

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

RESUMO

A elevada quantidade de informações sensoriais presentes no ambiente natural exerce grande influência sobre as tomadas de decisões e adoção de diferentes estratégias comportamentais pelos animais. Dentre as diversas modalidades sensoriais existentes, a olfação, a gustação, a audição, o tato e a visão podem ser consideradas como as de maior relevância para os primatas. Nestes animais, a modalidade sensorial da visão se destaca por sua importância, sendo responsável pela decodificação da informação por vias neurais paralelas que competem pelo processamento. Dentre os mamíferos, os primatas se destacam por apresentar a melhor visão de cores. Contudo, o padrão de distribuição geográfica da visão de cores dos primatas não é homogêneo. Enquanto que uma tricromacia uniforme, similar à encontrada em seres humanos de visão normal, é observada em primatas do Velho Mundo, um polimorfismo visual ligado ao sexo se faz presente nas espécies do Novo Mundo, proporcionando dicromacia, similar à encontrada em seres humanos daltônicos, a todos os machos e a um terço das fêmeas, e tricromacia a dois terços das fêmeas. Diferentes métodos têm sido utilizados para se compreender os mecanismos e a função da visão de cores em primatas. Os principais métodos utilizados incluem abordagens fisiológicas e genéticas, estudos comportamentais e técnicas de modelagem visual. Com base nos resultados desses estudos, alguns fatores ecológicos e comportamentais foram propostos como possíveis fontes de pressão seletiva sobre a evolução da visão de cores (ex. a procura por alimento, a escolha de parceiros sexuais, a evasão de predação e o comportamento social). Diversas hipóteses têm procurado explicar a manutenção do polimorfismo visual, dentre elas: a vantagem do heterozigoto, a seleção dependente de frequência, o mútuo benefício de associação e a diversificação de nichos. Mas, mesmo considerando a ampla gama de informações levantadas nas últimas quatro décadas, nenhum fator ecológico ou hipótese evolutiva se sobressai consideravelmente como uma forma de explicar o papel da visão de cores em primatas. O enfoque da ecologia sensorial, que procura compreender a influência exercida pelas informações ambientais sobre a percepção dos diferentes animais, pode trazer uma contribuição significativa para esse debate.

Palavras-chave: polimorfismo visual; daltonismo; tricromacia; evolução; modelagem visual.

ABSTRACT

SENSORY ECOLOGY OF PRIMATES: THE IMPORTANCE OF COLOR VISION. The enormous quantity of sensory information found in nature exerts great influence on decision making and choice of behavioral strategies by animals. Among the different sensory modalities that exist, olfaction, gustation, hearing, touching and vision can be listed as the most relevant to primates. Among these animals, the sensory modality of vision stands out because of its importance, being responsible for the codification of information by neural parallel pathways that compete for processing. Among mammals, primates are worthy of note for presenting the best color vision. However, the pattern of geographic distribution of primate color vision it is not homogeneous. While a uniform trichromacy, similar to that found in humans with normal vision, is observed in Old World primates, a sex-linked visual polymorphism is present in New World species, enabling dichromacy,

similar to that found in human color-blinds, in all males and in one third of females, and trichromacy in two thirds of females. Different methods have been used for the comprehension of mechanisms and function of primate color vision. The leading used methodologies include physiological and genetics approaches, behavioral studies and visual modeling techniques. Based on these studies, some ecological and behavioral factors were proposed as possible sources of selective pressure acting upon the evolution of color vision (ex. search for food, partners choice, predator evasion, social behavior). Diverse hypothesis have tried to explain the maintenance of visual polymorphism, among them: heterozygote advantage, frequency-dependent selection, mutual benefits of association and niche diversification. But, even considering the broad set of information acquired in the last four decades, neither ecological factor or evolutionary hypotheses considerably outperforms others as a way of explaining the role of primate color vision. The sensory ecology approach, that seeks to comprehend the influence exerted by environmental information upon the perception of different animals, can bring a significant contribution to this debate.

Keywords: visual polymorphism; color-blindness; trichromacy; evolution; visual modeling.

RESUMEN

ECOLOGÍA SENSORIAL DE LOS PRIMATES: LA IMPORTANCIA DE LA VISIÓN DEL COLOR.

La enorme cantidad de información sensorial que se encuentra en la naturaleza ejerce una gran influencia en la toma de decisiones y en la escogencia de las estrategias comportamentales por parte de los animales. Entre las diversas modalidades sensoriales existentes, el olfato, el gusto, la audición, el tacto y la visión pueden ser consideradas como las de mayor relevancia para los primates. En estos animales, la modalidad sensorial de la visión se destaca por su importancia, siendo responsable de la decodificación de la información a través de rutas neuronales paralelas que compiten por el procesamiento. Dentro de los mamíferos, los primates se destacan por poseer la mejor visión de los colores. A pesar de ello, el patrón de distribución geográfica de la visión de los colores de los primates no es homogéneo. Aunque una tricromacia uniforme, similar a la encontrada en los seres humanos de visión normal, es observada en los primates del Viejo Mundo, un polimorfismo visual ligado al sexo está presente en las especies del Nuevo Mundo, proporcionando dicromacia, similar a la encontrada en los seres humanos daltónicos, presente en todos los machos y un tercio de las hembras y tricromacia en los dos tercios de las hembras restantes. Se han utilizado diferentes métodos para comprender los mecanismos y la función de la visión de colores en los primates. Los principales métodos utilizados incluyen aproximaciones fisiológicas y genéticas, estudios comportamentales y técnicas de modelación visual. Con base en los resultados de estos estudios, algunos factores ecológicos y comportamentales fueron propuestos como posibles fuentes de presión selectiva sobre la evolución de la visión de colores (ex. búsqueda de alimentos, escogencia de parejas sexuales, evasión de la depredación y comportamiento social). Diversas hipótesis han intentado explicar el mantenimiento del polimorfismo visual, entre ellas: la ventaja del heterocigoto, una selección dependiente de frecuencia, el beneficio mutuo de asociación y la diversificación de nichos. No obstante, considerando la amplia gama de informaciones recopiladas en las últimas cuatro décadas, ningún factor ecológico o hipótesis evolutiva sobresale en su intento por explicar la finalidad de la visión de colores en primates. El enfoque de la ecología sensorial, que intenta comprender la influencia ejercida por la información ambiental sobre la percepción de los diferentes animales, puede ofrecer una contribución significativa para ese debate.

Palabras clave: polimorfismo visual; daltonismo; tricromacia; evolución; modelamiento visual.

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 a 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. A existência dessa gama funcional de mecanismos sensoriais parece ser importante em diversas situações, como: manutenção da homeostase, coordenação temporal, orientação espacial, defesa contra predadores, identificação e seleção de alimentos, identificação e seleção de parceiros reprodutivos, identificação e reconhecimento de co-específicos e identificação de comportamento enganoso (Dusenbery 1992, Buchanan-Smith 2005).

