



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA  
ANIMAL



ELDIANNE MOREIRA DE LIMA

**Percepção de cores e ecologia alimentar de cuxiú de Uta Hick, *Chiropotes utahickae* Hershkovitz, 1985 (Mammalia: Primates)**

Brasília  
2014

ELDIANNE MOREIRA DE LIMA

**Percepção de cores e ecologia alimentar de cuxiú de Uta Hick, *Chiropotes utahickae* Hershkovitz, 1985 (Mammalia: Primates)**

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção de título de Doutor em Biologia Animal.  
Área de Concentração: Visão de Cores

Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa  
Orientador

Brasília  
2014

Este trabalho foi desenvolvido no Laboratório de Neurociências e Comportamento do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, sob orientação do Prof. Dr. Valdir F. Pessoa.

*À minha mãe Ana, meu pai Eldinai,  
meu irmão Marcos, meu sobrinho Rafael  
e meu filho Gabriel.*

## AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Valdir Pessoa pela confiança depositada em mim principalmente nos últimos quatro anos. Pela oportunidade de finalizar minha formação profissional mesmo depois de tanto tempo de adiamento. Pelos conhecimentos e experiências repassados da maneira mais desprestenciosa e ao mesmo tempo firme. Por despertar em mim interesse pela docência. Pelo apoio durante a estada em Brasília. Pelos momentos de descontração regados a alguns litros de vinho.

Ao Prof. Dr. Daniel Pessoa, do Laboratório de Ecologia Sensorial da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, pela co-orientação, análises, discussões e produção científica.

À Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Ana Cristina Mendes-Oliveira, do Laboratório de Zoologia de Vertebrado da Universidade Federal do Pará (UFPA), do pela co-orientação, discussões e produção científica.

Ao Prof. Danilo Oliveira, Técnico em Biologia da Universidade de Brasília (UnB), pelo auxílio nas análises de modelagem visual, confecção dos diagramas, discussões e publicação científica.

Ao Sr. Carlos Faro, Diretor do Centro Nacional de Primatas/Instituto Evandro Chagas (CENP/IEC), pelo apoio e logística.

Ao médico veterinário Paulo Castro, Chefe do Serviço de Ecologia e Manejo de Primatas do CENP, pelo auxílio durante as coletas de dados no CENP/IEC, discussões e produção científica.

Aos tratadores Sr. José Souza, Nonato Costa, Elielson das Dores, Márcio Vera, Wagner Seixas, Maria e Nazaré Franco e Leonardson da Costa pela ajuda com o manejo dos cuxiús no CENP/IEC.

Aos estagiários Josivaldo Soares Jr., Fabiana Machado e Raymundo Tomaz Neto, estudantes de graduação do curso de Biologia da UFPA, pela ajuda na coleta de dados no CENP. À Thalita Sacramento, Bióloga da UnB, pela ajuda na coleta de dados no CENP e na Fazenda Jutaituba (FJ).

Ao Prof. Dr. Leonardo Sena, do Laboratório de Genética Médica e Humana, à Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Paula Schneider, à doutoranda Aline Melo e à técnica Soraya Andrade, do Laboratório de Polimorfismo de DNA da UFPA, pelas análises moleculares, discussões e publicação científica.

À Prof<sup>ª</sup>. Carolina Lucci, coordenadora do PPG-BioAni da UnB, e às secretárias Daniele da Silva e Ana Paula Almeida, pela atenção e auxílio com a burocracia acadêmica.

Aos colegas de pós-graduação da BioAni, Ecologia e Botânica, Almir de Paula, Ana Carolina Ramalho, Christiano Gati, Fernanda Paulini, Francisco Machado, Jéssica Antunes, José Jivago, Leandro Campo, Luciana Couto, Patrícia Saletti, e em especial Rosângela Rodrigues, Sabrina Oliveira, Regina Yabe e Renata Migliolo, pela hospitalidade e apoio em Brasília.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e ao Decanato de Pesquisa e Pós-graduação (DPP/UnB), pela concessão de recursos financeiros.

À Adriana Nozela, Diretora do Grupo Martins, pela autorização e apoio na Fazenda Jutaituba.

Aos Sr. Manoel Pereira, Diretor do Grupo Cikel Brasil Verde SA, e Josué Evandro Ribeiro Ferreira, Gerente Florestal do Grupo Cikel, pela logística na Fazenda Jutaituba.

Ao Sr. Ademar Campista e João Batista, encarregados do Setor Florestal Acampamento Martins da Cikel-Pacajá, pelo apoio na Fazenda Jutaituba.

Aos Sr. Felizardo (Seu Grana), Guilherme, Seu Elieu e Bahia, colaboradores da Cikel-Pacajá, pelo auxílio em campo e na identificação botânica.

Ao Sr. Carlos Silva (Beleza), técnico botânico do Museu Parêense Emílio Goeldi, pela identificação botânica final.

À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Clotilde Tavares, Laboratório de Neurofisiologia e Comportamento (Lab Neuro) da UnB, e ao Prof. Dr. Francisco Dyonísio Cardoso Mendes, Laboratório de Análise Experimental do Comportamento (LAEC) da UnB, pelas excelentes contribuições ao projeto de qualificação.

Ao Prof. Dr. Júlio C. Bicca-Marques do Laboratório de Primatologia da Pontífica Católica do Rio Grande do Sul, à Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Clotilde Tavares do Lab Neuro da UnB, ao Prof. Dr. Rafael P. S. Maior do Lab Neuro da UnB, à Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Carolina M. Lucci do Laboratório de Fisiologia e Controle da Reprodução da UnB, e ao Prof. Dr. Francisco Dyonísio Cardoso Mendes do LAEC da UnB, pelas discussões, reflexões e contribuições durante a defesa de tese.

Tão importante quanto os produtos científicos deste trabalho foi a minha convivência e troca de conhecimento com todos vocês.

À minha família, que sempre esteve presente mesmo eu estando ausente nas inúmeras viagens, em especial minha mãe Ana, que me substituiu durante as ausências.

A todos os meus familiares, que torceram por meu sucesso profissional e pessoal.

Lima, Eldianne Moreira de. Percepção de cores e ecologia alimentar de cuxiú de Uta Hick, *Chiropotes utahickae* Hershkovitz, 1985 (Mammalia: Primates). 2014. 115f. Tese (Doutorado em Biologia Animal) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília-DF.

## RESUMO

A visão de cores polimórfica é caracterizada por vários alelos do gene M/L no cromossomo X que codificam diferentes fotopigmentos dos cones (sensíveis na faixa espectral verde-vermelha), resultando em machos hemizigotos e fêmeas homozigotas com o fenótipo dicromata e fêmeas heterozigotas tricromatas. Esse tipo de visão de cores está presente nos primatas do Novo Mundo e evoluiu a partir da visão de cores dicromática (cones azul e vermelho) encontrada em mamíferos e, independentemente, da visão tricromática uniforme (cones azul, verde e vermelho) dos primatas do Velho Mundo. Allen (1879) postulou que tricromatas tinham vantagens na discriminação à longa distância de frutos maduros e de flores sobre a folhagem da floresta, por apresentarem pista de cor na faixa verde-vermelho (cor conspícua). Essa hipótese foi amplamente testada entre os primatas, ficando tradicionalmente conhecida pela comunidade acadêmica como hipótese da frugivoria, sendo confirmada na maioria dos estudos com primatas do Novo Mundo. Adicionalmente, a evolução e manutenção de vários fenótipos tricromatas podem ter ocorrido pelo mecanismo da heterose ou dependência de frequência. No mecanismo da heterose o desempenho dos fenótipos tricromatas supera os dos dicromatas, e no mecanismo dependente de frequência tanto dicromatas quanto tricromatas possuem vantagens de acordo com condição de iluminação. Os pithecíneos (*Pithecia*, *Chiropotes* e *Cacajao*) são primatas Neotropicais especializados na predação de sementes imaturas, geralmente, de frutos verdes (crípticos) camuflados sobre a folhagem. Desse grupo, apenas a visão de cores de *Pithecia* foi investigada, e verificou-se que esse táxon possui três alelos polimórficos. Desta forma, este trabalho teve como objetivos avaliar a percepção de visão de cores e o desempenho dos fenótipos na discriminação de alvos alimentares em *Chiropotes utahickae* (cuxiú de Uta Hick), além de inferir sobre a evolução do tricromatismo e a manutenção do polimorfismo da visão de cores. A percepção de cores foi avaliada por meio de um paradigma comportamental de discriminação de cores e a inferência dos alelos polimórficos através de sequenciamento gênico. O desempenho dos fenótipos de visão de cores foi analisado utilizando a modelagem do contraste cromático entre alvos alimentares e folhagem, sob iluminação da floresta densa. Os resultados sobre a percepção de cores indicaram polimorfismo em *C. utahickae*, com a presença dos alelos 530, 545 e 560 funcionais. A modelagem do desempenho dos fenótipos inferiu que tricromatas podem discriminar quase a totalidade da dieta (frutos, flores e folhas), enquanto que dicromatas discriminam apenas a metade da dieta consumida por *C. utahickae* na natureza. Extraordinariamente, tricromatas também foram mais eficientes que dicromatas na detecção de frutos imaturos, de coloração verde-marrom, de Lecythidaceae e no período de escassez alimentar. Houve variação entre o desempenho dos fenótipos tricromatas na discriminação de dieta. Portanto, os resultados deste trabalho contradizem a hipótese de Allen, uma vez que frutos de coloração críptica também podem ter contribuído para a evolução da visão de cores. Sete espécies botânicas da dieta são indicadas como importantes para a manutenção de fêmeas tricromatas de *C. utahickae*. O polimorfismo se mantém nas populações naturais de *Chiropotes* através do mecanismo da heterose.

**Palavras-chave:** comportamento, sequenciamento gênico, espectrofotometria, simulação

Lima, Eldianne Moreira de. Color perception and feeding ecology of the Uta Hick “cuxiú”, *Chiropotes utahickae* Hershkovitz, 1985 (Mammalia: Primates). 2014. 115f. Tese (Doutorado em Biologia Animal) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília-DF.

### ABSTRACT

Polymorphic color vision is characterized by several alleles of the M/L gene on the X chromosome. These alleles code for different cone photopigments (sensitive to the green-red spectrum), resulting in homozygous males and females that are dichromats, and heterozygous females that are trichromats. This type of color vision is present in New World primates and evolved from the dichromatic color vision (blue and red cones) found in mammals, and, independently, from the uniform trichromatic vision (blue, red and green cones) found in Old World primates. Allen (1979) proposed that trichromats had an advantage when discriminating ripe fruit and flowers among forest foliage, from a distance, because they had clues in the red-green range (conspicuous color). This hypothesis known as “the frugivory hypothesis”, has been widely tested in primates, and has been confirmed in most studies of New World primates. In addition, the evolution and maintenance of several trichromatic phenotypes could have occurred by heterosis or frequency-dependent selection. In the heterosis mechanism, the performance of the trichromatic phenotypes surpasses that of the dichromats; in the frequency-dependent mechanism, both dichromats and trichromats have advantages depending on light conditions. The pitheciins (*Pithecia*, *Chiropotes* and *Cacajao*) are Neotropical primates specialized in predation of immature seeds, usually green (cryptic) seeds, hidden among the foliage. In this group, color vision has been investigated only in *Pithecia*, and it was found that this taxon has three polymorphic alleles. The objectives of the present study were to evaluate color vision perception and phenotype performance in discriminating feeding targets in *Chiropotes utahickae* (Uta Hick “cuxiú”), and to make inferences about the evolution of trichromatism as well as maintenance of color vision polymorphism. Color perception was evaluated through a behavioral paradigm of color discrimination, and allele polymorphism was evaluated by genetic sequencing. The performance of color vision phenotypes was analyzed using the model of chromatic contrast between feeding targets and foliage, under dense forest illumination. Results indicated polymorphism in *C. utahickae*, with the presence of functional alleles 530, 545 and 560. The modeling of phenotype performance showed that trichromats can discriminate almost all of their dietary items (fruits, flowers and leaves), while dichromats discriminate only half of their natural diet. Trichromats also were more efficient than dichromats in detecting green-brown immature seeds of Lecythidaceae and during low food availability. There was variation in the performance of trichromatic phenotypes in dietary discrimination. Therefore, the results of this study contradict Allen’s hypothesis, because cryptic fruit also may have contributed to the evolution of color vision. Seven botanical species in the diet are important to the maintenance of *C. utahickae* trichromatic females. The polymorphism is maintained in natural populations of *Chiropotes* through heterosis.

**Keywords:** behavior, genetic sequencing, spectrophotometry, simulation.

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	iii
<b>RESUMO</b> .....	v
<b>ABSTRACT</b> .....	vi
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	1
1.1. IMPORTÂNCIA DOS SISTEMAS SENSORIAIS PARA ALIMENTAÇÃO .....	1
1.2. PERCEPÇÃO DE CORES .....	2
1.2.1. Processamento Neural do Sistema Visual .....	3
1.2.2. Percepção de Cores em Vertebrados .....	7
1.2.3. Percepção de Cores em Primatas .....	8
1.2.4. Percepção de Cores em Pitecíneos .....	14
1.3. O GÊNERO <i>CHIROPOTES</i> LESSON, 1840 .....	15
1.3.1. Taxonomia, Distribuição Geográfica e Estado de Conservação .....	15
1.3.2. Características Morfológicas, Comportamentais e Ecológicas .....	17
1.4. RELEVÂNCIA DO TRABALHO .....	20
1.5. NOTA ÉTICA .....	21
1.6. OBJETIVOS .....	21
1.6.1. Objetivos Gerais .....	21
1.6.2. Objetivos Específicos .....	21
1.7. HIPÓTESES E PREDIÇÕES .....	22
<b>2. POLIMORFISMO DA VISÃO DE CORES EM CUXIÚS DE UTA HICK (<i>CHIROPOTES UTAHICKAE</i>) DE CATIVEIRO</b> .....	23
2.1. INTRODUÇÃO .....	23
2.2. MATERIAL E MÉTODOS .....	25
2.2.1. Local de Estudo .....	25
2.2.2. Estudo Comportamental .....	25
2.2.3. Estudo Genético .....	31
2.2.4. Análises de Dados .....	32
2.3. RESULTADOS .....	33
2.3.1. Testes Comportamentais .....	33
2.3.2. Genética Molecular .....	36
2.4. DISCUSSÃO .....	37
<b>3. IMPLICAÇÕES ECOLÓGICO-ALIMENTARES PARA O POLIMORFISMO DA VISÃO DE CORES EM CUXIÚS DE UTA HICK NA NATUREZA (<i>CHIROPOTES UTAHICKAE</i>)</b> .....	42
3.1. INTRODUÇÃO .....	42

3.2. MATERIAL E MÉTODOS .....	46
3.2.1. Área e Grupo de Estudo.....	46
3.2.2. Monitoramento e Coleta Alimentar .....	47
3.2.3. Mensuração Cromática.....	48
3.2.4. Análises de Dados .....	50
3.3. RESULTADOS.....	54
3.3.1. Dieta.....	54
3.3.2. Preferências Alimentares e Ecológicas.....	62
3.3.3. Indicadores Ecológico-Alimentares .....	71
3.4. DISCUSSÃO .....	72
3.4.1. Dieta e Evolução da Tricromacia .....	72
3.4.2. Especializações Ecológico-Alimentares.....	74
3.4.3. Manutenção do Polimorfismo da Visão de Cores .....	81
4. CONCLUSÕES.....	83
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	84
6. ANEXOS.....	98

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1. IMPORTÂNCIA DOS SISTEMAS SENSORIAIS PARA ALIMENTAÇÃO

O alimento é indispensável à sobrevivência dos animais. A escolha de um tipo de alimento (*e.g.* frutos, folhas) em detrimento de outros caracteriza o hábito alimentar de um animal (*e.g.* frugívoro, folívoro) e, esse por sua vez, está relacionado direta ou indiretamente a quase todos os aspectos de sua biologia (CRAWSHAW JR., 1997). Entre alguns desses aspectos biológicos, podemos citar a reprodução, o comportamento social, o tamanho de agrupamento, o uso de espaço, a distribuição geográfica e a densidade populacional. Em *Saimiri sciureus*, por exemplo, o aumento no consumo de frutos no período chuvoso (pico de frutificação na região tropical) resultou em aumento no tempo destinado ao comportamento de descanso e, conseqüentemente, a redução no deslocamento e no uso de espaço horizontal (LIMA; FERRARI, 2003).

Para que um animal escolha seu alimento, entretanto, é necessário que ele possua sistemas sensoriais apropriados para localizar e avaliar quantitativa e qualitativamente itens alimentares. Em primatas, essa capacidade de realizar eficientes decisões alimentares é atribuída às suas habilidades sensoriais e cognitivas, potencializadas por uma grande capacidade de aprendizagem (MILTON, 1981; GARBER, 1989; RÍMOLI, 1994).

Como alguns dos primatas possuem área de vida considerável (algumas dezenas de hectares) e seu alimento varia em abundância (sazonalidade) e distribuição (dispersos ou em manchas) no ambiente, eles desenvolveram memória temporal e espacial para monitorar periodicamente suas fontes alimentares (GARBER, 2000). Em uma escala espacial mais restrita, num raio de distância de 200 m até 2 km (DOMINY et al., 2001), e diretamente dependente da estrutura da floresta, a localização de alimento pode ser auxiliada pela emissão de vocalização específica, indicando comportamento alimentar, e de ruídos de deslocamento de coespecíficos (AYRES, 1981; VAN ROOSMALEN et al., 1988). Em contrapartida,

somente à distância bem limitada de até 20 ou 30 m é possível detectar visualmente o alimento (JANSON; BITETTI, 1997), embora a detecção olfativa possa ser utilizada à distância um pouco mais além que a visual (DOMINY et al., 2001).

## 1.2. PERCEPÇÃO DE CORES

A visão é uma das modalidades sensoriais mais desenvolvidas em primatas diurnos. A detecção e a segregação de alvos iluminados de forma desigual podem ser realizadas principalmente pela sua cor. Porém, sob iluminação uniforme, a cor também favorece a detecção de objetos que se encontram contra um fundo (“background”) variado e disperso heterogeneamente no ambiente, tais como frutos dispersos entre folhas (ENDLER, 1993). Além disso, a cor também auxilia na identificação de objetos, por meio da categorização de alvos antes segregados (MOLLON, 1989).

As informações sensoriais utilizadas na visão são oriundas da energia refletida sobre uma superfície na forma de luz visível (400-700 nm), ou seja, a formação de imagens depende de uma fonte de luz (*e.g.* Sol ou iluminação artificial), uma superfície refletora (*e.g.* objetos, pessoas e paisagens) e um sistema visual capaz de interpretar as informações visuais (TOVÉE, 1996). A luz visível corresponde a uma pequena parte do espectro eletromagnético que pode se comportar como raio, onda ou como pequenas e indivisíveis unidades de energia denominadas *quanta* de luz ou fótons. Ela pode ser quantificada de acordo com o comprimento de suas ondas ( $\lambda$ ). O olho recebe e foca a luz visível na retina, em uma fina camada de células fotorreceptoras constituídas por cones e bastonetes (TOVÉE, 1996).

Na porção distal dos fotorreceptores existem inúmeras reentrâncias (lamelas) com milhares de moléculas de fotopigmentos, formados por uma proteína transmembrana (opsina) ligada covalentemente a uma base do cromóforo (retinal). Em mamíferos, a opsina de cada tipo de cone é codificada por um gene específico. A opsina, geralmente, é composta por 364

aminoácidos e, em platirrinos, apenas substituições nas posições dos aminoácidos 180, 277 e 285 podem mudar a sensibilidade espectral dos pigmentos (BOISSINOT et al., 1998; SURRIDGE et al., 2003). A variação da sensibilidade dos pigmentos gera diferentes classes de fotorreceptores, e cada classe é sensível a diferentes comprimentos de onda.

Existem entre os cordados, cinco grandes classes de pigmentos visuais responsáveis pela absorção de luz. As opsinas dos fotopigmentos podem ser expressas em um único tipo nos bastonetes, e em quatro tipos nos cones com distintas bases de sensibilidade espectral (quantificado pelo comprimento de onda máximo,  $\lambda_{\max}$ , absorvido) e sequências de aminoácidos em suas respectivas opsinas: L (“long” ou longo) com  $\lambda_{\max}$  500–570 nm, M (“middle” ou médio) com  $\lambda_{\max}$  480–530 nm, e duas classes de S (“short” ou curto), S1 com  $\lambda_{\max}$  400–470 nm e S2 com  $\lambda_{\max}$  355–445 nm (ultravioleta, UV) (YOKOYAMA, 2002; HUNT et al., 2009).

