



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE
DEPARTAMENTO DE FISILOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOBIOLOGIA

INFLUÊNCIA DE PISTAS DE FORMA E COR NO FORRAGEIO
DE MACHOS E FÊMEAS DE SAGUIS (*Callithrix jacchus*)
CATIVOS.

PRISCILLA KELLY DA SILVA BARROS

599.821
B277i
DISSERT

Natal/RN
2011

PRISCILLA KELLY DA SILVA BARROS

**INFLUÊNCIA DE PISTAS DE FORMA E COR NO FORRAGEIO DE MACHOS E
FÊMEAS DE SAGUIS (*Callithrix jacchus*) CATIVOS.**

Dissertação apresentada à
Universidade Federal do Rio
Grande do Norte para a
obtenção do título de mestre
em Psicobiologia

Orientador: Prof. Dr. Daniel Marques de Almeida Pessoa

Natal/RN
2011

599.821

2012015802

Nº de Registro

32771

Forma de Acesso

DISSERTAÇÃO

Forma de Aquisição

Doação

R\$ 6000

Empenho

Preço

Sistema
176391

UFRN

SISTEMA DE BIBLIOTECAS INTEGRADAS



SIGAA

2012015802

Catálogo da Publicação na Fonte. UFRN / Biblioteca Setorial do Centro de Biociências

Barros, Priscilla Kelly da Silva.

Influência de pistas de forma e cor no forrageio de machos e fêmeas de *Saguís (Callithrix jacchus)* cativos. / Priscilla Kelly da Silva Barros. – Natal, RN, 2011.

58 f.

Orientador: Prof. Dr. Daniel Marques de Almeida Pessoa.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Centro de Biociências. Departamento de Fisiologia. Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia.

I. *Callithrix jacchus* – Dissertação 2. Forrageio – Dissertação. 3. polimorfismo visual – Dissertação. I. Pessoa, Daniel Marques de Almeida. II. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. III. Título.

RN/UF/BSE-CB

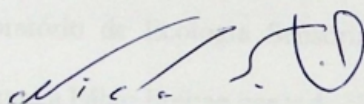
CDU 599.821

Título: Influência de pistas de forma e cor no forrageio de machos e fêmeas de sagüis (*Callithrix jacchus*) cativos

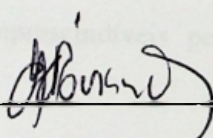
Autor: Priscilla Kelly da Silva Barros

Data da defesa: 28 de setembro de 2011

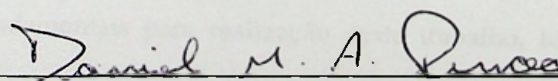
Banca Examinadora:



Profa. Dra. Nicola Schiel
Universidade Federal Rural de Pernambuco



Profa. Dra. Maria de Fátima Arruda de Miranda
Universidade Federal do Rio Grande do Norte



Prof. Dr. Daniel Marques de Almeida Pessoa
Universidade Federal do Rio Grande do Norte

AGRADECIMENTOS

- Agradeço aos meus pais, pelo apoio contínuo.
- Ao meu noivo pelo incentivo, companheirismo e principalmente pela santa paciência.
- À minha turma e a todos os colegas do programa de pós-graduação em Psicobiologia, obrigada por todos os momentos, foi mais fácil e divertido com todos vocês.
- À Luciane Coletti, que mesmo longe pra caramba (Sullllllll) deu a maior força.
- Agradeço a Wall e Felipe Nalon pelas dicas nas análises estatísticas.
- Agradeço a Professora mais simpática do Departamento de Estatística da UFRN, Maria Helena Constantino Sphyrides, pela enorme contribuição estatística.
- Aos alunos de graduação, Samara, Suedja e Leonardo, pela participação na coleta.
- Aos colegas do laboratório de Ecologia Sensorial/UFRN, por todas as conversas divertidas, especialmente a Fábio Freitag por toda ajuda e pelas dicas preciosas.
- Aos funcionários do Núcleo de Primatologia da UFRN, pela ajuda e atenção durante todo o experimento. Em especial a Flávio (veterinário) e Ednólia, sempre prestativos.
- Ao professor Dr. Daniel Marques de Almeida Pessoa, obrigada por toda paciência, pelo apoio e parceria, imprescindíveis para o desenvolvimento e conclusão do trabalho.
- Aos professores do departamento de Fisiologia, pelo estímulo dentro e fora da sala de aula. Pelos momentos inesquecíveis em Nísia, muito proveitosos, em especial Fívia Lopes, Arrilton Araújo e Fátima Arruda.
- Aos sagüis, objetos fundamentais para realização deste trabalho, tornando-o muito mais agradável.
- As professoras Nicola Schiel e Maria de Fátima Arruda de Miranda, por aceitarem a participar da banca e pelas contribuições.
- À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

RESUMO

Primatas se utilizam de uma série de modalidades sensoriais importantes na extração de informações ambientais. A olfação desempenha um papel essencial nos comportamentos sócio-sexuais, enquanto que a audição está bem presente na aproximação de predadores e co-específicos. O tato e a gustação são bastante utilizados na exploração de alimentos. Apesar da importância dos outros sistemas sensoriais, a visão é constantemente utilizada em primatas e vem sendo foco de vários estudos. A presença de muitas especializações dentro do sistema visual remete a esta ideia. Seguindo uma hierarquia funcional, as informações de cor e forma são decodificadas em vias paralelas que convergem, levando a uma competição durante este processamento. Nos primatas é possível notar um padrão bem particular em função do tipo de visão de cores. Primatas do Velho Mundo possuem uma tricromacia uniforme, com a presença de três diferentes células fotorreceptoras na retina. Primatas do Novo Mundo apresentam uma condição polimórfica, em que pela presença de um único locus no cromossomo X, proporciona fêmeas tricromatas e dicromatas e machos dicromatas. Estudos genéticos, eletrofisiológicos, modelagem visual, comportamentais e em campo, sugerem hipóteses evolutivas sobre o surgimento da visão de cores. Uma hipótese clássica está relacionada ao forrageio, sugerindo uma vantagem de tricromatas na detecção de alvos conspícuos, enquanto que dicromatas teriam vantagens na quebra de alvos camuflados. Outras hipóteses envolvem comportamento social, escolha de parceiros, dinâmica de grupo e evitação de predadores. Estes estudos também indicam alternativas sobre as vantagens de se manter esta condição polimórfica dentro da população. Nenhuma das alternativas propostas são totalmente aceitas, apesar de um gradativo aumento dos trabalhos com visão de cores, ainda é uma área relativamente recente, o que exige mais estudos com diferentes enfoques. O

presente estudo tem por objetivo analisar a importância de pistas de cor e forma no forrageio de alvos alimentares em machos e fêmeas de saguis cativos, *Callithrix jacchus*. Diferentes situações foram apresentadas aos animais, em que alimentos de forma esférica ou cúbica, de cor verde, laranja ou azul, foram distribuídos sobre um fundo verde ou camuflado. Os resultados mostraram um padrão diferenciado para fêmeas e machos. Fêmeas foram melhores na detecção de alvos de cor laranja, enquanto que machos tiveram um melhor desempenho quando o alvo estava camuflado. Sugerindo um balanço entre as vantagens e desvantagens dos diferentes fenótipos visuais, o que poderia explicar a manutenção deste polimorfismo visual nas espécies de primatas.

Palavras-chave: Visão de cores, polimorfismo visual, forrageio, *Callithrix jacchus*.

ABSTRACT

Primates use a variety of important sensory modalities in the extraction of environmental information. Olfaction, audition, touch, taste and vision are clearly present sensory channels. The sensory modality of vision is widely used in primates; the visual signal is directed to the visual cortex using functional parallelism. Color and shape information is decoded in different visual pathways that eventually converge, creating a competition during this processing. In primates it is possible to notice a very particular pattern depending on the type of color vision. Old World primates have a trichromacy uniform, with the presence of three different photoreceptor cells in the retina. New World primates exhibit a polymorphic condition whose presence of a single locus on the X chromosome gives dichromat and trichromat females and dichromat males. Behavior and field studies about genetics, electrophysiology and visual modeling suggest evolutionary hypotheses about the emergence of color vision. A classic hypothesis is related to foraging, suggesting an advantage to trichromats in detecting conspicuous targets, while dichromats have advantages in breach of camouflaged targets. Other hypotheses involve social behavior, mate choice, group dynamics, and avoidance of predators. These studies also suggest alternatives to the advantages of remaining this polymorphic condition in the population. None of the alternative proposals are fully accepted; although a gradual increase of the studies with color vision, it is still a relatively new area which requires further studies with different approaches. The present study aims to examine the importance of color and shape cues in foraging for food targets in male and female captive marmosets, *Callithrix jacchus*. Different situations were presented to animals in which food with spherical or cubic shape and green, orange or blue color were distributed on a green or camouflage background. The results showed a different pattern for males and females

LISTA .Females were better at detecting targets orange, while males performed better when the target was hidden. This fact suggests a balance between the advantages and disadvantages of different visual phenotypes, which could explain the maintenance of visual polymorphism in primate species.

Palavras-chave: Keywords: color vision, visual polymorphism, foraging, *Callithrix jacchus*.

MACHOS E FÊMEAS DE SAGUIS (*Callithrix jacchus*) CATIVOS.

Figura 1: Disposição do aparato experimental de fundo verde	pág. 51
Figura 2: Diagrama de cromaticidade CIE 1931	pág. 52
Figura 3: Espectro de refletância dos estímulos	pág. 52
Figura 4: Situações apresentadas na tarefa visual com alvos alimentares variando em forma e cor	pág. 53
Figura 5: Influência da cor do fundo sobre o tempo médio de forrageio e quantidade de alvos capturados por machos e fêmeas de saguis, <i>Callithrix jacchus</i>	pág. 54
Figura 6: Influência da forma do alvo sobre o tempo médio de forrageio e quantidade de alvos capturados por machos e fêmeas de saguis, <i>Callithrix jacchus</i>	pág. 55
Figura 7: Influência da cor do alvo sobre o tempo médio de forrageio e quantidade de alvos capturados por machos e fêmeas de saguis, <i>Callithrix jacchus</i>	pág. 56

LISTA DE FIGURAS

Introdução - **ECOLOGIA SENSORIAL DE PRIMATAS: A IMPORTÂNCIA DA VISÃO DE CORES.**

Figura 1: Cálculo da captação quântica dos fotorreceptores.....pág. 22

Estudo I - **INFLUÊNCIA DE PISTAS DE FORMA E COR NO FORRAGEIO DE MACHOS E FÊMEAS DE SAGUIS (*Callithrix jacchus*) CATIVOS.**

Figura 1: Disposição do aparato experimental de fundo verde.....pág. 51

Figura 2: Diagrama de cromaticidade CIE 1931.....pág. 52

Figura 3: Espectro de refletância dos estímulos.....pág. 52

Figura 4: Situações apresentadas na tarefa visual com alvos alimentares variando em forma e em cor.....pág. 53

Figura 5: Influência da cor do fundo sobre o tempo médio de forrageio e quantidade de alvos capturados por machos e fêmeas de saguis, *Callithrix jacchus*.....pág. 54

Figura 6: Influência da forma do alvo sobre o tempo médio de forrageio e quantidade de alvos capturados por machos e fêmeas de saguis, *Callithrix jacchus*.....pág. 55

Figura 7: Influência da cor do alvo sobre o tempo médio de forrageio e quantidade de alvos capturados por machos e fêmeas de saguis, *Callithrix jacchus*.....pág. 56

LISTA DE TABELAS E ABREVIATURAS

Introdução - ECOLOGIA SENSORIAL DE PRIMATAS: A IMPORTÂNCIA DA VISÃO DE CORES.

Tabela 1: Fotopigmentos encontrados em primatas do Novo Mundo.....pág. 22

λ	comprimento de onda curto
M	comprimento de onda médio
L	comprimento de onda longo
pH	potencial hidrogeniônico
PC	via parvocelular
MC	via magnocelular
KC	via koniocelular
V1	área visual primária
V4	área de percepção de cor
λ_{max}	pico espectral
P-R	sub-área da via parvocelular que passa pelos raios
P-I	sub-área da via parvocelular que passa pelos interblobs
ERG	electroretinografia
λ	comprimento de onda
JND	just noticeable difference
[M-L]	canal de opsinas vermelha-verde
[S-(M+L)]	canal de opsinas azul/verde
[M-L]	canal de luminosidade

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIÇÕES

Introdução - **ECOLOGIA SENSORIAL DE PRIMATAS: A IMPORTÂNCIA DA VISÃO DE CORES.**

LGN.....	núcleo geniculado lateral
S.....	comprimento de onda curto
M.....	comprimento de onda médio
L.....	comprimento de onda longo
pH.....	potencial hidrogeniônico
PC	via parvocelular
MC	via magnocelular
KC.....	via koniocelular
V1.....	área visual primária
V4.....	área da percepção de cor
λ_{max}	pico espectral
P-B.....	subcanal da via parvocelular que passa pelos blobs
P-I.....	subcanal da via parvocelular que passa pelos interblobs
ERG.....	eletroretinografia
λ	comprimento de onda
JND.....	just noticeable difference
[M-L].....	canal de oponência cromática verde/vermelho
[S-(M+L)].....	canal de oponência cromática azul/amarelo
[M+L]	canal de luminância

Estudo I - INFLUÊNCIA DE PISTAS DE FORMA E COR NO FORRAGEIO DE MACHOS E FÊMEAS DE SAGUIS (*Callithrix jacchus*) CATIVOS.

S.....comprimento de onda curto 2

M.....comprimento de onda médio 2

L.....comprimento de onda longo 2

(M/L)comprimento de onda médio ou longo 4

PC.....parvoelular 5

CIE.....international commission on illumination 6

λcomprimento de onda 7

1.1.6. Machos de estudo de visão de cores 8

 1.1.6.1. Estudos psíquicos e eletrofisiológicos 8

 1.1.6.2. Estudos comportamentais em laboratório de casuário 9

 1.1.6.3. Estudos comportamentais cas campo 9

 1.1.6.4. Técnicas de monitoragem visual 9

1.2. Ecologia da visão de cores 10

 1.2.1. Forrageio 10

 1.2.2. Defesa de território 10

 1.2.3. Comportamento social 11

 1.2.4. Evitação de predação 11

1.3. Evolução e manutenção da visão de cores 11

1.4. Considerações finais 12

1.5. Referências Bibliográficas 13

1.6. Objetivos e hipóteses 24

2. Estudo I - INFLUENCIA DE PISTAS DE FORMA E COR NO FORRAGEIO DE MACHOS E FÊMEAS DE SAGUIS (*Callithrix jacchus*) CATIVOS 26

SUMÁRIO

1. Introdução.....	1
1.1. ECOLOGIA SENSORIAL DE PRIMATAS: A IMPORTÂNCIA DA VISÃO DE CORES.....	2
1.1.1. Resumo.....	3
1.1.2. Abstract.....	4
1.1.3. Introdução.....	5
1.1.4. Fisiologia da visão de cores.....	6
1.1.5. Genética da visão de cores.....	7
1.1.6. Métodos de estudo da visão de cores.....	8
1.1.6.1. Estudos genéticos e eletrofisiológicos.....	8
1.1.6.2. Estudos comportamentais em laboratório ou cativo.....	9
1.1.6.3 Estudos comportamentais em campo.....	9
1.1.6.4 Técnicas de modelagem visual.....	9
1.2. Ecologia da visão de cores.....	10
1.2.1. Forrageio.....	10
1.2.2. Escolha de parceiros.....	10
1.2.3. Comportamento social.....	11
1.2.4. Evitação de predação.....	11
1.3. Evolução e manutenção da visão de cores.....	11
1.4. Considerações finais.....	12
1.5. Referências bibliográficas.....	13
1.6. Objetivos e hipóteses.....	24
2. Estudo I - INFLUÊNCIA DE PISTAS DE FORMA E COR NO FORRAGEIO DE MACHOS E FÊMEAS DE SAGUIS (<i>Callithrix jacchus</i>) CATIVOS.....	26

2.1. Resumo.....	27
2.2. Introdução.....	28
2.3. Material e métodos.....	33
2.3.1. Sujeitos.....	33
2.3.2. Aparato experimental.....	34
2.3.3. Procedimento experimental e observação comportamental.....	35
2.3.4. Análise estatística.....	36
2.4. Resultados.....	37
2.4.1. Influência da cor do fundo.....	37
2.4.2. Influência da forma do alvo.....	37
2.4.3. Influência da cor do alvo.....	38
2.5. Discussão.....	39
2.5.1. Influência da cor do fundo.....	39
2.5.2. Influência da forma.....	40
2.5.3. Influência da forma e da cor do alvo.....	41
2.6. Agradecimentos.....	42
2.7. Referências bibliográficas.....	42
3. Conclusão geral.....	58

Introdução

Ecologia Sensorial de primatas: A importância da visão de cores

ECOLOGIA SENSORIAL DE PRIMATAS: A IMPORTÂNCIA DA VISÃO DE CORES

Priscilla Kelly Silva Barros^{1,2} & Daniel Marinho de Aguiar^{1,2}

¹ Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Centro de Biociências, Laboratório de Primatas, Avenida Itália Km 8, 59090-900, Natal, RN, Brasil. E-mail: priscilla@ufrn.br

² Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Centro de Biociências, Laboratório de Primatas, Avenida Itália Km 8, 59090-900, Natal, RN, Brasil. E-mail: daniel@ufrn.br

Recebido: 15 de maio de 2014; aceito: 10 de junho de 2014.

Introdução

Ecologia Sensorial de primatas: A importância da visão de cores

Trabalho foi escrito de acordo com o formato do periódico *Universitas Annapolis* (UAA), ao qual será submetido.

ECOLOGIA SENSORIAL DE PRIMATAS: A IMPORTÂNCIA DA VISÃO DE CORES

Priscilla Kelly Silva Barros^{1,2,*} & *Daniel Marques Almeida Pessoa*^{1,2}

¹ Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Centro de Biociências, Departamento de Fisiologia, Laboratório de Ecologia Sensorial, Campus Universitário de Lagoa Nova, Natal, RN, Brasil. CEP: 59072-970.

² Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Centro de Biociências, Departamento de Fisiologia, Laboratório de Estudos Avançados em Primatas, Campus Universitário de Lagoa Nova, Natal, RN, Brasil. CEP: 59072-970.

E-mails: priksb2@gmail.com, pessoadma@gmail.com

Este trabalho foi escrito de acordo com o formato do periódico *Oecologia Australis* (OA), ao qual será submetido.

RESUMO

A existência de uma grande quantidade de informações presentes no ambiente natural define diferentes estratégias comportamentais em primatas para selecionar informações relevantes. A olfação, audição, tato, gustação e visão são canais sensoriais envolvidos neste processo. Particularmente, a modalidade sensorial da visão é muito utilizada em primatas, sua complexidade se reflete no próprio processamento do sinal visual, que assume um paralelismo funcional. Informações de cor e forma são decodificadas em diferentes vias visuais que acabam convergindo, gerando uma competição durante esse processamento. Primatas apresentam um padrão em função da visão de cores, uma tricromacia uniforme é observada no Velho Mundo, enquanto que no Novo Mundo um polimorfismo visual, geneticamente determinado e ligado ao sexo se faz presente, proporcionando fêmeas de fenótipo visual tricromata e dicromata, e machos dicromatas. A discriminação através da visão de cores vem sendo foco de vários estudos. Diferentes metodologias são utilizadas, incluindo as bases fisiológicas e genéticas, técnicas de modelagem visual, estudos comportamentais em cativeiro e campo. Através dos resultados destes estudos, uma variedade de alternativas foram propostas para explicar evolutivamente o surgimento da visão de cores, o forrageio de alimentos conspícuos (hipótese da frugivoria e folivoria), comportamento social, escolha de parceiros, dinâmica de grupo e evitação de predadores. Enquanto que o porquê da manutenção do estado polimórfico está associado a hipóteses, como a vantagem do heterozigoto, seleção dependente de frequência, mútuo benefício de associação e ocupação de diferentes nichos. Entretanto, nenhuma hipótese é aceita totalmente, incentivando mais estudos com diferentes direcionamentos.

Palavras-chave: Sistema visual; polimorfismo; visão de cores; primatas.

SENSORY ECOLOGY OF PRIMATES: THE IMPORTANCE OF COLOR VISION**ABSTRACT**

The existence of a great quantity of information on natural environment defines different primate behavior strategies to choose relevant pieces of information. The smell, hearing, touch, taste and vision are sensory channels involved in this process. In particular, the sensory modality of vision in primates is widely used, its complexity is reflected in the actual processing of the visual signal, which assumes a functional parallelism. Information of color and form are decoded in parallel pathways that converge, leading to a competition during this processing. A pattern as a function of color vision in primates is present, a uniform trichromacy is observed in Old World primates, while New World primates have a visual polymorphism, genetically determined and linked to sex, providing females that present trichromat and dichromat phenotypes and dichromat males. The discrimination by color vision has been the focus of several studies. Different methods are used, including the physiological and genetic basis, visual modeling techniques and behavioral studies in captivity and the field. Through these studies, a variety of alternatives have been proposed to explain the evolutionary emergence of color vision, the foraging for conspicuous food (hypothesis of frugivory and folivory), social behavior, mate choice, group dynamics, and avoidance of predators. While the reason for the maintenance of the polymorphic state is associated with hypotheses, such as heterozygote advantage, frequency-dependent selection, mutual benefit association and occupation of different niches. However, no hypothesis is fully accepted, encouraging more studies with different directions.

Keywords: visual system, polymorphism, color vision, primates.

INTRODUÇÃO

A percepção do ambiente que nos circunda envolve uma série de mecanismos e processamentos fisiológicos que estão intrinsecamente relacionados às decisões tomadas pelos indivíduos em diferentes fases de seu ciclo vital (Robbins & Hohmann 2006). Uma extração eficiente de informações ambientais sensorialmente codificadas é fundamental para que animais possam definir o real valor de diferentes estratégias comportamentais (Ohman *et al.* 2001). A ecologia sensorial se compromete em investigar quais informações ambientais estão disponíveis, como estas informações são transmitidas ao animal, e como este animal as adquire e utiliza (Bowdan & Wyse 1996). Modalidades sensoriais como olfação, audição, tato, gustação e visão estão envolvidas na detecção de informações ambientais em primatas. A existência dessa gama funcional de mecanismos sensoriais parece ser importante em diversas situações, como: identificação e seleção de alimentos, identificação e seleção de parceiros reprodutivos, detecção de predadores, identificação e reconhecimento de indivíduos do mesmo grupo e de grupos diferentes.

