 4000-5999, 2 = 6000-7999, 3 = 8000-9999, 4 = ≥ 10 000
68	Endfrequenz (Hz)	0 = < 3000, 1 = 3000-4999, 2 = 5000-6999, 3 = 7000-8999, 4 = 9000-10999, 5 = ≥ 11 000
69	Frequenzauslenkung	0 = < 1000, 1 = 1000-1999, 2 = 2000-2999, 3 = 3000-3999, 4 = ≥ 4000
Gesamter <i>long call</i>		
70	Dauer (S)	0 = < 1.000, 1 = 1.000-1.999, 2 = 2.000-2.999, 3 = 3.000-3.999, 4 = 4.000-4.999, 5 = ≥ 5.000
71	Frequenz mit Hauptenergie (Hz)	0 = < 4000, 1 = 4000-5999, 2 = 6000-7999, 3 = 8000-9999, 4 = ≥ 10 000
72	Minimale Frequenz (Hz)	0 = < 2000, 1 = 2000-3999, 2 = 4000-5999, 3 = 6000-7999, 4 = ≥ 8000
73	Maximale Frequenz (Hz)	0 = < 5000, 1 = 5000-6999, 2 = 7000-8999, 3 = 9000-10999, 4 = ≥ 11000
74	Anfangsfrequenz (Hz)	0 = < 2000, 1 = 2000-3999, 2 = 4000-5999, 3 = 6000-7999, 4 = 8000-9999, 5 = ≥ 10 000
75	Endfrequenz (Hz)	0 = < 2000, 1 = 2000-3999, 2 = 4000-5999, 3 = 6000-7999, 4 = 8000-9999, 5 = ≥ 10 000
76	Frequenzauslenkung	0 = < 1000, 1 = 1000-2999, 2 = 3000-4999, 3 = 5000-6999, 4 = ≥ 7000
77	Endfrequenz – Anfangsfrequenz	0 = < (-2000), 1 = (-1999)-0, 2 = 0-1999, 3 = ≥ 2000

Anhang 6. Datenmatrix

Taxon	Merkmal												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Callim. goeldii</i> ^a	2	6	0/2/3	0	2	1	0	1	2	0	2	1	2
<i>Callim. goeldii</i> 2	1/2	6	0	0	0	0	2	1	2	0	2	1	2
<i>Callim. goeldii</i> 3	2	6	0	0	2	2	0	1	2	2	2	0	2
<i>Callim. goeldii</i> 4	2	6	0	0	2	2	0	1	2	0	2	0	2
<i>Callim. goeldii</i> 5	2	6	0	0	2	2	1	0	2	0	2	0	2
<i>Callim. goeldii</i> 6	2	6	2	0	2	1	2	1	2	0	2	0	2
<i>Callim. goeldii</i> 7	2	6	0	0	2	2	0	1	2	0	2	1/2	2
<i>Callith. flaviceps</i>	2	0	2	0	2	0	2	1	2	0	2	0	0
<i>Callith. geoffroyi</i> 1	1	0	1	0	2	2	2	1	0	0	2	2	2
<i>Callith. geoffroyi</i> 2	1	0	4	0	2	2	2	1	4	0	2	2	2
<i>Callith. geoffroyi</i> 3	1	0	0	0	2	2	0	1	0	0	2	2	2
<i>Callith. jacchus</i> 1	1	0	0	1	2	2	2	1	?	?	?	?	?
<i>Callith. jacchus</i> 2	1	0	0	0	2	2	2	1	?	?	?	?	?
<i>Callith. kuhlii</i>	2	1/2	0/3	0	2	1/2	0	1	0	0	2	2	2
<i>Callith. penicill.</i>	2	0	0	1	2	2	2	1	?	?	?	?	?
<i>Cebuella pygm.</i> 1	2	5	1	2	0	2	0	1	0	2	0	2	0
<i>Cebuella pygm.</i> 2	2	5	0	2	0	2	0	1	0	1	0	2	0
<i>Cebuella pygm.</i> 3	3	5	0	2	0	2	0	2	0	2	0	0	0
<i>Cebuella pygm.</i> 4	2	5	0	1	0	2	0	1/2	0	1	0	2	0
<i>Leonto. chrysom.</i> 1	0	6	2	0/2	2	0	2	0/1	0/2	2	2	0	2
<i>Leonto. chrysom.</i> 2	2	6	2	0	2	0	2	1	2	0	2	0	2
<i>Leonto. chrysom.</i> 3	0	6	2	0	2	0	2	1	2	4	2	0	2
<i>Leonto. chrysom.</i> 4	1	0	6	3	0	2	1	0	1	3	0	2	1
<i>Leonto. chrysom.</i> 5	0	6	2	0/2	2	1	2	1	3	2	2	1	2
<i>Leonto. rosalia</i> 1	0	6	2/3	0/2	2	0/1	2	1/2	2/3	0/2	2	0/1	2
<i>Leonto. rosalia</i> 2	0	6	3	0	2	1	2	1	2	0	2	1	2
<i>Mico argentatus</i> 1	2	2	1	1/2	2	0	2	1	3	0	2	1	0
<i>Mico argentatus</i> 2	2	1	1	2	0	2	1	1	3	0	2	1	2
<i>Mico argentatus</i> 3	2	1	1	0	2	1	2	1	3	0	2	1	0
<i>Mico cf. emiliae</i>	2	1	1	2	2	0	2	1	3	0	2	1	0
<i>Mico humeralifer</i>	2	1	3	2	0	2	0	1	1	0	0	2	0
<i>Mico melanurus</i>	2	1	1	0	2	1	2	1/2	0	0	2	1	2
<i>Sag. bicolor</i> 1	1	1	3	0	2	1	0	0	3	0	2	1	0
<i>Sag. bicolor</i> 2	1	2	3	0	2	1	2	1	3	0	2	1	2
<i>Sag. bicolor</i> 3	1	1	3	0	2	?	0	1	3	0	2	1	0
<i>Sag. fuscicollis</i> 1	2	2	3	0	2	1	2	2	2/3	0	2	1	0
<i>Sag. fuscicollis</i> 2	1	0	2	0/2	0	2	2	1/2	2	1/2	0	2	0/2
<i>Sag. fuscicollis</i> 3	1	6	2	0	1	0	2	1	2	0	0	0	0
<i>Sag. fuscicollis</i> 4	2	6	2	0	1	0	2	1	2	0	1	0	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 5	1	6	2	0	1	0	2	1	2	0	1	0	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 6	3	1	2	2	1	0	2	1/2	2	0	3	1/2	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 7	3	6	2	0	2	1	2	1	2	0	2	0	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 8	2	1	2	0	2	0	2	1	2	0	2	0	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 9	1	6	2	0	2	0	2	1	2	0	2	0	2
<i>Sag. geoffroyi</i>	0	1	2	2	2	0	2	0/1	?	?	?	?	?