Informações químicas, como sinais olfatórios e gustatórios, apresentam propagação muito lenta, grande persistência e baixa direcionalidade no ambiente, mas são dificilmente barradas por obstáculos (Bradbury & Vehrencamp 1998). A olfação, por exemplo, pode desempenhar um papel importante na comunicação sócio-sexual, fornecendo pistas sobre o histórico de cada indivíduo (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 àquelas que não exigem uma resposta rápida (Snowdon 2007). Por sua vez, a gustação é especialmente utilizada na exploração de alimentos. As papilas gustativas, localizadas na língua, respondem a estímulos responsáveis pelo sentido do paladar (Hladik & Simmen 1996). O pH encontrado em frutos tem relação com seu estado de maturação pois, com o aumento do pH, os ácidos acabam formando açúcares; o gosto amargo, em geral, está associado a toxinas de plantas, incluindo alcalóides e taninos (Dominy *et al.* 2001). Já se sabe que primatas podem morder suavemente frutos com os seus incisivos e posteriormente rejeitá-los (MacKinnon 1974, Melin *et al.* 2009), o que mostra a importância das pistas gustativas na tomada de decisão em aceitar ou rejeitar um determinado alimento, de forma a melhorar sua eficiência de forrageio (Dominy 2004).

Por sua vez, os sinais acústicos são de rápida propagação, baixa persistência e alta direcionalidade no ambiente, sendo afetados em diferentes graus, a depender das dimensões dos obstáculos encontrados (Bradbury & Vehrencamp 1998). O sentido da audição é muito utilizado por primatas noturnos na localização de alimentos, predadores e co-específicos. As orelhas destes primatas são relativamente grandes, com estruturas membranosas, que funcionam como uma espécie de radar, detectando a direção dos movimentos. Em primatas diurnos, cujas orelhas são menores e menos móveis, a recepção de sinais sonoros também é de extrema importância, podendo ser utilizados para estimar a localização (Fleage 1999), a quantidade e a divisibilidade dos alimentos (Dittus 1984, Hauser *et al.* 1993). 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 e, desta forma, permitindo que eles evitem o gasto de energia no deslocamento até um local com pouco ou nenhum alimento (Milton 2000). Outro exemplo da importância das informações acústicas são as vocalizações em competições por alimentos, sejam intra ou interespecíficas (Menzel *et al.* 1985, Chapman & Lefebvre 1990, Hauser & Wrangham 1990). Por fim, uma das principais funções da sinalização acústica está relacionada à defesa contra predadores, como a utilização de sinais de alerta, fundamentais para a proteção dos primatas (Bezerra & Souto 2008).

As informações táteis são de propagação instantânea, extrema direcionalidade e persistência variável, mas necessitam que o animal e o objeto a ser avaliado estejam em contato físico (Bradbury & Vehrencamp 1998). O tato pode fornecer informações sobre características de um objeto, tais como a sua textura e a sua consistência, que não são facilmente identificadas por outras modalidades sensoriais. A manipulação pode ser um mecanismo eficaz na discriminação de um alimento comestível (Harrison & Byrne 2000). O tato também pode exercer um importante papel na comunicação social (Snowdon 2007). A catação é um bom exemplo disso, podendo funcionar para limpeza de regiões do corpo do animal, como também para estreitar relações sociais em primatas (Ahumada 1992, Lazaro-Perea *et al.* 2004).

Para perceber o ambiente que os cerca, primatas utilizam a visão de modo extensivo, o que pode explicar as diferenças estruturais e fisiológicas encontradas no sistema visual de várias espécies estudadas (Fleage 1999). A importância da modalidade visual para os primatas pode ser exemplificada quando consideramos a grande porção de seu córtex cerebral e o elevado número de áreas especializadas devotadas ao processamento de imagens (Felleman & van Essen 1991). Os sinais visuais são de propagação instantânea, baixíssima persistência e altíssima direcionalidade (Bradbury & Vehrencamp 1998), mas, diferentemente do que ocorre em outras modalidades sensoriais, esses sinais sofrem grande interferência de elementos do ambiente, sendo facilmente encobertos ou obstruídos, o que em geral ocorre em ambientes de vegetação fechada (Dominy *et al.* 2001). Além disso, mesmo em um ambiente de vegetação aberta, à medida que um objeto se distancia do visualizador, a discriminação de suas características físicas torna-se cada vez mais difícil (Snowdon 2007). Em especial, muita atenção tem sido dada ao estudo da visão de cores em primatas, que se mostra mais apurada do que a de outros mamíferos (Jacobs 1993, 2002). A investigação das possíveis vantagens evolutivas relacionadas a uma melhor visão de cores tem envolvido variáveis sociais, reprodutivas, de predação e, principalmente, alimentares (Dominy & Lucas 2001, Regan *et al.* 2001, Sumner & Mollon 2003, Waitt *et al.* 2003, Smith *et al.* 2005, Bradley & Mundy 2008, Perini *et al.* 2009).

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

BASES BIOLÓGICAS 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. Na visão de alguns autores, a detecção de uma cena colorida pertence ao universo da física óptica (Tossato 2005), pois a função básica do olho seria captar e focalizar a luz por meio de um conjunto de lentes, a córnea e o cristalino, permitindo que uma imagem

nítida seja projetada na retina. Contudo, para que uma imagem possa ser percebida em todo o seu esplendor de cores, a informação visual que chega à retina deve ser absorvida por células sensíveis, que convertem energia luminosa em impulsos elétricos, e decodificada ao longo de diferentes vias neurais por áreas cada vez mais complexas do córtex cerebral (Tovée 2008). Assim sendo, Travis (1991) propõe que a cor não seja encarada simplesmente como uma propriedade física dos objetos, mas que seja atribuída ao universo da psicologia, uma vez que os mecanismos perceptuais, intrínsecos ao sistema visual, seriam responsáveis pela construção da cor propriamente dita.

Na retina de mamíferos dois tipos de células sensíveis à luz (fotorreceptores) podem ser encontradas: os bastonetes e os cones. Os bastonetes promovem a visão escotópica, visão em baixas intensidades de luz (ex. visão noturna). Estas células apresentam-se em maior densidade na periferia da retina e possuem apenas um tipo de fotopigmento (rodopsina). Os cones promovem a visão fotópica, visão em altas intensidades de luz (ex. visão diurna). Estas células concentram-se mais na área central da retina (fóvea) e podem expressar diferentes tipos de fotopigmentos (opsinas) (Tovée 2008). No ser humano, três tipos de cones distinguem-se pela presença de opsinas que preferencialmente absorvem luz na faixa do azul (cones S), verde (cones M) ou vermelho (cones L) (Schnapf *et al.* 1987). Na própria retina, por meio da comparação da atividade desses diferentes tipos de cones pela circuitaria celular, já se inicia a construção do código neural da cor (Dacey 1999).