### **1.2.1. Processamento Neural do Sistema Visual**

Após a luz visível ser refletida na superfície de um objeto, ela é recebida e direcionada (focada) pelo olho (TOVÉE, 1996) e, posteriormente, a camada de fotorreceptores na retina a absorve e transduz a energia luminosa em atividade neural, em um padrão de atividade neural capaz de traduzir sinais luminosos em imagem (JACOBS, 1993; KANDEL et al., 2000). Todas as células envolvidas nos processos subsequentes à transdução são neurônios e devem ser consideradas integrantes do cérebro (FAIRCHILD, 1998). Logo em seguida, o sinal de cada receptor sensorial será transmitido às várias células bipolares e às diversas células ganglionares que formam o nervo óptico, por meio de sinapses excitatórias (liberação do glutamato e acetilcolina) ou inibitórias (liberação do GABA e glicina) (LEIBOVIC, 1990). Os fotorreceptores, principalmente os cones, se conectam a células horizontais e a células

bipolares lateralmente, e estas também se conectam lateralmente às células amácrinas (TOVÉE, 1996; WÄSSLE, 2000).

O sistema visual apresenta-se organizado em vias hierárquicas seriais e paralelas, de modo que os diferentes aspectos do estímulo são analisados separadamente, tais como, forma, cor e movimento (TOVÉE, 1996). Três sistemas neurais de oponência são responsáveis pela transmissão do sinal dos fotorreceptores até o córtex visual. Esses sistemas de oponência comparam os sinais originados de diferentes fotorreceptores e os transmitem de forma excitatória (ON) ou inibitória (OFF), resultando na discriminação do claro com escuro, do amarelo com azul, e do verde com vermelho (TOVÉE, 1996; KANDEL et al., 2000). No subsistema claro-escuro são processadas as informações de movimento, profundidade e luminância, ambos codificados por informações oriundas do contraste através da adição relativa da luz absorvida pelos cones M e L. No subsistema que processa cores no eixo amarelo-azul são codificadas informações de contraste de cor por meio da comparação da absorção relativa da luz entre os cones S e os cones M/L. No subsistema do eixo verde-vermelho são codificadas informações de contraste de cor por meio da comparação da absorção relativas da luz nos cones M e L.

Nos primatas, o início da separação do sistema visual em subsistemas ocorre na retina, formando as vias magnocelular, parvocelular e koniocelular, conhecidas também como canal claro-escuro, vermelho-verde e amarelo-azul, correspondente a três variedades de células ganglionares: parasol, anãs e koniocelulares (Figura 1.1) (DACEY; LEE, 1994; TOVÉE, 1996). As células ganglionares parasol são de grande porte, de onde originou também a denominação magnocelulares ou células M. As células ganglionares anãs são pequenas e também denominadas de parvocelulares ou células P. As koniocelulares ou células K são células ganglionares pequenas bioestratificadas. Na retina, as células M constituem cerca de

10% das células ganglionares e as células P correspondem a 80%. Nas células P e K iniciam-se os respectivos subsistemas de oponência de cores, verde-vermelho e amarelo-azul.

Na via magnocelular, o processo visual inicia-se com a conexão dos cones M e cones L às células bipolares difusas e, posteriormente, dessas às células ganglionares parasol ou M (DACEY; LEE, 1994; TOVÉE, 1996). As células M possuem campos receptores grandes, representativo ao tamanho de suas células, com oponência centro-periferia: centro ON e periferia OFF ou centro OFF e periferia ON. Essas células são excitadas quando os sinais da região central e periferia não estão iluminados uniformemente, ou seja, basta apenas um ponto ou barra de luz incidir sobre o campo receptor sem a necessidade de comparação entre as sensibilidades dos comprimentos de onda dos cones M e L.

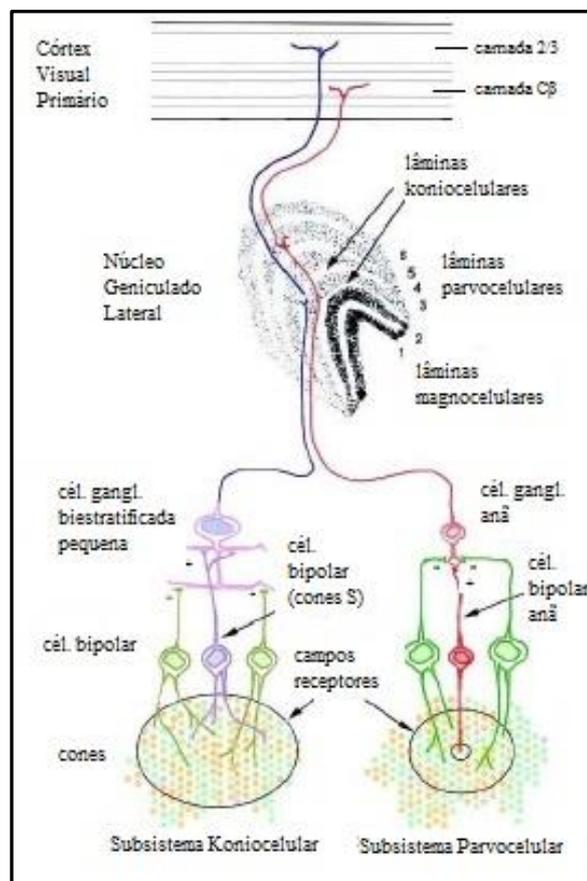


Figura 1.1 – Subsistemas de oponência cromática, adaptado de Mollon (1999). À esquerda, subsistema Koniocelular, via mais primitiva de visão de cores, e à direita, subsistema Parvocelular, a via mais recente.

A via parvocelular inicia-se pela conexão dos cones M e L com as células bipolares anãs e, subsequentemente, dessas com as células ganglionares anãs ou P (DACEY; LEE, 1994; TOVÉE, 1996). As células P possuem campos receptores de oponência cromática centro-periferia que atuam comparando as captações quânticas dos cones M e L: centro ON-verde e periferia OFF-vermelho ou centro OFF-verde e periferia ON-vermelho.

Na via koniocelular, o processo visual se inicia com a conexão dos cones S às células bipolares S e, por seguinte, dessas às células ganglionares bioestratificadas ou K (DACEY; LEE, 1994; TOVÉE, 1996). Essas células possuem campos receptores com oponência cromática, comparando-se as sensibilidades espectrais dos comprimentos de onda entre os cones S e cones M/L, porém sem oponência centro-periferia. Nesse caso, as células K recebem sinais S excitatórios (ON-azul ou amarelo) e transmitem sinais S excitatórios (ON-azul ou ON-amarelo) e inibitórios (OFF-amarelo ou OFF-azul). Essa via é considerada filogeneticamente como a mais primitiva, encontrando-se em animais com dicromacia e tricromacia de visão de cor. No entanto, a via parvocelular é a mais recente, sendo encontrada em apenas animais tricromatas, ou seja, ela é exclusiva de primatas do Velho Mundo e de fêmeas do Novo Mundo (MOLLON, 1999).

Cada uma das vias se projeta em direção ao núcleo geniculado lateral (LGN), onde é mantido o mesmo arranjo topográfico dos campos receptores das células ganglionares (SHAPLEY; HAWKEN, 1999). As camadas 1 e 2, as mais internas, são denominadas magnocelulares ou camadas M e recebem projeções dos axônios das células ganglionares M (MOLLON, 1999). As camadas 3 a 6, as quatro mais externas, são denominadas parvocelulares ou camadas P e recebem aferências das células ganglionares P. As camadas intermediárias são denominadas interlaminares e recebem aferências das células ganglionares K. Após a chegada das projeções das vias de oponência nas camadas do LGN, esta se conecta

a área visual primária (V1), principalmente na camada granular interna (camada 4 ou C4) (MOLLON, 1999). A via M envia projeções à sub-camada 4C $\alpha$ , depois para a sub-camada 4B e, posteriormente, para as áreas V2 e V5. A via P projeta ligações para a sub-camada 4C $\beta$ , depois para as camadas 2 e 3 dessa mesma área e, posteriormente, para a área V2 e V4. A via K envia projeções às camadas 2 e 3 de V1.

### **1.2.2. Percepção de Cores em Vertebrados**

O requisito mínimo para a visão cromática é possuir duas classes de cones na retina, pois com as sensibilidades espectrais de pelo menos duas classes é possível realizar comparação entre elas e, assim, proporcionar a percepção de cores (JACOBS, 1993). Desta forma, a visão de cores de um animal pode ser classificada quanto ao número de classes de cones na retina. O animal será considerado dicromata quando ele possuir dois tipos distintos de cones, tricromata se ele possuir três tipos de cones, e assim sucessivamente. De acordo com a dificuldade perceptual de cor ou diminuição da sensibilidade do cone encontrado na retina, consideradas como anomalias por Kandel et al. (2000), também é possível distinguir os seguintes tipos de visão de cores: protanopia caracterizada por dificuldades na percepção ótima no comprimento de onda longo, devido à ausência de cones com sensibilidade espectral no vermelho; deuteranopia caracterizada por dificuldades na percepção ótima no comprimento de onda médio, devido à ausência de cones com sensibilidade ao verde; protanomalia caracterizada pela diminuição de sensibilidade dos cones para o vermelho; e deuteranomalia tipificada pela diminuição de sensibilidade dos cones para o verde. Além dessas anomalias, também existem as que acometem especificamente os cones para a percepção do azul: tritanopia caracterizada pela dificuldade de percepção no comprimento de onda curto, devido à ausência de cones para o azul e tritanomalia caracterizada pela diminuição de sensibilidade dos cones para o azul.

As quatro classes de opsinas dos cones (S1, S2, M e L) possivelmente existiram antes do surgimento dos primeiros vertebrados com mandíbulas (JACOBS; ROWE, 2004), pois essas classes de cones estão presentes em várias espécies de aves, répteis e peixes teleósteos, sugerindo um possível ancestral comum dos tetrápodos e dos amniotas também com tricromacia. Porém, muitas linhagens perderam genes de diferentes classes de cones e em algumas delas a diversidade de opsinas foi posteriormente readquirida, como ocorreu, por exemplo, entre os mamíferos.

Os mamíferos diurnos atuais possuem dicromacia de visão de cores, ou seja, possuem apenas cones S e L (JACOBS, 1993). As outras duas classes de cones foram perdidas durante o período noturno, correspondente ao estágio inicial da evolução dos mamíferos (YOKOYAMA, 2002). Posteriormente, porém, a condição visual tricromata ressurgiu em primatas e em alguns marsupiais (JACOBS, 1993; ARRESE et al., 2002), exceto em mamíferos aquáticos e em alguns animais de hábitos noturnos (JACOBS, 1993; PEICHL et al., 2001) que são considerados monocromatas por possuírem somente cones M/L, embora possa existir a possibilidade deles perceberem cores, caso haja comparação dos sinais dos bastonetes com os cones (SUMNER; MOLLON, 2003).

### **1.2.3. Percepção de Cores em Primatas**

A tricromacia (cones S, L e M) é uma condição visual única entre os primatas e alguns marsupiais (JACOBS, 1993; ARRESE et al., 2002). Entretanto, ela não é uniforme entre os primatas, pois os catarrinos apresentam tricromacia uniforme enquanto alguns prossímios e os platirrinos possuem tricromacia polimórfica (JACOBS, 1993; TAN; LI, 1999; LEONHARDT et al., 2009). Ocorrem duas exceções entre os platirrinos, *Alouatta* e *Aotus*, os quais apresentam tricromacia uniforme e monocromacia (JACOBS, G H et al., 1996; DULAI et al., 1999; ARAÚJO et al., 2008), respectivamente.

A visão de cores tricromática dos primatas foi originada por forças evolutivas direcionadas à discriminação de cores na faixa espectral vermelho-verde, por meio da detecção e seleção de frutos maduros (ALLEN, 1879) ou folhas imaturas (DOMINY; LUCAS, 2001). Essas duas hipóteses foram investigadas em primatas do Velho e do Novo Mundo, ficando conhecidas pela comunidade acadêmica como a hipótese da frugivoria e folivoria (MOLLON, 1989; REGAN et al., 2001; SMITH et al., 2003; OSORIO et al., 2004; RIBA-HERNÁNDEZ et al., 2004, 2005; DOMINY; LUCAS, 2004; ARAUJO, DE et al., 2006; PERINI et al., 2009). Por outro lado, os mecanismos evolutivos atuaram de forma diferente entre os primatas, resultando em dois tipos de visão tricromática.

Nos primatas do Velho Mundo (catarrinos), a tricromacia é expressa por três genes, um gene S presente no cromossomo autossômico 7, responsável pela codificação dos pigmentos dos cones S com pico de sensibilidade em 430 nm (faixa azul), e cópias duplicadas do gene M, codificando pigmentos M em torno de 535 nm (verde) e L em torno de 563 nm (vermelho) e, cada um com seu alelo correspondente localizado em *loci* distintos do cromossomo X (JACOBS; DEEGAN II, 1999). Essa combinação gênica resulta em machos e fêmeas tricromatas.

A visão de cores polimórfica existente apenas nos primatas do Novo Mundo (platirrinos) e em alguns prossímios, nesses táxons o cromossomo X apresenta genes M e L (ou M/L) localizados em um único *loci*. Esses genes podem ter dois, três ou até cinco alelos diferentes (polimórfico), com capacidade de codificar uma variedade de pigmentos de cor com sensibilidade entre 535 e 565 nm (MOLLON et al., 1984). Devido às fêmeas apresentarem dois cromossomos X e machos apenas um, há limitação na condição visual de cor dos machos contrapondo-se à variação nas fêmeas. As fêmeas com gene M/L em heterozigose tem fenótipo de visão tricromata e machos e fêmeas em homozigose apresentam fenótipos dicromatas (MOLLON et al., 1984; NEITZ et al., 1991).

Mesmo com a variação alélica para codificar as opsinas M/L, é possível manter o nível de variabilidade gênica numa população, segundo a equação de equilíbrio de Hardy – Weinberg (SURRIDGE; MUNDY, 2002; SURRIDGE et al., 2003). Teoricamente, numa população com apenas dois alelos codificando as opsinas, 50% das fêmeas seriam tricromatas e com três alelos a probabilidade subiria para 67%. Caso condições adversas venham a acontecer, a proporção gênica poderá se adequar a essa nova situação. Em populações naturais (20 a 30 indivíduos), 45 e 75% de fêmeas tricromatas em grupos de *Ateles geoffroyi* (alelos 553 e 538) e *Cebus capucinus* (561, 543 e 532), respectivamente (HIRAMATSU et al., 2005). Em outro grupo de *C. capucinus* que apresentou sistema social atípico, devido a um dos machos ter comportamento filopátrico ao grupo natal e permanecer no posto de dominância por 11 anos consecutivos, os referidos autores encontraram apenas fêmeas dicromatas. Nesse grupo, ainda foi evidenciada uma frequência alélica dominante para cones com picos de absorção em 560 nm (96%). Com isso, os mesmos autores sugeriram que o polimorfismo de visão de cores pode ser alterado por fatores naturais: balanço seletivo natural (superdominância vs. dependência de frequência), conversão gênica, redução e expansão do tamanho da população (*e.g.* migração), hereditariedade e estrutura social da população.

A investigação das pressões seletivas que atuaram e atuam sobre a visão de cores em primatas é fundamental para o entendimento de como ocorreu o processo evolutivo e qual a função adaptativa da visão de cores. Parece existir consenso entre os pesquisadores de que a ecologia alimentar tenha atuado fortemente de forma seletiva na percepção de cores pelos primatas (ALLEN, 1879; MOLLON, 1989; DOMINY; LUCAS, 2001). Outros fatores também podem ter contribuído ou ainda estejam contribuindo seletivamente, tais como, a discriminação de possíveis predadores (AJUZ, 2009; PESSOA et al., 2014), de parceiros sexuais (SETCHELL; KICKINGS, 2005; OLIVEIRA, 2009; SALETTI, 2010; MOREIRA, 2013) e de coespecíficos (CARO, 2005; BRADLEY; MUNDY, 2008).

Existem diferentes grupos taxonômicos com uma ampla variedade e graus de especialização para o consumo dos mais diversos tipos de recursos alimentares, e os primatas Neotropicais podem ser considerados essencialmente frugívoros. A dependência por um hábito alimentar frugívoro motivou a realização de estudos de visão de cores nos platirrinos (ROSENBERGER, 1992). Cerca de 90% da dieta de *Ateles paniscus* (ROOSMALEN, VAN, 1985) e *Saguinus niger* (OLIVEIRA; FERRARI, 2000) se constituem por frutos maduros, que geralmente são ricos em carboidrato e fibra e desprovidos de compostos secundários (defesa química) (MILTON, 1981; STRIER, 1999).

Primatas consumidores de frutos maduros desempenham papel ecológico importante na comunidade vegetal ao dispersarem sementes das espécies vegetais consumidas (CHAPMAN, 1989; CHAPMAN; ONDERDONK, 1996), por meio da dispersão endozoocórica ou exozoocórica (FENNER, 1985). As sementes de frutos maduros, por outro lado, apresentam defesas mecânicas que dificultam a mastigação, com o desenvolvimento de exocarpo rígido, auxiliando na manutenção da integridade do mesmo ao passar pelo trato digestivo dos primatas (FISHER; CHAPMAN, 1993).

No estado maduro, o fruto é facilmente discriminado pelos primatas com visão de cores tricromática, por apresentar coloração conspícua em relação à folhagem das árvores (SUMNER; MOLLON, 2000a; REGAN et al., 2001; SMITH et al., 2003) e, isso pode facilitar o acesso a compostos energéticos (RIBA-HERNÁNDEZ et al., 2005). Primatas tricromatas possuem maior desempenho para detectar alvos na faixa amarelo-vermelho contra fundos verdes (SUMNER; MOLLON, 2000b; CAINE; MUNDY, 2000; SMITH et al., 2003), assim como entre superfícies laranja e verde (GOMES et al., 2002; PESSOA et al., 2005a,b,c; ARAÚJO et al., 2008; PRADO et al., 2008). Desta forma, aparentemente, as características cromáticas dos frutos de algumas espécies vegetais consumidas por primatas tricromatas coevoluíram em prol de benefícios mútuos (REGAN et al., 2001; SMITH et al., 2003).

Mollon et al. (1984) propuseram algumas hipóteses para tentar explicar quais foram os fatores adaptativos que mantiveram em equilíbrio a existência do tricromatismo polimórfico nos primatas neotropicais, as quais foram relacionadas às possíveis vantagens de um determinado fenótipo em relação a outro. Uma delas foi denominada de vantagem do heterozigoto ou heterose, pois sugeriu que o tricromatismo das fêmeas heterozigotas era mais vantajoso em relação ao dicromatismo dos machos e fêmeas homozigotas; de modo que, a existência de vários tipos de pigmentos visuais maximizaria a ocorrência do tricromatismo, ou seja, quanto maior o número de alelos, maior a possibilidade de uma fêmea ser heterozigota.

A outra hipótese diz respeito ao mecanismo dependente de frequência dos diferentes tipos de visão de cores presentes em uma população, os quais podem favorecer a exploração de alimentos ou ambientes em condições diferentes de iluminação (MOLLON et al., 1984; LUCAS et al., 2003; PERINI et al., 2009). Testes comportamentais realizados em *Callithrix geoffroyi*, por exemplo, compararam o desempenho no forrageio de alimentos camuflados (cromaticidade semelhante em relação ao meio, ou críptica) e não-camuflados (cromaticidade conspícua em relação ao meio) por dicromatas e tricromatas (CAINE et al., 2003). Os resultados desses testes indicaram que os animais dicromatas tiveram desempenho semelhante tanto no forrageio de alimentos camuflados quanto nos não-camuflados. Em contrapartida, as fêmeas tricromatas tiveram desempenho pior ao forragearem alimentos camuflados em relação aos não-camuflados. Nesse caso, Caine et al. (2003) sugeriram que tais diferenças poderiam ser indícios de que, em ambiente natural, os animais tricromatas estariam forrageando frutos vermelhos e laranja e dicromatas alimentos camuflados, embora não tenham a capacidade de encontrá-los mais facilmente que os não-camuflados.

Em *Callithrix geoffroyi* (CAINE; MUNDY, 2000), *Saguinus fuscicollis* e *S. mystax* (SMITH et al., 2003) os indivíduos tricromatas possuiriam habilidades superiores em relação aos dicromatas no forrageio de alvos vermelhos dispersos em fundo verde. Nos estudos

mencionados anteriormente, devido às fêmeas heterozigotas detectarem melhor alvos conspícuos, o mecanismo da heterose foi sugerido como principal fator evolutivo para a manutenção do polimorfismo.