A olfação, por exemplo, pode desempenhar um papel importante na comunicação sócio-sexual, fornecendo pistas sobre o histórico de cada indivíduo (Boinski 1992, Scolnick *et al.* 1993, Fleage 1999, Matsumoto-Oda *et al.* 2003, Wysocki & Preti 2009). Uma vantagem dos sinais químicos estaria na sua própria complexidade, um determinado odor pode ser detectável por um co-específico, mas não por determinado predador. No entanto, como a direção do sinal não é controlada, sua eficiência está mais associada à comunicação de longo prazo, ou aquelas que não exigem uma resposta rápida, como acontece para os sinais de alerta (Snowdon 2007).

O sentido da audição é muito utilizado por primatas noturnos na localização de alimentos, aproximação de predadores e co-específicos. A orelha destes primatas é relativamente grande, com estrutura membranosa, que funciona como uma espécie de radar, detectando a direção dos movimentos. Em primatas diurnos a orelha é menor e menos móvel; mesmo assim, podem utilizar sinais auditivos na localização (Fleage 1999), quantidade e divisibilidade (Dittus 1984, Hauser *et al.* 1993) de alimentos. Essa passagem de informação pode beneficiar os membros do grupo, levando-os a fontes de alimentos ricos ou informando-os que o recurso está se esgotando, assim economizando uma viagem com grande gasto energético até o local de alimentação (Milton 2000). Sinais de alerta utilizados por primatas em forma de vocalizações são fundamentais contra predadores (Snowdon 2007, Bezerra & Souto 2008).

O tato pode fornecer informações sobre as variáveis de um objeto, tais como a textura. A manipulação pode ser um mecanismo eficaz na discriminação de um alimento comestível (Harrison & Byrne 2000). A comunicação social através do tato também é importante (Snowdon 2007). A catação é um bom exemplo, podendo funcionar para limpeza de regiões do corpo do animal, como também nas relações sociais em primatas (Keverne *et al.* 1989, Ahumada 1992, Schino 2001, Lazaro-Perea *et al.* 2004).

A gustação é outra modalidade utilizada em primatas, especialmente na exploração de alimentos. As papilas gustativas, localizadas na língua respondem a estímulos responsáveis pelo sentido do paladar (Hladik & Simmen 1997). O pH em frutos indica seu estado de maturação. Com o aumento do pH, os ácidos acabam formando açúcares, enquanto que o gosto amargo geralmente está associado a toxinas de plantas, incluindo alcaloides e taninos (Dominy *et al.* 2001). Já se sabe que primatas podem morder suavemente frutos com os seus incisivos (Roosmalen 1985) e posteriormente rejeitá-los (MacKinnon 1974), o que mostra a importância na tomada de decisão para aceitar ou rejeitar um determinado alimento, melhorando, portanto a eficiência no forrageio (Dominy 2004).

Para perceber o ambiente que os cerca, primatas utilizam de modo extensivo a visão, englobando diferenças estruturais e fisiológicas dentro do sistema visual das várias espécies estudadas (Fleage 1999). Primatas possuem uma grande porção do córtex devotada à visão, apresentando um número elevado de áreas especializadas (pelo menos 32 áreas estão envolvidas) (Felleman & van Essen 1991, van Essen *et al.* 1992). Elementos do ambiente também influenciam; sinais visuais são facilmente recobertos, o que pode ocorrer num ambiente com bastante vegetação. Além disso, à medida que um objeto ou animal fica mais distante, sua percepção decai (Snowdon 2007).

Particularmente, a visão de cores em primatas vem sendo investigada em diversos contextos sociais, reprodutivos, de predação e principalmente na detecção de alimentos (Mollon 1989, Lucas *et al.* 1998, Sumner & Mollon 2000a, Dominy & Lucas 2001, Párraga *et al.* 2002, Bradley & Mundy 2008). A discriminação de cores presente em primatas é mais apurada do que em outros mamíferos (Jacobs 1993, Jacobs 2002), reforçando a ideia de que existiriam possíveis vantagens evolutivas para indivíduos possuidores dessa capacidade visual.

Apesar da importância dos outros sistemas sensoriais, nosso interesse e discussão se restringirá ao sistema visual, sobretudo, devido à grande importância exercida pela visão na ecologia sensorial de primatas.

FISIOLOGIA DA VISÃO DE CORES

Em termos simples um fenômeno óptico é descrito como contendo um objeto, um olho que enxerga esse objeto, e um meio que está entre eles. Portanto, pode-se dizer que a detecção de uma cena colorida pertence ao universo da física óptica (Tossato 2005). Contudo, segundo Travis (1991), apesar da cor parecer ser apenas uma propriedade física dos objetos, a psicologia e os mecanismos fisiológicos, intrínsecos ao sistema visual, também devem ser levados em consideração (Tossato 2005). A função básica do olho é captar e focalizar a luz por meio de um conjunto de lentes, a córnea e o cristalino, de maneira que a luz projetada na retina possa ser absorvida por células sensíveis, que convertem energia luminosa em impulsos elétricos que serão levados ao córtex visual através de diferentes vias neurais. Ao longo de todo o trajeto estes sinais visuais serão decodificados de forma a gerar a percepção de todos os atributos de um objeto (Tovée 2008).

Mamíferos apresentam uma diversidade funcional de células em sua retina (Rodieck 1988, Sterling 1990, Vaney 1990, Masland 1996). Cada tipo de interneurônio da retina (células amácrinas, horizontais e bipolares) desempenha um papel específico na formação de sinais transmitidos a partir dos fotorreceptores. Células bipolares repassam sinais das células sensíveis à luz (fotorreceptores) às células ganglionares através de vias diretas ou indiretas (caminhos laterais), que envolvem a participação de algumas células horizontais e amácrinas (Tessier-Lavigne 2000). Todas essas células acabam formando uma intrincada rede neuronal que se traduz em sucessivas camadas na retina, formadas por células ou por suas conexões.

Existem dois tipos de fotorreceptores: os bastonetes e os cones. Os bastonetes medeiam à visão escotópica, visão em baixas intensidades de luz (ex. visão noturna), apresenta maior densidade na periferia da retina e possui apenas um tipo de pigmento (rodopsina). Os cones medeiam à visão fotópica, visão em altas intensidades de luz (ex. visão diurna), e concentram-se na área central da retina (fóvea) (Jacobs 1981, Rodieck 1988, Tovée 2008). No ser-humano, três tipos de cones distinguem-se pela presença de pigmentos (opsinas) que são preferencialmente sensíveis a uma faixa de comprimentos de onda curtos (S), médios (M) ou longos (L) (Schnapf *et al.* 1987). Na própria retina, a atividade desses diferentes tipos de cones é comparada nas células ganglionares, o que já inicia a construção do código neural da cor (Dacey 1999).

O sinal visual ao sair da retina e ser direcionado ao córtex visual assume um paralelismo funcional (Casagrande & Xu 2004), com diferentes informações sendo transmitidas para campos visuais específicos e áreas associativas formando um mapa sensorial (Casagrande & Royal 2003). A retina de primatas apresenta 17 tipos de células ganglionares distintas e, pelo menos, 13 destas se projetam em paralelo, através do nervo óptico, para o núcleo geniculado lateral (LGN) do tálamo, que por sua vez envia suas projeções principalmente ao córtex visual (Dacey 2004). Esta diversidade de células ganglionares transmite ao córtex cerebral, de forma simultânea e em paralelo, diferentes aspectos da informação visual (Nassi & Callaway 2009). Em consequência do córtex visual se utilizar de processamento hierárquico e modular (Zeki & Shipp 1988), cada região posterior tende a aumentar em complexidade, resultando em áreas altamente especializadas, que podem envolver até integrações sensorio-motoras (Orban 2008). Por exemplo, enquanto que na primeira área cortical visual (córtex visual primário ou área V1) de macacos existem neurônios sensíveis a linhas simples de diferentes orientações, no córtex temporal inferior, uma área hierarquicamente superior, os neurônios respondem a estímulos complexos, como faces (Tovée 2008).

Células ganglionares do tipo *midget* e *parasol*, morfologicamente distintas (Dagnelie 2011), enviam projeções para diferentes camadas do LGN através de duas vias principais: parvocelular (PC) e magnocelular (MC) (Leventhal *et al.* 1981, Rodieck *et al.* 1985, Casagrande & Norton 1991). Enquanto que as células da via magnocelular (MC) constituem cerca de 10% de todas as células ganglionares da retina, as células da via parvocelular (PC) constituem cerca de 80% (Perry *et al.* 1984). Os caminhos parvocelular (PC) e magnocelular (MC) diferem acentuadamente em sua anatomia, fisiologia e padrões de terminações em V1 (Norton & Casagrande 1982, Derrington & Lennie 1984, Derrington *et al.* 1984). O canal magnocelular possui campo receptivo maior do que o parvocelular, o que confere à via magnocelular (MC) uma menor resolução espacial e maior resolução temporal (Livingstone & Hubel 1987). A via magnocelular (MC) é dominada por uma única via, levando principalmente informação de movimento e processos espaciais (ex. localização de objetos numa cena) ao córtex parietal posterior (Tovée 2008). Neurônios parvocelulares, por outro lado, respondem a mudanças de brilho, provenientes do somatório da ativação dos cones do tipo M e

do tipo L [M+L], sendo capazes de codificar informações de processos espaciais finos, como: textura, bordas, e formas. Além disto, a via parvocelular é capaz de codificar cor, comparando a ativação de cones do tipo M, que captam mais verde, à ativação de cones do tipo L, que captam mais vermelho, de maneira a estabelecer um canal de oponência cromática verde/vermelho [M-L] (Tovée 2008). Conectando a retina ao LGN existe ainda uma terceira via, chamada de via koniocelular (Casagrande 1994), considerada filogeneticamente a mais antiga entre os mamíferos (Mollon 1999), que recebe os sinais dos cones do tipo S e os compara ao somatório da atividade dos cones do tipo M e L [S-(M+L)], constituindo um canal de oponência cromática azul/amarelo.

Modelos envolvendo o processamento das vias paralelas no sistema visual de primatas sugerem que informações de cor e de forma são decodificadas ao longo de subsistemas da via parvocelular (PC) e da via koniocelular (KC), que se iniciam com a projeção a partir do LGN para os blobs (estruturas morfológicas de formato colunar) e interblobs na área V1 (Livingstone & Hubel 1987, 1988). O caminho que parece lidar com a comparação dos sinais de cones M e L [M-L], gerando informação de cor na faixa do verde/vermelho, é chamado de subcanal P-B, e passa pelos blobs. O subcanal P-I, que passa pelos interblobs, soma os sinais dos cones M e L [M+L] e carrega informações acromáticas relacionadas à forma, ao contorno e à textura dos objetos. Por fim, a via KC, que segue diretamente para os blobs, produz informação de cor na faixa do azul/amarelo. A partir de V1, a via KC se funde à via P-B, que segue paralelo à via P-I, até o córtex temporal inferior, mediando o padrão e reconhecimento de objetos. O processamento das informações transmitidas pela via P-B, que codifica cores, compete pelo processamento das informações da via P-I, que processa brilho e detalhes dos objetos (Tovée 2008). Estas vias, funcionalmente distintas, passam pela área visual 4 (V4), assim, algumas células da região V4 respondem a combinações de cor e de forma (Wurtz & Kandel 2000). Acredita-se que a área V4 seja responsável pela formação da percepção de cor, uma vez que, diferentemente do que ocorre em V1, seus neurônios não respondem apenas ao comprimento de onda dominante que é refletido de um objeto. Os neurônios de V4 também levam em consideração os comprimentos de onda dominantes que são refletidos por objetos do entorno, um fenômeno conhecido como constância de cor (Zeki 1999).

A análise da codificação da cor não pode ser separada da análise da codificação de outros atributos visuais (ex. forma e textura) (Gegenfurtner & Kiper 2003). Contudo, do ponto de vista perceptivo, a cor facilita o reconhecimento de um objeto, desempenhando um importante papel na segmentação de cenas visuais e na memorização. A percepção de cor auxilia na discriminação de estímulos de mesmo formato, tamanho e textura, que em condições naturais não seriam precisamente diferenciados por diferenças de brilho (Dominy et al. 2001).

GENÉTICA DA VISÃO DE CORES

A presença de um maior número de classes de fotorreceptores na retina de um animal possibilita uma melhor discriminação de cores, garantindo um maior número de comparações e minimizando prováveis confusões (Bowmaker 1998). A maioria dos vertebrados (ex. aves, répteis e peixes) apresenta quatro classes de fotopigmentos e possuem, portanto, visão tetracromata. Animais que possuem três classes de fotorreceptores, como pode ser observado em seres humanos com visão de cores normal, são denominados tricromatas e apresentam visão de cores mais pobre do que a dos tetracromatas. Seres humanos daltônicos e a grande maioria das espécies de mamíferos apresentam apenas duas classes de células fotorreceptoras simultaneamente ativas, sendo dicromatas. Alguns animais, denominados monocromatas, em geral de hábitos noturnos, expressam apenas uma classe de fotopigmento em sua retina e, portanto, não enxergam cores (Kelber et al. 2003).

Em mamíferos, de forma geral, o dicromatismo está presente (Jacobs 1993), havendo dois casos em que o tricromatismo parece ter surgido: alguns marsupiais australianos (Arrese et al. 2002, 2005) e primatas (Jacobs 2002). Vários estudos têm mostrado através de testes comportamentais que macacos com dois tipos de cones apresentam percepção de cores similar a de seres-humanos daltônicos (dicromatas) e aqueles que possuem três tipos de cones apresentam uma percepção similar à de seres-humanos com visão de cores normal (tricromatas) (Mollon et al. 1984, Jacobs et al. 1987, Jacobs 1990, Tovée et al. 1992).

Possivelmente a evolução se encarregou de ajustar o tipo de visão de cores de cada grupo com base nas pressões ambientais às quais eles estiveram submetidos. Dentro deste contexto, a diferença encontrada entre primatas do Velho Mundo (Catarrhini) e primatas do Novo Mundo (Platyrrhini) quanto à visão de cores se destaca. A presença de três diferentes tipos de células fotorreceptoras, sensíveis ao comprimento de onda

curto (S), médio (M) e longo (L), em primatas da África e da Ásia ocasiona a existência de um tricromatismo uniforme (Jacobs 2002, SurrIDGE *et al.* 2003), onde machos e fêmeas são tricromatas. Por outro lado, em primatas das Américas a capacidade de discriminação de cores se encontra ligada ao sexo (Jacobs 2008), onde machos são obrigatoriamente dicromatas, enquanto fêmeas podem ser dicromatas ou tricromatas.

As diferenças encontradas entre Catarrhini e Platyrrhini parecem ter origem genética. Em ambos, existe um gene codificador de pigmentos visuais que absorvem, prioritariamente, comprimentos de onda curto (S), localizado no cromossomo autossômico 7. Em Catarrhini, dois genes por cromossomo X se fazem presentes na codificação de pigmentos que absorvem comprimentos de onda médio e longo [M-L]. Entretanto, em Platyrrhini temos um único *locus* gênico por cromossomo sexual X, responsável pela codificação destes mesmos comprimentos de onda, com diferentes alelos. Em geral, calitriquídeos e cebídeos com três alelos possibilitam a produção de três tipos diferentes de fotopigmentos. Algumas exceções e variações são observadas em Platyrrhini (Tabela 1). A variação alélica proporciona fêmeas com visão tricromata (heterozigose), apresentando três fotopigmentos, assim como fêmeas (homozigose) e machos (hemizigose) com visão dicromata (Mollon *et al.* 1984). Assim, podemos observar três fenótipos dicromatas e três tricromatas (Jacobs 2008), com a proporção fenotípica para fêmeas de dois terços de tricromatas e um terço de dicromatas (SurrIDGE & Mundy 2002, Jacobs 2007). Existem duas notáveis exceções ao polimorfismo visual encontrado em primatas do Novo Mundo, o gênero *Alouatta*, apresentando tricromacia uniforme (Jacobs *et al.* 1996b), e o gênero *Aotus*, monocromata (Jacobs 1993).

Até a algum tempo atrás se pensava que o polimorfismo visual só estava presente em Platyrrhini, no entanto, estudos genéticos verificaram esse mesmo padrão polimórfico em algumas espécies diurnas de Strepsirhini (*Propithecus verreauxi* da família Indridae, *Varecia rubra* e *Varecia variegata* da família Lemuridae) (Tan & Li 1999, Jacobs *et al.* 2002, Jacobs & Deegan II 2003b), embora sua tricromacia ainda não tenha sido demonstrada comportamentalmente (SurrIDGE *et al.* 2003). Nas últimas décadas, muitos estudos vêm investigando a visão de cores em calitriquídeos (ver Pessoa *et al.* 2005c), somando um total de 17 espécies estudadas por meio de diferentes metodologias.

MÉTODOS DE ESTUDO DA VISÃO DE CORES

A relevância dos diferentes direcionamentos no estudo sobre visão de cores vem sendo cada vez mais evidente para que se tenha uma noção mais clara do que acontece desde a captação da energia luminosa até a percepção de uma cena ou objeto. Ao longo deste tópico, iremos discutir as principais metodologias utilizadas no estudo da visão de cores. Dividimos os métodos em 4 categorias gerais: Estudos genéticos e eletrofisiológicos; Estudos comportamentais em laboratório e cativeiro; Estudos comportamentais em campo e Técnicas de modelagem visual.

ESTUDOS GENÉTICOS E ELETROFISIOLÓGICOS

A importância destes tipos de estudo é indiscutível na área de visão de cores. Os estudos fisiológicos e genéticos foram fundamentais para a caracterização e compreensão da origem e evolução da visão de cores. Os avanços genéticos, através de técnicas moleculares, auxiliaram a decifrar a distribuição da frequência alélica nos diferentes grupos de primatas (Jacobs *et al.* 1993, Onishi *et al.* 1999, Jacobs & Rowe 2004, SurrIDGE *et al.* 2005a). Por meio da genotipagem, realizada a partir de amostras de DNA extraídas de sangue, tecido ou fezes, tornou-se possível a identificação do fenótipo visual de cada indivíduo (SurrIDGE & Mundy 2002, SurrIDGE *et al.* 2002, SurrIDGE *et al.* 2005a, SurrIDGE *et al.* 2005b). Estudos mais recentes têm investigado o padrão de variação do gene codificador do fotopigmento que capta preferencialmente na faixa verde/vermelho, utilizando informações de mutações e rearranjos para investigar a evolução da visão de cores (Kainz *et al.* 1998, Hiwatashi *et al.* 2010, Neitz & Neitz 2011).

Ademais, a identificação e caracterização da visão de cores de diferentes espécies só foi possível por causa de técnicas como a eletroretinografia (ERG) e a microespectrofotometria. Enquanto a ERG é um procedimento não invasivo, capaz de avaliar a função retiniana, incluindo atividade de cones, em resposta à estimulação luminosa (Jacobs 1996, Safatle *et al.* 2010), a microespectrofotometria envolve a extração da retina para avaliação das características dos pigmentos presentes em cada tipo de fotorreceptor (Brown & Wald 1964). Estas técnicas associadas a testes comportamentais de sensibilidade espectral em *Callithrix jacchus* e *Saguinus fuscicollis*, puderam mostrar a relação existente entre o fenótipo visual desses animais e a sua percepção de cores (Jacobs *et al.* 1987, Tovée *et al.* 1992).

Apesar de precisos e objetivos, estudos fisiológicos e genéticos nem sempre são capazes de inferir com exatidão a percepção de cores de um animal (Jacobs *et al.* 1999), o que torna essencial a realização de testes comportamentais.

ESTUDOS COMPORTAMENTAIS EM LABORATÓRIO OU CATIVEIRO

Estudos em laboratório ou cativeiro normalmente utilizam aparatos experimentais que demandam um grande investimento de tempo em habituação e treinamento dos sujeitos experimentais. Testes comportamentais em laboratório envolvem, em geral, respostas a estímulos manipulados e produzidos por computadores ou equipamentos que podem disparar luzes monocromáticas, de forma a garantir um maior controle dos parâmetros de estimulação (Jacobs *et al.* 1987, Tovée *et al.* 1992, Liebe *et al.* 2009). Por outro lado, estudos em cativeiro permitem a apresentação de estímulos mais complexos e mais similares aos encontrados em condições naturais. Dentre esses se destacam os papéis de Munsell, muito utilizados em experimentos de discriminação de cores em primatas por permitirem um maior controle da cromaticidade dos estímulos (Gomes *et al.* 2002, Pessoa *et al.* 2003, Gomes *et al.* 2005, Pessoa *et al.* 2005a, Pessoa *et al.* 2005b, Araújo *et al.* 2008, Prado *et al.* 2008). Alguns estudos comportamentais, denominados naturalísticos ou seminaturais, tentam recriar em cativeiro o habitat natural do animal (Caine & Mundy 2000, Caine *et al.* 2003, Caine *et al.* 2009), podendo utilizar, até mesmo, medições das colorações de frutos consumidos pelos animais em ambiente natural para a produção de estímulos artificiais (Smith *et al.* 2003a).

ESTUDOS COMPORTAMENTAIS EM CAMPO

Trabalhos comportamentais envolvendo o estudo da visão de cores em campo ainda são escassos, quando comparados ao grande número de estudos já realizados com outras abordagens metodológicas. Isso ocorre, em parte, devido à complexa logística, necessária para se trabalhar em campo. Outros fatores complicadores envolvem a necessidade de se lidar com as inúmeras variáveis que estão presentes no ambiente natural, além do grande investimento de tempo em um longo período de habituação dos animais e coleta de dados. Contudo, quando bem conduzidos e planejados, trabalhos comportamentais em campo podem responder questões cruciais à compreensão das vantagens da visão de cores e permitir o refinamento dos estudos em laboratório e em cativeiro. Esse tipo de estudo, geralmente, envolve a observação e análise do comportamento de indivíduos de vida livre, enfocando diferentes variáveis, como: fenótipo visual, sexo, idade, estado reprodutivo, posição hierárquica e história de vida (Dominy *et al.* 2003, Smith *et al.* 2003b, Smith *et al.* 2005, Surridge *et al.* 2005b, Vogel *et al.* 2006, Melin *et al.* 2007, 2008, 2009, 2010). Apesar da publicação de um crescente número de estudos, ainda se faz necessário um maior investimento nos estudos em campo que enfoquem visão de cores, especialmente em estudos comparativos, pois as reais vantagens ecológicas apresentadas por diferentes fenótipos visuais ainda não são amplamente conhecidas.