<i>Sag. imperator</i> 1	3	2	2	2	2	0	2	0	3	0	2	1	2
<i>Sag. imperator</i> 2	3	2	2	0/2	2	0	2	2	3	0	2	1	2
<i>Sag. imperator</i> 3	3	2	2	2	2	0	2	1	3	0	2	1	2
<i>Sag. imperator</i> 4	3	2	2	0	2	0	2	1	2	2	0	0	2
<i>Sag. labiatus</i> 1	1	3	2	2	2	0	2	1	2	2	0	0	2
<i>Sag. labiatus</i> 2	1	3	2	2	2	0	2	1	2	2	0	0	2
<i>Sag. labiatus</i> 3	2	3	2	2	2	0	2	1	2	2	1/2	0	2
<i>Sag. labiatus</i> 4	1	3	2	2	2	0	2	1	6	2	2	0	2
<i>Sag. labiatus</i> 5	1	3	2	2	2	0	2	1	2	2	0	0	1
<i>Sag. labiatus</i> 6	2	3	2	2	2	0	2	1/2	2	2	0	0	1
<i>Sag. leucopus</i>	0	2	2	0	2	0	0	0	3	0	2	0	0
<i>Sag. midas</i> 1	0	5	2	0	2	0	2	0/2	2	0	2	1	2
<i>Sag. midas</i> 2	0	5	2	0	2	0	2	2	2	0	2	1	2
<i>Sag. midas</i> 3	0	2	2	2	2	0	2	0	2	0	2	1	2
<i>Sag. midas</i> 4	0	2	0	0	2	2	0	2	0	0	2	2	0
<i>Sag. midas</i> 5	0	2	3	0	2	1	2	1	3	0	2	1	2
<i>Sag. mystax</i> 1	0	4	0	0/1/2	0	2	1	1	0	1	0	2	1
<i>Sag. mystax</i> 2	3	4	0	0	2	2	0	0/1	0	0	2	2	2
<i>Sag. mystax</i> 3	0	4	2	0	2	0/1/2	0/1/2	1	0	0	2	2	0
<i>Sag. mystax</i> 4	0	4	2	0	2	1	2	1	0	2	2	2	2
<i>Sag. mystax</i> 5	0	4	2	0	2	1	2	1	0	2	2	2	0
<i>Sag. nigricollis</i>	3	5	5	0	2	2	0	1	5	0	2	2	0
<i>Sag. oedipus</i> 1	1	1	2	0	2	1	2	1	0	0	2	0	2
<i>Sag. oedipus</i> 2	0	1	2	2	2	0	2	1	0	0	2	2	0
<i>Sag. oedipus</i> 3	0	1	2	2	2	0	2	1	0	0	2	2	0
<i>Sag. oedipus</i> 4	0	1	2	2	2	0	2	1	0	0	2	2	0
<i>Cebus apella</i>	1	1	2	2	2	0/1	2	1	2	0	2	1	2

Anhang 6. (Fortsetzung)

Taxon	Merkmal												
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Callim. goeldii</i> 1	1	0	0	2	1	0/2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Callim. goeldii</i> 2	1	0/2	0/2	2	0/2	0/2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Callim. goeldii</i> 3	1	2	0	2	0/1	2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Callim. goeldii</i> 4	1	0/1/2	0	2	0	2	1	1	1	1	0	0	0
<i>Callim. goeldii</i> 5	1	2	0	2	2	2	1	1	1	1	0	0	0
<i>Callim. goeldii</i> 6	1	2	0	2	0/1	2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Callim. goeldii</i> 7	1	0	2	2	2	2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Callith. flaviceps</i>	1	0	0	2	1	2	1	1	0	1	0	2	2
<i>Callith. geoffroyi</i> 1	1	0	0	2	2	1	0	0	0	1	0	2	2
<i>Callith. geoffroyi</i> 2	1	4	0	2	0	2	1	0	0	1	0	2	2
<i>Callith. geoffroyi</i> 3	1	0	0	2	2	2	1	0	0	1	0	2	2
<i>Callith. jacchus</i> 1	?	0	1	2	2	2	1	?	?	1	0	2	?