Os estudos de modelagem com os itens alimentares consumidos por *Ateles geoffroyi* (RIBA-HERNÁNDEZ et al., 2004; STONER et al., 2005) *Saimiri sciureus* (ARAUJO et al., 2006) e *Cebus capucinus* (MELIN et al., 2014a) predisseram capacidades superiores de discriminação por animais tricromatas. Em contrapartida, Perini et al. (2009) inferiram variações na discriminação de alguns alvos alimentares, sob efeito da luminosidade, por diferentes fenótipos de visão de cores de *Callithrix penicillata*. Animais que possuíam fenótipos com os alelos 543/562 e 556/562 tiveram vantagens sobre os pigmentos 543/556. Os autores atribuíram essas vantagens à presença do alelo sensível ao comprimento de onda longo (562), encontrado com mais frequência nas populações de calitriquídeos (ROWE; JACOBS, 2004; SURRIDGE et al., 2005) e também de outros platirrinos (HIRAMATSU et al., 2005; JACOBS, 2007).

Embora seja comum correlacionar o número de classes de cones na retina com o fenótipo de percepção de cores, nem sempre isso é possível. Em 1999, Jacobs et al. criaram camundongos transgênicos que, através de genética molecular e eletroretinografia, foram diagnosticados como tricromatas. Por outro lado, quando submetidos a testes de discriminação visual, eles se comportavam como dicromatas. Esses autores, com isso, demonstram a importância de um substrato neural capaz de processar as informações sensoriais absorvidas pelos fotorreceptores, e indicaram a necessidade da abordagem comportamental na investigação da visão de cores em animais. Logo, a percepção de cores no ambiente natural reflete um processo mais complexo do que a atividade de cones (SHARPE et al., 1999), pois ela envolve também processamentos ativos conduzidos pelo sistema nervoso (ZEKI, 1993).

#### 1.2.4. Percepção de Cores em Pitecíneos

Entre os platirrininos, até o momento, muito pouco esforço de pesquisa sobre a visão de cores foi dado aos quatro representantes da subfamília Pitheciinae: *Cacajao* (uacaris), *Pithecia* (parauacus), *Chiropotes* (cuxiús) e *Callicebus* (zogue-zogues) (JACOBS, 2007). *Pithecia* e *Callicebus* são os únicos representantes desse grupo taxonômico em que se tem conhecimento e ainda através de poucos estudos. Pesquisa *in vitro* com *Pithecia pithecia*, por inferência de análise de estrutura dos genes M/L, identificou sensibilidade espectral dos alelos 535, 550 e 562 (BOISSINOT et al., 1998). Por outro lado, em *Callicebus molloch* foram encontrados cinco alelos – 530, 535, 542, 550 e 562 – uma exceção entre os platirrininos (JACOBS; NEITZ, 1987; JACOBS; DEEGAN II, 2005). Embora esses alelos tenham sido demonstrados apenas em *Callicebus* de cativeiro, os alelos com sensibilidade entre 530 e 542 nm ainda precisam ser registrados em populações de vida livre (BUNCE et al., 2011). Cabe ressaltar que o polimorfismo visual de *Pithecia* e *Callicebus* ainda não foi confirmado comportalmente.

Em alguns representantes da família Atelidae, filogeneticamente mais próxima dos pitecíneos (SCHNEIDER, 2000), são conhecidas as sensibilidades espectrais dos fotopigmentos dos cones: 1) A tribo Atelini, *Ateles* e *Lagothrix* possui apenas dois alelos polimórficos, 563 e 550 (JACOBS; DEEGAN II, 2001; HIRAMATSU et al., 2005) e *Brachyteles* possui um alelo a mais que os dois táxons anteriores, 530 (TALEBI et al., 2006), 2) A tribo Alouattini, *Alouatta* possui tricromatismo uniforme, semelhante aos catarrinos (JACOBS et al., 1996a). Os atelídeos, possivelmente, possuam três alelos polimórficos como os outros platirrininos devido ao alelo 530 se apresentar em baixa frequência gênica ( $\leq 10\%$ ) nas populações (JACOBS; DEEGAN II, 2001; JACOBS, 2007).

### 1.3. O GÊNERO *CHIROPOTES* LESSON, 1840

#### 1.3.1. Taxonomia, Distribuição Geográfica e Estado de Conservação

Os cuxiús, como são denominados os representantes do gênero *Chiropotes* (BARNETT et al., 2012), juntamente com os parauacus (*Pithecia*) e os uacaris (*Cacajao*), formam a subfamília Pitheciinae (SCHNEIDER, 2000). Os pitecíneos e os calicebíneos (subfamília Callicebinae), compostos apenas pelos zogue-zogues (*Callicebus*), juntos pertencem à família Pitheciidae, da infraordem Platyrrhini (SCHNEIDER, 2000). Silva Jr. e Figueiredo (2002), em uma revisão mais recente e completa do gênero, reconhecem cinco espécies: *Chiropotes albinasus* Geoffroy & Deville, 1848; *Chiropotes chiropotes* Humboldt, 1811; *Chiropotes satanas* Hoffmannsegg, 1807; *Chiropotes utahickae* Hershkovitz, 1985 e *Chiropotes sagulatus* Traill, 1821.

O gênero *Chiropotes* é endêmico das bacias Amazônica e Orinoco, ocorrendo a partir da região leste dos rios Madeira/Jiparaná e Negro (HERSHKOVITZ, 1985) (Figura 1.2). As espécies de *Chiropotes* têm distribuições parapátricas, separadas por rios, sendo o Amazonas a barreira principal. Na porção norte do rio Amazonas encontram-se *C. chiropotes* e *C. sagulatus* separados pelo rio Branco, e na porção sul encontram-se *C. albinasus*, *C. utahickae* e *C. satanas* separados, respectivamente, pelos rios Xingu e Tocantins.

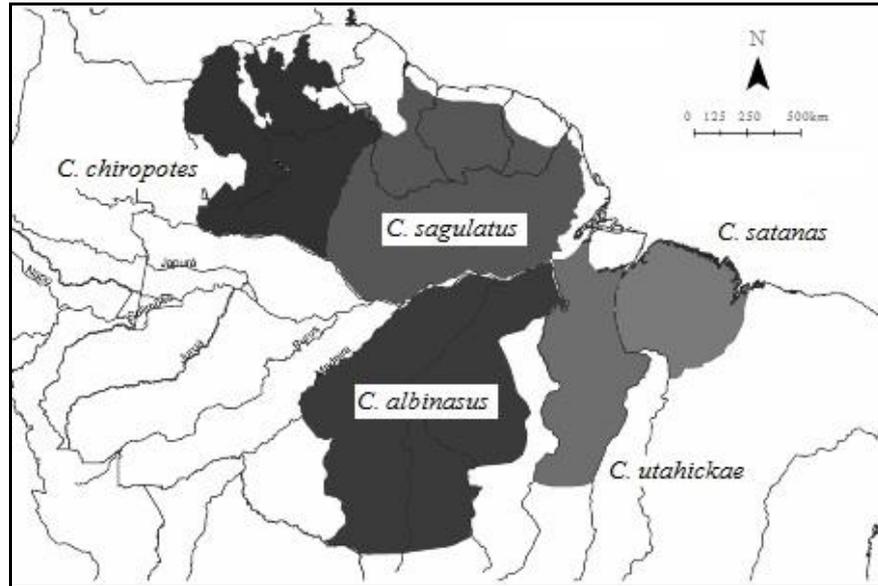


Figura 1.2 – Distribuição geográfica de *Chiropotes* na Amazônia, modificado de Silva Jr. e Figueiredo (2002) e Silva Jr. et al. (2013).

*Chiropotes satanas* e *C. utahickae* possuem a distribuição geográfica mais restrita entre os representantes desse gênero, e ambas encontram-se em lista nacional (IBAMA, 2011) e internacional (IUCN, 2012) de primatas ameaçados de extinção. O primeiro táxon apresenta-se na categoria criticamente em perigo e o segundo na categoria em perigo (VEIGA; et al., 2013a,b). A perda de hábitat, a caça e a utilização da cauda para a manufatura de espanadores e “souvenirs” para turistas são as principais ameaças que acometem os dois táxons (AYRES, 1989; LOPES; FERRARI, 2000).

As duas regiões onde ocorrem os táxons de *Chiropotes* ameaçados na Amazônia são as mais impactadas por ação antrópica. O centro de endemismo de Belém (entre os rios Gurupi e Tocantins), onde ocorre *C. satanas*, é a menor região em extensão e a mais comprometida, quando comparada com os outros sete centros de endemismo da Amazônia, pois 76% de sua área total se encontra desmatada (SILVA et al., 2005). *Chiropotes utahickae* ocorre no centro Xingu (entre os rios Tocantins e Xingu), que possui 27% da área total desmatada, correspondendo a segunda menor região mais degradada da Amazônia. Destas

respectivas regiões, apenas cerca de 20 e 30% encontram-se protegidas em unidades de conservação de proteção integral, de uso sustentável e terras indígenas (SILVA et al., 2005).

### 1.3.2. Características Morfológicas, Comportamentais e Ecológicas

Os cuxiús são platirrinos quadrúpedes (Figura 1.3), diurnos, arbóreos e de porte médio, pesando quando adultos de 2,7 a 3,7 kg (VAN ROOSMALEN et al., 1981; HERSHKOVITZ, 1985), e medindo cabeça-corpo entre 327 e 480 mm, com a cauda aproximadamente do mesmo comprimento (AYRES, 1981). As características mais marcantes do gênero são a presença de uma barba comprida e dois tufos temporais esféricos, presentes nos dois sexos, porém muito mais desenvolvidos nos machos adultos; pelagem corporal curta e espessa, e a cauda (preênsil somente durante os primeiros meses de vida) coberta por pelos longos e aproximadamente do mesmo tamanho do corpo (AYRES, 1981; VAN ROOSMALEN et al., 1981; HERSHKOVITZ, 1985).



Figura 1.3 – *Chiropotes utahickae*, cuxiú de Uta Hick, Zoológico de Carajás, Pará. Foto: L. Maciel (2010).

A genitália é bem visível e também é a única forma de identificação de sexo, exceto na fase adulta quando o comprimento da barba e tufos também podem auxiliar; nas fêmeas, a região genital varia entre a cor avermelhada e rosa, indicando se está ou não em período

reprodutivo; enquanto, nos machos, a genitália é bem desenvolvida, variando entre as cores branca e vermelho escura (AYRES, 1981; VAN ROOSMALEN et al., 1981).

O aparato mastigatório dos cuxiús é bastante desenvolvido, com dentição anterior possuindo caninos divergentes e largos, incisivos superiores quase horizontais, ultrapassando os inferiores, e mandíbula fixada por grandes e fortes músculos temporais e masseter (AYRES, 1981; VAN ROOSMALEN et al., 1981, 1988; KINZEY, 1992), conferindo-lhes extraordinária força de mordida e mastigação, sendo uma adaptação para o consumo de sementes com pericarpo duro, tais como de espécies da família Lecythidaceae (KINZEY; NORCONK, 1990). Adaptações no trato digestivo são desconhecidas para *Chiropotes* (FERRARI, 1995), porém foi sugerido que entre pitecíneos existe ampliação da parte posterior do canal alimentar (FOODEN, 1964). No entanto, sabe-se que seu trato digestivo é capaz de processar compostos tóxicos e fibras de frutos, principalmente, para frutos imaturos (NORCONK; VERES, 2011).

Os cuxiús são essencialmente frugívoros, especializados no consumo de frutos com sementes de considerável tamanho, pertencentes às famílias Lecythidaceae e Sapotaceae (AYRES, 1981; VAN ROOSMALEN et al., 1981, 1988; KINZEY, 1992). A maior parte da sua dieta é constituída por sementes, seguida de mesocarpo de frutos maduros, flores e em pequena parte por pecíolo, folhas e insetos (AYRES, 1981; PEETZ, 2001; VEIGA, 2006; PINTO, 2008; GREGORY, 2011; SANTOS et al., 2013; SHAFFER, 2013). O deslocamento entre as fontes alimentares é rápido e pontuado por intensos períodos de alimentação (VAN ROOSMALEN et al., 1981; NORCONK; KINZEY, 1994; PEETZ, 2001; SILVA, 2003; VEIGA, 2006).

Os cuxiús formam agrupamentos constituídos por multimacho/multifêmea, podendo ultrapassar 65 indivíduos (SHAFFER, 2013). Fissões locais e temporárias podem ser evidentes em subunidades familiares (AYRES, 1981; SILVA; FERRARI, 2008), composta

pelo casal e seus filhotes (sugerindo monogamia) (RICHARD, 1985), e durante a utilização de fontes alimentares (NORCONK; KINZEY, 1994). Associações entre os cuxiús e outras espécies de primatas também são comuns (VIEIRA, 2005; VEIGA, 2006; SILVA; FERRARI, 2008). Veiga (2006) evidenciou 50% do tempo de monitoramento de *Chiropotes satanas* para a formação de grupos mistos com *Sapajus (=Cebus) apella* ou *Samiri sciureus*, ou ainda com ambos. A autora inferiu ainda que as associações interespecíficas podem ocorrer para obtenção de benefícios mútuos, tais como, redução do risco de predação, eficiência para afugentar invertebrados e reconhecimento sobre as fontes alimentares.

Geralmente, os cuxiús preferem utilizar os estratos médio e superior do dossel de floresta de terra firme, onde percorrem de 1 a 7 km diários em média (FRAZÃO, 1992; BOBADILLA; FERRARI, 2000; PEETZ, 2001; SILVA, 2003; VIEIRA, 2005; VEIGA, 2006; PINTO, 2008). Eles são tolerantes e capazes de se adaptarem em ambientes alterados por ação antrópica, porém, podem ocupar estratos um pouco mais abaixo do que o das copas das árvores, de 20 m (BOBADILLA; FERRARI, 2000; PEETZ, 2001; VEIGA, 2006; SANTOS et al., 2013). Até o final da década de 1990, os cuxiús (*C. satanas* e *C. utahickae*) eram considerados como intolerantes à perturbação ambiental (AYRES, 1987), o que poderia favorecer a extinção a curto prazo. Porém, estudos posteriores (LOPES; FERRARI, 2000; BOBADILLA; FERRARI, 2000) demonstraram relativa tolerância desses animais em fragmentos florestais de razoável tamanho (>5.000 ha), com ausência de pressão de caça. Pesquisas subsequentes (PEETZ, 2001; SANTOS, 2002; SILVA, 2003; VEIGA, 2006) reforçaram a plasticidade de *Chiropotes*, principalmente, diante do processo de fragmentação do hábitat.

Notoriamente, os pitecíneos são considerados pelos primatólogos difíceis de serem estudados por apresentarem características interessantes e não usuais (NORCONK; VERES, 2011; PINTO, 2013). Os principais problemas relatados são por eles ocorrerem em baixa

densidade, utilizarem o dossel alto com agilidade e sutileza, são muito pouco tolerantes à presença humana, sendo difíceis de habituar e quando habituados poucos registros são coletados, impossibilitando responder questões científicas importantes. Além disso, *Cacajao* e *Chiropotes* preferem habitat com declividade ou montanhoso e percorrem longos percursos diários.

Dentre as cinco espécies pertencentes ao gênero *Chiropotes*, *C. utahickae* foi alvo de apenas três estudos ecológicos, sendo dois deles em Tucuruí (SANTOS, 2002; VIEIRA, 2005; SANTOS et al., 2013) e outro em Novo Repartimento e Melgaço (BOBADILLA, 1998; BOBADILLA; FERRARI, 2000), no Pará. A maioria deles ocorreu em paisagem fragmentada, tendo somente um estudo sido desenvolvido em ambiente natural, na Floresta Nacional de Caxiuanã (BOBADILLA, 1998; BOBADILLA; FERRARI, 2000). Vieira (2005) investigou alguns aspectos da ecologia desse táxon, com ênfase na exploração alimentar de espécies arbóreas. No estudo de Vieira, *C. utahickae* consumiu recursos de 691 fontes alimentares, representantes de 119 espécies e 42 famílias. As famílias mais utilizadas foram Mimosaceae, Caesalpiniaceae e Lecythidaceae, sendo o item mais consumido a semente imatura (33%), seguido pelo mesocarpo de frutos imaturos (22%), frutos maduros (11%) e flores (11%). Santos et al. (2013) identificaram o consumo de 52% de sementes, sendo que 90% delas eram imaturas, e 26% de frutos, sendo 54% imaturos.

#### 1.4. RELEVÂNCIA DO TRABALHO

A ecologia alimentar está consolidada como uma das principais pressões seletivas responsáveis pela evolução e manutenção da tricromacia nos primatas e alguns marsupiais australianos, devido aos tricromatas discriminarem mais facilmente frutos maduros, flores e folhas novas na faixa de cor laranja-vermelho dispersos na folhagem da floresta. Porém, o cuxiú (*Chiropotes* spp.), é um primata Neotropical, endêmico da Amazônia e especializado na

predação de sementes de frutos imaturos, geralmente, com coloração verde. Desta forma, este trabalho utilizou como alvo de estudo *C. utahickae* para investigar sobre a visão de cores e inferir sobre a evolução do tricromatismo nos primatas Neotropicais. Para isso, foram utilizadas quatro abordagens – comportamental, genética, ecológico-alimentar e de modelagem visual – para gerar informações amplas e consistentes sobre a percepção de cores utilizada por *C. utahickae*.

## 1.5. NOTA ÉTICA

Os procedimentos de coleta e análises de dados utilizados neste trabalho foram aprovados por agências ambientais (ICMBio/SISBIO N° 28427-1 e 34476-1) e pelo Comitê de Ética Animal do Instituto Evandro Chagas (IEC-CEPAN N° 011/2011) e da Universidade Federal do Pará (CEPAE-UFPA BIO N° 082-12) (Anexos 1-4).

## 1.6. OBJETIVOS

### 1.6.1. Objetivos Gerais

a) Avaliar a percepção de visão de cores de *C. utahickae*, utilizando abordagem experimental do comportamento e genética;

b) Avaliar o desempenho dos fenótipos de visão de cores na discriminação de alvos alimentares consumidos por *C. utahickae*, através da modelagem do contraste cromático entre alvos alimentares e folhagem das árvores sob iluminação da floresta amazônica densa.

### 1.6.2. Objetivos Específicos

a) Descrever a capacidade de *C. utahickae* em desempenhar tarefas de discriminação em cores;

b) Identificar os fenótipos comportamentais de percepção de cores de *C. utahickae*;

- c) Estimar o número e tipos de fotopigmentos do cone M/L encontrados em *C. utahickae*;
- d) Verificar se existe relação entre os fenótipos oriundos dos testes comportamentais e da análise genética;
- e) Identificar, categorizar e descrever os recursos alimentares consumidos por *C. utahickae* na floresta amazônica;
- f) Avaliar a detectabilidade dos alvos alimentares pelos fenótipos de discriminação de cores encontrados em *C. utahickae* pelo estudo comportamental e genético;
- g) Avaliar se existe variação na detectabilidade dos fenótipos tricromatas;
- h) Indicar as espécies da dieta que podem atuar na manutenção do polimorfismo em populações naturais de *C. utahickae*.

#### 1.7. HIPÓTESES E PREDIÇÕES

Levando em consideração que pitecíneos possuem especializações no aparato mastigatório (dentição e musculatura) e comportamentais para o consumo de sementes imaturas e que a hipótese da frugivoria proposta por Allen (1879) prediz que frutos maduros são discriminados mais facilmente por tricromatas por apresentarem coloração críptica em relação à folhagem da floresta e que frutos imaturos não são discriminados por nenhum fenótipo de visão de cores, supõe-se que:

- a) *C. utahickae* possui visão de cores polimórfica, como *Pithecia* e *Callicebus*, táxons que compartilham características filogenéticas, e também a maioria dos platirrínos;
- b) Os fenótipos tricromatas de *C. utahickae* possuem melhor desempenho na discriminação de frutos maduros;
- c) Os fenótipos dicromatas e tricromatas de *C. utahickae* não discriminam frutos imaturos.

## 2. POLIMORFISMO DA VISÃO DE CORES EM CUXIÚS DE UTA HICK (*CHIROPOTES UTAHICKAE*) DE CATIVEIRO<sup>1</sup>

### 2.1. INTRODUÇÃO

A visão de cores dos primatas se destaca entre os mamíferos por apresentar maior diversidade, variando entre espécies que possuem um único tipo de fenótipo dicromata até espécies com diferentes tipos de fenótipos dicromatas e tricromatas na população (JACOBS, 1993, 2009; JACOBS; ROWE, 2004). O polimorfismo da visão de cores é uma condição peculiar e característica de primatas Neotropicais (JACOBS, 1993, 2009) e alguns prossímios (TAN; LI, 1999; LEONHARDT et al., 2009), embora *Alouatta* e *Aotus*, duas exceções reconhecidas, apresentem tricromacia uniforme (JACOBS et al., 1996; ARAÚJO et al., 2008) e monocromacia (JACOBS et al., 1993), respectivamente.