TÉCNICAS DE MODELAGEM VISUAL

A modelagem visual vem sendo utilizada como uma forma de se associar as informações adquiridas via estudos fisiológicos, comportamentais e ecológicos. Em geral, essa metodologia se vale de modelos matemáticos que levam em consideração a fisiologia da retina para inferir o efeito que a coloração de um determinado objeto (refletância espectral do objeto), iluminado por um determinado tipo de luz (espectro do iluminante) teria sobre a captação de luz (captação quântica) nas diferentes classes de fotorreceptores do animal em questão (Figura 1).

As captações quânticas resultantes de cada tipo de fotorreceptor podem ser utilizadas de diferentes maneiras em modelos que procuram inferir como um determinado animal enxergaria o mundo que o cerca (Osorio & Vorobyev 1996, Sumner & Mollon 2000b, Endler & Mielke 2005, Hiramatsu *et al.* 2008). Uma forma de se utilizar as informações de captação quântica seria representando-as em espaços cromáticos, como em diagramas de cromaticidade onde os eixos de oponência cromática e de luminância são evidenciados (Dominy & Lucas 2001, Riba-Hernandez *et al.* 2004, Perini *et al.* 2009). Outra forma envolve o cálculo do contraste de cor existente entre um alvo e seu fundo (*background*), através do modelo de distâncias cromáticas (Osorio & Vorobyev 1996, Riba-Hernandez *et al.* 2004, Osorio *et al.* 2004, Araújo *et al.* 2006, Perini *et al.* 2009), expresso em unidades de JND (*just noticeable difference*), uma medida perceptiva que dá uma noção do quanto um sinal cromático poderia ser percebido pelo sistema visual em

questão (Osório *et al.* 2004). Levando-se em consideração a gama de estímulos existentes no ambiente natural, a possibilidade de se mensurar as colorações desejadas, sem a necessidade de se lançar mão da complexa logística dos trabalhos comportamentais de campo, e usar a modelagem visual para inferir como estes estímulos seriam percebidos pelo olho de um determinado animal é fascinante.

ECOLOGIA DA VISÃO DE CORES

A diferença entre primatas do Novo Mundo e do Velho Mundo quanto à visão de cores despertou muito interesse sobre o surgimento dos diferentes fenótipos visuais e o porquê da manutenção deste padrão. A fim de responder essas questões muitos pesquisadores abordaram as origens genéticas e evolutivas da visão de cores (Jacobs *et al.* 1993, Kainz *et al.* 1998, Jacobs & Rowe 2004), propuseram experimentos comportamentais em campo e em cativeiro (Paramei *et al.* 1998, Smith *et al.* 2003a, Pessoa *et al.* 2003, Gomes *et al.* 2005), realizaram estudos eletrofisiológicos (Jacobs *et al.* 1996a, Jacobs *et al.* 1999, Levenson *et al.* 2006, Tovée 2008) e inferiram como os primatas enxergariam os sinais visuais disponíveis no ambiente natural por meio de modelagem visual (Riba-Hernandez *et al.* 2004, Osorio *et al.* 2004, Perini *et al.* 2009).

Além do conhecimento já bem relatado da influência da visão de cores no comportamento de forrageio, Buchanan-Smith (2005) lista uma série de alternativas para explicar a evolução desse sistema visual de cores: comportamento social, escolha de parceiros, dinâmica de grupo e evitação a predação. Relataremos a seguir, alguns destes contextos analisando as diferentes propostas e evidências encontradas até então.

FORRAGEIO

Pela adição de uma terceira curva espectral, a maioria das fêmeas de primatas do Novo Mundo são providas de uma capacidade maior para comparação de cores (Box *et al.* 1999, Caine & Mundy 2000). Uma perspectiva histórica a respeito da evolução do tricromatismo em primatas abrangeria processos adaptativos envolvendo sinais cromáticos na detecção alvos alimentares. Duas hipóteses abordam esse tema, a hipótese da frugivoria e a hipótese da folivoria. De acordo com a primeira hipótese, fêmeas tricromatas teriam vantagens associadas ao forrageio de alvos conspícuos (amarelos, laranjas ou vermelhos) em meio a um fundo verde (ex. folhas maduras) (Mollon, 1989; Osorio & Vorobyev 1996, Sumner & Mollon 2000a, Sumner & Mollon 2000b, Regan *et al.* 2001, Sumner & Mollon 2003, Riba-Hernandez *et al.* 2004, Osorio *et al.* 2004, Perini *et al.* 2009). Caine & Mundy (2000) e Smith *et al.* (2003a) corroboraram estas hipóteses mostrando a vantagem no forrageio para tricromatas da espécie *Callithrix geoffroy* e *Saguinus* spp., repectivamente. A segunda hipótese prevê que tricromatas teriam vantagem na detecção de folhas jovens (geralmente avermelhadas e possuindo níveis proteicos elevados) contra um *background* (ex. folhagem) (Lucas *et al.* 1998, Dominy & Lucas 2001, 2004, Stoner *et al.* 2005). No entanto, apesar de bugios (*Alouatta*) serem tricromatas uniformes e se alimentarem de muitas folhas, o que apoia a teoria da folivoria, um estudo recente com muriquis (*Brachyteles*), que também são folívoros, revelou a presença do polimorfismo visual nesta espécie, enfraquecendo a hipótese da folivoria (Talebi *et al.* 2006).

Em machos e fêmeas dicromatas, a falta de uma terceira curva espectral levaria a uma redução nas habilidades de discriminação de cores, ao passo que haveria uma melhora na detecção de informação espacial fina (Morgan *et al.* 1992). Logo, alimentos camuflados estariam mascarados para indivíduos tricromatas, em função do ruído produzido pela cor, enquanto que para indivíduos dicromatas ocorreria uma facilitação do reconhecimento de frutos ou insetos camuflados através de pistas acromáticas (brilho, textura e forma) (Morgan *et al.* 1992, Regan *et al.* 2001, Caine *et al.* 2003, Saito *et al.* 2005, Saito *et al.* 2006, Melin *et al.* 2007). Estudos comportamentais em laboratório, que apresentaram padrões geométricos camuflados para seres humanos e primatas não-humanos (*Cebus apella*, *Macaca fascicularis* e *Pan troglodytes*) (Saito *et al.* 2005, 2006), seguidos de estudos comportamentais em campo, que observaram o forrageamento de insetos por *Cebus capucinus* (Melin *et al.* 2007) confirmaram essa vantagem dos dicromatas.

ESCOLHA DE PARCEIROS

Outra explicação para a evolução da visão de cores em algumas espécies de primatas seria a coloração sexual evidente, na qual o dimorfismo sexual pode estar claramente associado (Caro 2005, Bradley & Mundy 2008). Mudanças na coloração da pele estão relacionadas com a oxigenação sanguínea, e estudos

mostram que primatas com visão tricromata possuem sensibilidade maior para a detecção dessas variações sutis (Changizi *et al.* 2006). Esse traço poderia contribuir para a seleção de parceiros sexuais, considerando-se que a presença de uma pele vascularizada e exposta sinalizaria honestamente o status social e reprodutivo de um animal (Waite 2003, 2006, Setchell 2005, Setchell & Wickings 2005, Setchell *et al.* 2006, Bergman & Beehner 2008, Bradley & Mundy 2008). Esse sinal foi encontrado em fêmeas de mandril, na qual se constatou uma correlação entre a variação da coloração e o ciclo reprodutivo de fêmeas (Setchell *et al.* 2006). Exemplos da utilização da visão de cores na seleção sexual são frequentemente encontrados em primatas do Velho Mundo (Higham 2009), diferentemente do que se nota em primatas do Novo Mundo, onde muitos grupos não apresentam esse dimorfismo sexual na coloração de forma tão marcante. No entanto, isso não significa que alguns sinais mais sutis não sejam utilizados por espécies polimórficas, como sugerido por Oliveira (2009) para o sagui-comum (*Callithrix jacchus*).

As poucas evidências sugerem que a sinalização sexual pode ter contribuído para a evolução da evolução da visão de cores em primatas, embora ainda não se tenha nenhuma conclusão consistente.

COMPORTAMENTO SOCIAL

Outro fator ecológico relevante ao estudo da ecologia da visão de cores são as interações sociais. Primatas são animais extremamente sociais e o reconhecimento dos indivíduos muitas vezes se torna algo prioritário (Allman 1999). A pele nua melhora a visualização das expressões, acentuando os movimentos musculares e auxiliando o reconhecimento facial (Par 2003). A identificação de co-específicos pode estar associada à discriminação das variações na coloração de regiões nuas (ex. face, traseiro), o que é observado em primatas do Velho Mundo (tricromatas uniformes), fornecendo importantes informações sobre o estado atual do indivíduo (ex. estados emocionais, físicos e sócio-sexuais) (Changizi *et al.* 2006). A variação da posição hierárquica em algumas espécies também parece estar associada a pistas de cor. Machos de mandril (*Mandrillus sphinx*) são dotados de regiões bastante coloridas da face e traseiro, que variam individualmente (Setchell & Dixson 2001). Nessa espécie, machos com status hierárquico superior apresentam coloração mais conspicua acompanhada de níveis elevados de testosterona (Setchell & Wickings 2005). Algo semelhante acontece em machos de babuíno-gelada (*Theropithecus gelada*), cuja maior vermelhidão em determinadas regiões pode estar associada à maturação sexual e comportamentos agressivos (Bergman & Beehner 2008), fornecendo uma pista visual eficiente no reconhecimento de indivíduos com posição hierárquica superior. É evidente que as interações sociais interferem na composição e dinâmica dos grupos de primatas, mas o papel da visão de cores nestas relações ainda não é bem compreendido.

EVITAÇÃO DE PREDACÃO

Visto que estratégias associadas a evitar predadores em potencial são essencialmente importantes na sobrevivência dos indivíduos, investigações a respeito do risco de predação tentam compreender o seu papel como uma pressão seletiva em primatas (Hill & Dunbar 1998). Nessa linha, alguns autores sugeriram que a visão de cores poderia fornecer uma contribuição importante na detecção de predadores (Caine 2002, Sumner & Mollon 2003). Uma vez que pequenos primatas podem estar mais expostos ou mais vulneráveis a predadores (Isbell 1994), foi estudado em saguis-do-cerrado (*Callithrix penicillata*), quais seriam as vantagens de dicromatas e tricromatas frente à detecção de predadores (Ajuz 2009). O estudo de Ajuz (2009) mostrou evidências de uma melhor eficiência de fenótipos tricromatas em detectar potenciais predadores quando comparados aos dicromatas. Isto levanta mais discussões sobre quais variáveis ecológicas teriam moldado a visão de cores dos grupos atuais. Considerando este tema pouco abordado, mais estudos sobre a influência da visão de cores na predação se faz necessário.

EVOLUÇÃO E MANUTENÇÃO DA VISÃO DE CORES

Ao longo da evolução dos mamíferos, um possível ancestral tetracromata perdeu dois pigmentos, tornando-se dicromata, condição encontrada na maioria das ordens (Bowmaker 1998, Kelber *et al.* 2003). Uma hipótese para o surgimento da tricromacia está associada à duplicação de um gene ancestral responsável por comprimentos de onda mais longos em primatas do Velho Mundo, inserindo duas formas alélicas do gene do pigmento visual em um mesmo cromossomo X. Por outro lado, em primatas do Novo Mundo, o gene do pigmento sofreu mutações, conferindo as variações alélicas (Jacobs & Nathans 2009). É possível

também que o gene num ancestral comum dos primatas do Novo e Velho Mundo, tenha sofrido sucessivas mutações, gerando três alelos do pigmento de ondas mais longas, o que persiste até hoje nos primatas do Novo Mundo. Enquanto que no Velho Mundo, um erro na recombinação gênica, fez com que os dois alelos fossem colocados juntos no mesmo cromossomo X. Provavelmente o gene polimórfico estava presente antes da separação de primatas do Velho e Novo Mundo (SurrIDGE *et al.* 2003). Evidências genéticas também apontam que a tricromacia uniforme em bugios (*Alouatta*) evoluiu recentemente e independentemente do evento em primatas do Velho Mundo (Hunt *et al.* 1998, Dulai *et al.* 1999).

Outra peça deste quebra-cabeça envolve o porquê o polimorfismo visual se mantém por pelo menos 14 milhões de anos (SurrIDGE & Mundy 2002) em primatas do Novo Mundo visto que um determinado fenótipo é mais vantajoso que o outro. Se existe um fenótipo mais vantajoso, por que simplesmente ele não aumenta de frequência na população e extingue o menos vantajoso? Algumas hipóteses, nem sempre mutuamente excludentes, foram propostas na tentativa de se explicar os questionamentos em torno da manutenção do polimorfismo visual (Melin *et al.* 2008).

A primeira hipótese sugere a existência da vantagem do heterozigoto, ou seja, fêmeas tricromatas apresentariam melhor visão de cores, quando comparadas a indivíduos dicromatas, conferindo uma capacidade maior em detectar folhas jovens ou frutos maduros contra a folhagem verde (Mollon 1989, Lucas *et al.* 1998, Osorio & Vorobyev 1996, Sumner & Mollon 2000a, Caine & Mundy 2000, Dominy & Lucas 2001, Párraga *et al.* 2002, Smith *et al.* 2003a, Riba-Hernandez *et al.* 2004, Perini *et al.* 2009). Segundo essa hipótese, tricromatas também se beneficiariam na escolha de parceiros sexuais e identificação de co-específicos, por identificarem melhor variações de tons de pele e pelagem (Caro 2005, Changizi *et al.* 2006, Bradley & Mundy 2008), além de detectarem predadores (Caine 2002, Sumner & Mollon 2003).

Considerando as vantagens diferenciais de tricromatas e dicromatas, uma outra hipótese propõe que, na verdade, a estabilidade dos alelos polimórficos se dá por seleção balanceadora, agindo sobre diferentes fenótipos visuais (Boissinot *et al.* 1998, Cropp *et al.* 2002, SurrIDGE & Mundy 2002, SurrIDGE *et al.* 2003, Osório *et al.* 2004, Hiwatashi *et al.* 2010). De acordo com este modelo alguns alelos sofrem pressões seletivas passando a ter vantagens sobre os outros (Clarke & Partridge 1988, Osório *et al.* 2004). Caso pequenas diferenças na ecologia de uma espécie (ex. disponibilidade de recursos) possam modificar essas vantagens seletivas, haveria uma flutuação das frequências alélicas com manutenção do polimorfismo visual em primatas do Novo Mundo (SurrIDGE *et al.* 2005a, Melin *et al.* 2008). Alguns estudos em cativeiro (Morgan *et al.* 1992, Caine *et al.* 2003, Saito *et al.* 2005, Saito *et al.* 2006, Leonhardt *et al.* 2008) e em campo (Melin *et al.* 2007) dão suporte a essa hipótese, mostrando que dicromatas também podem apresentar vantagens seletivas.

Segundo uma terceira hipótese, denominada de hipótese do mútuo benefício de associação, a diversidade fenotípica cobriria uma gama de competências de dicromatas e tricromatas. A presença de um maior número de fenótipos visuais em um grupo traria uma maior aptidão individual para todos os seus integrantes, uma vez que os recursos explorados seriam mais variados. Por exemplo, um animal A pode observar um outro B e explorar o recurso de B, sem que B queira. Isso é válido para fontes de recursos abundantes e aglomeradas, que permitem o consumo por uma grande quantidade de animais (Melin *et al.* 2008). Na verdade, calitriquídeos vivem em grupos familiares (Sussman & Kinzey 1984) e forrageiam em grupo (Menzel & Juno 1985). Portanto, se existem vantagens complementares entre dicromatas e tricromatas, um forrageio cooperativo também poderia ser responsável pela manutenção, por seleção de parentesco, do polimorfismo visual encontrado nos primatas do Novo Mundo (ver Tovée *et al.* 1992).

Por fim, de acordo com a hipótese da ocupação de diferentes nichos (Mollon *et al.* 1984), a manutenção do polimorfismo visual refletiria na existência de vantagens diferenciadas para os diferentes fenótipos visuais. O forrageio em estratos diferentes reduziria a competição de indivíduos da mesma espécie conferindo vantagem individual para cada fenótipo que carrega sua própria potencialidade para um determinado tipo de nicho (Melin *et al.* 2008).

Apesar das evidências apresentadas, nenhuma das hipóteses mencionadas consegue explicar definitivamente a manutenção do polimorfismo visual. Muitas questões ainda não estão suficientemente claras, e ainda há muito a ser investigado.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Sinais visuais se mostram fontes de informações essenciais nos hábitos alimentares e nas relações intra e interespecíficas dentro dos grupos de primatas. O processamento visual é bastante complexo e

envolve uma série de estruturas que vão desde a captação luminosa ao córtex visual para gerar e percepção de uma cena ou objeto. O sinal visual direcionado ao córtex assume o paralelismo funcional e as informações de cor e forma são decodificadas ao longo das vias visuais, podendo haver competição desses sinais ao longo desse processamento. A visão de cores em primatas do Velho Mundo é uniformemente tricromata, diferente de primatas do Novo Mundo que apresentam polimorfismo visual. Vários estudos através de diferentes metodologias já foram realizados comprovando essa condição. A consequência foi o direcionamento para outros estudos que tentam explicar a origem da visão de cores, e de hipóteses a respeito da manutenção desse polimorfismo. As principais são: vantagem do heterozigoto; seleção balanceadora; mútuo benefício de associação e exploração de nichos diferentes. Apesar dos esforços, nenhuma hipótese é aceita de forma absoluta. Mais estudos comparativos precisam ser realizados ao ponto de complementar os trabalhos já realizados, incentivando o surgimento de novas teorias envolvendo um maior número de vertentes possíveis (genéticas, fisiológicas, ecológicas e comportamentais), bem como apoiando as já difundidas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AJUZ, R.C.A. 2009. Implicações da visão de cores do *Callithrix penicillata* na detecção de potenciais predadores. 2009. *Dissertação de Mestrado*. Universidade de Brasília. Brasília, DF, Brasil. 17p.
- ALLMAN, J.M. 1999. *Evolving Brains*. New York, Scientific American Library.
- ARAÚJO, J.A.C.; DIDONET, J.J.; ARAÚJO, C.S.; SALETTI, P.G.; BORGES, T.J.R.; PESSOA, V.F. 2008. Color vision in the Black howler monkey (*Alouatta caraya*). *Visual Neuroscience*, 25: 243-248.
- ARAÚJO, M.F.P.; LIMA, E.M.; PESSOA, V.F. 2006. Modeling Dichromatic and Trichromatic Sensitivity to the Color Properties of Fruits Eaten by Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*) *American Journal of Primatology*, 68: 1-9.
- ARRESE, C.A.; HART, N.S.; THOMAS, N.; BEAZLEY, L.D.; SHAND, J. 2002. Trichromacy in Australian Marsupials. *Current Biology*, 12: 657-660.
- ARRESE, C.A.; ODDY, A.Y.; RUNHAM, P.B.; HART, N.S.; SHAND, J.; HUNT, D.M.; BEAZLEY, L.D. 2005. Cone topography and spectral sensitivity in two potentially trichromatic marsupials, the Quokka (*Setonix brachyurus*) and Quenda (*Isoodon obesulus*). *Proceedings of Biological Sciences*, 22: 791-796.
- AXEL, R. 1995. The Molecular Logic of Smell. *Scientific American*. Pp. 154-159.
- BERGMAN, T.J.; BEEHNER, J.C. 2008. A simple method for measuring colour in wild animals: validation and use on chest patch colour in geladas (*Theropithecus gelada*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 94: 231-240.
- BEZERRA, B.M.; SOUTO, A. 2008. Structure and usage of the vocal repertoire of *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology*, 29:671-701.
- BOINSKI, S. 1992. Olfactory communications among Costa Rican squirrel monkeys: a field study. *Folia Primatologica*, 59: 127-136.
- BOISSINOT, S.; TAN, Y.; SHYUE, S-K.; SCHNEIDER, H.; SAMPAIO, I.; NEISWANGER, K.; HEWETT-EMMETT, D.; LI, W.H. 1998. Origins and antiquity of X-linked triallelic color vision systems in New World monkeys. *Proceedings of the National Academy Sciences*. USA, 95: 13749-13754.
- BOURNE, G.; BREDEN, F.; ALLEN, T. 2003. Females prefer carotenoid colored males as mates in the pentamorphic live bearing fish, *Poecilia parae*. *Naturwissenschaften*, 90: 402-405.
- BOWMAKER, J.K. 1998. Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye*, 12: 541-547.
- BOWMAKER, J.K.; MOLLON, J.D.; JACOBS, G.H. 1983. Microspectrophotometric measurements of Old and New world species of monkeys. In Mollon JD, Sharpe LT (Eds.), *Colour Vision-Physiology and Psychophysics*. London: Academic Press. Pp. 56-68.
- BOX, H.O.; YAMAMOTO, M.E.; LOPES, E.A. 1999. Gender differences in marmosets and tamarins: responses to food tasks. *International Journal of Comparative Psychology*, 12: 1-12.