<i>Callith. jacchus</i> 2	?	0	0	2	2	2	1	?	?	1	0	2	?
<i>Callith. kuhlii</i>	1	0/3	0	2	2	0	1	0	0	1	0	2	?
<i>Callith. penicill.</i>	?	1	0	2	1	0	1	0	0	1	0	1	?
<i>Cebuella pygm.</i> 1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Cebuella pygm.</i> 2	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Cebuella pygm.</i> 3	1	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Cebuella pygm.</i> 4	1	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Leonto. chrysom.</i> 1	0/1	0/2	2	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0/1
<i>Leonto. chrysom.</i> 2	1/2	2	0	2	0	2	1/2	0	1	1	0	0	1
<i>Leonto. chrysom.</i> 3	1	2	2	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Leonto. chrysom.</i> 4	1	2	0	2	0/1	0/2	1	0	1	1	0	0	0/1
<i>Leonto. chrysom.</i> 5	1	3	0	2	2	0/1	0/1	0	1	1	0	0	0
<i>Leonto. rosalia</i> 1	1	2	0/2	1/2	0	2	1/2	0	1	1	0	0	0
<i>Leonto. rosalia</i> 2	1	2	2	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Mico argentatus</i> 1	1	0	0	2	1	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>Mico argentatus</i> 2	1	3	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	1
<i>Mico argentatus</i> 3	1	3	0	2	1	0	1	1	0	1	0	2	1
<i>Mico cf. emiliae</i>	1	0	0	2	1	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>Mico humeralifer</i>	1	1	0	0	2	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Mico melanurus</i>	1/2	3	0	2	1	0	1	1	0	1	0	2	2
<i>Sag. bicolor</i> 1	1/2	3	0	2	1	0	0/1	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. bicolor</i> 2	1	3	0	2	1	2	1	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. bicolor</i> 3	1	3	0	2	1	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 1	1	3	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 2	1/2	2	1/2	0	2	2	1/2	0	0	1	0	1/2	?
<i>Sag. fuscicollis</i> 3	1	2	0/1/2	0	0	2	0/1/2	0	0	1	0	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 4	1	2	0	2	0	2	1	0	0	1	0	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 5	1	2	0	1	0	2	2	0	0	1	0	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 6	1	2	0/2	0/1	0/1	2	1	0	0	1	0	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 7	1	2	0	2	0	2	1	0	0	1	0	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 8	1	2	0	2	0	2	1	0	0	1	0	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 9	1	2	0	2	0	2	1	0	0	1	0	1	1
<i>Sag. geoffroyi</i>	?	0	0	2	2	0	1	?	?	0	1	1	1
<i>Sag. imperator</i> 1	1	1	0	2	0	2	1/2	0	1	1	0	0	0
<i>Sag. imperator</i> 2	1	2	0	2	1	2	1	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. imperator</i> 3	1	3	0	2	1	2	0/1	0	1	1	0	0	0
<i>Sag. imperator</i> 4	2	2	2	2	0	2	1	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. labiatus</i> 1	2	2	2	1	0	2	1	0	1	1	0	1	0
<i>Sag. labiatus</i> 2	2	2	2	1	0	2	2	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. labiatus</i> 3	1/2	2	2	2	0	2	2	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. labiatus</i> 4	1	2	2	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Sag. labiatus</i> 5	1	2	2	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Sag. labiatus</i> 6	2	2	2	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Sag. leucopus</i>	1	3	0	2	0	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. midas</i> 1	1	3	0	2	1	0/2	0	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. midas</i> 2	0/1	2/3	0/2	2	1	2	1	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. midas</i> 3	1	3	0	2	1	2	1	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. midas</i> 4	2	0	0	2	1	0	2	0	1	1	0	0/1	?
<i>Sag. midas</i> 5	1	3	0	2	1	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Sag. mystax</i> 1	0	0	0/1/2	1	0	2	1	1	1	1	0	0	1
<i>Sag. mystax</i> 2	1	0	0	2	2	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Sag. mystax</i> 3	0	0	0	1	2	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Sag. mystax</i> 4	1	0	0	2	2	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Sag. mystax</i> 5	0	0	0/2	2	2	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Sag. nigricollis</i>	1	5	0	2	2	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Sag. oedipus</i> 1	2	0	0	2	0	2	0	0	0	0	1	1	?
<i>Sag. oedipus</i> 2	0/1	0	0	1/2	2	0	1	0	0	0	1	1	?
<i>Sag. oedipus</i> 3	1	0	0	2	2	0	1	0	0	0	1	1	?