O gene M/L polimórfico localiza-se em um único *locus* no cromossomo X, o qual é responsável pela codificação dos fotopigmentos dos cones (opsinas) que são maximamente sensíveis à faixa espectral verde-vermelho (NEITZ et al., 1991; ROWE; JACOBS, 2004). Por outro lado, o gene S (comprimento curto) está localizado no cromossomo autossômico e ele é responsável pela codificação da opsina que é altamente sensível ao azul (JACOBS et al., 1996). Tal arranjo molecular resulta em visão dicromática ou tricromática em fêmeas homocigotas ou heterocigotas, respectivamente, enquanto machos hemizigotos são obrigatoriamente, dicromatas (MOLLON et al., 1984; NEITZ et al., 1991).

---

<sup>1</sup> Os resultados da aprendizagem discriminativa de cores do estudo comportamental apresentados nesta seção do trabalho foram publicados no Livro A Primatologia do Brasil (Anexo 5) e resultados dos estudos comportamentais e genéticos foram publicados no periódico American Journal of Primatology (Anexo 6).

A visão de cores é o resultado de processos ativos transmitidos pelo sistema nervoso como um todo, o qual se inicia na retina e continua por diferentes áreas do córtex visual (ZEKI, 1999; GEGENFURTNER; KIPER, 2003). Assim, apesar da acurácia e objetividade dos métodos genéticos no estudo da visão de cores, a dimensionalidade da percepção de cores dos animais apenas pode ser exatamente demonstrada por meio de testes comportamentais (JACOBS et al., 1999) e posteriormente correlacionada com dados moleculares (TOVÉE et al., 1992; CAINE; MUNDY, 2000; SAITO et al., 2005a,b; MELIN et al., 2007; LEONHARDT et al., 2009; ALTAVINI et al., 2012). Além do mais, fatores externos podem ser considerados por também influenciarem na percepção de cores, tais como, a cromaticidade, o tamanho do estímulo e a luminosidade (GOMES et al., 2005; PERINI et al., 2009; CAINE et al., 2010; FREITAG; PESSOA, 2012).

Nas últimas duas décadas, informações sobre ecologia, comportamento, taxonomia e conservação do pitecídeos (incluindo *Callicebus* spp., família Pitheciidae) foram coletadas (VEIGA et al., 2013), mas a ecologia sensorial e, particularmente, a percepção visual desse grupo é muito pouco conhecida. Para fins de nosso conhecimento, até o momento, não há informações a respeito da visão de cores e *Chiropotes* e *Cacajao* (JACOBS, 2007). Em relação aos outros pitecídeos, *Pithecia* foram encontrados três alelos polimórficos, 535, 550 e 562 nm, inferidos por genética molecular (BOISSINOT et al., 1998), enquanto que em *Callicebus* possui cinco alelos, 530, 536, 542, 551 e 562 nm, uma exceção entre os primatas Neotropicais (JACOBS; NEITZ, 1987; JACOBS; DEEGAN II, 2001). Embora esses fotopigmentos dos cones tenham sido evidenciados apenas em *Callicebus* de cativeiro, os alelos com sensibilidade a comprimentos de onda entre 530 e 542 ainda precisam ser encontrados em populações silvestres (BUNCE et al., 2011). Cabe ressaltar que tanto o polimorfismo visual de *Pithecia* quanto de *Callicebus* ainda não foram confirmados comportamentalmente.

Assim, este estudo teve como objetivo avaliar a percepção de cores de cuxiús de Uta Hick (*Chiropotes utahickae*) em cativeiro, através de um paradigma comportamental de discriminação de cores, e também inferir sobre os tipos de pigmentos do cone M/L de cuxiús de Uta Hick (*Chiropotes utahickae*), através de sequenciamento genético. Este estudo é pioneiro ao investigar a visão de cores de um táxon predador de sementes de frutos imaturos, além de relacionar aspectos comportamentais e moleculares.

## 2.2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1. Local de Estudo

O presente estudo foi conduzido na colônia de *C. utahickae* do Centro Nacional de Primatas (CENP), no município de Ananindeua, Pará, Brasil. Toda infra-estrutura, manejo, alimentação e saúde envolvida pelo CENP obedecem a legislação ambiental brasileira. O CENP conduz manejo reprodutivo de aproximadamente 20 espécies de primatas não-humanos (a maioria primatas Neotropicais) para auxiliar em pesquisas biomédicas. Todavia, na última década ele tem abrigado espécies ameaçadas para fins de conservação, e *C. utahickae* está incluída. As análises moleculares foram conduzidas no Laboratório de Polimorfismo de DNA, na Universidade Federal do Pará, Brasil.

### 2.2.2. Estudo Comportamental

#### 2.2.2.1. Sujeitos

Oito sujeitos (cinco fêmeas e três machos) do total de 12 cuxiús (três fêmeas e três machos adultos, duas fêmeas e três machos juvenis e três infantes) que estavam agrupados em dois recintos (3,8 m largura, 2,3 m altura e 2,4 comprimento) foram selecionados para participar dos experimentos comportamentais (Tabela 2.1). O restante (três infantes e um macho adulto) participou apenas do estudo genético. A maioria dos cuxiús da colônia era descendente de um grupo de indivíduos resgatado da margem esquerda do Lago de Tucuruí,

no Pará, durante a enchente do reservatório em 1984-1985 (FERNANDES, 1989). Dois indivíduos (F3 e F4) eram oriundos de cativeiro domiciliar, sendo que um deles foi doado ao CENP durante a coleta de dados (P.H. Castro *com. pess.*).

Tabela 2.1 – Caracterização geral da colônia de *Chiropotes utahickae* do CENP, Pará, Brasil

<b>Código</b>	<b>Classe Sexo-etária</b>	<b>Nome</b>	<b>Nº do Chip</b>	<b>Data de Nascimento</b>
M1	Macho adulto	Danilo	039.300.615	22/07/2001
M2	Macho juvenil	Bambam	039.358.520	28/01/2009
M3	Macho adulto	Bad	039.527.527	29/11/2005
M4	Macho adulto	Velho	039.309.561	01/01/2000
M5	Macho infante	--	039.273.285	11/08/2011
M6	Macho infante	--	039.269.062	22/01/2012
F1	Fêmea adulta	Mami	039.548.868	22/10/2002
F2	Fêmea adulta	Princesa	039.538.775	01/01/1999
F3	Fêmea adulta	Rainha	039.292.017	01/01/2000*
F4	Fêmea juvenil	Cíntia	039.549.805	01/06/2009*
F5	Fêmea juvenil	Júlia	039.284.613	24/10/2009
F6	Fêmea infante	--	039.354.358	04/01/2013

\* Data e ano estimados.

#### 2.2.2.2. *Estímulos e Equipamentos*

Papéis de Munsell (dimensões 4 cm x 2 cm) foram utilizados como estímulos visuais (Figura 2.1a). No sistema de Munsell, a notação da cor é representada pelo seu matiz (um número e a letra inicial) e a fração com níveis de brilho sobre saturação. Por exemplo, 2.5YR 4/6 corresponde a um laranja (“yellow-red”) 2.5, com brilho 4 e saturação 6. Seis categorias de matizes foram utilizadas nos experimentos: vermelho (R), laranja (YR), verde-amarelado (GY), azul (B), púrpura-azulado (PB) e púrpura (P) (Figura 2.1b). Cada cor foi apresentada com quatro diferentes variações de brilho (4 a 7) e saturação fixa (6).

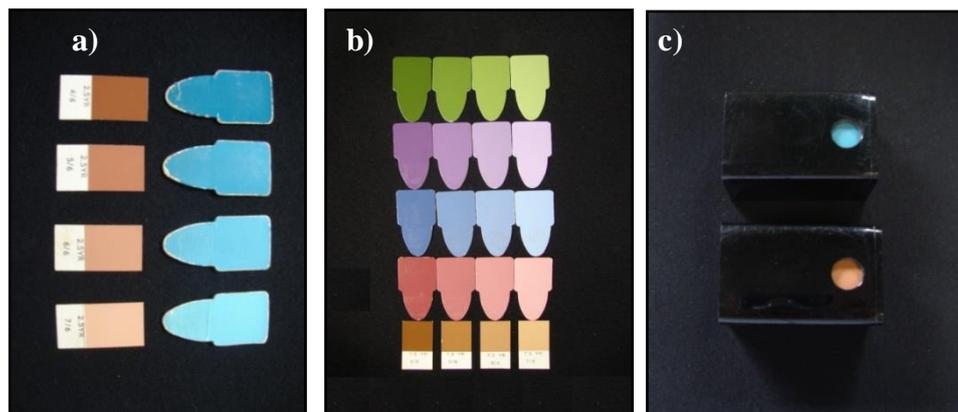


Figura 2.1 – Papéis de Munsell (a, b e c) e porta-estímulos (c) utilizados no estudo comportamental com *Chiropotes utahickae* do CENP, Pará, Brasil. Na fase de treino foram usados os papéis 2.5YR e 5B (a), nas respectivas linhas verticais da esquerda para direita. Na fase de testes foram usados 10 papéis dos quais cinco deles estão representados: 5GY, 5P, 5PB, 5R (SD-) e 2.5YR (SD+) (b), nas respectivas linhas horizontais de cima para baixo. Em ambas as fases, cada matiz teve variação no brilho (4 a 7) e saturação fixa (6).

Os papéis de Munsell foram apresentados em pares e o grau de dificuldade de cada par foi previamente estimado por testes com sujeitos humanos (GOMES et al., 2002) e corroborado por experimentos em vários primatas Neotropicais, tais como, *Sapajus apella* (GOMES et al., 2002), *Saguinus niger* (PESSOA et al., 2003; 2005c), *Callithrix penicillata* (PESSOA et al., 2005a), *Leontopithecus chrysomelas* (PESSOA et al., 2005b), *Saimiri ustus* (PRADO et al., 2008) e *Alouatta caraya* (ARAÚJO et al., 2008). Além disso, esse teste foi adaptado e usado com sucesso em um marsupial da América do Sul (*Didelphis albiventris*) para avaliar suas habilidades de discriminação de cores (GUTIERREZ et al., 2011).

No presente estudo, os pares foram classificados como (1) par fácil ou controle positivo, facilmente discriminado por dicromatas e tricromatas; (2) par difícil ou teste de diagnóstico, facilmente discriminado por tricromatas e pouco discriminado por dicromatas, e (3) par impossível ou controle negativo, pouco discriminado por dicromatas e tricromatas.

Seis pares controles positivos (2.5 YR versus 5B, 2.5 YR vs. 2.5PB, 2.5 YR vs. 7.5P, 10YR vs. 5R, 10YR vs. 5PB, 10YR vs. 5P) foram usados, os quais não se encontram nas linhas de confusão de dicromatas humanos (protanopos e deuteranopos) (Figura 2.2). Também apresentamos dois pares para o teste de diagnóstico (2.5 YR vs. 7.5 GY e 10YR vs. 5GY), que

estão dentro na linha de confusão de protanopos e deuteranopos (Figura 2.2). Finalmente, para confirmar que os sujeitos não estavam usando pistas não-visuais, dois pares de controles negativos, constituído pelo par de papéis idênticos (2.5YR vs. 2.5YR e 10YR vs. 10YR) foram também usados.

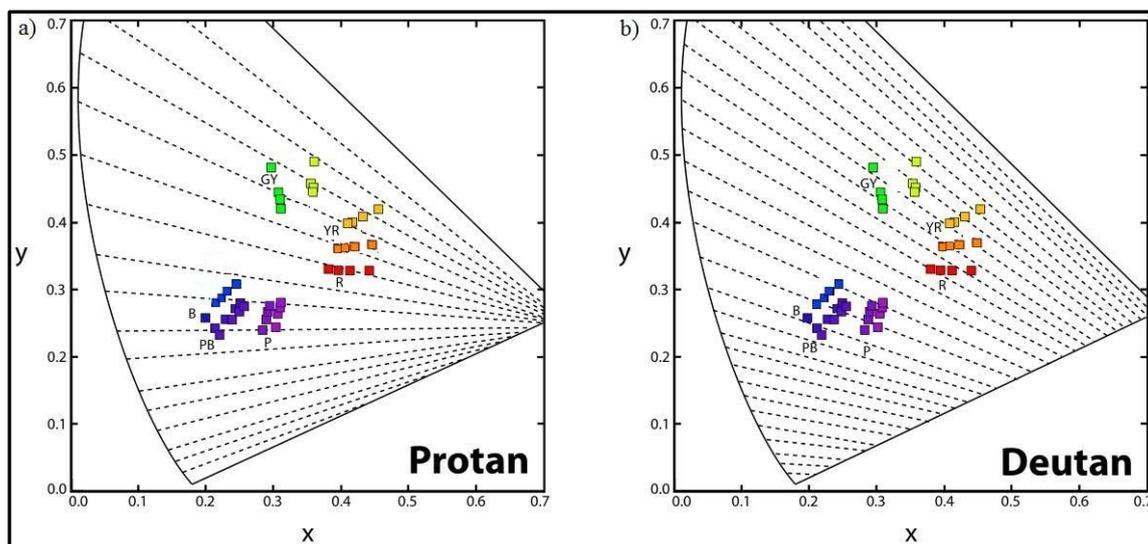


Figura 2.2 – Cromaticidade dos papéis de Munsell usados nos testes de discriminação de cores de oito *Chiropotes utahickae*. Os eixos X e Y indicam os valores respectivos de  $x$  e  $y$  no diagrama de cromaticidade de CIE1931. Linhas pontilhadas indicam as linhas de confusão para humanos protans e deutans (estímulos que se superpõem às linhas podem não ser discriminados).

Vale ressaltar que os papéis usados no teste de diagnóstico têm coloração similar a frutos maduros e folhas encontradas em situações naturais de forrageio por primatas (TERBORGH, 1987; SAVAGE et al., 1987; PESSOA et al., 2005a; DOMINY, 2004; ARAÚJO et al., 2006; PERINI et al., 2009). Pares de estímulos foram apresentados aos animais em duas séries, cada uma contendo três controles positivos, um teste de diagnóstico e um controle negativo.

Um aparato adaptado de acrílico, similar ao descrito por Araújo et al. (2008), foi utilizado para avaliar as habilidades de discriminação de cores dos sujeitos (Figura 2.3). O aparato foi instalado na parte externa da grade do recinto dos animais com o auxílio de um arame e consistia de uma prateleira portátil, um anteparo retrátil e dois cubos, todos em

acrílico preto. O papel de Munsell foi apresentado dentro de cada cubo, sendo exposto apenas por um orifício do cubo (diâmetro 1,2 cm) (Figura 2.1c). O anteparo evitava que o animal visualizasse o estímulo entre os julgamentos. Além disso, também foi usada uma lâmpada D-65, que permitiu iluminar de modo constante e homogêneo o aparato (98 lux) juntamente com a luz solar natural.

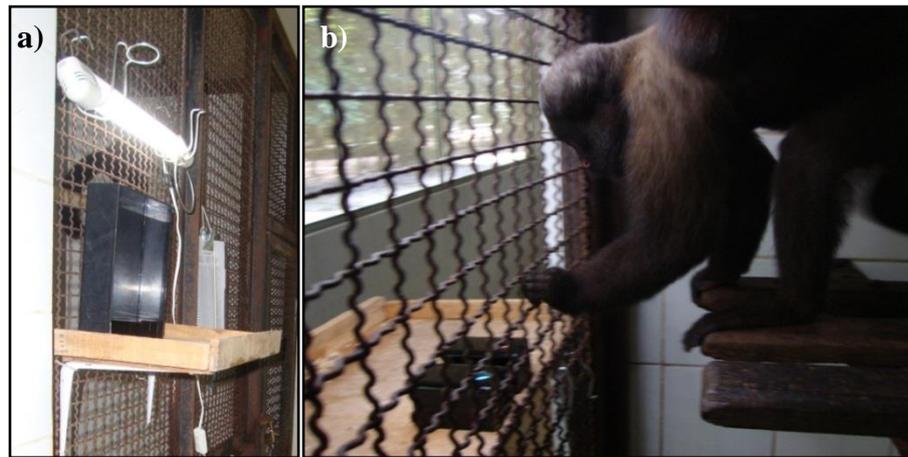


Figura 2.3 – Equipamentos instalados na grade do recinto, vista externa (a) e interna (b), durante os testes experimentais aplicados em *Chiropotes utahickae* no CENP, Pará, Brasil.

### 2.2.2.3. Procedimento

O estudo comportamental foi conduzido no próprio recinto dos sujeitos, entre 10:00 e 15:00 h (abril de 2011 a janeiro de 2013). Durante o experimento, os sujeitos ficavam privados de alimento, mas eles tinham acesso *ad libitum* à água. Pedacos (2 cm de diâmetro) da amêndoas de castanha-do-Pará (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) foram usadas como reforço. Inicialmente, os sujeitos passaram por um período de modelagem comportamental constituído pelas fases treino 1 e 2 conforme descrito por GOMES et al. (2002), ARAÚJO et al. (2008) e GUTIERREZ et al. (2011). A fase de treino 1 compreendeu 11 sessões (50 minutos cada), em que os sujeitos tinham em sua frente apenas um cubo com o matiz 2.5YR.

Sua tarefa consistia em levantar o cubo para obter a recompensa que ficava inserida no interior do cubo.

Na fase de treino 2, os sujeitos foram isolados individualmente para que seu comportamento não fosse influenciado pelos co-específicos. Nessa fase, um par de cubos foi apresentado aos sujeitos, 2.5YR (laranja) e 5B (azul) (Anexo 7). O cubo com o matiz laranja foi fixado como estímulo discriminatório positivo (SD+, o estímulo associado ao reforço) e o outro cubo com o matiz azul foi fixado como estímulo discriminatório negativo (SD-, dissociado do reforço). Cada sujeito tinha a tarefa de escolher um dos dois cubos usando a cor. Uma resposta correta foi representada pela escolha do cubo com o matiz laranja e a resposta incorreta foi representada pela escolha do cubo com o matiz azul. As posições direita e esquerda dos cubos foram determinadas de acordo com a tabela de números aleatórios de Gellerman (GELLERMANN, 1933) para evitar viés de posição. O número de sessões variou entre os sujeitos, os quais necessitaram alcançar 80% de respostas corretas para finalizarem o treino. Cada sessão durou 40 minutos por sujeito, em média foram realizadas cinco sessões por semana.

Finalmente, na fase de teste, os sujeitos foram submetidos a controles positivos e negativos e ao teste de diagnóstico para avaliar a habilidade de discriminar cores. Nessa fase, os animais foram apresentados a duas séries experimentais, onde cada uma tinha (alternadamente) três pares de controle positivo (discriminação fácil), um par de teste de diagnóstico (discriminação difícil) e um par de controle negativo (discriminação impossível). A primeira série tinha 2.5YR como SD+, pareado com os seguintes SD-: 5B, 2.5PB e 7.5P (controles positivos), 7.5GY (teste diagnóstico) e 2.5YR (controle negativo). A segunda série era compreendida pelo 10YR como SD+, pareado com os seguintes SD-: 5R, 5PB e 5P (controles positivos), 5GY (teste diagnóstico) e 10YR (controle negativo). Cada sessão durou 40 minutos e testou um par de matiz com 64 tentativas (combinação de quatro variações de

brilho de SD+ com quatro variações de brilho de SD-, resultando em 16 pares apresentados quatro vezes cada).

### **2.2.3. Estudo Genético**

#### *2.2.3.1. Extração de DNA*

O DNA foi extraído das amostras de sangue de 12 cuxiús usando o kit DNeasy Blood e Tissue (Qiagen, USA) de acordo com as instruções de uso. A reação em cadeia polimerase (PCR) foi usada para amplificar e isolar os exons 3 e 5 do gene opsina ligado ao cromossomo X. Esses exons foram amplificados usando os “primers forward” e “reverse” com as respectivas sequências: exon 3, 5'-GGATCACGGGTCTCTGGTC-3'/ 5'-CTGCTCCAACCAAAGATGG-3'; e exon 5, 5'-GTGGCAAAGCAGCAGAAAG-3'/ 5'-CTGCCGGTTCATAAAGACATAG-3' (MANCUSO et al., 2006). O PCR foi ajustado para o volume final de 25 µl com os seguintes reagentes: 2,5 µl PCR buffer (10 X), dNTPs (200 µM), MgCl<sub>2</sub> (1,5 mM), primer (0,2 µM), DNA genômico (10 ng), e Taq DNA polimerase (Invitrogen, 1U). Para a amplificação das reações, os passos de desnaturação de 2 min em 94°C foram seguidos por 35 ciclos em 94°C por 30 sec, 60°C por 45 sec, 72°C por 1 min, e extensão final por 5 min em 72°C. Os produtos amplificados foram visualizados em gel de agarose (1%) sob a luz UV.