- BRADLEY, B.J.; MUNDY, N.I. 2008. The Primate Palette: The Evolution of Primate Coloration. *Evolutionary Anthropology*, 17: 97-111.
- BROWN, P.K.; WALD, G. 1964. Visual pigments in single rods and cones of the human retina. *Science*, 144: 45-52
- BUCHANAN-SMITH, H.M. 2005. Recent advances in color vision research. *American Journal of Primatology*, 67: 393-398.
- CAINE, N.; OSORIO, D.; MUNDY, N.I. 2009. A foraging advantage for dichromatic marmosets *Callithrix geoffroyi* at low light intensity. *Biology Letters*, 6: 36-38.
- CAINE, N.G.; MUNDY, N.I. 2000. Demonstration of a Foraging Advantage for Trichromatic Marmosets (*Callithrix geoffroyi*) Dependent on Food Color. *Proceedings of the Royal Society of London*, 267: 439-444.
- CAINE, N.G.; SURRIDGE, A.K.; MUNDY, N.J. 2003. Dichromatic and trichromatic *Callithrix geoffroyi* differ in relative foraging ability for red-green color camouflaged and non-camouflaged food. *International Journal of Primatology*, 24: 1163-1175.
- CARO, T. 2005. The adaptive significance of coloration in mammals. *BioScience*, 55: 125-136.
- CASAGRANDE, V.A.; 1994. A third parallel visual pathway to primate area V1. *Trends Neuroscience*, 17: 305-310.
- CASAGRANDE, V.A.; NORTON, T.T. 1991. The lateral geniculate nucleus: A review of its physiology and function. In *The Neural Basis of Visual Function*, ed. Leventhal AG. Vision and Visual Dysfunction, series ed. Cronley-Dillion JR. London, England: Mac-Millan Press. 4: 41-84.
- CASAGRANDE, V.A.; ROYAL, D. 2003. Parallel visual pathways in a dynamic system. In *Primate Vision*: Kaas JH, Collins, CE eds. Boca Raton FL: CRC Press. Pp. 1-28.
- CASAGRANDE, V.A.; XU, X. 2004. Parallel visual pathways: a comparative perspective. In *The Visual Neurosciences*. Chalupa L, Werner, JS eds. Cambridge, MA: MIT Press. Pp. 494-506.
- CHANGIZI, M.A.; ZHANG, Q.; SHIMOJO, S. 2006. Bare skin, blood and the evolution of primate colour vision. *Biology letters*, 2: 217-221.
- CLARKE, B.C.; PARTRIDGE, L. (eds). 1988. Frequency-dependent selection. London : The Royal Society.
- COOPER, V.; HOSEY, G. 2003. Sexual dichromatism and female preference in *Eulemur fulvus* subspecies. *International Journal of Primatology*, 24: 1177-1188.
- CROPP, S.; BOINSKI, S.; LI, W.H. 2002. Allelic variation in the squirrel monkey X-linked color vision gene: biogeographical and behavioral correlates. *Journal of Molecular Evolution*, 54: 734-745.
- DACEY, D.M. 1999. "Primate Retina: Cell Types, Circuits and Color Opponency". *Progress in Retinal and Eye Research*, 18(6): 737-763.
- DACEY, D.M. 2000. Parallel pathways for spectral coding in primate retina. *Annual Review of Neuroscience*, 23: 743-775.
- DACEY, D.M. 2004. Origins of perception: retinal ganglion cell diversity and the creation of parallel visual pathways. In *The Cognitive Neurosciences*, ed. Gazzaniga MS. MIT Press, Cambridge MA. USA. Pp. 281-301.
- DAGNELIE, G. (ed.). 2011. Visual Prosthetics: Physiology, Bioengineering, Rehabilitation. *Springer*, 453p.
- DERRINGTON, A.M.; KRAUSKOPF, J.; LENNIE, P. 1984. Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *Journal of Physiology*, 357: 241-265.
- DITTUS, W.P.J. 1984. Toque macaque food calls: semantic communication concerning food distribution in the environment. *Animal Behaviour*, 32: 470-477.
- DOMINY, N.J. 2004. Fruits, Fingers, and Fermentation: The Sensory Cues Available to Foraging Primates. *Integrative and comparative biology*, 44: 295-303.

- DOMINY, N.J.; LUCAS, P.W. 2001. Ecological Importance of Trichromatic Vision in Primates. *Nature*, 410: 363-366.
- DOMINY, N.J.; LUCAS, P.W.; OSÓRIO, D.; YAMASHITA, N. 2001. The sensory ecology of Primate Food Perception. *Evolutionary Anthropology*, 10: 171-186.
- DOMINY, N.J.; SVENNING, J.C.; LI, W.H. 2003. Historical contingency in the evolution of primate color vision. *Journal of Human Evolution*, 44: 25-45.
- DULAI, K.S.; VON DORNUM, M.; MOLLON, J.D.; HUNT, D.M. 1999. The evolution of trichromatic colour vision by opsin gene duplication in NewWorld and OldWorld primates. *Genome Research*, 9: 629-638.
- EGNOR, R.; MILLER, C.; HAUSER, M.D. 2004. Nonhuman Primate Communication. In *Encyclopedia of Language & Linguistics*-Second Edition.
- ENDLER, J.A. 1984. Progressive background matching in moths, and a quantitative measure of crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 22: 187-231.
- ENDLER, J.A.; MIELKE, P.W.J. 2005. Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86: 405-431.
- EVANS, M.; MORRIS, K. 1996. The importance of carotenoids in signaling during aggressive interactions between male firemouth cichlids (*Cichlasoma meeki*). *Behavioral Ecology*, 7: 1-6.
- FELLEMAN, D.J.; VAN ESSEN, D.C. 1991. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 1: 1-47.
- FLEAGE, J. 1999. Primate adaptation and evolution. San Diego, Academic Press. 596p.
- GEGENFURTNER, K.R.; KIPER, D.C. 2003. Color Vision. *Annual Review of Neuroscience*, 26: 181-206.
- GERALD, M.S. 2001. Primate colour predicts social status and aggressive outcome. *Animal Behaviour*, 61: 559-566.
- GOMES, U.R.; PESSOA, D.M.A.; SUGANUMA, E.; TOMAZ, C.; PESSOA, V.F. 2005. Influence of stimuli size on color discrimination in capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 67: 437-446.
- GOMES, U.R.; PESSOA, D.M.A.; TOMAZ, C.; PESSOA, V.F. 2002. Color vision perception in the capuchin monkey *Cebus apella*: a re-evaluation of procedures using Munsell papers. *Behavioral Brain Research*, 129: 153-157.
- GRAMMER, K.; FINK, B.; NEAVE, N. 2005. "Human pheromones and sexual attraction." *European Journal of Obstetrics & Gynecology and Reproductive Biology*, 118: 135-42.
- HARRISON, K.E.; BYRNE, R.W. 2000. Hand preferences in unimanual and bimanual feeding by wild vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Journal of Comparative Psychology*, 114: 13-21.
- HAUSER, M.D.; TEIXIDOR, P.; FIELD, L.; FLAHERTY, R. 1993. Food-elicited calls in chimpanzees: effects of food quantity and divisibility. *Animal Behaviour*, 45: 817-819.
- HIGHAM, J.P. 2009. Primate coloration: an introduction to the special issue. *International Journal of Primatology*, 30: 749-751.
- HIRAMATSU, C.; MELIN, A.D.; AURELI, F.; SCHAFFNER, C.M.; VOROBYEV, M.; MATSUMOTO, Y.; KAWAMURA, S. 2008. Importance of Achromatic Contrast in Short-Range Fruit Foraging of Primates. *PLoS One*, 3: 1-12.
- HIWATASHI, T.; OKABE, Y.; TSUTSUI, T.; HIRAMATSU, C.; MELIN, A.D.; OOTA, H.; SCHAFFNER, C.M.; AURELI, F.; FEDIGAN, L.M.; INNAN, H.; KAWAMURA, S. 2010. An explicit signature of balancing selection for color-vision variation in New World monkeys. *Molecular Biology and Evolution*, 27: 453-464.
- HUNT, D.M.; DULAI, K.S.; COWING, J.A.; JULLIOT, C.; MOLLON, J.D.; BOWMAKER, J.K.; LI, W.H.; HEWETT-EMMETT, D. 1998. Molecular evolution of trichromacy in primates. *Vision Research*, 38: 3299-3306.

- ISBELL, L.A. 1994. Predation on primates: Ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology*, 3: 61-71.
- JACOBS, G.H. 1981. Comparative color vision. New York: Academic.
- JACOBS, G.H. 1990. Discrimination of luminance and chromaticity differences by dichromatic and trichromatic monkeys. *Vision Research*, 30: 387-397.
- JACOBS, G.H. 1993. The Distribution and Nature of Color Vision Among the Mammals. *Biological Reviews*, 68: 413-471.
- JACOBS, G.H. 1995. Variations in primate colour vision: mechanisms and utility. *Evolutionary Anthropology*, 3: 196-205.
- JACOBS, G.H. 2002. Progress Toward Understanding the Evolution of Primate color vision. *Evolutionary Anthropology*, 1: 132-135.
- JACOBS, G.H. 2007. New World monkeys and color. *International Journal of Primatology*, 28: 729-759.
- JACOBS, G.H. 2008. Primate color vision: A comparative perspective. *Visual Neuroscience*, 25: 619-633.
- JACOBS, G.H.; DEEGAN II, J.F. 2001. Photopigments and colour vision in New World monkeys from the family Atelidae. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 695-702.
- JACOBS, G.H.; DEEGAN II, J.F. 2003a. Cone pigment variations in four genera of New World monkeys. *Vision Research*, 43: 227-236.
- JACOBS, G.H.; DEEGAN II, J.F. 2003b. Photopigment polymorphism in prosimians and the origins of primate trichromacy. In: Mollon JD, Pokorny J, Knoblauch K, editors. Normal and defective colour vision. Oxford: Oxford University Press. Pp 14-20.
- JACOBS, G.H.; DEEGAN II, J.F. 2005. Polymorphic monkeys with more than three M/L cone types. *Journal of the Optical Society of America A*, 22: 2072-2080.
- JACOBS, G.H.; DEEGAN, J.F.; TAN, Y.; LI, W.H. 2002. Opsin gene and photopigment polymorphism in a prosimian primate. *Vision Research*, 42: 11-18.
- JACOBS, G.H.; FENWICK, J.C.; CALDERONE, J.B.; DEEB, S.S. 1999. Human cone pigment expressed in transgenic mice yields altered vision. *Journal Neuroscience*, 19: 3258-3265.
- JACOBS, G.H.; NATHANS, J. 2009. The Evolution of Primate Color Vision. *Scientific American*, 300: 56-63.
- JACOBS, G.H.; NEITZ, J.; CROGNALE, M. 1987. Color vision polymorphism and its photopigment basis in a callitrichid monkey (*Saguinus fuscicollis*). *Vision Research*, 27: 2089-2100.
- JACOBS, G.H.; NEITZ, J.; KROGH, K. 1996a. Electroretinogram Flicker Photometry and Its Applications. *Journal of The Optical Society of America A*. 13: 641-648.
- JACOBS, G.H.; NEITZ, J.; NEITZ, M. 1993. Genetic basis of polymorphism in the color vision of platyrrhine monkeys. *Vision Research*, 33: 269-274.
- JACOBS, G.H.; NEITZ, M.; DEEGAN, J.F.; NEITZ, J. 1996b. Trichromatic Colour Vision in New World Monkeys. *Nature*, 382: 156-158.
- JACOBS, G.H.; ROWE, M.P. 2004. Evolution of vertebrate colour vision. *Clinical and Experimental Optometry*, 87: 206-216.
- KAINZ, P.M.; NEITZ, J.; NEITZ, M. 1998. Recent evolution of uniform trichromacy in a New World monkey. *Vision Research*, 38: 3315-3320.
- KELBER, A.; VOROBYEV, M.; OSORIO, D. 2003. Animal Colour Vision - Behavioral Tests and Physiological Concepts. *Biological Reviews*, 78: 81-118.
- LEONHARDT, S.D.; TUNG, J.; CAMDEN, J.B.; LEAL, M.; DREAA, C.M. 2008. Seeing red: behavioral evidence of trichromatic color vision in strepsirrhine primates. *Behavioral Ecology*, 20(1): 1-12.

- LEVENSON, D.H.; PONGANIS, P.J.; CROGNALE, M.A.; DEEGAN, J.F.; DIZON, A.; JACOBS, G.H. 2006. Visual pigments of marine carnivores: Pinnipeds, polar bear, and sea otter. *Journal of Comparative Physiology A*, 192: 833-843.
- LEVENTHAL, A.G.; RODIECK, R.W.; DREHER, B. 1981. Retinal ganglion cell classes in the old world monkey: morphology and central projections. *Science*, 213: 1139-1142.
- LIEBE, S.; FISCHER, E.; LOGOTHETIS, N.K.; RAINER, G. 2009. Color and shape interactions in the recognition of natural scenes by human and monkey observers. *Journal of vision*, 9: 1-16.
- LIVINGSTONE, M.; HUBEL, D.H. 1988. Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240: 740-749.
- LIVINGSTONE, M.S.; HUBEL, D.H. 1987. Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal Neuroscience*, 7: 3416-3468.
- LUCAS, P.W.; DARVELL, B.W.; LEE, P.K.D.; YUEN, T.D.B.; CHOONG, M.F. 1998. Colour cues for leaf food selection by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) with a new suggestion for the evolution of trichromatic color vision. *Folia Primatologica*, 69: 139-152.
- MACKINNON, J. 1974. The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). *Animal Behaviour*, 22: 3-74.
- MASLAND, R.H. 1996. Processing and encoding of visual information in the retina. *Current Opinion in Neurobiology*, 6: 467-474.
- MATSUMOTO-ODA, A.; ODA, R.; HAYASHI, Y.; MURAKAMI, H.; MAEDA, N.; KUMAZAKI, K.; SHIMIZU, K.; MATSUZAWA, T. 2003. Vaginal Fatty Acids Produced by Chimpanzees during Menstrual Cycles. *Folia Primatologica*, 74: 75-79.
- MELIN, A.D.; FEDIGAN, L.M.; HIRAMATSU, C.; HIWATASHI, T.; PARR, N.; KAWAMURA, S. 2009. Fig foraging by dichromatic and trichromatic *Cebus capucinus* in a tropical dry forest. *International Journal of Primatology*, 30: 753-775.
- MELIN, A.D.; FEDIGAN, L.M.; HIRAMATSU, C.; KAWAMURA, S. 2008. Polymorphic color vision in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*): Is there foraging niche divergence among phenotypes? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 659-670.
- MELIN, A.D.; FEDIGAN, L.M.; HIRAMATSU, C.; SENDALL, C.L.; KAWAMURA, S. 2007. Effects of colour vision phenotype on insect capture by a free-ranging population of white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, 73: 205-214.
- MELIN, A.D.; FEDIGAN, L.M.; YOUNG, H.C.; KAWAMURA, S. 2010. Can color vision variation explain sex differences in invertebrate foraging by capuchin monkeys? *Current Zoology*, 56: 300-312.
- MENZEL, E.W.; JUNO, C. 1985. Social foraging of marmoset monkeys and the question of intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 208: 145-158.
- MILTON, K. 2000. Quo vadis? tactics of food search and group movement in primates and other animals. In: Boinski S, Garber PA, editors. On the move: how and why animals travel in groups. Chicago: University of Chicago Press. Pp 375-417.
- MOLLON, J.D. 1989. "Tho'she kneel'd in that place where they grew..."The uses and origins of primate colour vision. *Journal of Experimental Biology*, 146: 21-38.
- MOLLON, J.D. 1999. Color vision: opsins and options. Proceedings of the National Academy Sciences, USA. 96: 4743-4745.
- MOLLON, J.D.; BOWMAKER, J.K.; JACOBS, G.H. 1984. Variations of color vision in a New World primate can be explained by polymorphism of retinal photopigments. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 222: 373-399.
- MORGAN, M.J.; ADAM, A.; MOLLON, J.D. 1992. Dichromats detect colour-camouflaged objects that are not detected by trichromats. *Proceedings of the Royal Society London B*, 248: 291-295.

- NASSI, J.J.; CALLAWAY, E.M. 2009. Parallel processing strategies of the primate visual system. *Nature Reviews Neuroscience*, 10: 360-372.
- NEITZ, J.; NEITZ, M. 2011. The genetics of normal and defective color vision. *Vision Research*, 51: 633-651.
- NORTON, T.T.; CASAGRANDE, V.A. 1982. Laminar organization of receptive-field properties in lateral geniculate nucleus of bush baby (*Galago crassicaudatus*). *Journal of Neurophysiology*, 47: 715-741.
- OHMAN, A.; FLYKT, A.; ESTEVES, F. 2001. Emotion drives attention: detecting the snake in the grass. *Journal of Experimental Psychology: General*, 130: 466-78.
- OLIVEIRA, D.G.R. 2009. Papel de Sinais Cromáticos na Identificação de Parceiros Sexuais em Saguí Comum (*Callithrix jacchus*). *Dissertação de mestrado*. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal, RN, Brasil. 118p.
- ONISHI, A.; KOIKE, S.; IDA M.; IMAI, H.; SCHICHIDA, Y.; TAKENAKA, O.; HANAZAWA, A.; KONATSU, H.; MIKAMI, A.; GOTO, S.; SURYOBROTO, B.; KITAHARA, K.; YAMAMORI, T. 1999. Dichromatism in macaque monkeys. *Nature*, 402: 139-140.
- ORBAN, G.A. 2008. Higher order visual processing in macaque extrastriate cortex. *Physiological Reviews*, 88: 59-89.
- OSORIO, D.; SMITH, A.C.; VOROBYEV, M.; BUCHANAN-SMITH, H.M. 2004. Detection of fruit and the selection of primate visual pigments for color vision. *American Naturalist*, 164: 696-708.
- OSORIO, D.; VOROBYEV, M. 1996. Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 593-599.
- PARAMEI, G.V.; BIMLER, D.L.; CAVONIUS, C.R. 1998. Effect of luminance on color perception of protanopes. *Vision Research*, 38: 3397-3401.
- PARR L. 2003. The discrimination of faces and their emotional contents by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Annals of the New York Academy Sciences*, 1000: 56-78.
- PÁRRAGA, C.A.; TROSCIANKO, T.; TOLHURST, D.L. 2002. Spatiochromatic properties of natural images and human vision. *Current Biology*, 12: 483-487.
- PERINI, E.S.; PESSOA, V.F.; PESSOA, D.M.A. 2009. Detection of Fruit by the Cerrado's Marmoset (*Callithrix penicillata*): Modeling Color Signals for Different Background Scenarios and Ambient Light Intensities. *Journal of experimental Zoology*, 311A: 289-302.
- PERRY, V.H.; OEHLER, R.; COWEY, A. 1984. Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *Neuroscience*, 12: 1101-1123.
- PESSOA, D.M.A.; ARAÚJO, M.F.P.; TOMAZ, C.; PESSOA, V.F. 2003. Color discrimination learning in black-handed tamarin (*Saguinus midas niger*). *Primates*, 44: 413-418.
- PESSOA, D.M.A.; CUNHA, J.F.; TOMAZ, C.; PESSOA, V.F. 2005a. Colour discrimination in the black-tufted-ear marmoset (*Callithrix penicillata*): ecological implications. *Folia Primatologica*, 76: 125-134.
- PESSOA, D.M.A.; PERINI, E.S.; CARVALHO, L.S.; TOMAZ, C.; PESSOA, V.F. 2005b. Color vision in *Leontopithecus chrysomelas*: a behavioral study. *International Journal of Primatology*, 26: 147-158.
- PESSOA, D.M.A.; TOMAZ, C.; PESSOA, V.F. 2005c. Color vision in marmosets and tamarins: behavioral evidence. *American Journal of Primatology*, 67: 487-495.
- PRADO, C.C.; PESSOA, D.M.A.; SOUSA, F.L.L.; PESSOA, V.F. 2008. Behavioural evidence of sex-linked colour vision polymorphism in the squirrel monkey *Saimiri ustus*. *Folia Primatologica (Basel)*, 79: 172-184.
- PROTAS, M.E.; PATEL, N.H. 2008. Evolution of coloration patterns. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 24: 425-446.

- REGAN, B.C.; JULLIOT, C.; SIMMEN, B.; VIÉNOT, F.; CHARLES-DOMINIQUE, P.; MOLLON, J.D. 2001. Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 356: 229-283.
- RIBA-HERDANDEZ, P.; STONER, K.E.; OSORIO, D. 2004. Effect of polymorphic colour vision for fruit detection in the spider monkey *Ateles geoffroyi*, and its implications for the maintenance of polymorphic colour vision in platyrrhine monkeys. *Journal of Experimental Biology*, 207: 2465-2470.
- ROBBINS, M.M.; HOHMANN, G. 2006. Primate Feeding Ecology: An Integrative Approach. In: Feeding Ecology of Apes and other Primates. Hohmann G, Robbins MM, Boesch C. (eds). Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 1-13.
- RODIECK, R.W. 1988. The primate retina. In Comparative Primate Biology. (ed. Steklis HD) Liss, A.R. New York. *Neurosciences*, 4: 203-278.
- RODIECK, R.W.; BINMOELLER, K.F.; DINEEN, J. 1985. Parasol and midget ganglion cells of the human retina. *Journal of Comparative Neurology*, 233: 115-32.
- SAFATLE, A.M.V.; HVENEGAARD, A.P.; KAHVEGIAN, M.; MARTINS, T.L.; SHIMAMURA, G.M.; FANTONI, D.T.; BARROS, P.S.M. 2010. Padronização do eletrorretinograma de campo total em cães. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 30(9): 763-769.
- SAITO, A.; MIKAMI, A.; HOSOKAWA, T.; HASEGAWA, T. 2006. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in humans. *Perceptual and Motor Skills*, 102: 3-12.
- SAITO, A.; MIKAMI, A.; KAWAMURA, S.; UENO, Y.; HIRAMATSU, C.; WIDAYATI, K.A.; SURYBROTO, B.; TERAMOTO, M.; MORI, Y.; NAGANO, K.; FUJITA, K.; KUROSHIMA, H.; HASEGAWA, T. 2005. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in non-human primates. *American Journal of Primatology*, 67: 425-436.
- SETCHELL, J.M.; 2005. Do female mandrills prefer brightly colored males? *International Journal of Primatology*, 26: 715-735.
- SETCHELL, J.M.; DIXSON, A.F. 2001. Arrested development of secondary sexual adornments in subordinate adult male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *American journal of physical anthropology*, 115: 245-252.
- SETCHELL, J.M.; WICKINGS, E.J. 2005. Dominance status signals and coloration in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Ethology*, 111: 25-50.
- SETCHELL, J.M.; WICKINGS, E.J.; KNAPP, L.A. 2006. Signal content of red facial coloration in female mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Proceedings of the Royal Society B*. 273: 2395-2400.
- SMITH, A.C.; BUCHANAN-SMITH, H.M.; SURRIDGE, A.K.; MUNDY, N.I. 2005. Factors affecting group spread within wild mixed-species troops of saddleback and mustached tamarins. *International Journal of Primatology*, 26: 337-355.
- SMITH, A.C.; BUCHANAN-SMITH, H.M.; SURRIDGE, A.K.; OSORIO, D.; MUNDY, N.I. 2003a. The effect of color vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus* spp.). *Journal of Experimental Biology*, 206: 3159-3165.
- SMITH, A.C.; BUCHANAN-SMITH, H.M.; SURRIDGE, A.K.; OSORIO, D.; MUNDY, N.I. 2003b. Leaders of Progressions in Wild Mixed-Species Troops of Saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and Mustached Tamarins (*S. mystax*), With Emphasis on Color Vision and Sex. *American Journal of Primatology*, 61: 145-157.
- SNOWDON, C.T. 2007. Comunicação. Comportamento Animal. In Maria Emília Yamamoto Gilson Luiz Volpato editores. Edufrn. Editora da UFRN. Pp. 115-140.
- STERLING, P. 1990. Retina. In The Synaptic Organization of the Brain (ed. Shepherd GM) Oxford University Press. New York. Pp. 170-213.