<i>Sag. oedipus</i> 4	1	0	0	2	2	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Cebus apella</i>	1	2	0	2	1	2	1	1	1	1	0	1	1

Anhang 6. (Fortsetzung)

Taxon	Merkmal												
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
<i>Callim. goeldii</i> 1	0	0	0	1	0	0	2	6	2	0	2	0	2
<i>Callim. goeldii</i> 2	0	0	0	1	0	0	2	4	1	0	1	1	1
<i>Callim. goeldii</i> 3	0	0	0	1	0	0	2	5	2	0	2	1	2
<i>Callim. goeldii</i> 4	0	0	0	1	0	0	2	4	2	0	2	0	2
<i>Callim. goeldii</i> 5	0	0	0	1	0	0	2	5	2	0	1	1	0
<i>Callim. goeldii</i> 6	0	0	0	1	0	0	2	5	1	0	2	0	2
<i>Callim. goeldii</i> 7	1	0	0	1	0	0	2	4	2	0	2	0	2
<i>Callith. flaviceps</i>	1	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	0	2
<i>Callith. geoffroyi</i> 1	1	0	0	0	0	0	1/2	2	0	1	0	2	0
<i>Callith. geoffroyi</i> 2	2	0	0	0	0	0	1	2	0	2	1	2	1
<i>Callith. geoffroyi</i> 3	2	0	0	0	0	0	0	2	1	2	2	2	1
<i>Callith. jacchus</i> 1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	2
<i>Callith. jacchus</i> 2	2	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	1
<i>Callith. kuhlii</i>	2	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	2
<i>Callith. penicill.</i>	2	0	0	0	0	0	0/1	1	1	1	2	1	2
<i>Cebuella pygm.</i> 1	1	0	0	0	0	0	2	2	2	1	2	1	2
<i>Cebuella pygm.</i> 2	1	0	0	0	0	0	2	2	1	2	2	0	2
<i>Cebuella pygm.</i> 3	1	0	0	0	0	0	2	3	1	1	2	1	2
<i>Cebuella pygm.</i> 4	1	0	0	0	0	0	2	2	2	0	2	0	2
<i>Leonto. chrysom.</i> 1	1	1	0	0	0	0	0	5	2	0	1	2	0
<i>Leonto. chrysom.</i> 2	1	1	0	0	0	0	0	5	2	0	1	2	0
<i>Leonto. chrysom.</i> 3	1	1	0	0	0	0	0	5	2	0	2	2	0
<i>Leonto. chrysom.</i> 4	1	1	0	0	0	0	0	4	2	0	0	2	0
<i>Leonto. chrysom.</i> 5	1	1	0	0	0	0	0	4	2	0	1	2	0
<i>Leonto. rosalia</i> 1	1	1	0	0	0	0	0	4	2	0	0	2	0
<i>Leonto. rosalia</i> 2	1	1	0	0	0	0	0	5	2	0	0	2	0
<i>Mico argentatus</i> 1	1	0	0	0	0	1	2	2	0	2	2	1	2
<i>Mico argentatus</i> 2	1	0	0	0	0	0	2	2	1	2	2	0	2
<i>Mico argentatus</i> 3	1	0	0	0	0	1	2	2	1	2	2	1	2
<i>Mico cf. emiliae</i>	1/2	0	0	0	0	1	2	2	1	2	2	1	2
<i>Mico humeralifer</i>	1	0	0	0	0	0	2	2	1	2	2	0	2
<i>Mico melanurus</i>	2	0	0	0	0	1	2	2	1	2	2	1	2
<i>Sag. bicolor</i> 1	2	0	1	0	0	0	0	2	2	1	1	2	1
<i>Sag. bicolor</i> 2	1	0	1	0	0	0	2	2	2	1	2	0	2
<i>Sag. bicolor</i> 3	1	0	1	0	0	0	0/1	2	2	0	0	2	0
<i>Sag. fuscicollis</i> 1	1	0	0	0	0	0	2	2	1	2	2	0	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 2	1	0	0	0	0	0	0/2	2	2	1	2	1	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 3	1	0	0	0	0	0	2	2	1	2	2	1	0
<i>Sag. fuscicollis</i> 4	1	0	0	0	0	0	1	2	1	0	2	0	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 5	1	0	0	0	0	0	0	2	1	2	1	2	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 6	1	0	0	0	0	0	2	3	1	0	2	1	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 7	1	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 8	1	0	0	0	0	0	2	2	1	2	2	1	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 9	1	0	0	0	0	0	2	2	2	0	1	1	1
<i>Sag. geoffroyi</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2
<i>Sag. imperator</i> 1	1	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	1	2
<i>Sag. imperator</i> 2	1	0	0	0	0	0	1	3	2	0	1	2	1
<i>Sag. imperator</i> 3	1	0	0	0	0	0	0/1	3	2	0	1	1	2
<i>Sag. imperator</i> 4	1	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	1	2
<i>Sag. labiatus</i> 1	1	0	0	0	0	0	2	4	2	0	2	2	0
<i>Sag. labiatus</i> 2	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	2	2	1
<i>Sag. labiatus</i> 3	1	0	0	0	0	0	2	4	2	0	2	2	0
<i>Sag. labiatus</i> 4	1	0	0	0	0	0	2	4	2	0	2	2	0