#### *2.2.3.2. Sequenciamento Gênico*

Os produtos positivos foram carregados em gel de agarose a 1% e submetidos a 100 V por 30 min, em seguida, eles foram cortados para serem purificados utilizando-se o Kit de extração em gel GeneJET™ (Fermentas), de acordo com as instruções do fabricante. Os produtos purificados foram utilizados em uma reação de sequenciamento dideoxyterminal com o BigDye Terminator Cycle Sequencing v3.1 kit (Applied Biosystems), e as amostras

foram então precipitadas para executar em um sequenciador automático ABI 3130 (Applied Biosystems).

Indivíduos heterozigotos foram detectados quando dois picos apareceram em uma única posição do nucleotídeo sobre o cromatograma sequenciado. Para classificar os alelos dos heterozigotos, os fragmentos purificados dos PCRs originais foram clonados usando-se o kit pGEM-T Vector System I (Promega), seguindo o protocolo do fabricante. Os fragmentos ligados foram inseridos no electrocompetente *Escherichia coli* DH5 $\alpha$ , e, em seguida, semeados em meios culturas de ágar-LB com ampicilina e X-gal. A bactéria contendo os plasmídeos quiméricos foram identificadas através de sua coloração azulada, as quais foram selecionadas para cultivar no Tartoff-Hobbs Broth com ampicilina. O isolamento do plasmídeo quimérico foi realizado utilizando a minipreparação de lise alcalina. Os clones de cada genótipo heterozigoto foram sequenciados para identificar os alelos.

#### **2.2.4. Análises de Dados**

##### *2.2.4.1. Testes Comportamentais*

O teste binomial foi utilizado para construir os limites de confiança de 95% sobre o desempenho aleatório dos sujeitos de estudo, baseado no número de tentativas do teste (SAVAGE et al., 1987). No caso de 64 tentativas, o limite superior para os julgamentos corretos foi de 40 respostas corretas ou 63%. O desempenho de todos os sujeitos foi comparado com esse limite de confiança, e o desempenho acima deste limite foi considerado significativo ( $p < 0,05$ ).

##### *2.2.4.2. Determinação Gênica*

De acordo com o aminoácido encontrado nos sítios 180, 277 e 285 foram inferidos os alelos das opsinas M/L de cada sujeito (NEITZ et al., 1991; HIRAMATSU et al., 2005). Nos

primatas Neotropicias, seis composições/combinções de aminoácidos<sup>2</sup> com seus respectivos alelos foram encontradas (os números representam o valor  $\lambda_{max}$  de sensibilidade das opsinas): 530 (Ala, Phe e Ala), 538 (Ala, Tyr e Ala), 545 (Ala, Phe e Thr), 552 (Ser, Phe e Thr), 553 (Ala, Tyr e Thr) e 560 (Ser, Tyr e Thr) (HIRAMATSU et al., 2005). Entretanto, em duas espécies de atelíneos as combinações Ser, Phe e Thr e Ser, Tyr e Thr corresponderam, respectivamente, aos alelos 538 e 553, devido à mutação dos sítios 213 e 294 (MATSUMOTO et al., 2014).

## 2.3. RESULTADOS

### 2.3.1. Testes Comportamentais

Todos os cuxiús concluíram a fase 2 de treino comportamental com desempenho acima do limite superior de aleatoriedade ( $p < 0,05$ ) no par 2.5YR vs. 5B, indicando que eles tinham a capacidade de discriminar cores (Figura 2.4). Na fase de teste, um desempenho similar foi obtido por sete cuxiús (quatro machos e três fêmeas), onde suas porcentagens de respostas corretas foram acima do limite superior de aleatoriedade nos testes controle positivo ( $p < 0,05$ ) e abaixo do limite superior de aleatoriedade nos testes de diagnóstico (Figura 2.5). Esse comportamento indica que os sete cuxiús são dicromatas. Outro tipo de desempenho foi obtido apenas pela Fêmea 4, em que suas porcentagens de respostas corretas foram acima do limite superior de aleatoriedade ( $p < 0,05$ ) nos pares com controles positivos e no teste de diagnóstico. Tal comportamento indica visão de cores tricromática, sendo a única fêmea encontrada na colônia com esse perfil (Figura 2.5). Todos os cuxiús apresentaram desempenho abaixo do limite superior de aleatoriedade ( $p > 0,05$ ) nos pares controle negativo, indicando que eles são incapazes de realizar discriminação sem pista de cor.

---

<sup>2</sup> Siglas dos aminoácidos: Alanina = Ala; Fenilalanina = Phe; Treonina = Thr; Tirosina = Tyr; Serina = Ser.

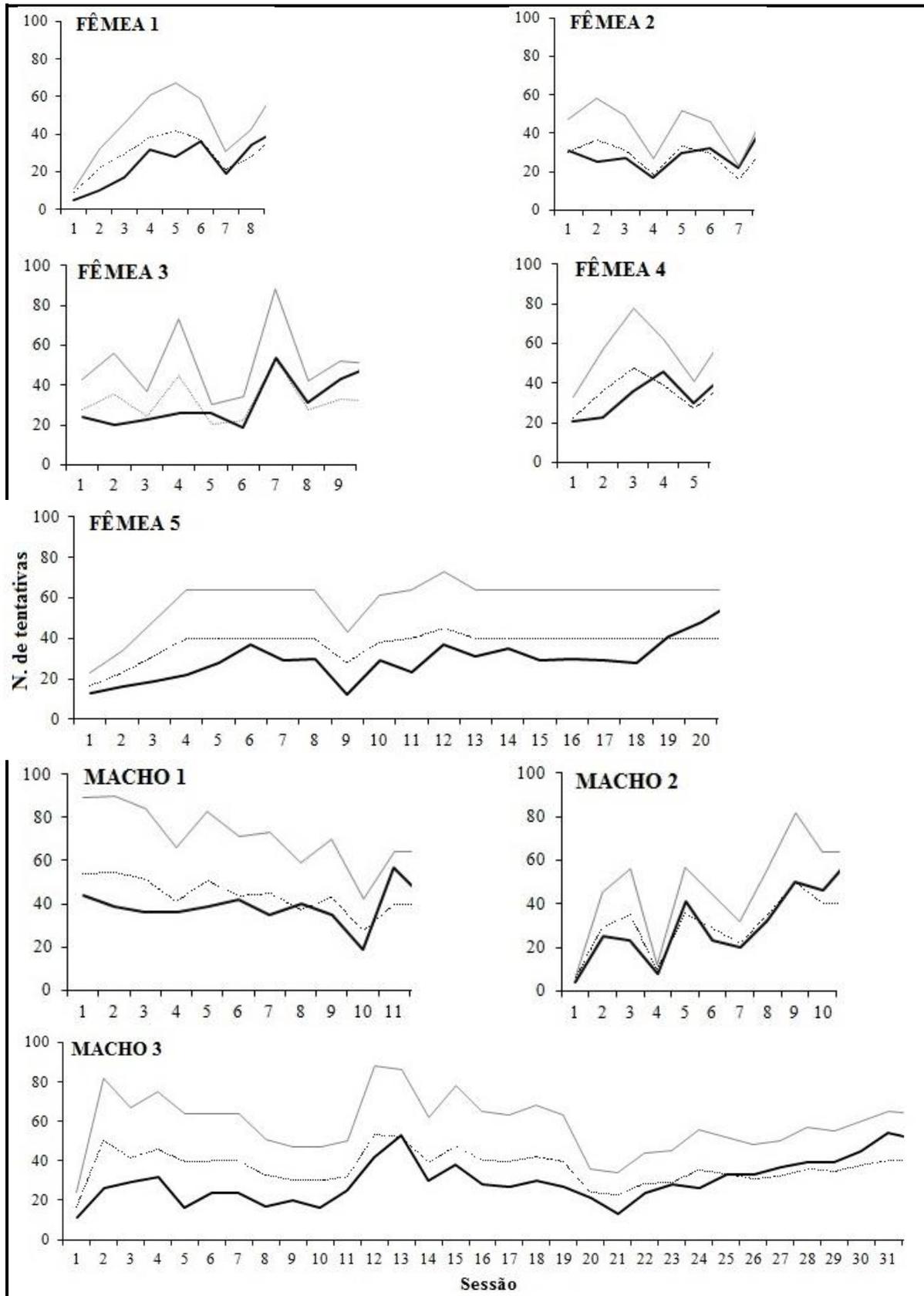


Figura 2.4 – Desempenho de *Chiropotes utahickae* (n=8), indicando o número absoluto de respostas corretas por sessão experimental na fase de treino 2. A linha cinza corresponde ao número de acertos originado pelo sujeito na sessão. A linha pontilhada indica o limite superior de aleatoriedade (desempenho abaixo dessa linha é considerado aleatório), de acordo com o teste binomial. A linha preta contínua indica o número de respostas corretas na sessão.

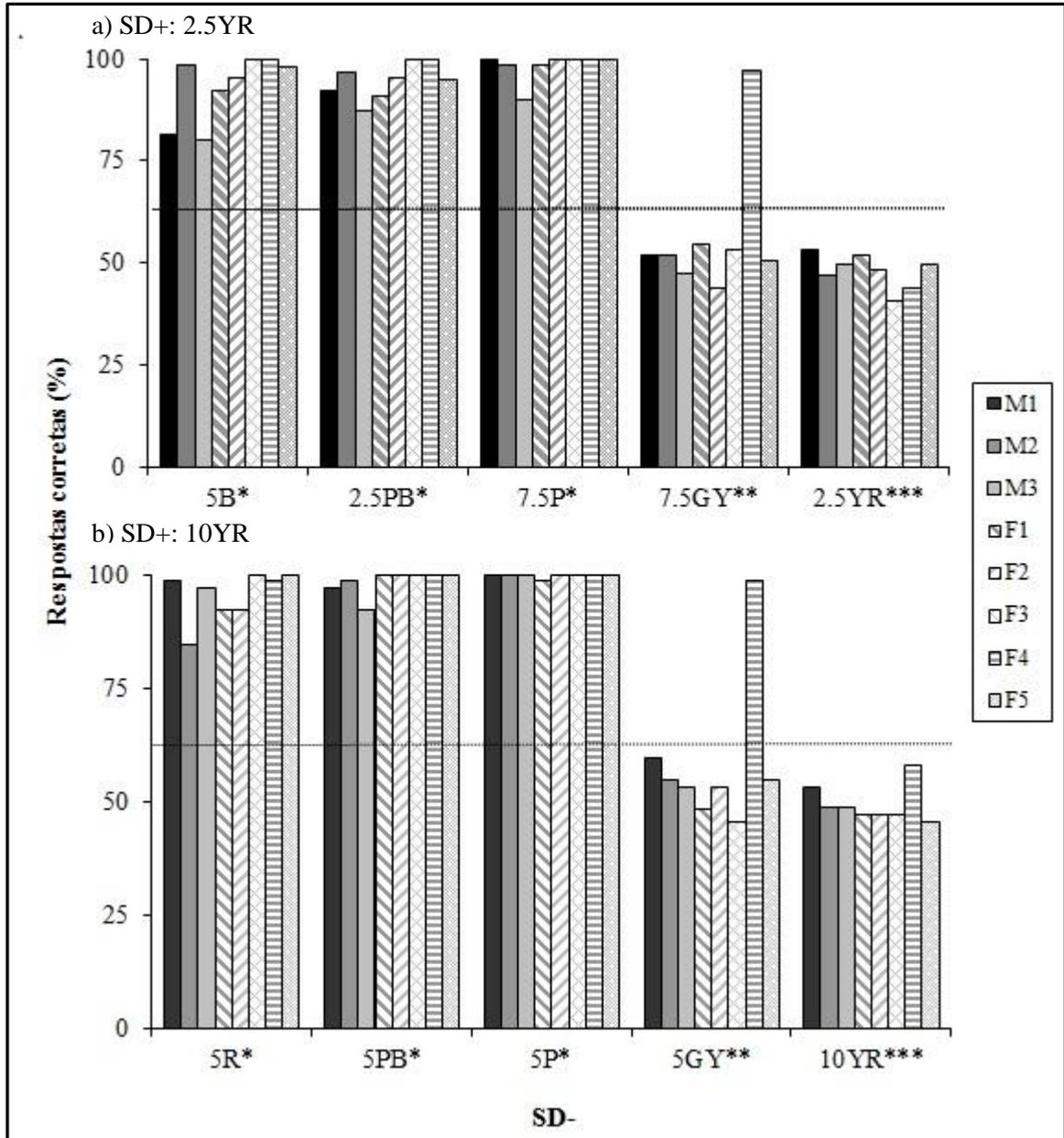


Figura 2.5 – Desempenho de *C. utahickae* (n=8) em testes de discriminação de cores: a) 2.5YR (laranja) como estímulo discriminatório positivo (SD+), e 5B (azul), 2.5PB (púrpura-azulado), 7.5P (púrpura), 7.5GY (verde-amarelado) e 2.5YR (laranja) como estímulos discriminatórios negativos (SD-); e b) 10YR (yellow-red) como estímulo discriminatório positivo (SD+), e 5R (vermelho), 5PB (púrpura-azulado), 5P (púrpura), 5GY (verde-amarelado) e 5YR (laranja). A linha horizontal indica o limite superior de aleatoriedade (63% de respostas corretas) de 95% do intervalo de confiança de desempenho discriminado. \* controle positivo, \*\* teste de diagnóstico, \*\*\* controle negativo.

### 2.3.2. Genética Molecular

Foram encontrados três combinações de aminoácidos localizadas nos sítios 180, 277 e 285 – Ala, Phe e Ala; Ala, Phe e Thr; e Ser, Tyr e Thr – que por inferência correspondem aos seguintes alelos visuais M/L, 530, 545 e 560 (Tabela 2.3). A Fêmea 4, a única que apresentou desempenho tricromata nos testes comportamentais, tinha os genes em heterozigose, codificado pelos os alelos 530 e 545. Os demais cuxiús tinham os genes em homozigose ou hemizigose, sendo que dois deles (Macho 1 e Fêmea 6) tinham o alelo 545, enquanto nove deles (Machos 2, 3, 4, 5 e 6, Fêmeas 1, 2, 3 e 5) tinham o alelo 560, os quais foram caracterizados como dicromatas. Esses resultados corroboram os encontrados no estudo comportamental, além de confirmar a viabilidade do protocolo na determinação da visão de cores.

Tabela 2.3 – Descrição dos aminoácidos identificados nos exons 3 e 5, genótipo dos alelos M/L e o fenótipo de visão de cores de 12 sujeitos de *Chiropotes utahickae* de cativeiro

Sujeito	Exon 3		Exon 5		Genótipo	Fenótipo
	180	277	285			
Fêmea 4	Ala	Phe	Ala		530	Tricromata
	Ala	Phe	Thr		545	
Fêmea 6	Ala	Phe	Thr		545	Dicromata
Macho 1	Ala	Phe	Thr		545	Dicromata
Macho 2	Ser	Tyr	Thr		560	Dicromata
Macho 3	Ser	Tyr	Thr		560	Dicromata
Macho 4	Ser	Tyr	Thr		560	Dicromata
Macho 5	Ser	Tyr	Thr		560	Dicromata
Macho 6	Ser	Tyr	Thr		560	Dicromata
Fêmea 1	Ser	Tyr	Thr		560	Dicromata
Fêmea 2	Ser	Tyr	Thr		560	Dicromata
Fêmea 3	Ser	Tyr	Thr		560	Dicromata
Fêmea 5	Ser	Tyr	Thr		560	Dicromata

Além da identificação de variação nos três sítios fundamentais para a determinação da visão de cores (180, 277 e 285), também foram evidenciadas mudanças nos aminoácidos<sup>3</sup> localizados nos sítios 41 (Ala-Cys), 157 (Lys-Thr) e 173 (Val-Ile) no exon 3 e 275 (Met-Val),

<sup>3</sup> Siglas dos aminoácidos: Leucina = Leu; Isoleucina =Ile; Valina = Val; Lisina = Lys; Cisteína = Cys; Metionina = Met

276 (Ala-Thr), 279 (Tyr-Leu) e 311 (Tyr-Phe) no exon 5. No entanto, tais variações não são fundamentais para propiciar mudanças nos tipos alélicos.

A expressão dos três alelos encontrados em *C. utahickae* possibilitaria a ocorrência de seis fenótipos de visão de cores, três dicromatas e três tricromatas. Três desses fenótipos foram registrados neste estudo, dois fenótipos dicromatas e um fenotipo tricromata. O alelo 530 foi o menos frequente (7,7%) no plantel de *C. utahickae*, o qual foi encontrado em apenas um indivíduo estudado (F4), o alelo 545 teve frequência intermediária (23,1%), tendo sido encontrado em três indivíduos (F4, F6 e M1) e o alelo 560 foi o mais frequente (69,2%), estando presente em nove indivíduos (M2, M3, M4, M5, M6, F1, F2, F3 e F5).

#### 2.4. DISCUSSÃO

Os resultados comportamentais e genéticos deste trabalho estão em consonância e indicam polimorfismo de visão de cores em *C. utahickae*, com todos os machos e a maioria das fêmeas identificadas como dicromatas, e uma fêmea identificada como tricromata. Machos dicromatas e fêmeas dicromatas ou tricromatas é o padrão comum entre os primatas Neotropicais (MOLLON et al., 1984; NEITZ et al., 1991; JACOBS 2007), o que configura este trabalho como o primeiro a comprovar visão de cores em *Chiropotes* e confirmar polimorfismo visual em pitecíneos (BOISSINOT et al., 1998) por meio de abordagem comportamental e molecular.

Três alelos foram identificados na colônia de *C. utahickae* do CENP, 530, 545 e 560, baseado na composição de aminoácidos encontrados nos três sítios de genes que codificam a opsina M/L. Esses alelos foram tipicamente encontrados em Cebinae (*Saimiri* e *Sapajus*) (HIRAMATSU et al., 2005), e também identificados em *Pithecia irrorata* (BOISSINOT et al., 1998). No entanto, não podemos descartar a possibilidade de que estudos futuros, com uma amostra maior de *Chiropotes*, poderão revelar outros alelos do gene M/L além dos

encontrados no presente estudo. Uma vez que *Cebus* e *Saimiri* apresentem quatro alelos (CROPP et al., 2002; SOARES et al., 2010), e *Callicebus* apresentem cinco alelos (JACOBS; DEEGAN II, 2001). Devido a *Chiropotes* compartilhar características ecológicas comportamentais com *Cacajao* (NORCONK 1996; WALKER 1996), podemos esperar uma similaridade entre os alelos desses dois gêneros; realmente, como previmos, nossos resultados indicam uma identidade entre os picos espectrais de *Chiropotes* e *Pithecia*.

Baseado nos resultados dos testes comportamentais deste trabalho, concluímos que *C. utahickae* possui o cone S, devido a todos os cuxiús terem discriminado o par 2.5YR vs. 5B. Esse par está fora da faixa de confusão dos dicromatas e tais estímulos são processados no canal de oponência azul-amarelo (DOMINY; LUCAS, 2001; REGAN et al., 2001). Outros estímulos cromáticos também foram discriminados por esse mesmo canal de processamento – vermelho, laranja, azul esverdeado, azul púrpura e púrpura – os quais constituem o controle positivo. O estímulo verde (teste de diagnóstico) foi usado neste trabalho para avaliar a discriminação do canal verde-vermelho, encontrado apenas em tricromatas (DOMINY; LUCAS, 2001; REGAN et al., 2001).

Ainda, neste trabalho, foram observados machos e fêmeas de cuxiús com desempenho acima do limite de aleatoriedade no controle positivo e abaixo do limite de aleatoriedade no teste de diagnóstico, e nesses cuxiús somente havia um alelo 545 ou 560; eles foram classificados com visão de cores dicromática. Em contrapartida, uma fêmea de cuxiú teve desempenho acima do limite de aleatoriedade tanto no controle positivo quanto no teste de diagnóstico, e nela havia dois alelos, 530 e 545, conseqüentemente, ela foi a única tricromata deste trabalho. Além disso, todos os cuxiús tiveram desempenhos abaixo do limite de aleatoriedade nos controles negativos, indicando que a pista de cor foi importante e que eles não usaram nenhuma pista não-cromática para resolver os testes.

Embora alguns estudos tenham demonstrado que tricromatas revelam uma melhor discriminação cromática quando seus alelos M/L tem fotopigmentos com intervalos grandes entre os picos de sensibilidade (530/560) (OSORIO et al., 2004; ARAÚJO et al., 2006; ROWE; JACOBS, 2007; MELIN et al., 2009), fenótipos sensíveis ao verde (dicromatas 530 ou tricromatas 530/545) também parecem ser mais vantajosos do que fenótipos sensíveis ao vermelho (dicromatas 560 ou tricromatas 545/560) (MELIN et al. 2013; 2014a). Em populações naturais, entretanto, os alelos 530 e 545, também encontrados em *C. utahickae*, são geralmente raros (HIRAMATSU et al., 2005; TALEBI et al. 2006; MELIN et al., 2013), e o alelo 530 é ausente em calitriquídeos (OSORIO et al., 2004; SURRIDGE et al., 2005).