- STONER, K.E.; RIBA-HERNÁNDEZ, P.; LUCAS, P.W. 2005. Comparative Use of Color Vision for Frugivory by Sympatric Species of Platyrrhines. *American Journal of Primatology*, 67: 399-409.
- SUMNER, P.; MOLLON, J.D. 2000a. Catarrhine photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. *The Journal of Experimental Biology*, 203: 1963-1986.
- SUMNER, P.; MOLLON, J.D. 2000b. Chromaticity as a sign of ripeness in fruits taken by primates. *Journal of Experimental Biology*, 203: 1987-2000.
- SUMNER, P.; MOLLON, J.D. 2003. Colors of primate pelage and skin: objective assessment of conspicuousness. *American Journal of Primatology*, 59: 67-91.
- SURRIDGE, A.K.; MUNDY, N.J. 2002. Trans-specific evolution of opsin alleles and the maintenance of trichromatic colour vision in Callitrichine primates. *Molecular Ecology*, 11: 2157-2169.
- SURRIDGE, A.K.; OSORIO, D.; MUNDY, N.I. 2003. Evolution and selection of trichromatic vision on primates. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(4): 198-205.
- SURRIDGE, A.K.; SMITH, A.C.; BUCHANAN-SMITH, H.M.; MUNDY, N.I. 2002. Single-copy nuclear DNA sequences obtained from noninvasively collected primate feces. *American Journal of Primatology*, 56: 185-190.
- SURRIDGE, A.K.; SUÁREZ, S.S.; BUCHANAN-SMITH, H.M.; MUNDY, N.I. 2005b. Non-random association of opsin alleles in wild groups of red-bellied tamarins (*Saguinus labiatus*) and maintenance of the colour vision polymorphism. *Biology Letters*, 1: 465-468.
- SURRIDGE, A.K.; SUÁREZ, S.S.; BUCHANAN-SMITH, H.M.; SMITH, A.C.; MUNDY, N.I. 2005a. Color Vision Pigment Frequencies in Wild Tamarins (*Saguinus spp.*) *American Journal of Primatology*, 67: 463-470.
- SUSSMAN, R.W.; KINZEY, W.G. 1984. The ecological role of the Callitrichidae: a review. *American Journal of Physical Anthropology*, 64: 419-449.
- TALEBI, M.G.; POPE, T.R.; VOGEL, E.R.; NEITZ, M.; DOMINY, N.J. 2006. Polymorphism of visual pigments in the murequi (Primates, Atelidae). *Molecular Ecology*, 15: 551-558.
- TALEBI, M.G.; POPE, T.R.; VOGEL, E.R.; NEITZ, M.; DOMINY, N.J. 2006. Polymorphism of visual pigments in the murequi (Primates, Atelidae). *Molecular Ecology*, 15: 551-558.
- TAN, Y.; LI, W.H. 1999. Trichromatic vision in prosimians. *Nature*, 402: 36.
- TESSIER-LAVIGNE, M. 2000. Visual Processing by the Retina. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, editors. Principles of Neural Science. McGraw-Hill, USA. Pp 508-523.
- TOSSATO, C.R. 2005. A função do olho humano na óptica do final do século xvi. *Scientiae zudia*. SP. 3: 415-41.
- TOVÉE, M.J. 2008. An Introduction to the Visual System. Second edition. Newcastle University. Cambridge University Press. 210p.
- TOVÉE, M.J.; BOWMAKER, J.K.; MOLLON, J.D. 1992. The relationship between cone pigments and behavioural sensitivity in a New World monkey (*Callithrix jacchus jacchus*). *Vision Research*, 32: 867-878.
- TRAVIS, D. 1991. Effective color displays: theory and practice. London: Academic Press.
- VAN ESSEN, D.C.; ANDERSON, C.H.; FELLEMAN, D.J. 1992. Information processing in the primate visual system: An integrated systems perspective. *Science*, 255: 419-23.
- VAN ROOSMALEN, M.G.M. 1985. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus*, Linnaeus 1758) in Surinam. *Acta Amazonica*, 15: 1-238.
- VANEY, D.I. 1990. The mosaic of amacrine cells in the mammalian retina. *Progress in Retinal Research*, 9: 49-100.
- VOGEL, E.R.; NEITZ, M.; DOMINY, N.J. 2006. Effect of color vision phenotype on the foraging of wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Behavioral Ecology*. Pp. 292-297.

WAITT, C.; GERALD, M.S.; LITTLE, A.C.; KRAISELBRUD, E. 2006. Selective attention toward female secondary sexual color in male rhesus macaques. *American Journal of Primatology*, 68: 738-744.

WAITT, C.; LITTLE, A.C.; WOLFENSOHN, S.; HONESS, P.; BROWN, A.P.; BUCHANAN-SMITH, H.M.; PERRETT, D.I. 2003. Evidence from rhesus macaques suggest that male coloration plays a role in female primate mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 270: 144-146.

WRANGHAM, R.W. 1977. Feeding behaviour of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania. In Clutton-Brock TH (ed.). *Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys, and apes*. Academic Press, London. Pp 503-538.

WURTZ, R.H.; KANDEL, E.R. 2000. Perception of Motion, Depth, and Form. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, editors. *Principles of Neural Science*. McGraw-Hill, USA. Pp 548-571.

WYSOCKI, C.J.; PRETI, G. 2009. Pheromones in mammals. In Squire LR (ed.). *Encyclopedia of Neuroscience*. Oxford: Academic Press.7: 625-632.

ZEKI, S. 1999. *Inner Vision. An Exploration of Art and the Brain*, New York: Oxford University Press, 224p.

ZEKI, S.; SHIPP, S. 1988. The functional logic of cortical connections. *Nature*, 335: 311-317.

Order	Family	Genus	Species	Year	Author
Aves	Artis		542		Jacobs & Dorigan II (2004)
			539	561	Jacobs & Dorigan II (2004)
			540		Jacobs et al. (1998)
Mammalia	Columbidae		538	540	Jacobs et al. (1998)
			539		Jacobs et al. (1998)
			540	562	Jacobs & Dorigan II (2004)
Mammalia	Columbidae		539	541	Jacobs & Dorigan II (2004)
			540	562	Jacobs & Dorigan II (2004)
			541		Jacobs & Dorigan II (2004)
Mammalia	Columbidae		542	556	Sarriaga & Mundy (2002)
			543	563	Sarriaga & Mundy (2002)
			544	564	Sarriaga & Mundy (2002)
Mammalia	Columbidae		545	565	Sarriaga & Mundy (2002)
			546	566	Sarriaga & Mundy (2002)
			547	567	Sarriaga & Mundy (2002)
Mammalia	Columbidae		548	568	Sarriaga & Mundy (2002)
			549	569	Sarriaga & Mundy (2002)
			550	570	Sarriaga & Mundy (2002)
Mammalia	Columbidae		551	571	Sarriaga & Mundy (2002)
			552	572	Sarriaga & Mundy (2002)
			553	573	Sarriaga & Mundy (2002)

FIGURAS E TABELAS:

Refletância espectral do objeto \times Espectro de iluminante \times Sensibilidade dos fotorreceptores = Captação quântica

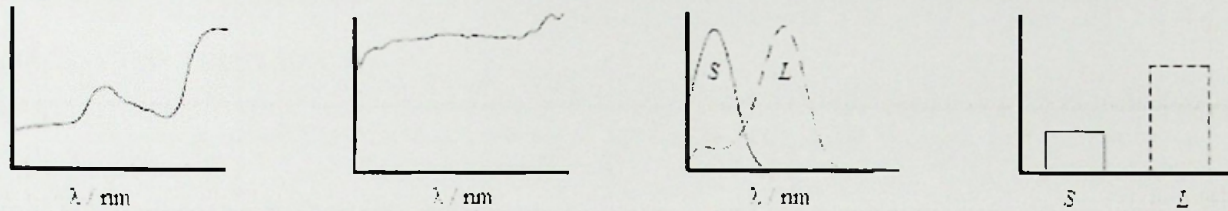


Figura 1. Cálculo da captação quântica dos fotorreceptores. O espectro de refletância é multiplicado pelo iluminante natural, se multiplica o resultado pela curva de sensibilidade dos fotorreceptores. Adaptado de Sumner & Mollon (2003).

Tabela 1. Fotopigmentos encontrados em primatas do Novo Mundo.

Família	Gênero	Fotopigmentos (λ_{max})						Referência
<i>Aotidae</i>	¹ <i>Aotus</i>	-	-	-	545	-	-	Jacobs & Deegan II (2003a)
<i>Atelidae</i>	<i>Ateles</i>	-	-	-	-	550	561	Jacobs & Deegan II (2001)
	² <i>Alouatta</i>	430	530	-	-	-	560	Jacobs <i>et al.</i> (1996b)
	<i>Brachyteles</i>	-	530	-	545	-	-	Talebi <i>et al.</i> (2006)
	<i>Lagothrix</i>	-	-	-	547	-	562	Jacobs & Deegan II (2001)
	³ <i>Oreonax</i>	?	?	?	?	?	?	
<i>Cebidae</i>	<i>Cebus</i>	-	-	536	-	549	561	Jacobs & Deegan II (2003a)
	<i>Saimiri</i>	-	-	536	-	548	561	Jacobs & Deegan II (2003a)
<i>Callitrichidae</i>	<i>Saguinus</i>	-	-	-	543	556	563	SurrIDGE & Mundy (2002)
	<i>Leontopithecus</i>	-	-	-	543	556	563	SurrIDGE & Mundy (2002)
	<i>Callimico</i>	-	-	-	543	563	-	SurrIDGE & Mundy (2002)
	<i>Callithrix</i>	-	-	-	543	556	563	SurrIDGE & Mundy (2002)
	<i>Cebuella</i>	-	-	-	-	556	563	SurrIDGE & Mundy (2002)
<i>Pitheciidae</i>	<i>Callicebus</i>	-	530	536	542	551	562	Jacobs & Deegan II (2005)
	³ <i>Cacajao</i>	?	?	?	?	?	?	
	³ <i>Chiropotes</i>	?	?	?	?	?	?	
	<i>Pithecia</i>	-	-	535	-	550	562	Boissinot <i>et al.</i> (1998)

¹monocromata; ²tricromata uniforme; ³fotopigmentos ainda não identificados.

OBJETIVO GERAL

Estudar o desempenho de saguis (*Callithrix jacchus*) machos e fêmeas frente a tarefas de detecção de alvos alimentares.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Avaliar a influência exercida pela cor e forma do alvo, além do tipo de fundo sobre a detecção de alvos alimentares por saguis;

Comparar o desempenho de machos e fêmeas frente às diferentes situações apresentadas.

HIPÓTESES E PREDIÇÕES

Hipótese 1: Machos e fêmeas apresentarão desempenhos distintos nas situações que envolvam a utilização de pistas de cor para identificação de alvos alimentares.

Predição 1: Devido à diferença visual existente entre machos (100% de dicromatas) e fêmeas (33% de dicromatas e 66% de tricromatas) de saguis, espera-se que na situação de forrageio que envolva detecção de alimentos de cor laranja (conspicua) machos deverão apresentar uma dificuldade maior quando comparados às fêmeas.

Predição 2: Já na situação que envolva detecção de alimentos de cor verde (típica) machos e fêmeas tenderão a apresentar um desempenho similar.

Predição 3: Na situação de forrageio que envolva detecção de alimentos de cor azul (controle) machos e fêmeas terão um desempenho similar.

Predição 4: Na situação de forrageio que envolva detecção de alimentos esféricos de cor laranja (conspicua) em fundo de alvos esféricos verdes e laranja (conspicua) fêmeas deverão apresentar uma dificuldade maior quando comparadas aos machos.

Objetivos e Hipóteses

Hipótese 2: Machos e fêmeas apresentarão desempenhos distintos nas situações que envolvam pistas de forma para identificação de alvos alimentares.

Predição 1: Nas situações em que o alvo alimentar apresentar forma esférica, diferente da forma do fundo (típica), machos e fêmeas tenderão a melhorar seu desempenho, em comparação com situações em que o alvo e o fundo apresentem a mesma forma (típica).

OBJETIVO GERAL

Estudar o desempenho de saguis (*Callithrix jacchus*) machos e fêmeas frente a tarefas de detecção de alvos alimentares.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Avaliar a influência exercida pela cor e forma do alvo, além do tipo de fundo sobre a detecção de alvos alimentares por saguis;

Comparar o desempenho de machos e fêmeas frente às diferentes situações apresentadas.

HIPÓTESES E PREDIÇÕES

Hipótese 1: Machos e fêmeas apresentarão desempenhos distintos nas situações que envolvam a utilização de pistas de cor para identificação de alvos alimentares.

Predição 1: Devido à diferença visual existente entre machos (100% de dicromatas) e fêmeas (33% de dicromatas e 66% de tricromatas) de saguis, espera-se que na situação de forrageio que envolva detecção de alimentos de cor laranja (conspícua) machos deverão apresentar uma dificuldade maior quando comparados às fêmeas.

Predição 2: Já na situação que envolva detecção de alimentos de cor verde (críptica) machos e fêmeas tenderão a apresentar um desempenho similar.

Predição 3: Na situação de forrageio que envolva detecção de alimentos de cor azul (controle) machos e fêmeas terão um desempenho similar.

Predição 4: Na situação de forrageio que envolva detecção de alimentos esféricos de cor laranja contra um fundo de elementos cúbicos verdes e laranja (camuflada) fêmeas deverão apresentar uma dificuldade maior quando comparadas aos machos.

Hipótese 2: Machos e fêmeas apresentarão uma melhora no desempenho nas situações que envolvam pistas de forma para identificação de alvos alimentares.

Predição 1: Nas situações em que o alvo alimentar apresente forma esférica, diferente da forma do fundo (cúbica), machos e fêmeas tenderão a melhorar seu desempenho, em comparação com situações em que o alvo e o fundo apresentem a mesma forma (cúbica).

INFLUÊNCIA DE PISTAS DE FORMA E COR NO FORRAGEIO DE MACHOS E
FÊMEAS DE SAGUIS (*Callithrix jacchus*) CATIVOS

PRISCILLA KELLY SILVA BARROSO¹, MARIA HELENA COSTA ANTINO SPYRIDES, DANIEL MARQUES
ALMEIDA PESSOA^{2*}

¹Laboratório de Ecologia Sensorial, Universidade Federal do Rio Grande do

Norte, Natal-RN, Brasil, 59072-970

²Núcleo de Primatologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte,

Natal-RN, Brasil, 59072-970

Programa de Pós-graduação em Demografia, Departamento de Estatística, Universidade Federal do

Rio Grande do Norte, Natal-RN, Brasil, 59072-970

Palavras-chave: Pistas de forma e cor no comportamento de forrageio

Número de figuras: 7

Número de tabelas: 2

*Correspondência:

Daniel Marques de Almeida Pessoa

Departamento de Fisiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte,

Natal-RN, 59072-970, Brasil

Estudo I

Pistas de forma e cor no comportamento de forrageio

Este trabalho foi escrito de acordo com o formato de periódico *Journal of Experimental
Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, ao qual será submetido.

**INFLUÊNCIA DE PISTAS DE FORMA E COR NO FORRAGEIO DE MACHOS E
FÊMEAS DE SAGUIS (*Callithrix jacchus*) CATIVOS**

PRISCILLA KELLY SILVA BARROS^{1,2}, MARIA HELENA CONSTANTINO SPYRIDES³, DANIEL MARQUES
ALMEIDA PESSOA^{*1,2}.

¹Laboratório de Ecologia Sensorial, Universidade Federal do Rio Grande do
Norte, Natal-RN, Brasil, 59072-970

²Núcleo de Primatologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte,
Natal-RN, Brasil, 59072-970

³Programa de Pós-graduação em Demografia, Departamento de Estatística, Universidade Federal do
Rio Grande do Norte, Natal-RN, Brasil, 59072-970

Título curto: Pistas de forma e cor no comportamento de forrageio

Número de figuras: 7

Número de tabelas: 2

*Correspondência:

Daniel Marques de Almeida Pessoa

Departamento de Fisiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

Natal-RN 59072-970, Brasil.

E-mail: pessoadma@gmail.com

Este trabalho foi escrito de acordo com o formato do periódico Journal of Experimental
Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology, ao qual será submetido.

RESUMO

Sinais visuais se mostram importantes ferramentas sensoriais na busca e seleção de alimentos em primatas. A presença de uma visão de cores tem ganhado bastante atenção neste contexto. Hipóteses, em função da alimentação sugerem uma vantagem da tricromacia na detecção de alvos conspícuos, enquanto que na dicromacia a vantagem estaria na detecção de alvos camuflados. O objetivo deste estudo foi avaliar a importância relativa de pistas de cor e de forma sobre a detecção de alvos alimentares por machos e fêmeas de *Callithrix jacchus*. Os grupos familiares foram testados em diferentes situações em que alimentos esféricos ou cúbicos, coloridos de verde, laranja ou azul, foram distribuídos num fundo verde ou camuflado. Foi analisado o tempo de forrageio total e a quantidade de alvos capturados pelos animais. A partir dos resultados observados, vimos que fêmeas e machos mostraram um padrão diferenciado em função da cor e forma do alvo, bem como o tipo de fundo. Machos foram melhores na condição camuflada, enquanto que fêmeas tiveram um maior desempenho no forrageio de alvos conspícuos de cor laranja. Os resultados concordam com um balanço entre as vantagens e desvantagens em primatas visualmente polimórficos.

Palavras-chave: Visão de cores, polimorfismo, forrageio, *Callithrix jacchus*.

INTRODUÇÃO

A visão de cores exige, no mínimo, duas classes distintas de células fotorreceptoras na retina, além de um processamento neural adequado (Cowey e Heywood, '95; Jacobs e Rowe, 2004). Quanto maior o número destas células fotorreceptoras, melhor a capacidade na discriminação de cores (Bowmaker, '98). A presença de quatro classes de fotopigmentos caracteriza uma visão tetracromata, presente em várias espécies de aves, répteis e peixes teleósteos, sugerindo que o ancestral comum dos tetrápodes e dos amniotas possuía este tipo de visão de cores (Bowmaker, '98). Não obstante, os atuais mamíferos diurnos apresentam visão de cores dicromata (duas classes de fotopigmentos) (Jacobs, '93; Kelber et al., 2003), similar à de seres-humanos daltônicos. Ainda assim, alguns grupos de mamíferos parecem ter reinventado ou mantido três pigmentos visuais, como é o caso dos primatas (Jacobs, 2002) e de algumas espécies de marsupiais australianos (Arrese et al., 2002; Arrese et al., 2005; Arrese et al., 2006), garantindo-os uma visão tricromata, similar à de seres-humanos de visão de cores normal.

Em primatas a visão de cores apresenta um padrão particular. Em se tratando de primatas do Velho Mundo (Catarrhini), podemos encontrar uma tricromacia uniforme, na qual todos os indivíduos da população são possuidores de três classes diferentes de fotopigmentos: pigmentos S, que absorvem preferencialmente comprimentos de onda curto (faixa do azul) e são codificados no cromossomo autossômico 7; pigmentos M, que absorvem preferencialmente comprimentos de onda médio (faixa do verde), e pigmentos L, que absorvem preferencialmente comprimentos de onda longo (faixa do vermelho), ambos codificados no cromossomo sexual X (Jacobs, '96; Jacobs, 2002; Surridge et al., 2003). Por outro lado, primatas do Novo Mundo (Platyrrhini) apresentam a condição denominada polimorfismo visual, caracterizado pela expressão de um único gene, situado no cromossomo X, que codifica pigmentos com absorção preferencial na faixa do verde/vermelho (M/L), além do gene que codifica o pigmento S, comum a Catarrhini e Platyrrhini. Na condição polimórfica, diferentes alelos visuais podem ser encontrados no cromossomo X e suas ações individuais resultam na produção de cones com diferentes picos de absorção. Por exemplo, em

calitriquídeos são encontrados três diferentes alelos que codificam pigmentos de absorção máxima em 543 nm, 556 nm e 562 nm (SurrIDGE e Mundy, 2002). Por estar presente no cromossomo sexual X, esse gene polimórfico possibilita a ocorrência de fêmeas com visão tricromata (heterozigose), apresentando três fotopigmentos, assim como fêmeas (homozigose) e machos (hemizigose) com visão dicromata (Mollon et al., '84; Hunt et al., '93). De modo que, no caso dos calitriquídeos, seis fenótipos visuais (três dicromatas e três tricromatas) são encontrados nas populações naturais (Jacobs, 2008), e a proporção fenotípica esperada para fêmeas é de dois terços de tricromatas (66,7%) e um terço de dicromatas (33,3%) (SurrIDGE e Mundy, 2002; Jacobs, 2007).

A visão de cores em primatas tem sido compreendida como resultante de processos adaptativos envolvendo a identificação de recursos alimentares. Duas hipóteses principais foram propostas para justificar a existência da tricromacia. A hipótese da frugivoria e a hipótese da folivoria versam sobre as vantagens que indivíduos tricromatas teriam em detectar frutos maduros e folhas jovens (de colorações conspícuas), respectivamente, contra um *background* de folhas verdes (Mollon, '89; Osorio e Vorobyev, '96; Lucas et al., '98; Caine e Mundy, 2000; Summer e Mollon, 2000a, b; Dominy e Lucas, 2001; Regan et al., 2001; Párraga et al., 2002; Smith et al., 2003; SurrIDGE et al., 2003; Riba-Hernandez et al., 2004; De Araújo et al., 2006; Perini et al., 2009). Enquanto Dominy e Lucas (2001; 2004) defendem que a folivoria possui um papel único na manutenção da tricromacia nos primatas do Velho Mundo, Regan e colaboradores ('98; 2001) mostraram que os fotopigmentos encontrados nos primatas do Novo Mundo estão bem ajustados à tarefa de detectar frutos contra a folhagem. Primatas neotropicais ancestrais eram animais de pequeno tamanho corporal (Houle, '99) que costumavam se alimentar de frutos e insetos (Kay, '84). *Branisella boliviana*, um ancestral de 26 milhões de anos atrás, pesava em torno de 760 gramas (Kay et al., 2002), e provavelmente apresentava polimorfismo visual (Heesy e Ross, 2001). Sendo assim, de acordo com Kay ('84), é muito provável que primatas com esse peso aproximado não apresentassem um componente significativo de folhas em sua dieta. Isso leva à predição de que a folivoria nunca teria sido importante durante a evolução dos calitriquídeos e que a frugivoria e/ou

insetivoria (SurrIDGE e Mundy, 2002), além da gomivoria, são fatores seletivos que muito provavelmente atuaram na manutenção do polimorfismo visual nessas espécies.