<i>Sag. labiatus</i> 5	1	0	0	0	0	0	2	3	2	0	2	2	0
<i>Sag. labiatus</i> 6	1	0	0	0	0	0	2	4	2	0	2	2	0
<i>Sag. leucopus</i>	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	2	1
<i>Sag. midas</i> 1	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	1	0	2
<i>Sag. midas</i> 2	1	0	1	0	0	0	0	3	2	0	0	1	0
<i>Sag. midas</i> 3	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	2	1
<i>Sag. midas</i> 4	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	2	1
<i>Sag. midas</i> 5	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	2	1
<i>Sag. mystax</i> 1	1	0	0	0	0	0	0	5	2	0	0	2	0
<i>Sag. mystax</i> 2	1	0	0	0	0	0	0	6	2	0	0	2	0
<i>Sag. mystax</i> 3	1	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	2	0
<i>Sag. mystax</i> 4	1	0	0	0	0	0	0	6	2	0	0	2	0
<i>Sag. mystax</i> 5	1	0	0	0	0	0	0	6	2	0	0	2	0
<i>Sag. nigricollis</i>	1	0	0	0	1	0	2	3	2	0	0	1	0
<i>Sag. oedipus</i> 1	?	0	0	0	0	0	0	2	2	2	1	2	1
<i>Sag. oedipus</i> 2	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	2	1
<i>Sag. oedipus</i> 3	1	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	2	2
<i>Sag. oedipus</i> 4	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	2	1
<i>Cebus apella</i>	1	0	0	0	0	0	1	2	2	0	2	2	1

Anhang 6. (Fortsetzung)

Taxon	Merkmal												
	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52
<i>Callim. goeldii</i> 1	0	2	0	2	1	1	0	0	0	0	3	3	4
<i>Callim. goeldii</i> 2	1	1	0	1	2	1	0	0	0	0	3	3	4
<i>Callim. goeldii</i> 3	0	2	0	2	2	1	0	0	0	0	3	3	3
<i>Callim. goeldii</i> 4	1	2	0	2	2	1	0	0	0	0	3	3	3
<i>Callim. goeldii</i> 5	1	2	0	0	2	1	0	0	0	0	3	3	3
<i>Callim. goeldii</i> 6	0	2	0	2	2	1	0	0	0	0	3	3	4
<i>Callim. goeldii</i> 7	0	2	0	2	2	1	0	0	0	0	3	3	4
<i>Callith. flaviceps</i>	0	2	0	2	0	2	0	2	0	5	2	3	2
<i>Callith. geoffroyi</i> 1	2	0	2	1	1	0	0	0	1	5	2	2	2
<i>Callith. geoffroyi</i> 2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	5	2	2	2
<i>Callith. geoffroyi</i> 3	2	2	1	2	2	0	1	0	0	5	3	3	3
<i>Callith. jacchus</i> 1	1	1	2	1	2	0	0	?	?	5	2	2	2
<i>Callith. jacchus</i> 2	2	1	2	1	2	0	1	?	?	5	2	2	2
<i>Callith. kuhlii</i>	1	1	2	1	1	0	0	0	0	3	2	3	3
<i>Callith. penicill.</i>	1	1	2	2	1	1	0	?	?	5	3	3	3
<i>Cebuella pygm.</i> 1	0	2	1	2	0	2	0	0	1	3	3	5	4
<i>Cebuella pygm.</i> 2	0	2	1	2	0	2	0	0	0	2	4	5	4
<i>Cebuella pygm.</i> 3	1	2	1	2	1	2	0	0	0	2	3	5	3
<i>Cebuella pygm.</i> 4	0	2	0	2	1	2	0	0	0	1	4	5	4
<i>Leonto. chrysom.</i> 1	2	0	2	0	2	0	2	0	0	0	2	3	3
<i>Leonto. chrysom.</i> 2	2	1	2	0	2	0	2	0	0	0	2	2	2
<i>Leonto. chrysom.</i> 3	2	2	2	0	2	0	2	0	1	0	1	1	2
<i>Leonto. chrysom.</i> 4	2	0	2	0	2	0	2	0	0	0	1	1	2
<i>Leonto. chrysom.</i> 5	2	1	2	0	1	0	2	0	1	0	1	1	2
<i>Leonto. rosalia</i> 1	2	0	2	0	2	0	2	0	0	0	1	1	2
<i>Leonto. rosalia</i> 2	2	0	2	0	1	0	2	0	1	0	1	2	2
<i>Mico argentatus</i> 1	0	2	0	2	0	2	0	0	0	3	4	5	4
<i>Mico argentatus</i> 2	0	2	0	2	0	2	0	0	0	3	4	4	4
<i>Mico argentatus</i> 3	1	2	1	2	1	2	0	0	0	4	4	4	4
<i>Mico cf. emiliae</i>	1	2	1	2	1	2	0	0	0	3	4	4	4
<i>Mico humeralifer</i>	0	2	0	2	1	2	0	0	0	4	3	4	4
<i>Mico melanurus</i>	1	2	1	2	1	2	0	0	0	3	3	4	4
<i>Sag. bicolor</i> 1	2	1	2	2	1	1	0	0	0	4	2	3	2
<i>Sag. bicolor</i> 2	0	2	0	2	2	1	0	0	0	1	2	2	3