O protocolo comportamental utilizando o papel de Munsell como pesquisa de diagnóstico de visão de cores foi validado pela primeira vez, neste trabalho, por sequenciamento gênico. Estudos prévios usando esse método indicaram sua confiabilidade e validade como um teste de diagnóstico para avaliar a visão de cores em primatas de cativeiro (GOMES et al., 2002; PESSOA et al., 2003; 2005a,b,c; ARAÚJO et al., 2008; PRADO et al., 2008), e outros mamíferos, tal como, *Didelphis albiventris* (GUTIERREZ et al., 2011). Neste trabalho foi encontrada apenas uma fêmea com o fenótipo comportamental tricromata (genótipo 530/545), o que impossibilitou inferir sobre a relação entre o genótipo de visão de cores e o desempenho nos testes comportamentais. Entretanto, alguns estudos, usando o mesmo método comportamental, identificaram variação no desempenho de fêmeas supostamente tricromatas (PESSOA, 2005c; PRADO et al., 2008). Além disso, como dois outros genótipos tricromatas (530/560 e 545/560) são também de ocorrência esperada em *C. utahickae*, acreditamos que estudos futuros expandindo o tamanho da amostra possibilitarão testar essa relação. Por outro lado, os resultados do presente trabalho indicam que indivíduos dicromatas (545 ou 560) de *C. utahickae* o desempenho e o genótipo não pareceu ter relação, o que sugere Pessoa et al. (2005c). Consequentemente, podemos afirmar que o Sistema de

Munsell, se aplicado com cautela e especial atenção ao controle do brilho, é uma ferramenta efetiva para diagnosticar dicromatas e tricromatas.

A detecção de frutos maduros, considerados conspícuos entre a folhagem da floresta, tem sido a principal hipótese aventada e testada quando avaliamos a evolução da visão de cores nos primatas Neotropicais (ALLEN, 1879; MOLLON, 1989; REGAN et al., 2001). Nos primatas não-pitecíneos, aproximadamente 80% dos frutos explorados possuem cromaticidade conspícua (violeta, azul, amarela, laranja, vermelha e marrom), enquanto que em pitecíneos, a maioria (54%) dos frutos explorados são crípticos (DOMINY, 2004) e provavelmente, a maioria desses frutos são imaturos para o consumo de sementes. A descoberta de polimorfismo de visão de cores em *C. utahickae*, que possui dieta composta por 52% de sementes (90% sementes imaturas) e 26% de frutos (54% frutos imaturos) (SANTOS et al., 2013), contradiz a hipótese clássica ao predizer que a tricromacia pode ser resultado da discriminação de frutos maduros.

O alto consumo de sementes e frutos imaturos (tradicionalmente considerados crípticos) por *Chiropotes* sugere que dicromatas poderiam ocorrer em altas frequências em populações naturais, na medida em que a: (1) pressão seletiva para a identificação de frutos conspícuos por tricromatas poderia ser baixa; e (2) pressão seletiva por dicromatas poderia ser alta se para eles fosse mais vantajoso a detecção de características crípticas como foi sugerido por Mollon (1989). Entretanto, no presente trabalho, foi identificado polimorfismo da visão de cores em *Chiropotes*, indicando que a tricromacia pode ser de certa forma também vantajosa na detecção de frutos imaturos. Adicionalmente, tricromatas humanos e não-humanos detectam facilmente frutos verdes à curta-distância (MELIN et al., 2013; 2014a). Além do mais, estudos futuros deveriam investigar outras pressões seletivas para a tricromacia em pitecíneos, tais como, a escolha de parceiros sexuais, o comportamento de evasão de predadores e a estrutura social, nesse grupo taxonômico considerado o mais

especializado entre os primatas platirrinos para o consumo de sementes imaturas (ROSENBERGER, 1992; NORCONK, 2007; KAY et al., 2012).

### **3. IMPLICAÇÕES ECOLÓGICO-ALIMENTARES PARA O POLIMORFISMO DA VISÃO DE CORES EM CUXIÚS DE UTA HICK NA NATUREZA (*CHIROPOTES UTAHICKAE*)**

#### **3.1. INTRODUÇÃO**

As hipóteses adaptativas relativas à evolução da tricromacia (cones S, M e L na retina) nos primatas têm enfatizado as vantagens na detecção de alimento por meio de pistas de cor que sinalizam algum benefício (e.g. nutricional) (ALLEN, 1879; MOLLON, 1989; OSORIO; VOROBYEV, 1996; LUCAS et al., 1998; DOMINY; LUCAS, 2001, 2004; REGAN et al., 2001; DOMINY, 2004; RIBA-HERNÁNDEZ et al., 2004, 2005). Para tricromatas, alvos amarelos, laranjas e vermelhos são considerados conspícuos contra a paisagem verde da floresta.

A percepção de cores é processada no cérebro por sinais fisiológicos de oponência azul-amarelo (canal ancestral) que funcionam a partir da comparação dos sinais dos cones S com os sinais combinados dos cones L e M, ou de oponência verde-vermelho (canal contemporâneo) que compara apenas os sinais provenientes dos cones L e M (DACEY, 1996; GEGENFURTNER; KIPER, 2003). O canal azul-amarelo é encontrado nos catarrinos (primatas do Velho Mundo) e em outros mamíferos, ambos dicromatas ou tricromatas, enquanto o canal verde-vermelho pode ser encontrado apenas em platirrininos (primatas do Novo Mundo) tricromatas.

Em mamíferos, a condição dicromata básica é determinada por genes no cromossomo autossomo que codificam os fotopigmentos dos cones S e no cromossomo sexual codificadores de cones M/L (BOISSINOT et al., 1998). Nos primatas, a visão de cores evoluiu de forma diferenciada e independente, em tricromacia uniforme nos catarrinos e alélica nos platirrininos (MOLLON et al., 1984; JACOBS; NEITZ, 1987). Os primatas possuem um gene codificador de cones S, localizado no cromossomo autossomo. Nos primatas da África e Ásia, dois genes por cromossomo X codificam cones M e L, o arranjo desses genes

resulta em machos e fêmeas com fenótipo tricromata (JACOBS, 1986; BOWMAKER et al., 1987; JACOBS, G H et al., 1996).

Nos primatas das Américas, entretanto, há um único *locus* gênico por cromossomo X com diferentes alelos que codificam vários fotopigmentos sensíveis a comprimentos de onda médios a longos (M/L), com isso, esse arranjo gênico resulta em fêmeas dicromatas ou tricromatas e machos, obrigatoriamente, dicromatas (JACOBS; NEITZ, 1985, 1987; JACOBS; DEEGAN II, 1999). *Alouatta* e *Aotus* são exceções ao sistema polimórfico nos platirrinos, tendo tricromacia uniforme (análoga aos catarrinos) e monocromacia, respectivamente (JACOBS et al., 1993; JACOBS, G H et al., 1996; ARAÚJO et al., 2008).

Duas vertentes se estabeleceram na tentativa de identificar as pressões seletivas da dieta sobre a evolução da tricromacia em primatas, uma delas inferiu que seria para facilitar a detecção de folhas imaturas (MOLLON et al., 1984) e a outra para encontrar facilmente frutos maduros e flores (ALLEN, 1879). Essas hipóteses foram testadas em várias espécies de primatas ficando conhecidas pela comunidade científica como a hipótese da folivoria e da frugivoria (OSORIO; VOROBYEV, 1996; LUCAS et al., 1998; DOMINY; LUCAS, 2001, 2004; REGAN et al., 2001; DOMINY, 2004).

Os platirrinos possuem hábito alimentar essencialmente frugívoro motivando a utilização desse modelo animal para estudos de visão de cores (ROSENBERGER, 1992). Vários estudos confirmaram o valor adaptativo da tricromacia para os primatas frugívoros (CAINE; MUNDY, 2000; SMITH et al., 2003; STONER et al., 2005). Nos platirrinos com o sistema trialélico, são encontrados três fenótipos dicromatas e três tricromatas, na proporção de dois terços de fêmeas tricromatas, um terço das fêmeas dicromatas e 100% de machos dicromatas (SURRIDGE et al., 2003; JACOBS, 2007). A manutenção desses alelos depende da superioridade entre o desempenho dos alelos das fêmeas tricromatas sobre os dicromatas (fêmeas e machos) e entre si, ou seja, pelo mecanismo da heterose (MOLLON et al., 1984;

SURRIDGE; MUNDY, 2002; OSORIO et al., 2004; RIBA-HERNÁNDEZ et al., 2004; ARAUJO, DE et al., 2006).

Outra possibilidade plausível para a manutenção dos alelos polimórficos resultou da vantagem também dos fenótipos dicromatas em relação aos tricromatas na detecção de insetos e predadores camuflados, denominado de mecanismo dependente de frequência (MOLLON et al., 1984). Com isso, animais com os fenótipos de visão de cores podem explorar diferentes tipos de alimento e, conseqüentemente, reduzir a competição no grupo (RIBA-HERNÁNDEZ et al., 2004).

Para fins do nosso conhecimento, até o momento, as hipóteses evolutivas da tricromacia e de manutenção do polimorfismo em platirrinos foram testadas com primatas frugívoros (Cebinae, Callitrichinae e Atelinae) que consomem, predominantemente, frutos maduros (REGAN et al., 2001; OSORIO et al., 2004; RIBA-HERNÁNDEZ et al., 2004; ARAUJO, DE et al., 2006; HIRAMATSU et al., 2008; PERINI et al., 2009; MELIN; HIRAMATSU; et al., 2014). Os pitecíneos (*Cacajao*, *Chiropotes* e *Pithecia*) são os únicos primatas neotropicais especializados no consumo de sementes e no forrageio esclerocárpico (removem as sementes do fruto com pericarpo duro com os dentes caninos e mastigam as sementes com os dentes posteriores) (KINZEY; NORCONK, 1990; NORCONK et al., 2013). Essa especialização adaptativa para frutos duros também é observada em *Sapajus* (= *Cebus*), que pode inclusive utilizar ferramentas para abrir os frutos (VISALBERGHI et al., 2007). *Cacajao* e *Chiropotes* possuem maior tamanho do cérebro, com alta encefalização se assemelhando a *Sapajus* (= *Cebus*), reconhecidamente, um dos primatas com maior índice de encefalização (e inteligência) (ROSENBERGER, 2011). Além de *Cebus* e *Sapajus* terem considerável inteligência sensoriomotora por apresentar distinto padrão sazonal de extração da fauna, a qual é considerada resultante da forte pressão seletiva de ambientes com regime sazonal acentuado (MELIN et al., 2014b).

A visão de cores de *Cebus*, *Sapajus* e *Saimiri* foi extensivamente estudada com evidências comportamentais, moleculares, microespectrofotométricas e eletroretinográficas que indicam a existência dos alelos polimórficos 530, 545 e 560 (JACOBS, 1984; MOLLON et al., 1984; JACOBS; NEITZ, 1987; BOWMAKER et al., 1987; CROPP et al., 2002; JACOBS; DEEGAN II, 2003; HIRAMATSU et al., 2004, 2005; SAITO et al., 2005b). Padrão semelhante foi encontrado em *Pithecia* por análise molecular (BOISSINOT et al., 1998) e em *Chiropotes* por estudo comportamental e gênico (LIMA et al., 2014).

A modulação espectral dos fenótipos de visão de cores em relação à dieta de *Cebus*, *Sapajus* e *Saimiri* evidenciou que os fenótipos tricromatas são mais aptos que os dicromatas na detecção de sinais cromáticos de frutos maduros na paisagem da floresta. Com isso, o mecanismo da heterose foi sugerido como importante para a manutenção do polimorfismo nas populações naturais (REGAN et al., 2001; ARAUJO et al., 2006; MELIN; et al., 2014a). Flores e frutos maduros com coloração subjetiva críptica (verde-marrom) foram também indicados como fator seletivo para tricromatas em *Saimiri* (ARAUJO et al., 2006) e *Cebus* (MELIN et al., 2014a), respectivamente. Frutos imaturos com coloração conspícua (vermelho) foram discriminados por tricromatas de *Sapajus* (REGAN et al., 2001).

Nesse contexto, presente estudo teve como objetivo avaliar o desempenho dos fenótipos de visão de cores na discriminação de alvos alimentares consumidos por *C. utahickae*, através da modelagem do contraste cromático entre alvos alimentares e folhagem das árvores sob iluminação da floresta amazônica densa. Além disso, a hipótese da frugivoria foi avaliada a fim de demonstrar que os fenótipos tricromatas são mais vantajosos que os dicromatas na discriminação de frutos maduros e flores, e também foi investigado o mecanismo que pode atuar na manutenção dos alelos polimórficos nas populações naturais.

## 3.2. MATERIAL E MÉTODOS

### 3.2.1. Área e Grupo de Estudo

Este estudo foi realizado na Fazenda Jutaituba (03°01'49,8"S, 50°03'42,7"O), que possui 160.000 hectares e está localizada na região centro-leste do estado do Pará, no norte do Brasil (Figura 3.1). Na Fazenda Jutaituba, a vegetação predominante está constituída por floresta ombrófila densa com as copas das árvores raramente excedendo os 40 m de altura. Algumas espécies botânicas de valor comercial foram exploradas em 1997 (forma convencional) e desde 2003 ocorre o manejo florestal. Até o momento, apenas 12% da área total da fazenda foi manejado. A atividade de caça é proibida no local.

O clima encontrado na região é o equatorial úmido, caracterizado por elevadas temperaturas e grande quantidade de chuvas ao longo do ano (ELETRONORTE, 1985). Apresenta temperatura média variando entre 25°C e 29°C (ELETRONORTE, 1985), pluviosidade de 2.250 mm (ANA, 2010). A variação anual do índice de chuvas marca duas estações, uma mais chuvosa entre dezembro e maio e outra menos chuvosa entre junho e novembro. Esses períodos são considerados como o inverno e o verão paraense, respectivamente (SANTOS, 2003).

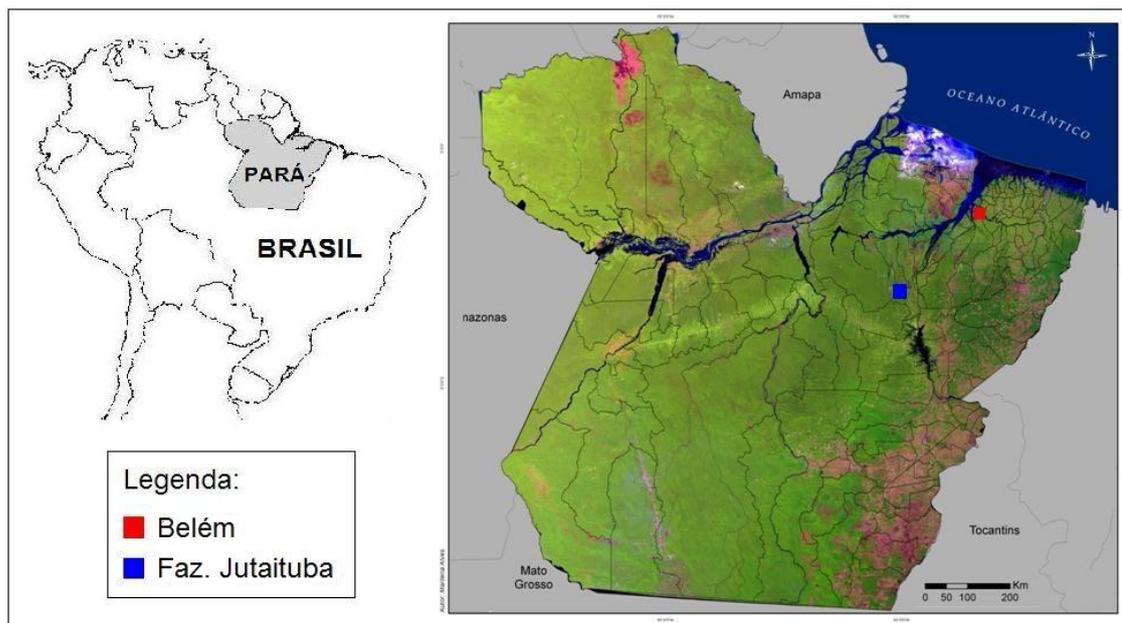


Figura 3.1 – Localização da Fazenda Jutaituba, estado do Pará, Brasil. Imagem: L. Alves (2009).

A ocorrência de sete espécies de primatas foi confirmada na FJ, porém no local de estudo foram observadas *Saguinus niger* (sauim-preto), *Aotus azarae* (macaco-da-noite), *Chiropotes utahickae* (cuxiú de Uta Hick), *Sapajus apella* (macaco-prego) e *Alouatta belzebul* (guariba-das-mãos-ruivas). Um grupo de *C. utahickae* foi monitorado neste estudo. Ele era constituído por 18 indivíduos (nove fêmeas e cinco machos adultos, dois juvenis e dois filhotes). Geralmente, o monitoramento ocorria em subagrupamentos de 6-12 indivíduos, denominados de SG6 e SG12.

### 3.2.2. Monitoramento e Coleta Alimentar

Dados sobre a ecologia alimentar de *C. utahickae* foram coletados de abril a outubro de 2011 e de agosto a outubro de 2012. A localização do grupo de *C. utahickae* era realizada por meio de censo sistemático em duas trilhas retilíneas pré-existentes (2 e 4 km), as quais eram percorridas das 7:00 as 17:00 horas, de 3 a 7 dias por mês. Essas trilhas ficavam cerca de 1 km de distância entre si. Após o encontro, os animais eram acompanhados e todas as

atividades de alimentação eram registradas, independentemente do momento em que elas aconteciam por meio do método de todas as ocorrências (MARTIN; BATESON, 1993).

Foi considerado como alimento todo item manipulado, levado à boca e ingerido, ou aquele item que ao ser manipulado caiu ao chão. Esse último critério foi incluído devido ao fato dos grupos fugirem quando percebiam a presença dos observadores. Por isso, foi utilizada a estratégia de manter uma distância de 30 a 50 metros entre os observadores (pesquisador e auxiliar de campo) e os animais. Nesse caso, também foi necessário constatar marcas de mordidas no alimento para considerá-lo como consumido por *C. utahickae*. Possivelmente, a falta de habituação prévia do grupo de estudo pode ter levado à limitação quanto à amostragem de folhas e insetos, os quais são consumidos de maneira mais críptica do que frutos.

Amostras de partes frescas dos itens alimentares encontrados no chão foram coletadas (e.g. casca do fruto mordido), assim como amostras de substrato (e.g. folha madura) para caracterizar o ambiente cromático em que os itens estavam dispersos. Durante as visitas de *C. utahickae* nas fontes alimentares, os animais desprezavam restos de alimento e deixavam cair frutos não consumidos e folhas após a manipulação dos galhos. Somente após a confirmação do consumo era realizado o registro de alimentação, marcação da fonte e, quando possível, eram coletadas informações sobre a composição classe sexo-etária dos subagrupamentos envolvidos nessa atividade.

### **3.2.3. Mensuração Cromática**

As refletâncias espectrais da superfície dos itens alimentares e seus respectivos substratos foram mensurados em um laboratório simples na floresta ao final de cada período do dia (manhã e tarde). Este consistia de uma tenda em lona preta, para impedir a entrada do iluminante da floresta, e em estrutura de madeira. Nos itens alimentares (e.g. fruto) contendo,

visivelmente, mais de uma cor, foi mensurada a cor predominante (correspondente a mais de 50% do item). As folhas maduras predominaram entre os substratos. E em apenas uma ocasião o substrato foi constituído pelo caule da árvore. No caso em que os substratos eram folhas, foram realizadas medidas na superfície adaxial (superior) e abaxial (inferior) do limbo. Em cada superfície do alvo (alimento e substrato) foram mensurados três espectros de refletância.

Todas as medidas foram realizadas através de um espectrofotômetro USB 2000 (Ocean Optics) conectado a um “notebook” sob a iluminação de uma fonte de luz D-65 (que possui um espectro semelhante à luz solar). Uma fibra óptica (R 400-7-UV-VIS, Ocean Optics), ligada ao espectrômetro, captou a luz refletida por cada item coletado (alimento e substrato) em relação a uma superfície padrão de refletância, a qual era previamente usada para calibração. Antes da realização das medidas por período do dia, a calibragem do espectrofotômetro foi feita com a medida padrão da refletância de uma superfície do sulfato de bário (referência do branco) e com a obstrução total da fibra (referência do preto). A superfície do sulfato de bário (branco total) foi utilizada devido refletir todos os comprimentos de onda que nela incidem. A fibra óptica foi colocada a 1 cm do item coletado e a 45° do mesmo para padronizar a coleta de dados e minimizar a captação da reflexão especular (LUCAS et al., 2001; ARAÚJO et al., 2005), respectivamente.