Modelos envolvendo o processamento de vias paralelas pelo sistema visual de primatas sugerem que informações de cor e de forma parecem competir pela atenção e processamento (Tovée 2008), o que significaria que a identificação de formas em uma cena visual dependeria da intensidade com que esta cena estaria colorida. Em outras palavras, por meio de um fenômeno denominado ruído cromático, a informação de cor demandaria grande parte do tempo e energia despendidos em processamento pelo sistema visual, com concomitante redução do investimento na avaliação de informações espaciais, como forma e textura, que passariam a ser de mais difícil detecção (Mollon 1989).

Na área cerebral responsável pelo processamento visual da cor (V4), neurônios comparam os comprimentos de onda refletidos por um objeto com aqueles refletidos por todos os demais objetos circundantes, realizando uma série de computações que é conhecida como constância de cor (Zeki 1999). Devido à constância de cor, os comprimentos de onda refletidos por um objeto podem ser alterados sem que a nossa percepção da cor do objeto seja modificada. Um exemplo disso é o que ocorre, a todo instante, com a cor das nossas roupas; à medida que nós nos deslocamos e mudamos de um ambiente iluminado pela luz solar para um ambiente iluminado artificialmente, os comprimentos de onda refletidos por nossas vestes são dramaticamente modificados, mas, não obstante, a percepção de cor que nós temos das nossas vestimentas permanece inalterada.

Do ponto de vista perceptual, 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 pelo brilho (Dominy *et al.* 2001). Contudo, como a análise da codificação da cor e de outros atributos visuais não pode ser separada (Gegenfurtner & Kiper 2003), também devemos levar em consideração que a mesma informação de cor pode inserir ruído cromático em uma cena e dificultar a identificação dos detalhes espaciais de objetos, como forma e textura (Morgan *et al.* 1992). Fica claro, portanto, que a visão de cores pode tanto trazer vantagens quanto desvantagens aos seus portadores, a depender do sistema visual e das condições em questão.

DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E BASES GENÉTICAS 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 erros de identificação (Bowmaker 1998). A maioria dos vertebrados (ex. aves, répteis e peixes) apresenta quatro classes de fopigmentos 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 portadores de daltonismo severo 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 fopigmento em suas retinas e, portanto, não enxergam cores (Kelber *et al.* 2003).

Em mamíferos, de forma geral, a dicromacia é comum (Jacobs 1993), havendo dois grupos nos quais a tricromacia parece ter surgido: marsupiais australianos (Arrese *et al.* 2002, 2005) e primatas (Jacobs 2002). Evidências mostram que, em geral, a percepção de cores de um primata possui uma intrincada relação com sua fisiologia e genética. Por meio de testes comportamentais, revelou-se que macacos com dois tipos de cones apresentam percepção de cores similar a de seres humanos daltônicos (dicromatas), enquanto 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).

É de se esperar que a evolução tenha se encarregado de ajustar o tipo de visão de cores encontrado em cada grupo animal às pressões ambientais as 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), nos primatas da África e da Ásia ocasiona a existência de uma tricromacia uniforme (Jacobs 2002), sendo machos e fêmeas tricromatas. Por outro lado, nos primatas das Américas a capacidade de discriminação de cores se encontra ligada ao sexo (Jacobs 2007), 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 curtos (S), localizado em um cromossomo autossômico. Em Catarrhini, dois genes por cromossomo X codificam pigmentos que absorvem comprimentos de onda médios e longos (M e L). Entretanto, em Platyrrhini temos um único *locus* gênico por cromossomo sexual X com diferentes alelos, responsável pela codificação de diversos pigmentos visuais. Em geral, os primatas neotropicais detêm três diferentes alelos, se beneficiando da produção de três tipos de fotopigmentos, mas algumas exceções e variações são observadas (Tabela 1). O polimorfismo visual proporciona a existência de fêmeas com visão tricromata (heterozigose), assim como fêmeas (homozigose) e machos (hemizigose) com visão dicromata (Mollon *et al.* 1984). Desta forma, em espécies trialélicas podemos observar

três fenótipos dicromatas e três tricromatas (Jacobs 2008), com a proporção fenotípica de dois terços de fêmeas tricromatas, um terço de fêmeas dicromatas e 100% de machos dicromatas (Surrridge & 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*, monocromacia (Jacobs 1993).

Até pouco 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 de Strepsirhini de Madagascar (Jacobs & Deegan II 2003b, Veilleux & Bolnick 2009), embora sua tricromacia ainda não tenha sido demonstrada comportamentalmente (Surrridge *et al.* 2003).

Tabela 1. Fotopigmentos encontrados em primatas do Novo Mundo.
Table 1. Photopigments found in New World primates.

Família	Gênero	Fotopigmentos (λ_{max})						Referência
<i>Aotidae</i>	¹ <i>Aotus</i>	-	-	-	545	-	-	Jacobs & Deegan II (2003a)
<i>Atelidae</i>	<i>Ateles</i>	⁴ 430	-	-	-	550	561	Jacobs & Deegan II (2001)
	² <i>Alouatta</i>	430	530	-	-	-	560	Jacobs <i>et al.</i> (1996b)
	<i>Brachyteles</i>	⁴ 430	530	-	545	-	-	Talebi <i>et al.</i> (2006)
	<i>Lagothrix</i>	⁴ 430	-	-	-	547	562	Jacobs & Deegan II (2001)
	³ <i>Oreonax</i>	?	?	?	?	?	?	
<i>Cebidae</i>	<i>Cebus/Sapajus</i>	⁴ 430	-	536	-	549	561	Jacobs & Deegan II (2003a)
	<i>Saimiri</i>	⁴ 430	-	536	-	548	561	Jacobs & Deegan II (2003a)
<i>Callitrichidae</i>	<i>Saguinus</i>	⁴ 430	-	-	543	556	563	Surrridge & Mundy (2002)
	<i>Leontopithecus</i>	⁴ 430	-	-	543	556	563	Surrridge & Mundy (2002)
	<i>Callimico</i>	⁴ 430	-	-	543	556	-	Surrridge & Mundy (2002)
	<i>Callithrix</i>	⁴ 430	-	-	543	556	563	Surrridge & Mundy (2002)
	<i>Cebuella</i>	⁴ 430	-	-	-	556	563	Surrridge & Mundy (2002)
<i>Pitheciidae</i>	<i>Callicebus</i>	⁴ 430	530	536	542	551	562	Jacobs & Deegan II (2005)
	³ <i>Cacajao</i>	?	?	?	?	?	?	
	³ <i>Chiropotes</i>	?	?	?	?	?	?	
	<i>Pithecia</i>	⁴ 430	-	535	-	550	562	Boissinot <i>et al.</i> (1998)

¹monocromata; ²tricromata uniforme; ³fotopigmentos ainda não estudados; ⁴presença baseada em inferências.