<i>Sag. bicolor</i> 3	1	0	2	0	1	1	0	0	0	3	3	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 1	0	2	0	2	2	2	0	0	0	2	3	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 2	2	2	1	1	2	0	0	0	0	2	2	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 3	2	2	1	0	1	1	1	0	0	3	3	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 4	0	2	0	2	1	2	0	0	0	2	3	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 5	1	1	2	2	2	0	0	0	0	2	3	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 6	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	2	2	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 7	1	2	1	2	1	1	1	0	0	2	3	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 8	0	2	0	2	1	2	0	0	0	2	3	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 9	1	1	1	0	1	1	0	0	0	2	3	3	3
<i>Sag. geoffroyi</i>	1	1	2	1	2	0	0	?	?	2	1	0	0
<i>Sag. imperator</i> 1	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	2	2	2
<i>Sag. imperator</i> 2	0	1	2	0	2	0	2	0	1	1	1	2	2
<i>Sag. imperator</i> 3	0	2	2	1	1	1	1	0	1	0	2	2	2
<i>Sag. imperator</i> 4	0	2	2	2	1	1	1	0	0	1	2	3	2
<i>Sag. labiatus</i> 1	2	2	0	2	1	0	0	0	2	0	2	3	3
<i>Sag. labiatus</i> 2	2	2	2	1	2	0	0	0	1	0	3	4	3
<i>Sag. labiatus</i> 3	2	2	0	2	1	2	0	0	2	1	3	4	4
<i>Sag. labiatus</i> 4	2	2	0	2	2	1	0	0	1	0	3	4	4
<i>Sag. labiatus</i> 5	2	2	0	1	2	1	0	0	0	0	3	3	3
<i>Sag. labiatus</i> 6	2	2	0	2	2	1	0	0	1	0	3	4	4
<i>Sag. leucopus</i>	2	0	2	0	1	0	2	0	2	4	2	2	2
<i>Sag. midas</i> 1	0	1	2	0	2	2	1	1	0	1	2	3	2
<i>Sag. midas</i> 2	0	0	2	0	2	0	1	1	0	1	1	2	1
<i>Sag. midas</i> 3	0	0	2	0	1	0	2	0	2	1	1	2	2
<i>Sag. midas</i> 4	2	2	2	1	2	0	1	0	0	3	2	2	2
<i>Sag. midas</i> 5	2	0	2	0	2	0	2	0	0	2	1	2	1
<i>Sag. mystax</i> 1	2	0	2	0	1	0	1	0	0	0	2	2	3
<i>Sag. mystax</i> 2	2	0	2	0	1	0	1	0	0	0	3	3	3
<i>Sag. mystax</i> 3	2	0	2	0	2	0	2	0	0	0	2	2	3
<i>Sag. mystax</i> 4	2	0	2	0	1	0	1	0	0	0	3	3	3
<i>Sag. mystax</i> 5	2	0	2	0	0	0	1	0	0	0	3	3	3
<i>Sag. nigricollis</i>	1	2	1	1	2	1	1	0	1	2	2	4	3
<i>Sag. oedipus</i> 1	2	2	2	?	?	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Sag. oedipus</i> 2	1	0	2	?	?	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>Sag. oedipus</i> 3	1	1	2	?	?	0	0	0	0	3	1	0	0
<i>Sag. oedipus</i> 4	2	1	2	?	?	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Cebus apella</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	0

Anhang 6. (Fortsetzung)

Taxon	Merkmal												
	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
<i>Callim. goeldii</i> 1	3	4	0	1	2	2	2	3	3	1	0	2	2
<i>Callim. goeldii</i> 2	3	4	0	1	3	3	3	3	4	1	0	3	2
<i>Callim. goeldii</i> 3	3	4	1	1	2	3	3	3	4	1	0	3	2
<i>Callim. goeldii</i> 4	3	4	0	1	2	3	3	3	4	1	0	2	2
<i>Callim. goeldii</i> 5	2	4	0	1	3	3	3	3	4	1	0	3	2
<i>Callim. goeldii</i> 6	3	4	1	1	3	3	3	3	4	1	0	3	2
<i>Callim. goeldii</i> 7	3	4	0	1	3	3	3	3	4	1	0	2	2
<i>Callith. flaviceps</i>	2	2	2	4	2	2	1	2	2	2	1	2	1
<i>Callith. geoffroyi</i> 1	1	2	1	3	1	1	1	1	2	1	2	2	1
<i>Callith. geoffroyi</i> 2	2	2	1	4	1	1	1	2	2	1	2	1	1
<i>Callith. geoffroyi</i> 3	2	3	2	3	2	2	2	2	3	1	2	2	2
<i>Callith. jacchus</i> 1	2	2	2	4	2	2	1	2	2	2	4	2	2
<i>Callith. jacchus</i> 2	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	4	2	2
<i>Callith. kuhlii</i>	2	3	2	3	2	2	2	2	3	2	2	2	2
<i>Callith. penicill.</i>	2	3	2	3	2	2	2	2	3	1	3	3	3
<i>Cebuella pygm.</i> 1	3	5	4	2	2	4	2	2	5	4	1	1	4
<i>Cebuella pygm.</i> 2	3	5	3	2	3	4	3	3	5	4	1	3	4
<i>Cebuella pygm.</i> 3	3	5	4	2	2	4	2	3	5	4	0	2	4
<i>Cebuella pygm.</i> 4	3	5	3	2	3	4	3	3	5	4	1	3	3
<i>Leonto. chrysom.</i> 1	2	2	2	0	2	2	2	2	3	1	0	3	3
<i>Leonto. chrysom.</i> 2	2	2	0	0	2	2	2	2	3	1	0	3	3
<i>Leonto. chrysom.</i> 3	1	2	1	0	1	1	1	1	2	1	0	3	3
<i>Leonto. chrysom.</i> 4	1	2	1	0	1	1	1	1	2	1	2	2	2
<i>Leonto. chrysom.</i> 5	1	2	0	0	1	1	1	1	2	1	1	2	2