Por outro lado, indivíduos dicromatas diante de sua possível desvantagem em detectar alimentos conspícuos teriam compensado esse déficit se destacando sobre tricromatas no forrageio de frutos crípticos (Caine et al., 2003) ou para encontrar insetos camuflados (Melin et al., 2008). Uma superioridade de dicromatas humanos foi vista quando a tarefa envolvia quebra de camuflagem (Morgan et al., '92; Saito et al., 2006). Isto sugere que o polimorfismo visual representaria um balanço entre as vantagens de dicromatas no reconhecimento de frutos crípticos, insetos ou predadores camuflados no ambiente (Morgan et al., '92; Regan et al., 2001; Caine et al., 2003; Saito et al., 2005; Saito et al., 2006; Melin et al., 2007) e as vantagens de tricromatas na detecção de alvos conspícuos (Mollon, '89; Caine e Mundy, 2000; Smith et al., 2003).

Outros aspectos importantes estão associados à contribuição da cor no reconhecimento de objetos e cenas naturais e como estes estímulos são processados no sistema visual de primatas. Do ponto de vista perceptivo, a cor é considerada uma característica visual importante no sentido de promover um maior discernimento dos objetos e padrões de uma cena, bem como para facilitar a memorização visual (Lennie, 2000; Wichmann et al., 2002). Liebe e colaboradores (2009) abordaram alguns destes aspectos, em que observadores humanos e primatas não humanos (*Macaca mulatta*), através de testes psicofísicos, mostraram um melhor desempenho com a adição da cor à imagem, independentemente da luminância do objeto, mostrando que a visão de cores melhora o desempenho em tarefas de reconhecimento visual. Os autores também observaram o prejuízo no desempenho dos sujeitos quando as cenas continham ruído de cores, ou seja, quando as cores eram utilizadas para camuflar os alvos. Outros estudos também confirmam os achados de Liebe e colaboradores (2009), considerando os benefícios da cor no reconhecimento de objetos, especialmente quando pistas de forma não são claramente informativas e suficientes (Biederman e Ju, '88; Mollon, '89; Price e Humphreys, '89; Li e Lennie, 2001; Tanaka et al., 2001; Yip e Sinha, 2002; Shevell e Kingdom, 2008).

Considerando a fisiologia visual de primatas, temos uma grande diversidade de células ganglionares que transmitem diferentes aspectos da informação visual ao mesmo tempo e em paralelo para o cérebro (Dacey, 2004; Nassi e Callaway, 2009). Modelos envolvendo essas vias paralelas no sistema visual de primatas sugerem que informações de cor e de forma são decodificadas ao longo da via parvocelular (PC) por meio de diferentes subsistemas (Livingstone e Hubel, '87; '88), podendo haver competição destas importantes pistas visuais ao longo do processamento (Tovée, 2008). Durante a fase inicial de codificação, a cor pode melhorar a segmentação de imagens, auxiliando de forma singular na percepção de uma cena complexa. No entanto, também pode atrapalhar o reconhecimento de objetos, dependendo do observador e do estímulo apresentado. Primatas com o tipo de visão de cores tricromata podem sofrer confusões cromáticas na visualização de alvos camuflados. Dicromatas, por outro lado, teriam vantagem nessas condições, uma vez que o seu ruído cromático tenderia a ser menor que o dos tricromatas, minimizando confusões de cores e acentuando outras pistas acromáticas, importantes na identificação de formas, contornos, texturas, e brilho (Regan et al., 2001).

O sagui-comum (*Callithrix jacchus*) é um primata neotropical da família Callitrichidae, constituída por seis gêneros: *Callimico*, *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*, *Saguinus* e *Leontopithecus* (Rylands et al., 2000). Nos últimos anos muitos estudos têm investigado a visão de cores de calitriquídeos, somando um total de 17 espécies estudadas por meio de diferentes metodologias (ver Pessoa et al., 2005c). Com exceção de Savage et al. ('87), todos os experimentos chegaram à mesma conclusão: a existência de polimorfismo visual nas espécies estudadas (Jacobs et al., '87; Savage et al., '87; Tovée, '92; Hunt et al., '93; Jacobs et al., '93; Shyue et al., '98; Caine e Mundy, 2000; Kawamura et al., 2001; SurrIDGE e Mundy, 2002; Jacobs e Deegan, 2003; Pessoa et al., 2003; Pessoa et al., 2005a; Pessoa et al., 2005b; SurrIDGE et al., 2005). Particularmente, o polimorfismo visual em saguis, *Callithrix jacchus*, já está mais que comprovado através de metodologias comportamentais, eletrofisiológicas e moleculares (Travis et al., '88; Tovée, '92; Hunt et al., '93; Yeh et al., '95; Kawamura et al., 2001; SurrIDGE e Mundy, 2002; Blessing et al., 2004).

Diferenças no desempenho entre dicromatas e tricromatas de *Callithrix geoffroyi*, foram demonstradas por Caine e Mundy (2000) em situações de forrageio sob condições naturalísticas. Através de testes comportamentais foi observado que fêmeas tricromatas, quando comparadas às dicromatas, tinham vantagem na detecção de alimentos (cereal) artificialmente coloridos de laranja contra um fundo verde (vegetação do cativeiro). Nesta mesma espécie Caine et al. (2003) testaram a capacidade de detecção dos fenótipos visuais em uma condição camuflada e não camuflada, mas não encontraram diferenças significativas entre o desempenho de dicromatas e tricromatas. Posteriormente, Smith et al. (2003) elaboraram um experimento em cativeiro, recriando simplificada a forma e a coloração de estímulos utilizados por populações naturais de calitriquídeos da Amazônia (*Saguinus fuscicollis* e *Saguinus mystax*) e corroboraram a hipótese da vantagem da tricromacia, indicando que pistas de cor laranja/vermelho são importantes para a detecção de frutos maduros contra uma folhagem verde.

Apesar da diversidade de estudos sobre as vantagens e desvantagens de tricromatas e dicromatas em várias espécies de primatas, ainda não se tem respostas completamente conclusivas de como evoluiu a visão de cores e do porquê da manutenção do polimorfismo nestas espécies do Novo Mundo. Uma vez que a contribuição relativa de pistas de cor e de forma, ainda não são suficientemente satisfatórias, o presente estudo enfoca estas pistas sensoriais diante do forrageio de machos e fêmeas de saguis, *Callithrix jacchus*, a fim de contribuir para um melhor entendimento dos aspectos ecológicos e sensoriais da visão de cores.

MATERIAIS E MÉTODOS

Sujeitos

Foram utilizados 5 grupos familiares de saguis, (*Callithrix jacchus*), num total de 11 fêmeas e 19 machos (de fenótipo visual desconhecido), observados no Núcleo de Primatologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

A classificação da faixa etária dos animais está de acordo com Yamamoto, '93, sendo de 0-5 meses (Infante); 5-10 meses (Juvenil); 10-15 meses (Subadulto) e >15 meses (Adulto). Para a

coleta dos dados focais só foram considerados indivíduos adultos e subadultos, ou seja, 10 fêmeas e 14 machos, enquanto que os indivíduos infantes foram desconsiderados dos registros de captura de alimento, pois os mesmos ainda não tinham independência suficiente para realizar a tarefa de forma adequada. Seis indivíduos não completaram o experimento do início ao fim, sobretudo devido à própria dinâmica dos grupos familiares, portanto foram desconsiderados nas análises dos registros de quantidade de alimento capturado, que tinha com requisito a mesma quantidade de repetições para todos os animais. Os experimentos foram realizados durante a manhã (7:20 h – 9:40 h), e as condições de temperatura e fotoperíodo não foram controladas.

Os animais foram privados de alimentação até que a sessão experimental fosse finalizada, quando então eles receberam o alimento matinal, que consistia em uma papa de base proteica.

Aparato experimental

O aparato utilizado durante a pesquisa consistia em 6 bandejas de plástico, medindo 9 x 50 x 30 cm (altura, comprimento e largura), que foram arranjadas no piso do recinto, forradas de cubos (1 cm) de EVA (borracha não tóxica, constituída de Etil, Vinil e Acetato) coloridos com tinta acrílica à base de água (Sherwin Williams) (Fig. 1).

Os alvos alimentares, a serem detectados pelos indivíduos em meio ao substrato (cubos de borracha), foram pedaços de pasta americana (Arcolor), apresentando a seguinte composição: açúcar refinado, gordura vegetal, gomas vegetais e xarope de glicose. Estes alvos foram coloridos com corante alimentar (Arcolor), composição: xarope de glucose, amido modificado, umectante propileno glicol, água, conservantes, corantes orgânicos importados e moldados nos formatos esférico e cúbico (1 cm).

O ajuste das cores dos alvos alimentares e dos cubos de borracha foi realizado por seres humanos de visão normal (tricromata) e por um ser humano protanopo (ser humano dicromata que não possui o pigmento visual que capta preferencialmente na faixa do vermelho) de forma a garantir que os alvos de coloração verde se assemelhariam aos cubos de borracha verde, enquanto que os alvos azuis seriam diferentes (Fig. 2). Adicionalmente, os sujeitos humanos também ajustaram as

cores dos alvos laranja, de forma que estes fossem iguais aos cubos de borracha laranja e, ao mesmo tempo, quando comparados aos cubos de borracha verde, pudessem ser diferenciados pelo ser humano tricromata e confundidos pelo ser humano dicromata (Fig. 2). Foram escolhidos dois brilhos diferentes para cada cor de alvo, além de quatro diferentes brilhos de verde e um brilho de laranja para os cubos de borracha.

A coloração dos estímulos foi analisada com auxílio de um sistema portátil de espectrometria (USB4000 UV-VIS Fiber Optic Spectrometer, Ocean Optics Inc.) conectado a uma fibra óptica especial (R400-7-VIS-NIR, Ocean Optics Inc.) com um porta estímulo (RPH-1, Ocean Optics Inc.), acoplados a uma fonte luminosa (LS-1, Ocean Optics, Inc.) e a um notebook. O sistema foi calibrado com base na reflexão da luz proveniente de uma superfície branca padrão (WS-1, Ocean Optics Inc.) e da obstrução total da fibra óptica (padrão escuro). Após a calibração, as refletâncias (coloração) dos alvos alimentares e dos cubos de borracha foram medidas, posicionando-se a fibra óptica a um ângulo de 45° e a uma distância de aproximadamente 1 cm da superfície do estímulo. Foram realizadas quatro medições de cada estímulo para, posteriormente, se utilizar o valor médio (Fig. 3).

Procedimento experimental e observação comportamental

Um estudo piloto foi realizado no mês de abril e a coleta de dados ocorreu no período de maio a novembro (2010), compreendendo 19 semanas. Cada recinto utilizado no experimento apresentava a dimensão de 2 x 2 x 1 m (altura, comprimento e largura), contendo plataformas e poleiros de diferentes alturas (Fig. 1), e era conectado por uma divisória de madeira a um recinto maior, onde residia a família.

Os alvos cúbicos e esféricos (Fig. 4) foram distribuídos aleatoriamente em três das seis bandejas utilizadas. A quantidade de alvos alimentares utilizados foi ajustada ao tamanho dos grupos familiares, mantendo-se sempre a proporção de dois alvos por animal (ex.: 10 alvos para uma família de 5 animais).

Seis situações, com diferentes níveis de dificuldade, foram apresentadas aos saguis: **situação 1** – fundo de borracha verde, alvos alimentares de forma cúbica e cor laranja; **situação 2** – fundo de borracha verde, alvos de forma cúbica e cor semelhante ao fundo; **situação 3** – fundo de borracha verde, alvos de forma esférica e cor laranja; **situação 4** – fundo de borracha verde, alvos de forma esférica e cor verde; **situação 5** – fundo de borracha verde e laranja, alvo de forma esférica e cor laranja; **situação 6** – fundo de borracha verde e alvo de forma cúbica e cor azul (Fig. 4).

Cada sessão tinha início com a abertura da divisória de madeira, permitindo a entrada dos animais no recinto de experimentação. A ordem das observações foi alternada entre as famílias, bem como as seis situações apresentadas na tarefa. Cada família foi submetida à mesma situação em um mesmo dia.

Em cada sessão experimental, que teve duração de 10 minutos, um animal focal (Altmann, '74) já anteriormente sorteado foi observado. O comportamento de forrageio foi registrado continuamente em função de sua duração (tempo), sempre que o animal estava parado ou em movimento olhando (scan) para o fundo do aparato. Outros três experimentadores, um em cada dia, utilizaram o método de todas as ocorrências (Altmann, '74) para os indivíduos não focais quanto à quantidade de alvos capturados, observando também o animal que realizou a captura. No total foram 19 sessões para indivíduos não focais e 4 sessões por animal focal para cada situação. Todos os registros foram realizados com auxílio de dois cronômetros e dois gravadores. Dados qualitativos também foram registrados sempre que possível.

Análise estatística

Considerou-se como desempenho as variáveis dependentes: tempo de forrageio total dedicado à detecção de alimento e a quantidade de alvos alimentares capturados pelos indivíduos. O desempenho de machos e fêmeas foi então verificado por meio da influência das pistas, considerando como fatores a forma do alvo e a cor do alvo, além da pista de cor do fundo. Calculou-se o percentual médio de alvos capturados, considerando a relação entre o total de alvos capturados por cada animal sobre o número total de alvos disponibilizados por grupo familiar

e para cada repetição. Para o tempo de forrageio, considerou-se o tempo total (em segundos) de forrageio para cada animal e repetição, utilizando uma transformação logarítmica natural para atender às pressuposições para a modelagem estatística.

Desenvolveu-se o ajuste de modelos de efeitos mistos para testar a significância dos fatores das pistas de forma do alvo, cor do alvo e cor do fundo sobre as variáveis dependentes, com *post hoc* Tukey para comparação das médias entre os níveis dos fatores. Utilizou-se também o teste não paramétrico Kruskal-Wallis para comparação das medianas dos alvos capturados entre machos e fêmeas. Para todos os testes de hipóteses adotou-se um nível de significância para um $\alpha = 0,05$. Todas as análises foram realizadas no pacote estatístico R e Minitab-15.

RESULTADOS

Influência da cor do fundo

Não se observou diferença significativa entre machos e fêmeas no tempo de forrageio para os fundos de borracha verde e borracha verde e laranja ($F=0,11$, $p=0,757$, $n=24$). O mesmo aconteceu para a quantidade de alvos capturados no fundo verde ($KW=1,64$, $p=0,200$, $n=24$) e no fundo verde e laranja ($KW=0,80$, $p=0,371$, $n=24$). Entretanto, fêmeas apresentaram um maior tempo de forrageio na situação de fundo verde e laranja ($T=2,031$, $p=0,048$, $n=10$) do que nas de fundo verde; machos não apresentaram nenhuma diferença significativa ($F=0,13$, $p=0,715$, $n=14$). Os dados também mostraram a influência do fundo verde na quantidade de alvos capturados, por parte das fêmeas ($T=-2,48$, $p=0,017$, $n=9$). O contrário aconteceu para machos, que capturaram uma maior quantidade de alvos no fundo verde/laranja ($T=3,873$, $p=0,002$, $n=15$) (Fig. 5).

Influência da forma do alvo

Considerando-se as duas medidas, tempo de forrageio e quantidade de alvos capturados, os dados não mostraram diferença significativa, comparando machos e fêmeas, para a influência de alvos esféricos ($F=0,11$, $p=0,757$, $n=24$; $KW=2,13$, $p=0,144$, $n=24$) ou de alvos cúbicos ($F=0,11$, $p=0,757$, $n=24$; $KW=1,28$, $p=0,257$, $n=24$). Analisando-se o desempenho das fêmeas, a forma dos alvos influenciou significativamente ($T=3,04$, $p=0,003$, $n=10$) o tempo de forrageio, mas não

exerceu influência sobre a quantidade de alvos capturados ($F=1,85$, $p=0,181$, $n=9$). O mesmo padrão foi observado para machos quanto a influência da forma dos alvos sobre o tempo de forrageio ($T=2,09$, $p=0,040$, $n=14$) e a quantidade de alvos capturados ($F=3,24$, $p=0,076$, $n=15$) (Fig. 6).

Influência da cor do alvo

Considerando o tempo de forrageio entre machos e fêmeas, não houve diferença significativa para as cores laranja, verde e azul ($F=0,11$, $p=0,757$, $n=24$). Com relação à quantidade de alvos capturados observou-se o mesmo, laranja ($KW=3,53$, $p=0,060$, $n=24$), verde ($KW=0,85$, $p=0,355$, $n=24$) e azul ($KW=0,15$, $p=0,698$, $n=24$). Todavia, o desempenho de fêmeas foi influenciado pela cor dos alvos, passando significativamente mais tempo no forrageio de alvos verdes do que laranja ($T=3,441$, $p=0,003$, $n=10$). Os alvos verdes também exigiram mais tempo no forrageio de fêmeas, comparados aos azuis ($T=5,115$, $p=0,000$, $n=10$). O mesmo aconteceu com alvos laranja, comparados aos azuis ($T=2,513$, $p=0,040$, $n=10$). A influência da cor na quantidade de alvos capturados por fêmeas também foi demonstrada. Fêmeas capturaram mais alvos laranja do que verdes ($T=-3,894$, $p=0,001$, $n=9$). Porém, não capturaram mais alvos laranja do que azuis ($T=-1,660$, $p=0,232$, $n=9$). Os alvos de cor verde também não diferiram dos azuis ($T=1,283$, $p=0,412$, $n=9$). Em machos também se observou um efeito da cor dos alvos sobre o tempo no forrageio e quantidade de alvos capturados. Machos gastaram mais tempo no forrageio de alvos verdes, quando comparados aos azuis ($T=3,737$, $p=0,001$, $n=14$). No entanto, quando se comparou alvos verdes com os laranja em função do tempo, não houve diferença significativa ($T=1,227$, $p=0,441$, $n=14$). Porém, machos despenderam mais tempo no forrageio de alvos laranja, quando comparados aos azuis ($T=2,833$, $p=0,016$, $n=14$). Alvos azuis foram mais capturados por machos quando comparados aos laranja ($T=5,718$, $p=0,000$, $n=15$). Quando se comparou alvos azuis com os verdes, não houve diferença significativa ($T=2,320$, $p=0,059$, $n=15$). No entanto, alvos verdes foram mais capturados do que os laranjas ($T=4,495$, $p=0,000$, $n=15$) (Fig. 7).

DISCUSSÃO

Muitos estudos com *Callithrix jacchus* têm envolvido situações de forrageio (Sousa, et al., 2001; Caldwell e Whiten, 2003), onde se tem analisado diferenças comportamentais em tarefas alimentares relacionadas à performance entre machos e fêmeas (Box *et al.*, '95; Box, '97; Yamamoto et al., 2004). Sabe-se que geralmente os grupos de *Callithrix jacchus* possuem alto grau de parentesco, com apenas uma fêmea de status reprodutivo elevado (dominante) (Tardif e Richter, '81), que muitas vezes utiliza comportamentos agressivos para ter acesso prioritário ao alimento (Box, '97; Box et al., '99). Neste estudo os aparatos experimentais e a distribuição dos alvos favoreceram mais uma competição desordenada (*scramble*), baseada no acesso dos indivíduos que utilizaram primeiro o recurso (Isbell, '91). Logo não se observou a monopolização por parte das fêmeas dominantes. Provavelmente por este motivo, não encontrou-se uma diferença significativa entre os sexos para todas as variáveis analisadas. Contudo, um padrão comportamental foi visto para cada sexo em função dos efeitos testados.

Influência da cor do fundo

Um dos fatores que podem contribuir para uma melhor percepção visual seria a cor do fundo, auxiliando a discernir uma cena complexa ou identificar um objeto através de seu contraste. Porém, em alguns casos pode promover confusões perceptivas, pois, dependendo de sua cor e do observador, distorcerá a cor do objeto ou da imagem sobre ele (Lennie, 2000, Shevell e Kingdom, 2008). Esta interferência da cor do fundo sobre o objeto parece ter sido encontrada nos resultados do presente estudo. O desempenho de machos e fêmeas (potencialmente tricromatas) sofreu influência do tipo de fundo apresentado, tanto no tempo gasto no forrageio, quanto na quantidade de alimento. Fêmeas tiveram mais facilidade na captura de alvos não camuflados, despendendo menos tempo de forrageio em situações com fundo verde do que com fundo verde e laranja. Isso apoia a ideia de que o ruído cromático seria um elemento que afeta o desempenho dos indivíduos na detecção de objetos (Regan et al., 2001). Dicromatas, como machos e algumas fêmeas de saguis, apresentam uma redução do ruído cromático, produzido pelo fundo camuflado, com melhoria da

detecção de bordas e contornos, como as borrachas verdes e laranjas que podem ser confundidas, e eles acabam percebendo-as como possuindo uma única cor (Fig. 2). Entretanto, para um indivíduo tricromata a camuflagem pode representar uma cena confusa de várias cores, onde metade das borrachas do fundo se sobressaem sobre a outra metade. Este estudo dar suporte a esta perspectiva, também corroborada por Melin et al. (2008), que observou um melhor desempenho de dicromatas de *Cebus capucinus* selvagens na captura de insetos camuflados. Outros estudos em laboratório também mostraram essa vantagem (Morgan et al., '92; Saito et al., 2005; Saito et al., 2006). A vantagem dos dicromatas tem sido sugerida como parte da explicação para a manutenção do polimorfismo visual em primatas do Novo Mundo (Regan et al., 2001; Surridge et al., 2003).

Influência da forma

Outros dois elementos importantes no reconhecimento de um objeto são a forma e a cor do objeto. O presente estudo indica que a pista de forma é importante, exercendo um papel complementar no reconhecimento de objetos. De acordo com os resultados, viu-se que tanto fêmeas quanto machos gastaram menos tempo no forrageio quando a forma do alvo foi a esférica, diferente da forma das borrachas do fundo. Por outro lado, a quantidade de alvos capturados não diferiu entre as duas formas (esférica e cúbica).

Influência da cor do alvo

As cores utilizadas neste estudo mostraram-se como uma importante e fundamental pista sensorial na detecção dos alvos alimentares. É fato que a cor facilita na segmentação de cenas visuais, enriquecendo a percepção (Lennie, 2000). O presente estudo apontou que fêmeas foram mais habilidosas na detecção de alvos laranja do que verdes (mesma cor do fundo), corroborando com a hipótese da vantagem da tricromacia na detecção de objetos conspícuos laranjas (Smith et al., 2003; Riba-Hernandez et al., 2004). Caine e Mundy (2000) também mostraram a vantagem da tricromacia na espécie *Callithrix geoffroy* durante o forrageio de alvos laranja contra um fundo de folhagem verde. Já machos deste estudo, mostraram dificuldade na detecção de alvos verdes e laranja. Para os alvos azuis, considerados fáceis, os dados deste estudo mostraram que machos e

fêmeas tiveram um melhor desempenho na detecção de alvos azuis. De fato, ambos possuem o subsistema antigo de oponência visual, que compara a excitação do cone azul (S) com a dos cones verde (M) e vermelho (L) (Mollon, '99), chamado de canal de oponência azul-amarelo. O que ressalva a importância do uso de um controle (azul).