MÉTODOS DE ESTUDO DA VISÃO DE CORES

Ao longo deste tópico, iremos discutir os principais métodos utilizados 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; técnicas de modelagem visual.

ESTUDOS GENÉTICOS E ELETROFISIOLÓGICOS

Historicamente, os experimentos eletrofisiológicos, envolvendo eletroretinografia (ERG) e/ou microespectrofotometria, além dos estudos genéticos, foram de importância indiscutível para a descrição e caracterização da visão de cores dos primatas. 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, quando associadas a testes comportamentais de discriminação de cores, puderam mostrar a relação existente entre a anatomia da retina desses animais e a sua percepção de cores (Jacobs *et al.* 1987, Tovée *et al.* 1992). Por outro lado, a genotipagem, realizada a partir de amostras de DNA extraídas de sangue, tecido ou fezes, simplificou o procedimento de identificação do fenótipo visual de um animal (SurrIDGE *et al.* 2002, 2005b), permitindo que grandes quantidades de amostras de animais fossem utilizadas e que estudos populacionais pudessem determinar a distribuição e variação das frequências alélicas de grupos selvagens de primatas (SurrIDGE *et al.* 2005a). A biologia molecular também abriu caminho para a investigação das mutações e rearranjos ocorridos nos genes codificadores dos fopigmentos, favorecendo a compreensão dos mecanismos evolutivos que têm atuado sobre a visão de cores (Kainz *et al.* 1998, Hiwatashi *et al.* 2010, Neitz & Neitz 2011).

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 E 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 (Mollon *et al.* 1984, 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 (naturalísticos). 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, 2005, Pessoa *et al.* 2003, 2005a, 2005b, 2005c, Araújo *et al.* 2008, Prado *et al.* 2008). Alguns estudos comportamentais naturalísticos tentam recriar em cativeiro o habitat natural do animal (Caine & Mundy 2000, Caine *et al.* 2003, 2009, Freitag & Pessoa 2012), 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 (Dominy *et al.* 2003, Smith *et al.* 2003b, 2005, SurrIDGE *et al.* 2005b, Vogel *et al.* 2006, Melin *et al.* 2007, 2008, 2009, 2010), 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. Isso torna mais importantes os estudos comparativos entre grupos cativos e de vida livre, levando em consideração a relação e análise de diferentes variáveis, como: fenótipo visual, sexo, idade, estado reprodutivo, posição hierárquica e história de vida. Apesar da publicação de um crescente número de estudos, ainda se faz necessário um maior investimento nos estudos em campo que enfoquem a visão de cores, 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, genéticos, comportamentais e ecológicos. Em geral, esse método 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 de lidar com essas informações envolve o cálculo do contraste de cor existente entre um alvo e seu fundo (*background*), através do modelo de distâncias cromáticas (Osorio & Vorobyev 1996, De Araujo *et al.* 2006, Perini *et al.* 2009), expresso em unidades de JND (*just noticeable difference*), uma medida perceptual que dá uma noção do quanto um sinal cromático poderia ser percebido pelo sistema visual em questão (Osório *et al.* 2004). Utilizar a modelagem visual para inferir como estímulos seriam percebidos pelo olho de um determinado animal é fascinante. Em resumo, a modelagem visual possibilita que, sem que lancemos mão da complexa logística dos trabalhos comportamentais de campo, possamos mensurar as colorações da ampla gama de estímulos encontrados no ambiente natural e inferir como estes estímulos seriam percebidos pelo olho de um determinado animal.

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

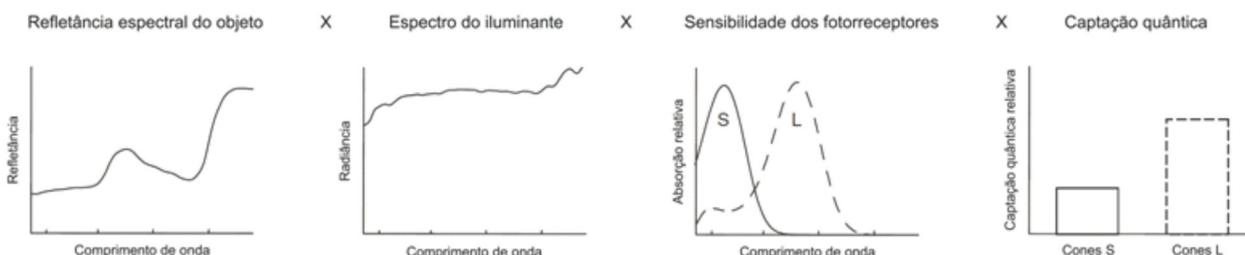


Figura 1. Cálculo da captação quântica dos fotorreceptores. O espectro de refletância é multiplicado pelo iluminante natural, o resultado é multiplicado pela curva de sensibilidade dos fotorreceptores. Adaptado de Sumner & Mollon (2003).

Figure 1. Calculation of photoreceptors quantum capture. The reflectance spectrum is multiplied by the natural illuminating, the result is multiplied by the photoreceptors sensitivity curve. Adapted from Sumner & Mollon (2003).

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 (Pessoa *et al.* 2003, Smith *et al.* 2003a, Gomes *et al.* 2005), realizaram estudos eletrofisiológicos (Tovée *et al.* 1992, Jacobs *et al.* 1996a) e inferiram como os primatas enxergariam os sinais visuais disponíveis no ambiente natural por meio de modelagem visual (Osorio *et al.* 2004, Riba-Hernandez *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 sexuais, dinâmica de grupo e evitação à predação. Relataremos, a seguir, alguns destes contextos, analisando as diferentes propostas e evidências encontradas até então.

ESCOLHA DO ALIMENTO

Pela adição de uma terceira curva espectral, a maioria das fêmeas de primatas do Novo Mundo é provida de uma capacidade maior para comparação de cores (Caine & Mundy 2000). Uma perspectiva histórica a respeito da evolução do tricromatismo em primatas abrangeria processos adaptativos envolvendo sinais cromáticos na detecção de 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 frutos conspícuos (amarelos, laranjas ou vermelhos) em meio a um fundo verde (ex. folhas maduras) (Mollon 1989, Osorio & Vorobyev 1996, Sumner & Mollon 2000a, 2000b, Regan *et al.* 2001, Osorio *et al.* 2004, Riba-Hernandez *et al.* 2004, Perini *et al.* 2009). A segunda hipótese prevê que tricromatas teriam vantagem na detecção de folhas jovens (geralmente avermelhadas e possuindo níveis protéicos elevados) contra um fundo de folhas verdes (Lucas *et al.* 1998, Dominy & Lucas 2001, 2004). Os dados de Caine & Mundy (2000) e Smith *et al.* (2003a) dão suporte às duas hipóteses, mostrando existir uma vantagem de

tricromatas quanto à detecção de alimentos artificiais alaranjados contra um fundo verde. Segundo Dominy & Lucas (2001), o fato de bugios (*Alouatta*) apresentarem tricromacia uniforme (Jacobs *et al.* 1996b) e possuírem uma dieta excepcionalmente rica em folhas seria uma evidência de que a hipótese da folivoria estaria correta. No entanto, um estudo realizado em muriquis (*Brachyteles*), um gênero de primata pertencente à mesma família dos bugios e que também inclui uma grande quantidade de folhas em sua dieta, revelou a presença de um polimorfismo visual nesta espécie (Talebi *et al.* 2006), enfraquecendo a hipótese de que a identificação de folhas jovens teria selecionado uma visão de cores tricromata.