<i>Leonto. rosalia</i> 1	1	2	0	1	1	1	1	1	2	1	1	2	2
<i>Leonto. rosalia</i> 2	1	2	0	0	1	2	1	2	2	1	1	3	2
<i>Mico argentatus</i> 1	4	5	1	2	4	4	3	4	5	2	1	4	4
<i>Mico argentatus</i> 2	4	5	1	3	3	3	3	3	4	1	1	3	3
<i>Mico argentatus</i> 3	4	4	1	3	3	3	3	3	4	1	1	3	3
<i>Mico cf. emiliae</i>	4	4	1	2	4	3	3	3	4	1	1	4	3
<i>Mico humeralifer</i>	3	5	1	4	3	3	3	3	5	1	2	3	4
<i>Mico melanurus</i>	4	4	0	3	3	3	3	3	4	0	1	3	3
<i>Sag. bicolor</i> 1	1	3	2	4	2	2	2	2	3	2	4	2	2
<i>Sag. bicolor</i> 2	2	3	1	2	1	2	1	2	2	1	1	2	2
<i>Sag. bicolor</i> 3	2	3	2	3	2	2	2	2	3	2	2	3	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 1	2	3	1	2	2	2	2	2	3	1	1	2	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 2	2	4	2	2	2	2	2	2	4	2	1	2	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 3	3	3	1	3	2	3	2	3	3	2	1	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 4	3	3	2	2	3	3	2	3	3	2	1	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 5	3	3	1	2	3	3	2	3	3	1	1	3	3
<i>Sag. fuscicollis</i> 6	2	3	0	2	2	2	2	2	3	1	0	2	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 7	2	3	1	3	2	3	2	3	3	1	1	3	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 8	3	4	1	2	2	3	2	3	3	1	1	2	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 9	3	3	1	2	3	3	2	3	3	2	1	3	3
<i>Sag. geoffroyi</i>	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	4	1	0
<i>Sag. imperator</i> 1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	1	2	2
<i>Sag. imperator</i> 2	2	2	2	1	1	1	1	2	2	2	0	2	2
<i>Sag. imperator</i> 3	2	2	2	2	2	2	1	1	2	3	0	2	1
<i>Sag. imperator</i> 4	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	1	2	2
<i>Sag. labiatus</i> 1	3	3	2	1	2	3	2	4	3	3	1	2	3
<i>Sag. labiatus</i> 2	4	3	3	1	2	3	2	4	3	3	1	3	4
<i>Sag. labiatus</i> 3	4	4	1	2	2	3	2	4	4	3	1	2	3
<i>Sag. labiatus</i> 4	4	4	2	1	2	4	2	4	3	4	1	2	4
<i>Sag. labiatus</i> 5	3	3	1	1	2	3	2	4	3	3	1	2	3
<i>Sag. labiatus</i> 6	4	4	1	1	2	4	3	4	4	3	1	2	4
<i>Sag. leucopus</i>	1	2	2	3	2	2	1	1	2	4	3	3	2
<i>Sag. midas</i> 1	2	2	3	2	1	2	1	2	2	3	1	2	2
<i>Sag. midas</i> 2	1	1	4	1	1	1	0	1	1	2	1	2	1
<i>Sag. midas</i> 3	1	2	1	3	2	2	1	1	2	3	3	3	2
<i>Sag. midas</i> 4	1	2	1	3	2	2	1	1	2	2	2	2	2
<i>Sag. midas</i> 5	1	2	2	3	2	2	1	1	2	3	2	2	2
<i>Sag. mystax</i> 1	2	3	1	1	1	2	2	2	4	1	1	2	3
<i>Sag. mystax</i> 2	2	4	2	0	2	3	3	3	4	1	1	3	3
<i>Sag. mystax</i> 3	2	3	1	1	2	3	2	2	4	2	0	3	3
<i>Sag. mystax</i> 4	3	3	1	1	2	3	3	3	4	1	1	3	3
<i>Sag. mystax</i> 5	3	3	2	0	3	3	3	3	4	2	0	4	4
<i>Sag. nigricollis</i>	2	5	4	2	3	4	2	2	5	4	1	3	4
<i>Sag. oedipus</i> 1	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0	3	1	0
<i>Sag. oedipus</i> 2	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	2	1	0
<i>Sag. oedipus</i> 3	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	2	1	0
<i>Sag. oedipus</i> 4	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	2	1	0
<i>Cebus apella</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0

Anhang 6. (Fortsetzung)

Taxon	Merkmal											
	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77
<i>Callim. goeldii</i> 1	2	2	3	0	3	3	3	3	4	3	1	1
<i>Callim. goeldii</i> 2	3	3	3	0	2	3	3	3	4	4	1	1
<i>Callim. goeldii</i> 3	2	3	3	0	2	3	3	3	4	3	1	1
<i>Callim. goeldii</i> 4	2	2	3	1	3	3	3	3	4	3	1	1
<i>Callim. goeldii</i> 5	2	3	3	1	3	3	3	3	3	3	1	2
<i>Callim. goeldii</i> 6	2	3	3	1	4	3	3	3	4	3	1	1
<i>Callim. goeldii</i> 7	2	2	3	1	3	3	3	3	4	3	2	1
<i>Callith. flaviceps</i>	1	1	2	1	5	2	2	2	3	2	2	1
<i>Callith. geoffroyi</i> 1	1	2	2	1	5	2	1	2	2	2	1	1