O espectrofotômetro também foi usado para mensurar a composição espectral (irradiância) do iluminante no interior da floresta amazônica densa num dia ensolarado. Para isso, a fibra óptica foi acoplada a um corretor de cosseno, prosseguindo-se à calibração do equipamento com a fonte de luz LS-1-CAL (Ocean Optics). A ponta da fibra foi apontada na direção das copas em linha reta (sob um ângulo de 90°), a cerca de 6 m do chão. O espectro dessa luz ambiental se apresentou caracterizado com pico na faixa verde, assemelhando-se com “forest shade”, uma classificação usada por Endler (1993). Adicionalmente, a quantidade

de luz foi mensurada no mesmo local em que foi aferida a composição espectral, com o auxílio de um luxímetro, e esta correspondeu a 680 lux.

### **3.2.4. Análises de Dados**

#### *3.2.4.1. Dieta*

A dieta consistiu de todos os itens alimentares em que *C. utahickae* foi visto consumindo durante o período de estudo e foi caracterizada em relação à parte consumida e ao estágio de maturação do vegetal, à cor externa, à estrutura da comunidade vegetal (famílias e espécies) e à estação climática. A parte consumida do vegetal foi definida como a estrutura do vegetal que o animal ingeriu (e.g. botão floral). O estágio de amadurecimento foi determinado pela fase de maturação da parte consumida do vegetal, sendo que o item foi considerado imaturo quando tinha todas ou algumas de suas estruturas não desenvolvidas (e.g. mesocarpo com consistência firme e aderido firmemente ao pericarpo e sementes). A maturação foi diagnosticada quando todas as estruturas estavam visivelmente desenvolvidas (e.g. sementes com mesocarpo carnoso, formando a polpa). A cor externa do item consumido foi definida por um humano tricromata e se baseou na cor predominante da parte externa do alimento.

Cada item alimentar ainda foi identificado em nível de espécie e família seguindo a nomenclatura taxonômica. Para cada família foi calculada a frequência relativa de espécies, considerando nas análises somente as famílias que atingiram três ou mais espécies. Para cada espécie, o grau de importância na dieta foi determinado pela frequência relativa do número de visitas em fontes diferentes, expresso em porcentagem. Participaram dessa análise apenas as espécies com frequência de visitas igual ou superior a 3%. A sazonalidade climática foi analisada pela frequência relativa de itens alimentares consumidos por estação. A classificação estacional seguiu a mesma utilizada em estudos anteriores com *C. utahickae* (SANTOS, 2002; VIEIRA, 2005; SANTOS et al., 2013), em que os meses de dezembro a

maio corresponderam à estação chuvosa, de julho a outubro à estação seca, e junho e novembro à transição.

A partir da categorização geral da dieta foram selecionadas as características mais expressivas ou preferidas por *C. utahickae*, exceto para a estação climática. A estação seca foi previamente determinada por ser considerada a mais crítica. Nessa estação há redução considerável na abundância de recursos alimentares, com implicações diretas nas estratégias comportamentais e na dieta de *Chiropotes* (VIEGA, 2005; SANTOS et al., 2013; PINTO, 2008), que são também comuns em animais frugívoros de floresta tropical (TERBORGH, 1983; PERES, 1994).

#### 3.2.4.2. Modelagem Cromática

A modelagem foi realizada por meio de dois métodos, diagrama de cromaticidade e distância cromática. O primeiro modelo foi baseado nos diagramas de MacLeod-Boynton para humanos (MACLEOD; BOYNTON, 1979), o qual considera que as cores podem ser representadas em um espaço cromático, onde os sinais gerados nos fotorreceptores são, nos estágios neurais subsequentes, processados de forma oponente por três canais distintos: verde-vermelho, azul-amarelo e de luminância, e cada canal de oponência representa uma coordenada desse espaço cromático. Para a confecção dos diagramas foi utilizada a captação quântica (quantidade de fótons) incidente na retina para cada fotorreceptor, a qual é calculada com base no espectro de refletância (itens alimentares e substratos), no espectro irradiante (iluminante ambiental) e na sensibilidade espectral dos fotorreceptores (cone S ou M/L) (WYSZECKI; STYLES, 1982).

Todos os alvos (itens alimentares e substratos) foram dispostos em um montante de seis diagramas, três para tricromatas e três para dicromatas, com suas respectivas identificações. A análise dos diagramas consistiu basicamente em avaliar a sobreposição ou

não dos alvos/pontos. Pontos sobrepostos foram considerados crípticos entre si (distinguíveis), ou seja, possivelmente eram alvos não-detectáveis (indistinguíveis) pelo fenótipo em questão. Pontos distantes foram considerados conspícuos, logo, possivelmente eram alvos detectáveis.

O segundo modelo usado nas análises de dados avaliou a distância do espaço cromático entre os alvos (item alimentar x substrato), ou seja, o contraste cromático. Esse modelo descreve limiares de discriminação entre dois alvos em unidades de discriminação minimamente perceptível, “just noticeable difference” ou JND. Quando o contraste cromático entre item alimentar e substrato excede 1 JND, o alimento é considerado detectável sobre o substrato (SPERLING; HANVERTH, 1971). Por outro lado, quando um contraste cromático excede outro em mais que 1 JND, ele pode ser considerado perceptualmente alto (OSORIO et al., 2004). Os pressupostos utilizados por esse modelo são que: 1) a cor é codificada apenas pelos mecanismos cromáticos; 2) os sinais acromáticos (brilho) não são usados; 3) nos tricromatas, os três tipos de cones são usados em conjunto na discriminação de cores, enquanto que nos dicromatas o modelo utiliza apenas dois canais nos diagramas de cromaticidade; e 4) os limiares de discriminação são determinados pelo ruído dos fotorreceptores, e não pelos mecanismos de oponência, o qual depende da intensidade de luz e é proporcional a intensidade do sinal dos fotorreceptores. Intensidades de luz diferentes afetam os fotorreceptores de maneiras diferentes (OSORIO et al., 2004)

Espectros de refletância de 49 itens alimentares e de 45 substratos de 47 espécies botânicas foram mensurados por iluminação solar. Três espectros de cada alvo foram coletados (totalizando 462 espectros) e a média da refletância foi calculada para cada espécie botânica, a fim de diminuir o viés de erro de mensuração. Comparações entre os espectros de refletância da dieta e seus substratos resultaram em 49 pares de contrastes cromáticos (JNDs) para cada fenótipo. O cálculo desse modelo visual utilizou o espectro do iluminante na

floresta amazônica densa e as curvas de sensibilidade dos cones 430, 530, 545 e 560 encontradas em *C. utahickae* (LIMA et al., 2014, Capítulo 2).

A modelagem visual da dieta de *C. utahickae* foi realizada no programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2013) por meio da rotina de análise descrita no pacote “pavo” (MAIA et al., 2013). Cabe ressaltar ainda que os efeitos da densidade óptica dos cones e a filtragem pelas lentes e pigmento macular foram desconsiderados a fim de manter a conformidade com estudos anteriores (OSORIO et al., 2004; ARAÚJO et al., 2006; PESSOA et al., 2014), além dessas informações serem importantes apenas para uma pequena parcela das espécies de primatas não-humanos (SUMNER; MOLLON, 2000a; WYSZECKI; STILES, 2000). Por outro lado, se incluíssemos todas ou parte dessas variáveis nas análises, elas não refletiriam em mudanças no padrão dos resultados ou nas conclusões aqui descritas.

#### 3.2.4.3. *Caracterização da Dieta*

As características alimentares e ecológicas da dieta de *C. utahickae* foram avaliadas em relação ao desempenho dos fenótipos de visão em cores, a fim de verificar a existência de variações específicas na sua detectabilidade e, também, de permitir identificar dentre as espécies consumidas as mais relevantes. O teste não-paramétrico de Mann-Whitney (teste *U*) foi usado para avaliar a significância estatística entre o desempenho de dicromatas e tricromatas, com nível de significância de 0,05.

#### 3.2.4.4. *Indicadores Ecológico-Alimentares*

Para determinar a contribuição potencial das espécies para a manutenção do polimorfismo de visão de cores em *C. utahickae*, foi elaborada uma listagem contendo as espécies convergentes em relação às variáveis alimentares e ecológicas analisadas e a eficácia no desempenho de tricromatas e do fenótipo dicromata com sensibilidade no espectro de luz

vermelho (560). O táxon somente foi considerado importante quando ele reuniu três ou mais atributos ecológico-alimentares.

### 3.3. RESULTADOS

#### 3.3.1. Dieta

Durante o monitoramento alimentar (97h e 12min), a dieta de *C. utahickae* (67h e 10min para o SG6, 30h e 02min para o SG12) foi constituída por 52 itens alimentares e 50 espécies (Anexo 8), com consumo predominante de frutos (90,4%). Porém, flores (7,7%) e folhas imaturas (1,9%) também foram alvos alimentares. Um total de 462 espectros de refletância da parte externa dos alvos (alimento e substrato) foi mensurado de 49 itens alimentares (94,2%) de 47 espécies (94,0%) (Tabela 3.1).

A modelagem da dieta de *C. utahickae* sugeriu existência de variação marcante na cromaticidade dos alvos (dieta e substrato) entre dicromatas e tricromatas (Figuras 3.2 e 3.3). O contraste cromático entre os alvos foi diferente tanto no canal de oponência azul-amarelo dos fenótipos dicromatas quanto no canal de oponência vermelho-verde dos fenótipos tricromatas. Tricromatas discriminaram a dieta significativamente melhor que dicromatas (Teste Mann-Whitney,  $U=144$ ,  $p<0,0001$ ) detectando quase a totalidade da dieta (93,9%), enquanto que somente a metade da dieta (51,0%) foi discriminada por dicromatas (Figuras 3.2 e 3.3, Tabelas 3.1 e 3.2). Não houve variação no desempenho dos fenótipos tricromatas. Porém, a metade da dieta foi discriminada pelo fenótipo sensível ao espectro vermelho (560) correspondendo ao melhor desempenho entre os dicromatas, e 42,9% e 34,7% dos frutos foram discriminados pelos fenótipos com sensibilidade ao amarelo (545) e ao verde (530).

Tabela 3.1 – Diversidade botânica da dieta e as características alimentares, ecológicas e cromáticas das espécies consumidas por *Chiropotes utahickae* na Floresta Amazônica

Táxon	PCMV <sup>1</sup>	FFV <sup>2</sup>	EC <sup>3</sup>	Cor <sup>4</sup>	Discriminação cromática <sup>5</sup>					
					530	545	560	530/545	530/560	545/560
<b>Anacardiaceae [12]</b>										
1. <i>Anacardium tenuifolium</i> (1)	FrMa <sup>1</sup>	0,6	SC	Laranja	s	s	s	s	s	s
<b>Annonaceae [5]</b>										
2. <i>Anaxagorea</i> spp. (1)	FrSt	0,6	SC	Vermelho	n	n	n	s	s	s
3. <i>Annona</i> spp. (1)	MsMa	0,6	CH	Verde	n	n	n	n	n	n
4. <i>Onychopetalum amazonicum</i> (3)	MsMa	1,8	CH	Vermelho	n	n	n	s	s	s
<b>Apocynaceae [7]</b>										
5. <i>Couma utilis</i> (1)	MsStMa	0,6	SC	Verde	n	n	n	s	s	s
6. <i>Himatanthus sucuuba</i> (2)	StIm	1,2	SC	Verde	-	-	-	-	-	-
<b>Bignoniaceae [8]</b>										
7. <i>Distictella magnoliifolia</i> (1)	FrStIm	0,6	TS	Marrom	n	n	n	s	s	s
8. <i>Memora magnifica</i> (6)	Fl	3,6	SC	Amarela	n	n	n	s	s	s
<b>Chrysobalanaceae [6]</b>										
9. <i>Licania canescens</i> (2)	StIm	1,2	SC	Marrom	n	n	n	s	s	s
10. <i>Licania laxiflora</i> (1)	StIm	0,6	SC	Marrom	s	s	s	s	s	s
11. <i>Licania octandra</i> (7)	StIm	4,2	CH	Marrom	n	n	n	s	s	s
<b>Clusiaceae [13]</b>										
12. <i>Symphonia globulifera</i> (13)	BoFl	7,8	SC	Vermelho	n	n	n	s	s	s
<b>Lauraceae [10]</b>										
13. <i>Ocotea caudata</i> (1)	FrStIm	0,6	SC	Verde	n	n	s	s	s	s
14. <i>Ocotea</i> spp. (2)	FrStIm	1,2	SC	Verde	n	n	n	s	s	s
<b>Lecythidaceae [3]</b>										
15. <i>Couratari guianensis</i> (1)	StIm	0,6	CH	Marrom	n	n	n	s	s	s
16. <i>Eschweilera amazonica</i> (7)	StIm	4,2	SC	Verde	s	s	s	s	s	s
17. <i>Eschweilera collina</i> (4)	StIm	2,4	CH/TS/SC	Marrom	s	s	s	s	s	s
18. <i>E. collina</i> (1)	FoIm	0,6	TS	Verde	s	s	s	s	s	s
19. <i>Eschweilera coriacea</i> (16)	StIm	9,6	CH	Verde	n	n	n	s	s	s
20. <i>Eschweilera pedicellata</i> (1)	StIm	1,8	SC	Marrom	n	n	n	s	s	s
21. <i>E. pedicellata</i> (3)	BoFl	1,8	SC	Branco <sup>7</sup>	n	n	n	n	n	n
<b>Leguminosae [2]</b>										
22. <i>Dipteryx odorata</i> (1)	StIm	0,6	SC	Verde	n	s	s	s	s	s
23. <i>Inga alba</i> (7)	StIm	4,2	SC	Verde	n	n	n	s	s	s
24. <i>Inga rubiginosa</i> (1)	StIm	0,6	SC	Verde	s	s	s	s	s	s
25. <i>Parkia ulei</i> (1)	StIm	0,6	SC	Verde	s	s	s	s	s	s

Tabela 3.1 – Continuação

Táxon	PCMV <sup>1</sup>	FFV <sup>2</sup>	EC <sup>3</sup>	Cor <sup>4</sup>	Discriminação cromática <sup>5</sup>					
					530	545	560	530/545	530/560	545/560
26. <i>Poecilanthe effusa</i> (2)	StIm	1,2	SC	Verde	n	s	s	s	s	s
27. <i>Stryphnodendron adstringens</i> (1)	StIm	0,6	SC	Verde	n	n	n	s	s	s
28. <i>Vouacapoua americana</i> (21)	StIm	12,7	CH	Marrom	s	s	s	s	s	s
<b>Malvaceae [14]</b>										
29. <i>Apeiba glabra</i> (3)	MsStIm	1,8	SC	Amarelo	-	-	-	-	-	-
<b>Marcgraviaceae [15]</b>										
30. <i>Norantea guianensis</i> (1)	Fl	0,6	SC	Vermelho	n	n	n	s	s	s
<b>Moraceae [4]</b>										
31. <i>Clarisia racemosa</i> (2)	MsMa	1,2	SC	Vermelho	n	n	n	s	s	s
32. <i>Ficus pertusa</i> (2)	FrStMa	1,2	SC	Vermelho	n	n	n	s	s	s
33. <i>Ficus</i> spp. (1)	FrStMa	0,6	SC	Marrom	n	n	n	s	s	s
34. <i>Pseudolmedia laevigata</i> (1)	StIm	0,6	SC	Verde	n	n	n	s	s	s
<b>Myristicaceae [9]</b>										
35. <i>Compsonaura ulei</i> (2)	StIm	1,2	SC	Verde	-	-	-	-	-	-
36. <i>Virola michelii</i> (1)	MsMa	0,6	CH/SC	Verde	s	s	s	s	s	s
<b>Ochnaceae [16]</b>										
37. <i>Quiina rhytidopus</i> (1)	MsMa	0,6	SC	Laranja	n	n	n	s	s	s
<b>Passifloraceae [11]</b>										
38. <i>Passiflora acuminata</i> (6)	MsStIm	3,6	SC	Verde	n	n	n	s	s	s
39. <i>Passiflora coccinea</i> (1)	MsStIm	0,6	SC	Verde	s	s	s	s	s	s
<b>Rubiaceae [17]</b>										
40. <i>Coussarea paniculata</i> (1)	MsMa	0,6	TS	Amarelo	n	n	s	s	s	s
<b>Salicaceae [18]</b>										
41. <i>Laetia procera</i> (1)	MsMa	0,6	SC	Amarelo	n	n	s	s	s	s
<b>Sapotaceae [1]</b>										
42. <i>Ecclinusa guianensis</i> (1)	StIm	0,6	TS	Verde	n	n	n	n	n	n
43. <i>Manilkara huberi</i> (2)	Mslm	1,2	CH/SC	Verde	s	s	s	s	s	s
44. <i>Micropholis guyanensis</i> (5)	MSS	3,0	CH	Verde	s	s	s	s	s	s
45. <i>Pouteria caimito</i> (1)	StMa	0,6	CH	Laranja	s	s	s	s	s	s
46. <i>Pouteria gongrijpii</i> (4)	StIm	2,4	CH/SC	Verde	s	s	s	s	s	s
47. <i>Pouteria macrophylla</i> (4)	MsMa	2,4	SC	Amarelo	n	n	s	s	s	s
48. <i>Pouteria oppositifolia</i> (1)	StIm	0,6	SC	Verde	n	s	s	s	s	s
49. <i>Pouteria</i> spp. (1)	StIm	0,6	SC	Marrom	n	s	s	s	s	s
50. <i>Pouteria venosa</i> (6)	StIm	3,6	CH/SC	Amarelo	s	s	s	s	s	s
51. <i>Pouteria egregia</i> (3)	MsMa	1,8	SC	Amarelo	s	s	s	s	s	s

Tabela 3.1 – Continuação

Táxon	PCMV <sup>1</sup>	FFV <sup>2</sup>	EC <sup>3</sup>	Cor <sup>4</sup>	Discriminação cromática <sup>5</sup>					
					530	545	560	530/545	530/560	545/560
<b>Urticaceae [19]</b>										
52. <i>Pourouma tomentosa</i> (4)	MsStIm	2,4	SC	Verde	s	s	s	s	s	s
<b>19 Famílias/50 Espécies</b>					<b>17s</b>	<b>21s</b>	<b>25s</b>	<b>46s</b>	<b>46s</b>	<b>46s</b>

<sup>1</sup> Parte Consumida e Maturação do Vegetal: BoFl: botão floral, Fl: flor, FoIm: folha imatura, FrMa: fruto maduro, FrStIm: fruto com semente imaturo, FrStMa: fruto com semente madura, MsIm: mesocarpo imaturo, MsMa: mesocarpo maduro, MsStIm: mesocarpo e semente imatura, MsStMa: mesocarpo com semente madura, StIm: semente imatura, StMa: semente madura

<sup>2</sup> Frequência de Fontes Visitadas

<sup>3</sup> Estação Climática: chuvosa: CH, transição: TS, seca: SC, chuvosa e seca: CH/SC, e chuvosa, transição e seca: CH/TS/SC

<sup>4</sup> Cor externa para um tricromata humano

<sup>5</sup> Discriminação entre o item alimentar e substrato: não discriminado (JNDs<1): n, e sim (JND >1): s

<sup>6</sup> Mensuração do pixidium

<sup>7</sup> Mensuração das pétalas

[ ]: Ordenação decrescente das famílias levando em consideração o número de espécies

( ): Ordenação decrescente das espécies levando em consideração a frequência de fontes alimentares visitadas