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 melhoria na detecção de informações de textura e forma (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, 2006, Melin *et al.* 2007, Smith *et al.* 2012). Estudos comportamentais em laboratório, que apresentaram padrões geométricos camuflados para seres humanos e primatas não-humanos (*Sapajus 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 SEXUAIS

Outra explicação para a evolução da visão de cores em algumas espécies de primatas seria a coloração sexual evidente, à qual o dimorfismo sexual está 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 (Waitt *et al.* 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, nas quais se constatou uma correlação entre a variação da coloração e o ciclo reprodutivo (Setchell *et al.* 2006). Exemplos da utilização da visão de cores na escolha de parceiro 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*). Dessa forma, as informações sugerem que a sinalização sexual poderia ter contribuído para a evolução da tricromacia em primatas, embora as evidências ainda sejam escassas.

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 (Parr 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 a condição 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 cores. Machos de mandril (*Mandrillus sphinx*) são dotados de regiões bastante coloridas na face e traseiro, que variam individualmente (Setchell & Dixson 2001). Nessa espécie, machos com status hierárquico superior apresentam coloração mais conspícua, 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.

DETECÇÃO DE PREDADORES

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 para a evolução dos primatas (Hill & Dunbar 1998). Nessa linha, alguns autores sugeriram que a visão de cores poderia fornecer uma contribuição importante para a 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 selecionado a tricromacia nos grupos atuais. Estudos adicionais que procurem determinar as vantagens e desvantagens que dicromatas e tricromatas apresentam frente à detecção de predadores são essenciais para a compreensão do papel da visão de cores em primatas.

EVOLUÇÃO E MANUTENÇÃO DA VISÃO DE CORES

Ao longo da evolução dos mamíferos, um possível ancestral tetracromata perdeu dois pigmentos e tornou-se dicromata, condição encontrada na maioria das ordens atuais (Bowmaker 1998, Kelber *et al.* 2003). De acordo com Hunt *et al.* (1998), a diferença de visão de cores encontrada em Platyrrhini e Catarrhini poderia ter evoluído de duas maneiras. Na primeira, a

tricromacia de primatas do Velho Mundo teria surgido a partir da dicromacia, por meio da duplicação de um gene ancestral. Neste caso, duas cópias de um mesmo gene, responsável pela expressão de pigmentos visuais, teriam sido inseridas em um único cromossomo X. Por sua vez, o polimorfismo visual de primatas do Novo Mundo também teria surgido a partir da dicromacia, pela ocorrência de mutações pontuais no gene ancestral presente no cromossomo X, produzindo diferentes alelos. A segunda possibilidade sugere que o gene ancestral para pigmentos visuais, codificado no cromossomo X e comum aos primatas do Novo e Velho Mundo, teria sofrido sucessivas mutações pontuais, produzindo diferentes alelos e possibilitando um polimorfismo visual, que teria sido mantido em primatas neotropicais. Em primatas do Velho Mundo, um erro de recombinação gênica teria levado à inserção de dois alelos diferentes em um mesmo cromossomo X, transformando o polimorfismo visual em tricromacia uniforme. É provável que o gene polimórfico estivesse presente em ancestrais primatas antes mesmo da separação dos primatas do Velho e Novo Mundo (SurrIDGE *et al.* 2003), pois algumas espécies de prossímios também possuem polimorfismo visual (Tan & Li 1999). Evidências genéticas também apontam que a tricromacia uniforme em bugios (*Alouatta*) evoluiu recentemente e independentemente do encontrado em primatas do Velho Mundo (Hunt *et al.* 1998, Dulai *et al.* 1999).

Contudo, se a tricromacia é tão mais vantajosa do que a dicromacia, por que então os dicromatas continuam a existir no Novo Mundo há pelo menos 14 milhões de anos (SurrIDGE & Mundy 2002)? Algumas hipóteses, nem sempre mutuamente excludentes, foram propostas na tentativa de se explicar os questionamentos em torno da manutenção do polimorfismo visual (ver Melin *et al.* 2008).

Uma das hipóteses mais antigas e mais aceitas sugere que fêmeas heterozigotas (tricromatas) apresentariam uma vantagem perceptual em comparação a fêmeas homozigotas e a machos, ambos dicromatas. Segundo a hipótese da vantagem do heterozigoto, a tricromacia facilitaria a detecção de frutos conspícuos (avermelhados, alaranjados ou amarelados) contra uma folhagem verde (Mollon *et al.* 1984). Posteriormente esta vantagem foi também estendida à detecção de folhas jovens (Lucas *et al.*

1998), seleção de parceiros sexuais (Waitt *et al.* 2003), identificação de co-específicos e predadores (Sumner & Mollon 2003).

Considerando que dicromatas também devem possuir suas vantagens perceptuais (Morgan *et al.* 1992, Caine *et al.* 2003, Saito *et al.* 2005, 2006, Melin *et al.* 2007), outra hipótese propôs que a estabilidade do polimorfismo visual se daria por seleção balanceadora, agindo sobre as vantagens e desvantagens de dicromatas e tricromatas (Mollon 1989). De acordo com esse modelo, pequenas diferenças na ecologia de uma espécie (ex. disponibilidade de alimento, pressão de predação) podem modificar as vantagens seletivas de cada fenótipo, provocando uma flutuação das frequências alélicas ao longo do tempo, com consequente manutenção do polimorfismo visual em primatas do Novo Mundo (Hiwatashi *et al.* 2010).

Outra hipótese que procurou se basear na existência de vantagens diferenciais para dicromatas e tricromatas sugeriu que diferentes fenótipos visuais ocupariam diferentes nichos ecológicos (Mollon *et al.* 1984). A hipótese da divergência de nichos sugere que o forrageio em estratos diferentes da vegetação reduziria a competição entre indivíduos da mesma espécie, conferindo vantagem individual para cada fenótipo que carrega sua própria potencialidade para um determinado tipo de ambiente (Yamashita *et al.* 2005, Melin *et al.* 2008).