<i>Callith. geoffroyi</i> 2	1	2	2	1	3	1	1	2	3	2	1	1
<i>Callith. geoffroyi</i> 3	2	2	3	1	2	2	3	3	3	3	1	2
<i>Callith. jacchus</i> 1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	2	1	1
<i>Callith. jacchus</i> 2	2	2	2	1	3	2	2	2	2	3	1	2
<i>Callith. kuhlii</i>	2	2	2	2	3	2	2	2	3	3	1	1
<i>Callith. penicill.</i>	2	2	3	1	2	3	3	3	3	3	1	2
<i>Cebuella pygm.</i> 1	1	1	5	4	3	2	4	2	4	5	4	3
<i>Cebuella pygm.</i> 2	2	2	5	4	1	4	4	3	4	5	3	3
<i>Cebuella pygm.</i> 3	2	3	5	4	2	3	4	3	4	5	3	3
<i>Cebuella pygm.</i> 4	2	3	4	4	2	3	4	3	4	5	2	2
<i>Leonto. chrysom.</i> 1	2	4	2	3	2	3	3	2	3	3	2	1
<i>Leonto. chrysom.</i> 2	2	3	2	3	3	3	3	2	3	3	2	2
<i>Leonto. chrysom.</i> 3	0	3	1	4	2	1	3	1	2	2	3	1
<i>Leonto. chrysom.</i> 4	2	2	2	1	3	2	2	1	2	3	2	3
<i>Leonto. chrysom.</i> 5	2	2	3	1	2	1	2	2	2	3	2	2
<i>Leonto. rosalia</i> 1	2	2	2	3	4	2	3	2	2	3	3	2
<i>Leonto. rosalia</i> 2	2	3	2	2	3	2	3	2	2	3	3	2
<i>Mico argentatus</i> 1	3	3	4	1	2	4	4	4	5	4	2	0
<i>Mico argentatus</i> 2	2	3	3	1	2	3	4	3	5	4	2	0
<i>Mico argentatus</i> 3	2	3	3	1	2	3	3	4	5	4	1	1
<i>Mico cf. emiliae</i>	2	3	4	1	1	4	4	4	5	4	1	1
<i>Mico humeralifer</i>	2	2	4	3	3	3	4	3	4	5	2	1
<i>Mico melanurus</i>	3	3	3	0	2	3	3	4	5	4	1	1
<i>Sag. bicolor</i> 1	2	2	3	2	3	3	2	2	2	3	1	2
<i>Sag. bicolor</i> 2	1	2	2	1	1	2	2	2	3	2	1	1
<i>Sag. bicolor</i> 3	2	2	2	2	4	3	2	3	3	3	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 1	2	2	2	1	2	2	3	3	3	3	2	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 2	2	2	3	2	1	2	2	3	3	4	1	2
<i>Sag. fuscicollis</i> 3	2	3	2	2	2	3	3	3	4	3	2	0
<i>Sag. fuscicollis</i> 4	2	3	3	1	1	3	3	3	4	3	1	0
<i>Sag. fuscicollis</i> 5	2	3	3	1	1	3	3	3	4	3	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 6	1	2	2	0	2	2	2	2	3	2	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 7	2	3	3	1	1	3	3	3	3	3	1	1
<i>Sag. fuscicollis</i> 8	2	2	2	0	3	3	3	3	4	3	1	0
<i>Sag. fuscicollis</i> 9	2	3	3	1	1	3	3	3	4	3	1	1
<i>Sag. geoffroyi</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Sag. imperator</i> 1	2	2	2	1	2	2	2	2	3	3	2	1
<i>Sag. imperator</i> 2	1	2	1	2	2	2	2	2	3	2	2	0
<i>Sag. imperator</i> 3	1	1	1	2	2	2	2	1	3	2	2	0
<i>Sag. imperator</i> 4	1	2	2	1	3	2	3	2	3	2	2	1
<i>Sag. labiatus</i> 1	2	4	2	4	2	2	3	3	4	3	2	0
<i>Sag. labiatus</i> 2	2	4	3	4	2	2	4	3	5	3	2	0
<i>Sag. labiatus</i> 3	2	4	2	4	4	3	4	3	5	3	3	0
<i>Sag. labiatus</i> 4	1	4	2	4	3	2	4	2	4	2	3	0
<i>Sag. labiatus</i> 5	1	4	2	4	2	2	3	2	4	2	3	0
<i>Sag. labiatus</i> 6	2	4	2	4	3	3	4	3	5	3	3	0
<i>Sag. leucopus</i>	1	1	2	4	3	2	2	2	2	3	2	2
<i>Sag. midas</i> 1	1	1	2	2	1	2	2	2	3	2	2	1
<i>Sag. midas</i> 2	1	1	1	2	2	2	2	1	2	2	2	1
<i>Sag. midas</i> 3	1	1	2	3	3	2	2	1	2	2	3	2
<i>Sag. midas</i> 4	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2
<i>Sag. midas</i> 5	1	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2	1
<i>Sag. mystax</i> 1	2	2	4	1	3	2	3	2	4	4	2	2
<i>Sag. mystax</i> 2	3	2	4	3	4	3	4	3	3	4	2	2
<i>Sag. mystax</i> 3	3	3	4	1	2	3	3	3	3	4	2	3
<i>Sag. mystax</i> 4	3	3	3	1	4	3	4	3	4	4	2	2
<i>Sag. mystax</i> 5	2	3	4	2	3	3	4	3	4	4	2	2
<i>Sag. nigricollis</i>	0	2	5	4	2	3	4	3	3	5	4	3
<i>Sag. oedipus</i> 1	0	0	0	0	2	2	0	0	1	1	0	2
<i>Sag. oedipus</i> 2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	2
<i>Sag. oedipus</i> 3	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	2
<i>Sag. oedipus</i> 4	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	2
<i>Cebus apella</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1