Muitos estudos sugerem a contribuição da cor (Tanaka et al., 2001; Gegenfurtner e Rieger, 2000). Um estudo com humanos e macacos rhesus (*Macaca mulatta*) mostrou uma melhora no desempenho em tarefas quando a cor estava presente, independentemente da luminância do objeto, salientando a importância desta pista sensorial no reconhecimento de objetos, especialmente quando as características da forma eram degradadas (Liebe et al., 2009). Outro estudo com reconhecimento facial também identificou esta mesma contribuição da cor em condições que degradam a informação de forma (Yip e Sinha, 2002). O que faz sentido, tendo em vista que o canal cromático filogeneticamente mais recente que compara informações na faixa do verde/vermelho compete pelo processamento de informações do canal de luminância, que é responsável pelo processamento de forma e contornos (Tovée, 2008). Gegenfurtner e Rieger (2000) concluíram em um estudo com humanos, que a visão de cores em geral pode ajudar a reconhecer de forma mais rápida os objetos, auxiliando também na recordação deles.

Os resultados deste estudo mostram uma diferença no padrão do desempenho de fêmeas e machos. Levando em consideração a proporção fenotípica esperada na população, de dois terços para fêmeas tricromatas (66,7%) e um terço para fêmeas dicromatas (33,3%) (SurrIDGE e Mundy, 2002; Jacobs, 2007), um comportamento direcionado à vantagem do fenótipo tricromata foi visto para fêmeas, que foram melhores no forrageio de alvos conspícuos laranja, mesmo diante da presença de possíveis fêmeas dicromatas. Machos apresentaram o comportamento direcionado à vantagem do fenótipo dicromata, com um melhor desempenho na condição camuflada, vantagem esta, pouco demonstrada em estudos anteriores. Os resultados sugerem um balanço entre as vantagens e desvantagens dos fenótipos visuais na condição polimórfica. Certamente uma análise genotípica posterior confirmando estes resultados seria interessante.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à CAPES, pela concessão da bolsa de mestrado. A Leonardo Emmanuel, Suedja Nunes e Samara Farias pela ajuda na coleta de dados. A Fábio Freitag pela parceria nas medições dos estímulos com o espectrofotômetro. A Wallisen Tadashi e Felipe Nalon pelo auxílio nas análises estatísticas preliminares. Aos funcionários do Núcleo de Primatologia pela ajuda e cuidado com os animais. Este estudo está de acordo com as normas éticas para o uso de animais em experimentação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior sampling methods. *Behaviour*, 49: 227–267.
- Arrese CA, Oddy AY, Runham PB, Hart NS, Shand J, Hunt DM, Beazley LD. 2005. Cone topography and spectral sensitivity in two potentially trichromatic marsupials, the Quokka (*Setonix brachyurus*) and Quenda (*Isoodon obesulus*). *Proc Biol Sci* 22:91–796.
- Arrese CA, Beazley LD, Neumeyer C. 2006. Behavioural evidence for marsupial trichromacy. *Curr Biol* 16:193–194.
- Arrese CA, Hart NS, Thomas N, Beazley LD, Shand J. 2002. Trichromacy in australian marsupials. *Curr Biol* 12:657–660.
- Biederman I, Ju G. 1988. Surface versus edge-based determinants of visual recognition. *Cognitive Psychology* 20:38–64.
- Bowmaker JK. 1998. Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye* 12:541–547.
- Box HO, Rohrhuber B, Smith P. 1995. Female tamarins (*Saguinus-Callitrichidae*) feed more successfully than males in unfamiliar foraging tasks. *Behav Process* 34:3–12.
- Box HO. 1997. Foraging strategies among male and female marmosets and tamarins (*Callitrichidae*): new perspectives in an underexplored area. *Folia Primatol* 68:296–306.
- Box HO, Yamamoto ME, Lopes EA. 1999. Gender differences in marmosets and tamarins: responses to food tasks. *Int J Comp Psychol* 12:1–12.

- Blessing EM, Solomon SG, Hashemi-Nezhad M, Morris BJ, Martin PR. 2004. Chromatic and spatial properties of parvocellular cells in the lateral geniculate nucleus of the marmoset (*Callithrix jacchus*). *J Physiol* 557:229–245.
- Caine NG, Mundy NI. 2000. Demonstration of a foraging advantage for trichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) dependent on food color. *Proc Biol Sci* 267:439–444.
- Caine NG, Surridge AK, Mundy NJ. 2003. Dichromatic and trichromatic *Callithrix geoffroyi* differ in relative foraging ability for red-green color camouflaged and non-camouflaged food. *Int J Primatol* 24:1163–1175.
- Caldwell CA, Whiten A. 2003. Scrounging facilitates social learning in common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Anim Behav* 65:1085–1092.
- Cowey A, Heywood CA. 1995. There's more to colour than meets the eye. *Behav Brain Res* 71:89–100.
- Dacey DM. 2004. Origins of perception: retinal ganglion cell diversity and the creation of parallel visual pathways. In: Gazzaniga MS, editor. Cambridge MA: MIT Press USA. *The Cognitive Neurosci.* p 281–301.
- De Araújo MFP, Lima EM, Pessoa VF. 2006. Modeling dichromatic and trichromatic sensitivity to color properties of fruit eaten by Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *Am J Primatol* 68:1129–1137.
- Dominy NJ, Lucas PW. 2001. Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature* 410:363–365.
- Dominy NJ, Lucas PW. 2004. Significance of color, calories, and climate to the visual ecology of catarrhines. *Am J Primatol* 62:189–207.
- Gegenfurtner KR, Kiper DC. 2003. Color Vision. by Annual Reviews.
- Gegenfurtner KR, Rieger J. 2000. Sensory and cognitive contributions of color to the recognition of natural scenes. *Curr Biol* 10:805–808.

- Heesy CP, Ross CF. 2001. Evolution of activity patterns and chromatic vision in primates: morphometrics, genetics and cladistics. *J Human Evol* 40:111–149.
- Houle A. 1999. The origin of Platyrrhines: an evaluation of the Antarctic scenario and the floating island model. *Am J Phys Anthropol* 109:541–559.
- Hunt DM, Williams AJ, Bowmaker JK, Mollon JD. 1993. Structure and evolution of the polymorphic photopigment gene of the marmoset. *Vision Res* 33:147–154.
- Isbell LA. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behaviour among primates. *Behav Ecol* 2:143–155.
- Jacobs GH, Deegan JF. 2003. Cone pigment variation in four genera of New World monkeys. *Vision Res* 43:227–236.
- Jacobs GH, Neitz J, Crognale M. 1987. Colour vision polymorphism and its photopigment basis in a callitrichid monkey (*Saguinus fuscicollis*). *Vision Res* 27:2089–2100.
- Jacobs GH, Rowe MP. 2004. Evolution of vertebrate colour vision. *Clin Exp Optom* 87:206–216.
- Jacobs GH. 1993. The distribution and nature of color vision among the mammals. *Biol Rev Camb Philos Soc* 68:413–471.
- Jacobs GH, Neitz J, Neitz M. 1993. Genetic basis of polymorphism in the color vision of platyrrhine monkeys. *Vision Res* 33:269–274.
- Jacobs GH. 1996. Primate photopigments and color vision. *Proceedings of the National Academy of Sciences – USA* 93:577–581.
- Jacobs GH. 2002. Progress toward understanding the evolution of primate color vision. *Evol Anthropol* 1:132–135.
- Jacobs GH. 2007. New World monkeys and color. *Int J Primatol* 28:729–759.
- Jacobs GH. 2008. Primate color vision: A comparative perspective. *Visual Neurosci* 25:619–633.
- Kay RF. 1984. On the use of anatomical features to infer foraging behavior in extinct primates. *Adaptations for foraging in nonhuman primates*. In: Rodman PS, Cant JGH, editors. New York, Columbia University Press. p 21–53.

- Kay RF, Williams BA, Anaya F. 2002. The adaptations of *Branisella boliviana*, the earliest South American monkey. Reconstructing behavior in the primate fossil record. In: Plavcan JM, Kay RF, Jungers WL, van Schaik CP, editors. New York, Kluwer-Plenum. p 339–370.
- Kawamura S, Hirai M, Takenaka O, Radlwimmer FB, Yokoyama S. 2001. Genomic and spectral analyses of long to middle wavelength-sensitive visual pigments of common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Gene* 269:45–51.
- Kelber A, Vorobyev M, Osorio, D. 2003. Animal colour vision – behavioral tests and physiological concepts. *Biol Rev* 78:81–118.
- Liebe S, Fischer E, Logothetis NK, Rainer G. 2009. Color and shape interactions in the recognition of natural scenes by human and monkey observers. *J Vis* 9:1–16.
- Li A, Lennie P. 2001. Importance of color in the segmentation of variegated surfaces. *J Opt Soc Am Optic Image Sci Vis* 18:1240–1251.
- Lennie P. 2000. Color Vision. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, editors. *Principles of Neural Science*. McGraw-Hill, USA p 572–590.
- Livingstone MS, Hubel DH. 1987. Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *J Neurosci* 7:3416–3468.
- Livingstone MS, Hubel DH. 1988. Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science* 240:740–749.
- Lucas PW, Darvell BW, Lee PKD, Yuen TDB, Choong MF. 1998. Colour cues for leaf food selection by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) with a new suggestion for the evolution of trichromatic color vision. *Folia Primatol* 69:139–152.
- Melin AD, Fedigan ML, Hiramatsu C, Sendall CL, Kawamura S. 2007. Effects of colour vision phenotype on insect capture by a free-ranging population of white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Anim Behav* 73:205–214.

- Melin AD, Fedigan LM, Hiramatsu C, Kawamura S. 2008. Polymorphic color vision in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*): Is there foraging niche divergence among phenotypes? *Behav Ecol Sociobiol.* 62:659–670.
- Mollon JD, Bowmaker JK, Jacobs GH. 1984. Variations of color vision in a New World primate can be explained by polymorphism of retinal photopigments. *Proc R Soc Lond* 222:373–399.
- Mollon JD. 1989. “Tho’she kneel’d in that place where they grew...”The uses and origins of primate colour vision. *J Exp Biol* 146:21–38.
- Morgan MJ, Adam A, Mollon JD. 1992. Dichromats detect colour-camouflaged objects that are not detected by trichromats. *Proc R Soc Lond B* 248:291–295.
- Mollon JD. 1999. Color Vision: Opsins and Options. *Nat Acad Sci Proc USA* 96:4743–4745.
- Nassi JJ, Callaway EM. 2009. Parallel processing strategies of the primate visual system. *Rev Neurosci.* p 360–372.
- Osorio D, Vorobyev M. 1996. Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proc R Soc Lond* 263:593–599.
- Párraga CA, Troscianko T, Tolhurst DL. 2002. Spatiochromatic properties of natural images and human vision. *Curr Biol* 12:483–487.
- Perini ES, Pessoa VF, Pessoa DMA. 2009. Detection of fruit by the Cerrado’s marmoset (*Callithrix penicillata*): modeling color signal for different background scenarios and ambient light intensities. *J Exp Zool* 311:289–302.
- Pessoa DMA, Perini ES, Carvalho LS, Tomaz C, Pessoa VF. 2005b. Color vision in *Leontopithecus chrysomelas*: a behavioral study. *Int J Primatol* 26:147–158.
- Pessoa DMA, Araujo MFP, Tomaz C, Pessoa VF. 2003. Colour discrimination learning in black-handed tamarin (*Saguinus midas niger*). *Primates* 44:413–418.
- Pessoa DMA, Cunha JF, Tomaz C, Pessoa VF. 2005a. Colour discrimination in the black-tufted-ear marmoset (*Callithrix penicillata*): ecological implications. *Folia Primatol* 76:125–134.

- Pessoa DMA, Tomaz C, Pessoa VF. 2005c. Color vision in marmosets and tamarins: behavioral evidence. *Am J Primatol* 67:487–495.
- Price CJ, Humphreys GW. 1989. The effects of surface detail on object categorization and naming. *Q J Exp Psychol-A* 41:797–827.
- Regan BC, Julliot C, Simmen B, Viénot F, Charles-Dominique P, Mollon JD. 1998. Frugivory and colour vision in *Alouatta seniculus*, a trichromatic platyrrhine monkey. *Vision Res* 38:3321–3327.
- Regan BC, Julliot C, Simmen B, Vienot F, Charles-Dominique P, Mollon JD. 2001. Fruits, foliage and the evolution of primate color vision. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356:229–283.
- Riba-Herdandez P, Stoner KE, Osorio D. 2004. Effect of polymorphic colour vision for fruit detection in the spider monkey *Ateles geoffroyi*, and its implications for the maintenance of polymorphic colour vision in platyrrhine monkeys. *J Exp Biol* 207:2465–2470.
- Rylands AB, Schneider H, Langguth A, Mittermeier RA, Groves CP, Rodríguez-Luna E. 2000. An assessment of the diversity of New World primates. *Neotrop Primates* 8:61–93.
- Saito A, Mikami A, Kawamura S, Ueno Y, Hiramatsu C, Widayati KA, Surybroto B, Teramoto M, Mori Y, Nagano K, Fujita K, Kuroshima H, Hasegawa T. 2005. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in non-human primates. *Am J Primatol* 67:425–436.
- Saito A, Mikami A, Hosokawa T, Hasegawa T. 2006. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in humans. *Percept Motor Skill* 102:3–12.
- Savage A, Dronzek LA, Snowdon CT. 1987. Color discrimination by the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*) and its relation to fruit coloration. *Folia Primatol* 49:57–69.
- Shevell SK, Kingdom FA. 2008. Color in complex scenes. *Annu Rev Psychol* 59:143–166.
- Shyue SK, Boissinot S, Schneider H, Sampaio I, Schneider MP, Abee CR, Williams L, Hewett-Emmett D, Sperling HG, Cowing JA, Dulai KS, Hunt DM, Li WH. 1998. Molecular genetics of spectral tuning in New World monkey color vision. *J Mol Evol* 46:697–702.

- Smith AC, Buchanan-Smith HM, Surridge AK, Osorio D, Mundy NI. 2003. The effect of color vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus* spp.). *J Exp Biol* 206:3159–3165.
- Sousa MBC, Xavier NM, Peregrino HS, Oliveira MS, Yamamoto, ME. 2001. Hand preference study in marmosets (*Callithrix jacchus*) using food reaching tests. *Primates* 42:56–64.
- Stevenson MF, Rylands AB. 1988. The marmosets, genus *Callithrix*. In: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho AF, da Fonseca GAB. editors. *Ecology and behavior of neotropical primates*. Washington DC: World Wildlife Fund. 2:131–222.
- Sumner P, Mollon JD. 2000a. Catarrhine photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. *J Exp Biol* 203:1963–1986.
- Sumner P, Mollon JD. 2000b. Chromaticity as a signal of ripeness in fruits taken by primates. *J Exp Biol* 203:1987–2000.
- Surridge AK, Mundy NJ. 2002. Trans-specific evolution of opsin alleles and the maintenance of trichromatic colour vision in Callitrichine primates. *Mol Ecol* 11:2157–2169.
- Surridge AK, Osorio D, Mundy NI. 2003. Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends Ecol Evol* 18:198–205.
- Surridge AK, Suárez SS, Buchanan-Smith HM, Smith AC, Mundy NI. 2005. Color Vision Pigment Frequencies in Wild Tamarins (*Saguinus spp.*). *Am J Primatol* 67:463–470.
- Tanaka J, Weiskopf D, Williams P. 2001. The role of color in high-level vision. *Trends in Cogn Sci* 5:211–215.
- Tovée MJ, Bowmaker JK, Mollon JD. 1992. The relationship between cone pigments and behavioural sensitivity in a New World monkey (*Callithrix jacchus jacchus*). *Vision Res* 32:867–878.
- Tovée MJ. 2008. *An introduction to the visual system*. Second edition. Newcastle University. Cambridge University Press. p 210.

- Travis DS, Bowmaker, JK, Mollon, JD. 1988. Polymorphism of visual pigments in a Callitrichid monkey. *Vision Res* 28:481–490.
- Wichmann FA, Sharpe LT, Gegenfurtner KR. 2002. The contributions of color to recognition memory for natural scenes. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 28:509–520.
- Tardif S D, Richter CB. 1981. Competition for a desired food in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus*) and the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Lab Anim Sci* 31:52–55.
- Yamamoto ME. 1993. From dependence to sexual maturity: the behavioural ontogeny of Callitrichidae. In: Rylands A. B., (ed) *Marmosets and tamarins. Systematics, behaviour, and ecology*. Oxford. p 235–254.
- Yamamoto ME, Domeniconi C, Box H. 2004. Sex differences in common Marmosets (*Callithrix jacchus*) in response to an unfamiliar food task. *Primates*. 45:249–254.
- Yip AW, Sinha P. 2002. Contribution of color to face recognition. *Perception* 31:995–1003.
- Yeh T, Lee BB, Kremers J, Cowing JA, Hunt DM, Martin PR, Troy JB. 1995. Visual responses in the lateral geniculate nucleus of dichromatic and trichromatic marmosets (*Callithrix jacchus*). *J Neurosci* 15:7892–7904.

LEGENDAS DAS FIGURAS:

Fig. 1. Disposição do aparato experimental de fundo verde e de fundo verde e laranja. Os alvos azuis em apenas 3 bandejas no fundo verde, aleatoriamente distribuídos.

Fig. 2. Diagrama de cromaticidade CIE 1931, representação perceptiva do espaço cromático do ser humano, onde é possível se representar uma cor considerando-se os parâmetros de matiz (comprimento de onda) e saturação (diluição da cor no branco). Todas as cores espectralmente puras estão localizadas no contorno do diagrama (linha sólida), enquanto que o branco localiza-se no centro. As linhas pontilhadas indicam faixas de cores que são confundidas por um indivíduo protanopo (linhas de confusão do protanopo). A plotagem dos estímulos é indicada por quadrados preenchidos e vazios (borrachas e alvos verdes, respectivamente); círculos preenchidos e vazios (borrachas e alvos laranja, respectivamente) e triângulo preenchido (alvos azuis).

Fig. 3. Espectro de refletância dos estímulos. Cada curva foi construída a partir dos valores médios de quatro medições. (A) Cubos de borracha com quatro brilhos distintos para o verde (representados pelas curvas em verde) e um brilho para o laranja (representado pela curva em laranja). (B) Alvos alimentares com dois brilhos distintos para o azul (representado pelas curvas em azul), verde (representados pelas curvas em verde) e laranja (representados pelas curvas em laranja).

Fig. 4. Situações apresentadas na tarefa visual (1, 2, 3, 4, 5 e 6) com alvos alimentares variando em forma (quadrada e esférica) e em cor (laranja, verde e azul).

Fig. 5. Influência da cor do fundo sobre o tempo médio de forrageio (A) e quantidade de alvos capturados (B) por machos e fêmeas de saguis, *Callithrix jacchus*. Letras distintas indicam diferença significativa para um $\alpha = 0,05$.

Fig. 6. Influência da forma do alvo sobre o tempo médio de forrageio (A) e quantidade de alvos capturados (B) por machos e fêmeas de saguis, *Callithrix jacchus*. Letras distintas indicam diferença significativa para um $\alpha = 0,05$.

Fig. 7. Influência da cor do alvo sobre o tempo médio de forrageio (A) e quantidade de alvos capturados (B) por machos e fêmeas de saguis, *Callithrix jacchus*. Letras distintas indicam diferença significativa para um $\alpha = 0,05$.

2012015802

FIGURAS:

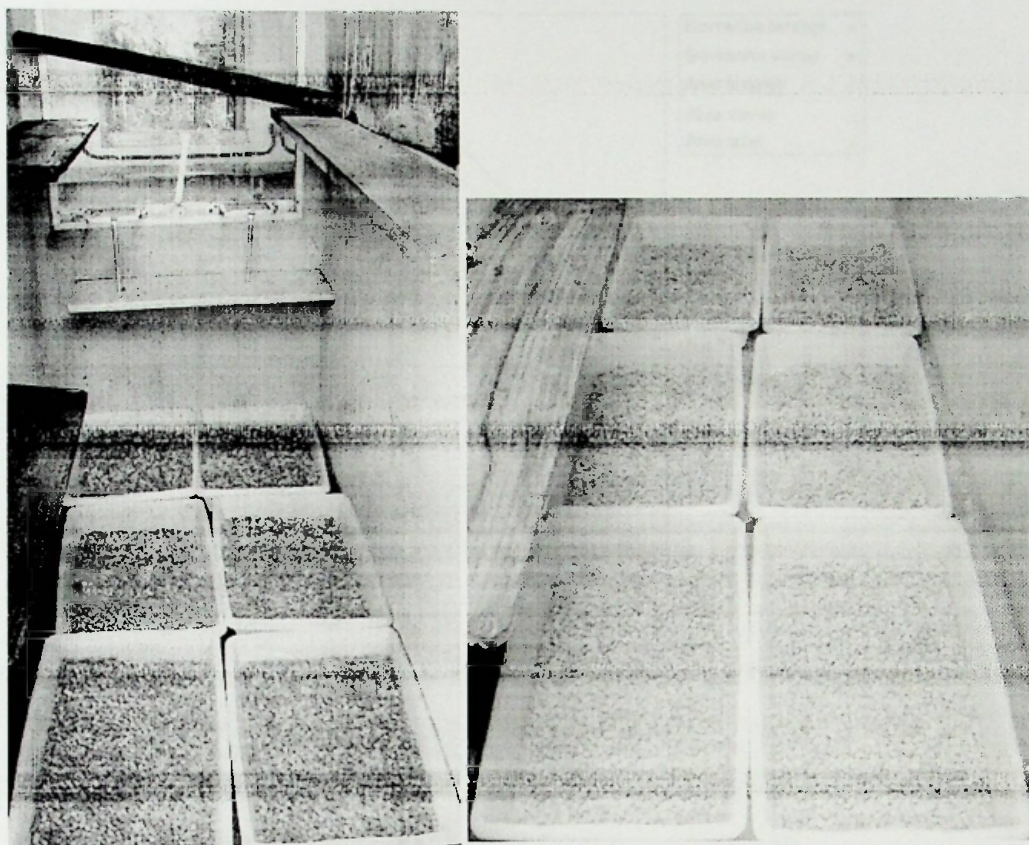


Fig. 1.