Por fim, procurando resgatar argumentos anteriormente associados à seleção de grupo, mas fazendo uso da seleção individual, a hipótese do mútuo benefício de associação procura explicar a manutenção do polimorfismo visual de primatas neotropicais com base nas competências individuais que dicromatas e tricromatas trariam ao seu grupo. Segundo essa hipótese, 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. Isso seria válido para fontes de recursos abundantes e aglomeradas, que permitiriam seu consumo por uma grande quantidade de animais (Melin *et al.* 2008). Fora isso, sabemos que algumas espécies de primatas, como os calitriquídeos, vivem em grupos familiares (Sussman & Kinzey 1984) e forrageiam de forma cooperativa (Menzel *et al.* 1985). Portanto, segundo Tovée *et al.* 1992, se existissem vantagens complementares entre

dicromatas e tricromatas, o forrageio cooperativo também poderia ser responsável pela manutenção, por seleção de parentesco, do polimorfismo visual encontrado nos primatas do Novo Mundo.

Apesar das evidências apresentadas, nenhuma das hipóteses mencionadas consegue explicar definitivamente a manutenção do polimorfismo visual de primatas do Novo Mundo. Muitas questões ainda não estão suficientemente claras, e ainda há muito a ser investigado para que se possa compreender como se deu o surgimento da visão de cores nos primatas e quais variáveis atuaram na sua manutenção.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Sinais visuais se mostram fontes de informações essenciais para a superação de obstáculos diários da vida dos primatas. O processamento visual é complexo e envolve uma série de estruturas que vão processando paralelamente diferentes atributos visuais, até que a construção da informação de cor se dê em áreas hierarquicamente superiores do córtex cerebral. Estudos envolvendo diferentes abordagens metodológicas comprovaram que a visão de cores em primatas do Velho Mundo é uniformemente tricromata, diferentemente do encontrado em primatas do Novo Mundo, que apresentam polimorfismo visual. A diferença entre estes dois grupos tem motivado estudos que tentam explicar a origem e evolução da tricromacia e do polimorfismo visual. As principais hipóteses tratam da vantagem dos heterozigotos, da seleção balanceadora, do mútuo benefício de associação e da exploração de nichos diferentes. Apesar dos esforços e dos inúmeros trabalhos, nenhuma hipótese é aceita de forma consensual. Mais estudos comparativos, em especial os que envolvam duas ou mais vertentes metodológicas diferentes (genética, fisiologia, ecologia, comportamento e modelagem visual), precisam ser realizados no sentido de se completar as lacunas existentes no conhecimento atual e de se fomentar novas teorias. O enfoque trazido pela ecologia sensorial, que procura compreender a influência das informações ambientais sobre a percepção dos diferentes animais, pode trazer uma contribuição significativa para esse debate.

AGRADECIMENTOS: Este estudo contou com o apoio da CAPES, através da concessão da bolsa de mestrado a P.K.S. Barros, sob orientação de D.M.A. Pessoa. Agradecemos também pelas considerações realizadas numa versão preliminar do manuscrito pelas professoras N. Schiel e M.F. Arruda.

REFERÊNCIAS

- AHUMADA, J. 1992. Grooming Behavior of Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*) on Barro Colorado Island, Panama. *International Journal of Primatology*, 13: 33-49, <http://dx.doi.org/10.1007/BF02547726>
- AJUZ, R.C.A. 2009. Implicações da visão de cores do *Callithrix penicillata* na detecção de potenciais predadores. *Dissertação de Mestrado*. Universidade de Brasília. Brasília, DF, Brasil. 17p. <http://repositorio.bce.unb.br/bitstream/10482/4586/1/2009_RafaelCavalcantideAlbuquerqueAjuz.pdf>. (Acesso em 20/08/2011)
- ALLMAN, J.M. 1999. *Evolving Brains*. Scientific American Library, New York, NY. 224p.
- 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, <http://dx.doi.org/10.1017/S0952523808080292>
- ARRESE, C.A.; HART, N.S.; THOMAS, N.; BEAZLEY, L.D. & SHAND, J. 2002. Trichromacy in Australian Marsupials. *Current Biology*, 12: 657-660, [http://dx.doi.org/10.1016/S0960-9822\(02\)00772-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0960-9822(02)00772-8)
- 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, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2004.3009>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.00981.x>
- BEZERRA, B.M. & SOUTO, A. 2008. Structure and usage of the vocal repertoire of *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology*, 29: 671-701, <http://dx.doi.org/10.1007/s10764-008-9250-0>

- 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, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.95.23.13749>
- BOWDAN, E. & WYSE, G.A. 1996. Sensory Ecology: Introduction. *The Biological Bulletin*, 191: 122-123, <http://dx.doi.org/10.2307/1543072>
- BOWMAKER, J.K. 1998. Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye*, 12: 541-547, <http://dx.doi.org/10.1038/eye.1998.143>
- BRADBURY, J.W. & VEHCAMP, S.L. 1998. *Principles of animal communication*. Sinauer Associates, Inc., New York, NY. 882p.
- BRADLEY, B.J. & MUNDY, N.I. 2008. The Primate Palette: The Evolution of Primate Coloration. *Evolutionary Anthropology*, 17: 97-111, <http://dx.doi.org/10.1002/evan.20164>
- BROWN, P.K. & WALD, G. 1964. Visual pigments in single rods and cones of the human retina. *Science*, 144: 45-52, <http://dx.doi.org/10.1126/science.144.3614.45>
- BUCHANAN-SMITH, H.M. 2005. Recent advances in color vision research. *American Journal of Primatology*, 67: 393-398, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.20194>
- CAINE, N.G. 2002. Seeing red: Consequences of individual differences in color vision in callitrichid primates. Pp. 58-73. In: L.E. Millor (ed.). *Eat or be eaten*. Cambridge University Press, Cambridge. 297p, <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511610233.005>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2000.1019>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1023/B:IJOP.0000005985.18112.25>
- CAINE, N.G.; OSORIO, D. & MUNDY, N.I. 2009. A foraging advantage for dichromatic marmosets *Callithrix geoffroyi* at low light intensity. *Biology Letters*, 6: 36-38, <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2009.0591>
- CARO, T. 2005. The adaptative significance of coloration in mammals. *BioScience*, 55: 125-136, [http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0125:TASOCI\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0125:TASOCI]2.0.CO;2)
- CHANGIZI, M.A.; ZHANG, Q. & SHIMOJO, S. 2006. Bare skin, blood and the evolution of primate colour vision. *Biology letters*, 2: 217-221, <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2006.0440>
- CHAPMAN, C.A. & LEFEBVRE, L. 1990. Manipulating foraging group size: spider monkey food calls at fruiting trees. *Animal Behaviour*, 39: 891-896, [http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80953-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80953-4)
- DACEY, D.M. 1999. Primate Retina: Cell Types, Circuits and Color Opponency. *Progress in Retinal and Eye Research*, 18: 737-763, [http://dx.doi.org/10.1016/S1350-9462\(98\)00013-5](http://dx.doi.org/10.1016/S1350-9462(98)00013-5)
- DE ARAÚJO, M.F.P.; LIMA, E.M. & PESSOA, V.F. 2006. Modeling dichromatic and trichromatic sensitivity to color properties of fruit eaten by Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *American Journal of Primatology*, 68: 1129-1137, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.20312>
- DITTUS, W.P.J. 1984. Toque macaque food calls: semantic communication concerning food distribution in the environment. *Animal Behaviour*, 32: 470-477, [http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80283-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80283-3)
- DOMINY, N.J. 2004. Fruits, Fingers, and Fermentation: The Sensory Cues Available to Foraging Primates. *Integrative and comparative biology*, 44: 295-303, <http://dx.doi.org/10.1093/icb/44.4.295>
- DOMINY, N.J. & LUCAS, P.W. 2001. Ecological Importance of Trichromatic Vision in Primates. *Nature*, 410: 363-366, <http://dx.doi.org/10.1038/35066567>
- DOMINY, N.J. & LUCAS, P.W. 2004. Significance of color, calories, and climate to the visual ecology of Catarrhines. *American Journal of Primatology*, 62: 189-207, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.20015>
- DOMINY, N.J.; LUCAS, P.W.; OSÓRIO, D. & YAMASHITA, N. 2001. The sensory ecology of Primate Food Perception. *Evolutionary Anthropology*, 10: 171-186, <http://dx.doi.org/10.1002/evan.1031>
- 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, [http://dx.doi.org/10.1016/S0047-2484\(02\)00167-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0047-2484(02)00167-7)
- DULAI, K.S.; VON DORNUM, M.; MOLLON, J.D. & HUNT, D.M. 1999. The evolution of trichromatic colour vision by opsin

- gene duplication in New World and Old World primates. *Genome Research*, 9: 629-638, <http://dx.doi.org/10.1101/gr.9.7.629>
- DUSENBERY, D.B. 1992. *Sensory ecology: How Organisms Acquire and Respond to Information*. W.H. Freeman & Company, New York, NY. 558 p.
- 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, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00540.x>
- FELLEMAN, D.J. & VAN ESSEN, D.C. 1991. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 1: 1-47, <http://dx.doi.org/10.1093/cercor/1.1.1>
- FLEAGE, J. 1999. *Primate adaptation and evolution*. Second Edition. Academic Press, San Diego. 596p.
- FREITAG, F.B. & PESSOA, D.M.A. 2012. Effect of luminosity on color discrimination of dichromatic marmosets (*Callithrix jacchus*). *Journal of the Optical Society of America A*, 29: 216-222, <http://dx.doi.org/10.1364/JOSAA.29.00A216>
- GEGENFURTNER, K.R. & KIPER, D.C. 2003. Color Vision. *Annual Review of Neuroscience*, 26: 181-206, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.neuro.26.041002.131116>
- 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, [http://dx.doi.org/10.1016/S0166-4328\(01\)00335-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0166-4328(01)00335-7)
- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.20198>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1037/0735-7036.114.1.13>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1006/anbe.1993.1096>
- HAUSER, M.D. & WRANGHAM, R.W. 1990. Recognition of predator and competitor calls in nonhuman primates and birds: A preliminary report. *Ethology*, 86: 116-130, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0310.1990.tb00423.x>
- HIGHAM, J.P. 2009. Primate coloration: an introduction to the special issue. *International Journal of Primatology*, 30: 749-751, <http://dx.doi.org/10.1007/s10764-009-9381-y>
- HILL, R.A. & DUNBAR, R.I.M. 1998. An evaluation of the roles of predation rate and predation risk as selective pressures on primate grouping behaviour. *Behaviour*, 135: 411-430, <http://dx.doi.org/10.1163/156853998793066195>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0003356>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msp262>
- HLADIK, C.M. & SIMMEN, B. 1996. Taste perception and feeding behavior in non-human primates and human populations. *Evolutionary anthropology*, 5: 58-71, [http://dx.doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1996\)5:2<58::AID-EVAN5>3.0.CO;2-S](http://dx.doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1996)5:2<58::AID-EVAN5>3.0.CO;2-S)
- 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, [http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989\(97\)00443-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989(97)00443-4)
- ISBELL, L.A. 1994. Predation on primates: Ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology*, 3: 61-71, <http://dx.doi.org/10.1002/evan.1360030207>
- JACOBS, G.H. 1990. Discrimination of luminance and chromaticity differences by dichromatic and trichromatic monkeys. *Vision Research*, 30: 387-397, [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(90\)90081-U](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(90)90081-U)
- JACOBS, G.H. 1993. The Distribution and Nature of Color Vision Among the Mammals. *Biological Reviews*, 68: 413-471, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.1993.tb00738.x>
- JACOBS, G.H. 1996. Primate photopigments and color vision. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA*, 93: 577-581, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.93.2.577>
- JACOBS, G.H. 2002. Progress Toward Understanding the Evolution of Primate color vision. *Evolutionary Anthropology*, 1: 132-135, <http://dx.doi.org/10.1002/evan.10075>

- JACOBS, G.H. 2007. New World monkeys and color. *International Journal of Primatology*, 28: 729-759, <http://dx.doi.org/10.1007/s10764-007-9168-y>
- JACOBS, G.H. 2008. Primate color vision: A comparative perspective. *Visual Neuroscience*, 25: 619-633, <http://dx.doi.org/10.1017/S0952523808080760>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2000.1421>
- JACOBS, G.H. & DEEGAN II, J.F. 2003a. Cone pigment variations in four genera of New World monkeys. *Vision Research*, 43: 227-236, [http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989\(02\)00565-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989(02)00565-5)
- JACOBS, G.H. & DEEGAN II, J.F. 2003b. Photopigment polymorphism in prosimians and the origins of primate trichromacy. Pp. 14-20. In: J.D. Mollon, J. Pokorny & K. Knoblauch (eds.). Normal and defective colour vision. Oxford University Press, Oxford. 460p, <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198525301.003.0002>
- JACOBS, G.H. & DEEGAN II, J.F. 2005. Polymorphic New World monkeys with more than three M/L cone types. *Journal of the Optical Society of America A*, 22: 2072-2080, <http://dx.doi.org/10.1364/JOSAA.22.002072>
- JACOBS, G.H. & ROWE, M.P. 2004. Evolution of vertebrate colour vision. *Clinical and Experimental Optometry*, 87: 206-216, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1444-0938.2004.tb05050.x>
- 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, [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(87\)90123-4](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(87)90123-4)
- JACOBS, G.H.; NEITZ, J. & NEITZ, M. 1993. Genetic basis of polymorphism in the color vision of platyrrhine monkeys. *Vision Research*, 33: 269-274, [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(93\)90083-9](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(93)90083-9)
- 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, <http://dx.doi.org/10.1364/JOSAA.13.000641>
- JACOBS, G.H.; NEITZ, M.; DEEGAN, J.F. & NEITZ, J. 1996b. Trichromatic Colour Vision in New World Monkeys. *Nature*, 382: 156-158, <http://dx.doi.org/10.1038/382156a0>
- 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.
- KAINZ, P.M.; NEITZ, J. & NEITZ, M. 1998. Recent evolution of uniform trichromacy in a New World monkey. *Vision Research*, 38: 3315-3320, [http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989\(98\)00078-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989(98)00078-9)
- KELBER, A.; VOROBYEV, M. & OSORIO, D. 2003. Animal Colour Vision - Behavioral Tests and Physiological Concepts. *Biological Reviews*, 78: 81-118, <http://dx.doi.org/10.1017/S1464793102005985>
- LAZARO-PEREA, C.; ARRUDA, M.F. & SNOWDON, C.T. 2004. Grooming as a reward: Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Animal Behaviour*, 67: 627-636, <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.06.004>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1167/9.5.14>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1159/000021576>
- MACKINNON, J. 1974. The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). *Animal Behaviour*, 22: 3-74, [http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472\(74\)80054-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472(74)80054-0)
- 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, <http://dx.doi.org/10.1159/000070000>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.07.003>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-007-0490-3>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1007/s10764-009-9383-9>