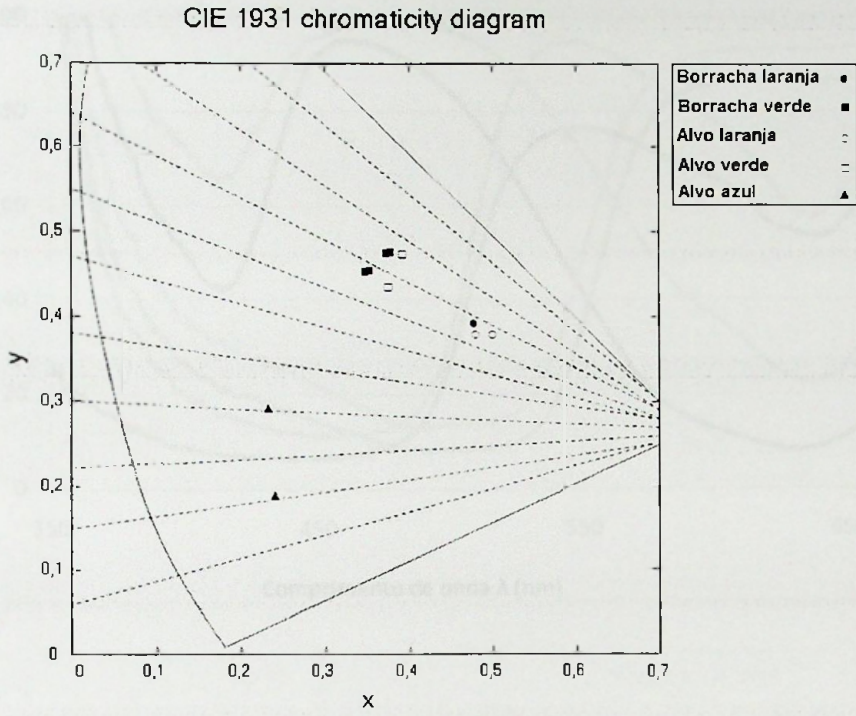
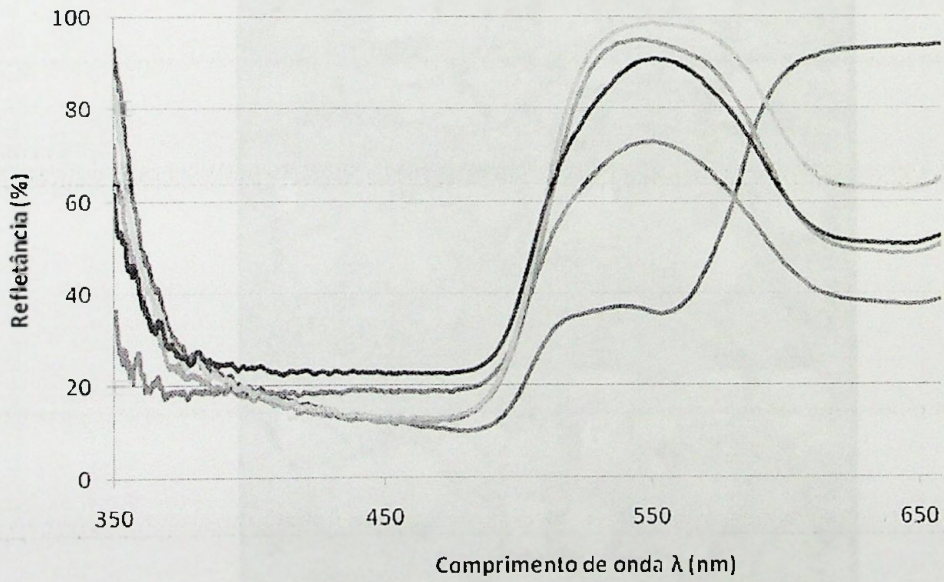


Fig. 2.

A



B



Fig. 3.

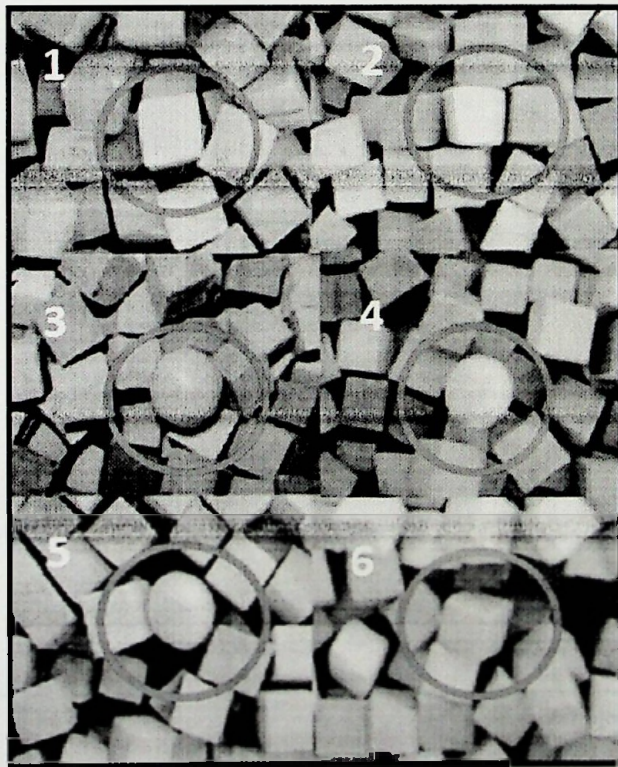
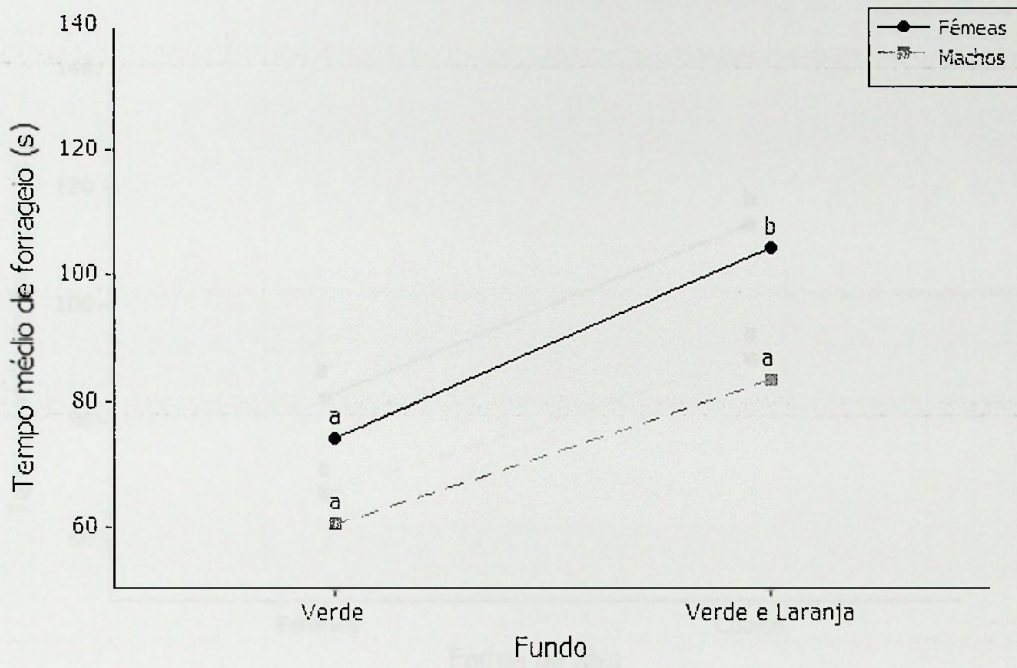


Fig. 4.

A



B

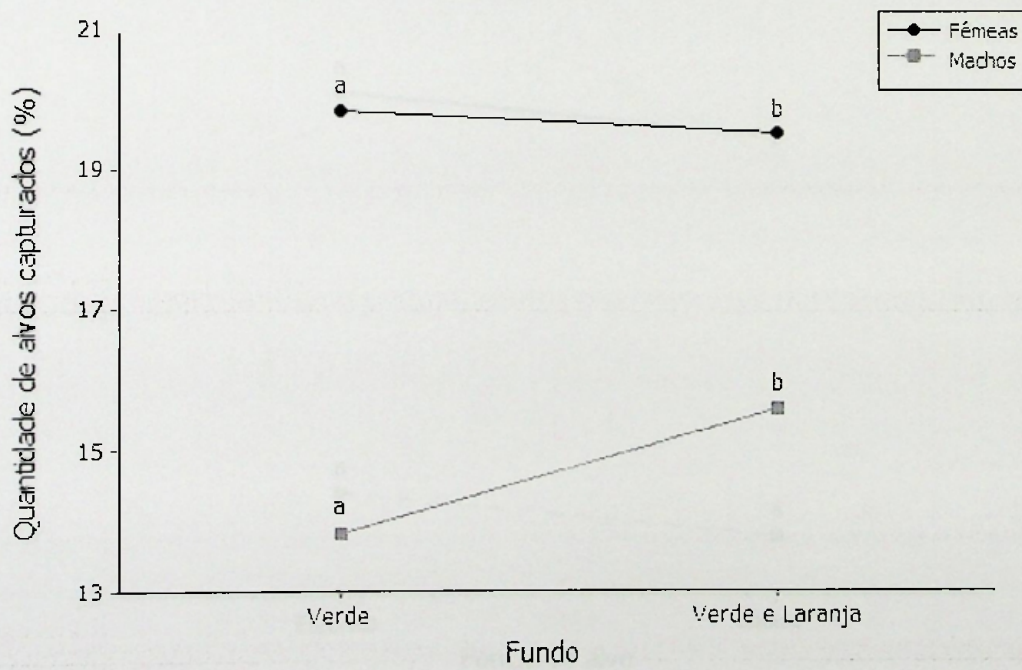
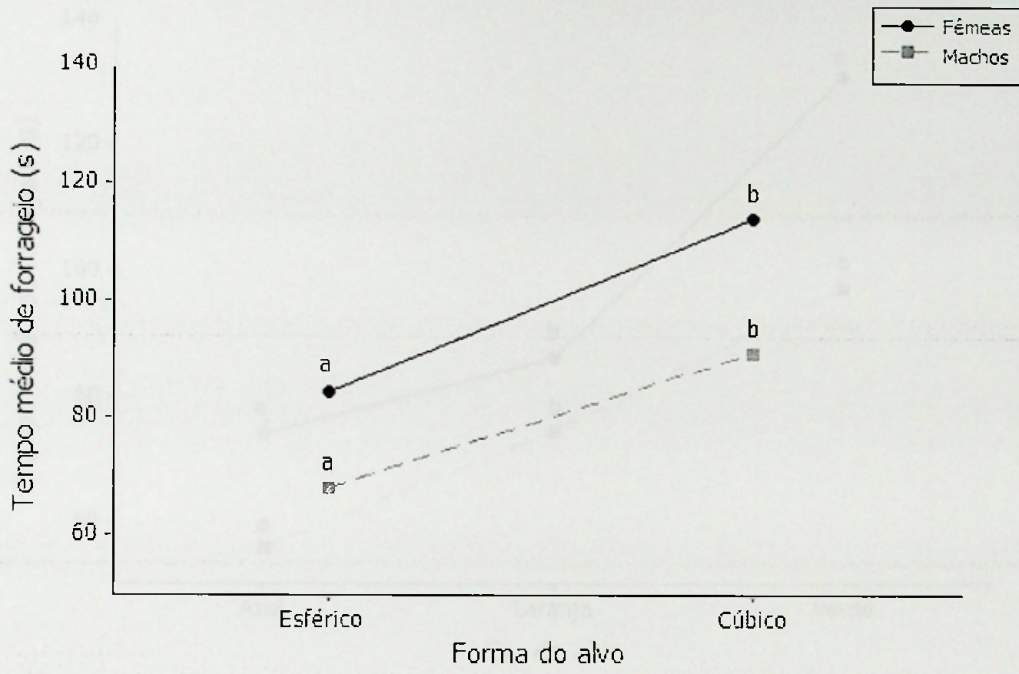


Fig. 5.

A



B

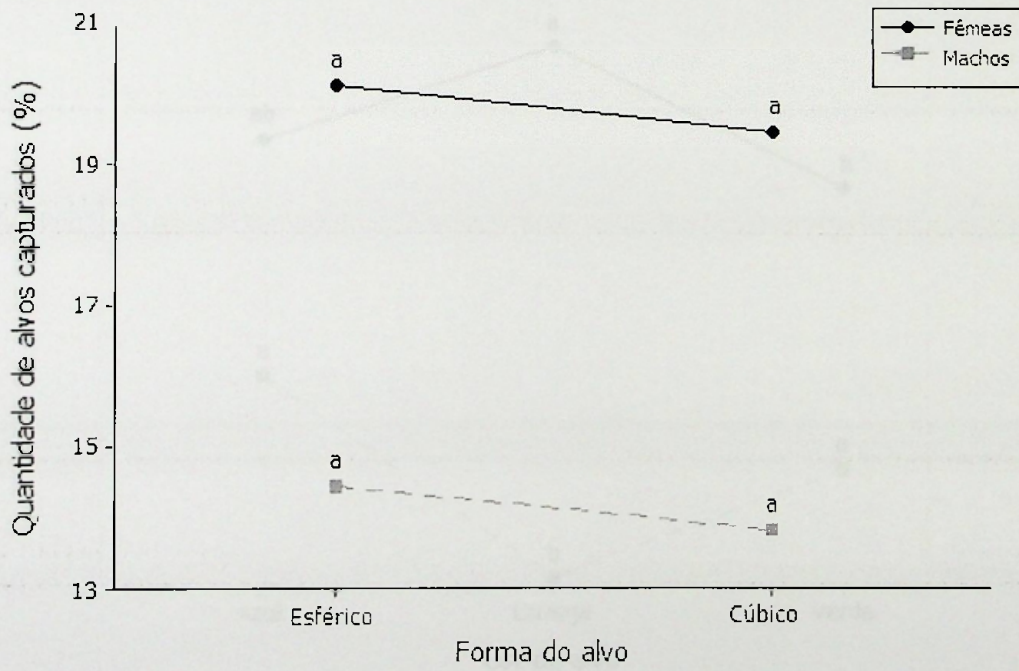
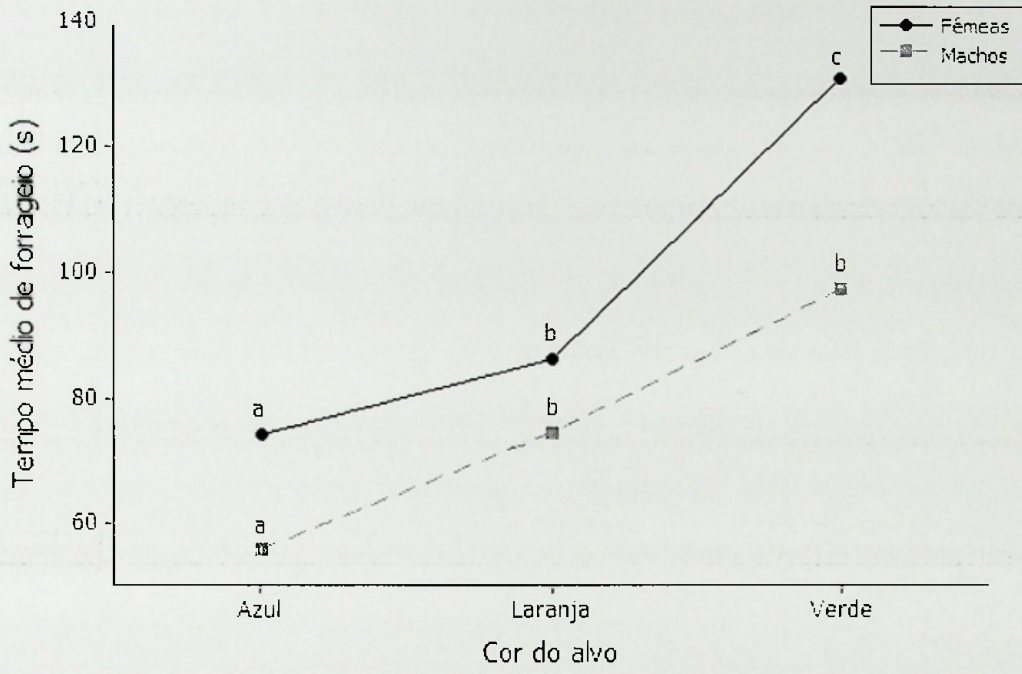


Fig. 6.

A



B

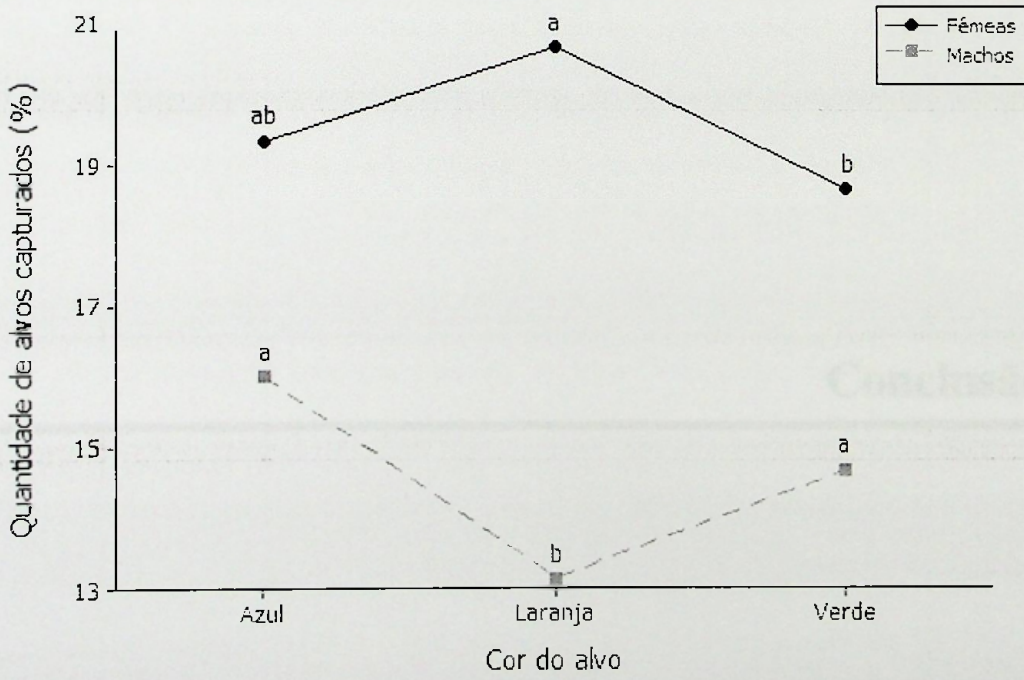


Fig. 7.

CONCLUSÃO

Conclui-se que a percepção e captura de sinais pelas funções olfativas está sendo um sinal para as informações de pistas visuais (cor do fundo, forma do alvo e cor do alvo). Para perceber a presença de mudanças de manchas discretas quando o fundo em movimento é um estímulo, sugere-se que fibras foram excitadas no fundo verde (isto não camuflado). Assim, conclui-se que um estímulo em que o objeto está camuflado pelo fundo e o estímulo visual de movimento é percebido. Sugere-se também que no caso de indivíduos invertebrados, esse estímulo é percebido quando o objeto está em movimento. A variação de movimento na detecção de alvos de fundo, associada à variação de discretas na quebra de camuflagem, poderia estar representando um balanço das frequências fenotípicas dentro da população.

A Ecologia Sensorial é uma área de conhecimento relativamente recente, que procura unir as contribuições oriundas pela ecologia e pela psicologia sensorial, e que vem se desenvolvendo nos últimos anos. A variedade de enfoques que ela permite é surpreendente. Dentro desta perspectiva, o estudo da visão de cores em primatas envolve de forma geral aspectos fisiológicos, genéticos, comportamentais e ecológicos. Na realidade, cada um deles é considerado uma peça fundamental na montagem do quebra-cabeças que envolve a visão de cores. Por isso mesmo, é necessário o trabalho de vários estudos em todas as áreas que cercam o sistema visual, desde aspectos fisiológicos até aspectos ecológicos e culturais de forma crítica. Os estudos em primatas são fundamentais para esse objetivo. Apesar de poucos os estudos realizados sobre este assunto, a importância da visão de cores em primatas é cada vez mais evidente. A importância da ecologia sensorial e das diferenças entre as espécies de primatas é cada vez mais evidente.

Conclusão Geral

CONCLUSÃO

Constatou-se que a detecção e captura de alvos pelos sujeitos observados neste estudo em geral sofreram influências de pistas visuais (cor do fundo, forma do alvo e cor do alvo). Estes resultados apontam uma vantagem de machos dicromatas quando o fundo era verde/laranja (alvo camuflado), enquanto que fêmeas foram melhores no fundo verde (alvo não camuflado). Assim, conclui-se que um contexto em que o objeto está camuflado pode facilitar a percepção visual de dicromatas, sugerindo também que no caso de indivíduos tricromatas este contexto atrapalhe. Neste estudo fêmeas gastaram menos tempo de forrageio e capturaram mais alvos conspícuos (laranja), quando comparadas a machos dicromatas. A vantagem do heterozigoto na detecção de alvos laranja, associada à vantagem de dicromatas na quebra de camuflagem, poderia então representar um balanço das frequências fenotípicas dentro da população.

A Ecologia Sensorial é uma área de conhecimento relativamente recente, que procura unir os conhecimentos abordados pela ecologia e pela fisiologia sensorial, e que vem se fortalecendo nos últimos anos. A variedade de enfoques que ela permite é surpreendente. Dentro desta perspectiva, o estudo da visão de cores em primatas engloba de forma geral: estudos fisiológicos, genéticos, comportamentais e ecológicos. Na realidade, cada um destes é considerado uma peça fundamental na montagem do imenso quebra-cabeça que envolve a visão de cores. Por isso mesmo, é necessário o incentivo de novos estudos em todas as áreas que circundam o sistema visual, novas técnicas e metodologias devem ser propostas e olhadas de forma crítica. Os estudos comportamentais por sua vez, já provaram o quão são essenciais e confiáveis na discriminação perceptiva. O presente trabalho contribui para este segmento. Ainda são poucos os estudos realizados nessa área de conhecimento aqui no Brasil. O que leva a uma necessidade da amplificação do conhecimento sobre a importância da ecologia sensorial e dos processos evolutivos envolvidos na visão de cores em primatas.

UFRN

SISTEMA DE BIBLIOTECAS INTEGRADAS



SIGAA

2012015802