- 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. & GARRUD, P. 1985. Social foraging in marmoset monkeys and the question of intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 208: 145-158, <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.1985.0016>
- MILTON, K. 2000. Quo vadis? Tactics of food search and group movement in primates and other animals. Pp. 375-417. In: S. Boinski & P.A. Garber (eds.). *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago. 811p.
- 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.; 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, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1984.0071>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1992.0074>
- NEITZ, J. & NEITZ, M. 2011. The genetics of normal and defective color vision. *Vision Research*, 51: 633-651, <http://dx.doi.org/10.1016/j.visres.2010.12.002>
- OHMAN, A.; FLYKT, A. & ESTEVES, F. 2001. Emotion drives attention: detecting the snake in the grass. *Journal of Experimental Psychology: General*, 130: 466-478, <http://dx.doi.org/10.1037/0096-3445.130.3.466>
- 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. <<http://www.dominiopublico.gov.br/download/texto/cp090051.pdf>>. (Acesso em 01/09/2011)
- 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, <http://dx.doi.org/10.1086/425332>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1996.0089>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1196/annals.1280.005>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/jez.531>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1007/s10329-003-0052-x>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1159/000084375>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1007/s10764-005-0727-9>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.20202>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1159/000113537>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2000.0773>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.01046>

- ROBBINS, M.M. & HOHMANN, G. 2006. Primate Feeding Ecology: An Integrative Approach. Pp. 1-13 *In: Feeding Ecology of Apes and other Primates*. G. Hohmann, M.vM. Robbins & C. Boesch (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 523p.
- 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: 763-769, <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-736X2010000900009>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.20197>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.20197>
- SCHNAPF, J.L.; KRAFT, T.W. & BAYLOR, D.A. 1987. Spectral sensitivity of human cone photoreceptors. *Nature (London)*, 325: 439-441, <http://dx.doi.org/10.1038/325439a0>
- SETCHELL, J.M.; 2005. Do female mandrills prefer brightly colored males? *International Journal of Primatology*, 26: 715-735, <http://dx.doi.org/10.1007/s10764-005-5305-7>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.1079>
- SETCHELL, J.M. & WICKINGS, E.J. 2005. Dominance, status signals and coloration in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Ethology*, 111: 25-50, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01054.x>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2006.3573>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.00536>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.10117>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1007/s10764-005-2928-7>
- SMITH, A.C.; SURRIDGE, A.K.; PRESCOTT, M.J.; OSORIO, D.; MUNDY, N.I. & BUCHANAN-SMITH, H.M. 2012. The effect of colour vision status on insect prey capture efficiency by captive and wild tamarins (*Saguinus spp.*). *Animal Behaviour*, 83: 479-486, <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.00536>
- SNOWDON, C.T. 2007. Comunicação. Pp. 115-140. *In: M. E. Yamamoto & G.L. Volpato (eds.). Comportamento Animal*. Editora da UFRN, Natal, RN. 298p.
- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.10066>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01597.x>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.1073>
- SURRIDGE, A.K.; OSORIO, D. & MUNDY, N.I. 2003. Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 198-205, [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00012-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00012-0)

- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.20200>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2005.0367>
- SUSSMAN, R.W. & KINZEY, W.G. 1984. The ecological role of the Callitrichidae: a review. *American Journal of Physical Anthropology*, 64: 419-449, <http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.1330640407>
- TALEBI, M.G.; POPE, T.R.; VOGEL, E.R.; NEITZ, M. & DOMINY, N.J. 2006. Polymorphism of visual pigments in the muriqui (Primates, Atelidae). *Molecular Ecology*, 15: 551-558.
- TAN, Y. & LI, W.H. 1999. Vision: Trichromatic vision in prosimians. *Nature*, 402: 36, <http://dx.doi.org/10.1038/46947>
- TOSSATO, C.R. 2005. A função do olho humano na óptica do final do século XVI. *Scientiae zudia. SP*, 3: 415-441, <http://dx.doi.org/10.1590/S1678-31662005000300004>
- TOVÉE, M.J. 2008. *An Introduction to the Visual System*. Second edition. Cambridge University Press, New York. 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, [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(92\)90029-I](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(92)90029-I)
- TRAVIS, D. 1991. *Effective color displays: theory and practice*. Academic Press, London. 301p.
- VEILLEUX, C.C. & BOLNICK, D.A. 2009. Opsin gene polymorphism predicts trichromacy in a cathemeral lemur. *American Journal of Primatology*, 71: 86-90, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.20621>
- 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*, 18: 292-297, <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/arl082>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2003.0065>
- 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, <http://dx.doi.org/10.1002/ajp.20264>
- WYSOCKI, C.J. & PRETI, G. 2009. Pheromones in mammals. Pp. 625-632. In: L.R. Squire (ed.). *Encyclopedia of Neuroscience*, vol. 7. Academic Press, Oxford. 10500p.
- YAMASHITA, N.; STONER, K.E.; RIBA-HERNÁNDEZ, P.; DOMINY, N.J. & LUCAS, P.W. 2005. Light levels used during feeding by primate species with different colour vision phenotypes. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 58: 618-629, <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-005-0936-4>
- ZEKI, S. 1999. *Inner Vision. An Exploration of Art and the Brain*. Oxford University Press, New York, NY. 224p.

Submetido em 09/03/2012

Aceito em 30/04/2012