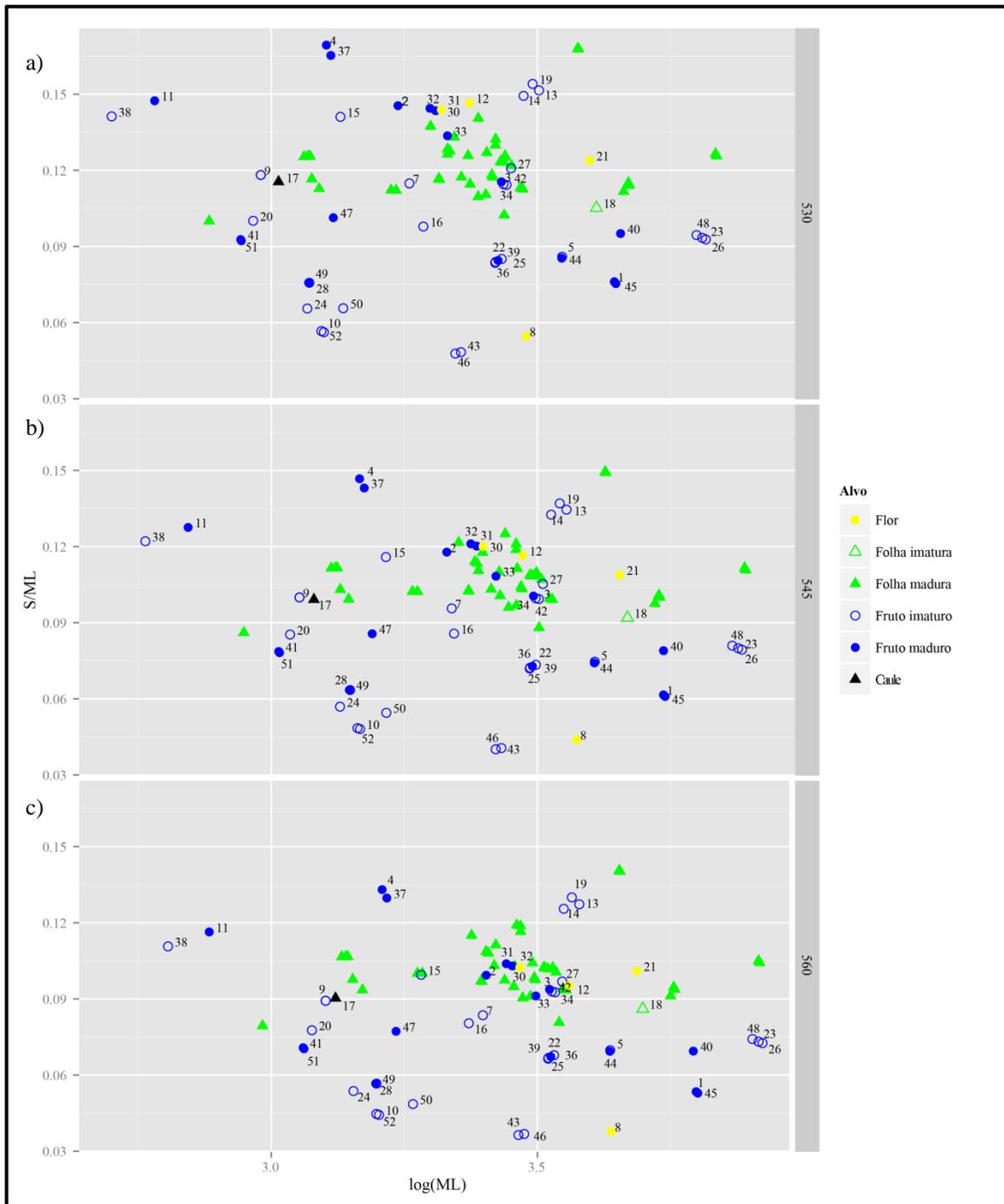


Figura 3.2 – Diagramas de cromaticidade dos alvos (dieta e substratos) para os fenótipos dicromatas de visão de cores de *C. utahickae*: 530 (a), 545 (b) e 560 nm (c). Os itens alimentares pertencentes à dieta foram numerados de acordo com a sequência numérica de espécies encontrada na Tabela 3.1. Os triângulos representam os substratos (folha madura e tronco) em que o alimento foi forrageado. Os círculos correspondem à parte externa dos itens alimentares (flor, folha imatura, fruto imaturo e fruto maduro). O eixo  $x$  representa a luminosidade (em log) e eixo  $y$  representa o canal de oponência azul-amarelo dos fenótipos dicromatas com valor  $\lambda_{max}$  de fotopigmento M/L em 530, 545 e 560 nm, respectivamente. Foram plotados espectros de refletância de 49 substratos (48 de folha madura e 1 de tronco) e 49 itens alimentares (44 de fruto, 4 de flor e 1 de folha imatura).

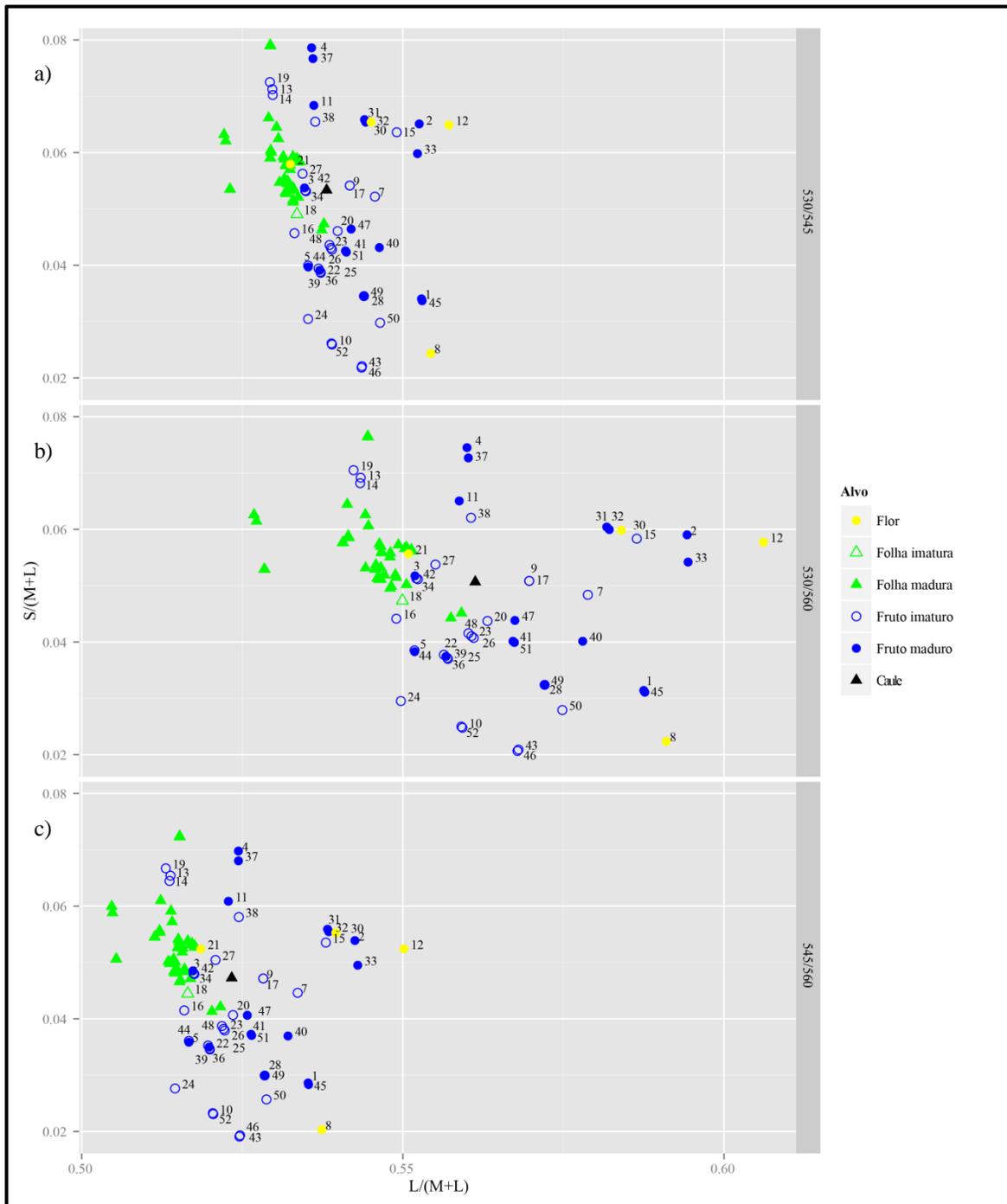


Figura 3.3 – Diagramas de cromaticidade da dieta e substratos para os fenótipos tricromatas de visão de cores de *C. utahickae*: 530/545 (a), 530/560 (b) e 545/560 nm (c). O eixo  $x$  representa o canal de oponência vermelho-verde e o eixo  $y$  representa o canal de oponência azul-amarelo dos fenótipos tricromatas com valor  $\lambda_{max}$  de fotopigmento M/L em 530 e 545, 530 e 560, e 545 e 560 nm, respectivamente. Os triângulos representam os substratos (folha madura e tronco) em que o alimento foi forrageado. Os círculos correspondem à parte externa dos itens alimentares (flor, folha imatura, fruto imaturo e fruto maduro). O eixo  $x$  representa a luminosidade (em log) e eixo  $y$  representa o canal de oponência azul-amarelo dos fenótipos dicromatas com valor  $\lambda_{max}$  de fotopigmento M/L em 530, 545 e 560 nm, respectivamente. Foram plotados espectros de refletância de 49 substratos (48 de folha madura e 1 de tronco) e 49 itens alimentares (44 de fruto, 4 de flor e 1 de folha imatura).

Tabela 3.2 – Desempenho (em %) dos fenótipos de visão de cores de *Chiropotes utahickae* de acordo com a dieta e os alvos alimentares forrageados por animais de vida livre

Fenótipo	Alvo Alimentar			
	Fruto (44)	Flor (4)	Folha (1)	Dieta (49)
<b>Dicromata</b>				
<b>530</b>	36,4	0,0	100,0	34,7
<b>545</b>	45,5	0,0	100,0	42,9
<b>560</b>	54,5	0,0	100,0	51,0
<b>Tricromata</b>				
<b>530/545</b>	95,5	75,0	100,0	93,9
<b>530/560</b>	95,5	75,0	100,0	93,9
<b>545/560</b>	95,5	75,0	100,0	93,9

O desempenho na detecção dos alvos alimentares variou em relação ao tipo de visão de cores (Tabela 3.2). A discriminação de frutos foi semelhante ao evidenciado no padrão geral da dieta, com melhor desempenho de tricromatas do que dicromatas. No entanto, folhas foram discriminadas eficientemente por dicromatas e tricromatas e flores foram apenas discriminadas por tricromatas. Houve variação na detectabilidade dos fenótipos dicromatas apenas para o forrageio de frutos (Tabela 3.2), com o melhor desempenho pelo fenótipo sensível ao vermelho, seguido pelo fenótipo amarelo e o pior desempenho pelo fenótipo verde.

A supremacia na habilidade de discriminação da dieta dos três fenótipos dicromatas em relação a eles mesmos foi nula, assim como em relação aos fenótipos tricromatas (Tabela 3.3). Ou seja, nenhum contraste cromático entre alimento e substrato encontrado em um fenótipo dicromata foi superado por outro fenótipo dicromata, em um ou mais JNDs, e o mesmo ocorreu em relação aos fenótipos dicromatas e tricromatas. Em contrapartida, todos os fenótipos tricromatas superaram os fenótipos dicromatas na discriminação de quase todos os itens alimentares (Tabela 3.3), reforçando os padrões gerais de supremacia de tricromatas sobre dicromatas tanto para a detecção da dieta quanto para as preferências alimentares e ecológicas de *C. utahickae* na natureza. Entre os fenótipos tricromatas a melhor superação de desempenho foi

do fenótipo sensível ao verde-vermelho (530/560), que superou os fenótipos sensíveis ao verde (530/545) e ao vermelho (545/560) em cerca da metade da dieta. O fenótipo verde foi o que teve menor superação em relação aos demais fenótipos. Portanto, essas variações no desempenho indicam que também pode existir vantagem perceptual de cores entre tricromatas.

Tabela 3.3 – Comparação entre o desempenho (em %) dos fenótipos dicromatas e tricromatas na discriminação da dieta (n=49 itens alimentares) consumida por *Chiropotes utahickae* na natureza, quando um fenótipo supera outro em 1 JND. O valor nulo corresponde que nenhum item foi superado pelos fenótipos relacionados, e valor numérico corresponde à porcentagem de itens (n) com o desempenho superado pelos fenótipos relacionados

Fenótipo	Fenótipo					
	Dicromata			Tricromata		
	530	545	560	530/545	530/560	545/560
<b>Dicromata</b>						
<b>530</b>	-	0	0	0	0	0
<b>545</b>	0	-	0	0	0	0
<b>560</b>	0	0	-	0	0	0
<b>Tricromata</b>						
<b>530/545</b>	91,8 (45)	91,8 (45)	91,8 (45)	-	2,0 (1)	0
<b>530/560</b>	91,8 (45)	89,8 (44)	91,8 (45)	42,9 (21)	-	42,9 (13)
<b>545/560</b>	91,8 (45)	91,8 (45)	91,8 (45)	6,1 (3)	2,0 (1)	-

### 3.3.2. Preferências Alimentares e Ecológicas

A dieta de *C. utahickae* na natureza foi marcada pelo consumo de sementes (67,3% da dieta) de coloração conspícua (67,3% da dieta). Ela foi representada por seis famílias (65,4% da dieta e 31,6% das famílias) e 10 espécies (19,2% da dieta e 56,6% das fontes visitas) e consumida na estação seca (67,3%). A modelagem do desempenho desses aspectos preferidos na dieta sugeriu que tricromatas também as discriminaram com eficiência significativamente maior que dicromatas (sementes imaturas:  $U=59$ ,  $p<0,0001$ , cor verde:  $U=56,5$ ,  $p<0,0001$ , quatro famílias:  $U=92$ ,  $p<0,0001$ ,  $p<0,0001$ , período seco:  $U=42$ ,  $p<0,0001$ ) (Tabela 3.4). Desta forma, os resultados indicam uma clara tricromacia em *C. utahickae*, o que lhes confere vantagens na discriminação da dieta, segundo os parâmetros analisados. Entre as preferências alimentares e

ecológicas, o desempenho de dicromatas variou de 25,0% (período seco) a 60,7% (seis famílias) e o de tricromatas variou de 78,8% (sementes) a 100,0% (10 espécies).

Tabela 3.4 – Sumário do desempenho (em %) dos fenótipos de visão de cores de *Chiropotes utahickae* de acordo com a dieta e as preferências ecológico-alimentares de animais de vida livre

<b>Fenótipo</b>	<b>Dieta (49)</b>	<b>Semente<sup>1</sup> (33)</b>	<b>Críptica (33)</b>	<b>Família<sup>2</sup> (28)</b>	<b>Espécie (10)</b>	<b>Período Seco (32)</b>
<b>Dicromata</b>						
<b>530</b>	34,7	33,3	39,4	42,9	40,0	25,0
<b>545</b>	42,9	45,5	51,5	57,1	40,0	40,6
<b>560</b>	51,0	48,5	54,5	60,7	40,0	46,9
<b>Tricromata</b>						
<b>530/545</b>	93,9	78,8	93,9	92,9	100,0	96,9
<b>530/560</b>	93,9	78,8	93,9	92,9	100,0	96,9
<b>545/560</b>	93,9	78,8	93,9	92,9	100,0	96,9

<sup>1</sup> Soma de frutos inteiros, mesocarpos com sementes e sementes

<sup>2</sup> Soma das quatro famílias mais consumidas

A simulação do contraste cromático predisse que indivíduos com os fenótipos tricromatas apresentaram desempenhos constantes em todos os parâmetros analisados, enquanto que os desempenhos entre os indivíduos com os fenótipos dicromatas variaram, exceto em relação ao desempenho das 10 espécies mais consumidas (Tabela 3.4). De maneira geral, o fenótipo com sensibilidade ao vermelho (560) obteve o melhor desempenho em relação aos outros dois fenótipos dicromatas, seguido pelo fenótipo com sensibilidade ao amarelo (545), e o pior desempenho correspondeu ao fenótipo com sensibilidade ao verde (530). Essas diferenças na habilidade de discriminação indicam que também pode haver vantagens perceptuais entre os fenótipos dicromatas.

### 3.3.2.1. Parte Consumida e Maturação do Vegetal

As partes e a maturação do vegetal mais consumidos por *C. utahickae* foram a semente imatura (42,3%) e mesocarpo maduro (17,3%). Além dessas partes, a dieta ainda foi constituída

por botão floral, flor, folha imatura, fruto maduro sem e com semente, fruto imaturo com semente, mesocarpo imaturo, mesocarpo com semente imatura e madura e semente madura, os quais juntos corresponderam a 40,4% do total da dieta. A simulação de desempenho da visão de cores predisse que o desempenho de dicromatas e tricromatas no forrageio de folha imatura, de fruto maduro sem semente, de frutos para o consumo de mesocarpo imaturo e mesocarpo com semente imatura foi altamente eficiente ou eficiente (Tabela 3.5). Tricromatas tiveram maior sucesso do que dicromatas na identificação de semente imatura e madura e mesocarpo maduro e apenas tricromatas discriminaram frutos imaturos e maduros com sementes, mesocarpos de frutos maduros com sementes, flores e botões florais.

Tabela 3.5 – Desempenho (em %) dos fenótipos de visão de cores de *Chiropotes utahickae* em relação à parte consumida e estágio de maturação do item alimentar

Parte Consumida (n)	Fenótipo					
	Dicromata			Tricromata		
	530	545	560	530/545	545/560	530/560
Folha imatura (1)	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Fruto maduro s/ semente <sup>1</sup> (1)	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Mesocarpo imaturo (1)	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Mesocarpo c/ semente imatura <sup>1</sup> (4)	75,0	75,0	75,0	100,0	100,0	100,0
Semente madura <sup>1</sup> (2)	50,0	50,0	50,0	100,0	100,0	100,0
Semente imatura <sup>1</sup> (20)	40,0	60,0	60,0	95,0	95,0	95,0
Mesocarpo maduro (9)	22,2	22,2	55,6	88,9	88,9	88,9
Fruto imaturo c/ semente <sup>1</sup> (3)	0,0	0,0	33,3	100,0	100,0	100,0
Flor (2)	0,0	0,0	0,0	100,0	100,0	100,0
Fruto maduro c/ semente <sup>1</sup> (3)	0,0	0,0	0,0	100,0	100,0	100,0
Mesocarpo c/ semente madura <sup>1</sup> (1)	0,0	0,0	0,0	100,0	100,0	100,0
Botão floral (2)	0,0	0,0	0,0	50,0	50,0	50,0

<sup>1</sup> Parte incluída nas análises de preferências ecológico-alimentares (Tabela 3.2)

Para maioria das partes ingeridas, a simulação inferiu que indivíduos com os fenótipos dicromatas e tricromatas teriam o mesmo desempenho na discriminação de seus itens alimentares, exceto o desempenho dos fenótipos dicromatas sensíveis ao vermelho (560) que poderia ser melhor que os outros dois fenótipos na detecção do item para o consumo de mesocarpo maduro e de fruto imaturo com semente (Tabela 3.5).

Sete espécies (13,5% da dieta) foram discriminadas por tricromatas para o consumo de sementes imaturas, *Couratari guianensis*, *Eschweilera coriacea*, *Eschweilera pedicellata*, *Inga alba*, *Licania canescens*, *Pseudolmedia laevigata* e *Stryphnodendron adstringens*, sendo que nenhuma dessas espécies foi discriminada pelo fenótipo dicromata sensível ao vermelho (Tabela 3.1). Três (5,8%) espécies foram discriminadas por tricromatas para o consumo de mesocarpo maduro, *Clarisia racemosa*, *Onychopetalum amazonicum* e *Quiina rhytidopus*, e esse mesmo número de espécies foi identificado pelo fenótipo dicromata vermelho. Nenhum indivíduo poderia detectar *Eclinusa guianensis* para o consumo de sementes imaturas através dos sinais de cor de seus frutos.

#### 3.3.2.2. Cor Externa

Cerca da metade (48,1%) dos itens alimentares utilizados por *C. utahickae* de vida livre tinha a coloração externa verde. Itens de cor marrom (19,2%), laranja (11,5%), vermelha (11,5%) e amarela (9,6%), também estavam incorporados à dieta. A simulação do desempenho na discriminação de alvos em relação à cor externa variou entre dicromatas e tricromatas, em que tricromatas foram mais eficientes que dicromatas (Tabela 3.6). Itens de cor vermelha podem ser apenas detectados por tricromatas, os de cor laranja, marrom e verde podem ser detectados por todos ou quase todos por tricromatas e apenas a metade dos itens ou menos da metade deles pode ser discriminada por dicromatas e, por fim, os que tinham coloração amarela podem ser mais discriminados por tricromatas e, também por um dos fenótipos dicromatas.

Tabela 3.6 – Detectabilidade dos fenótipos de visão de cores de *Chiropotes utahickae* em relação ao estágio de amadurecimento dos frutos

Cor Externa (n)	Fenótipo					
	Dicromata			Tricromata		
	530	545	560	530/545	545/560	530/560
Amarela (6)	50,0	50,0	75,0	75,0	75,0	75,0
Laranja (4)	50,0	50,0	50,0	100,0	100,0	100,0
Marrom <sup>1</sup> (10)	30,0	40,0	40,0	100,0	100,0	100,0
Verde <sup>1</sup> (23)	43,5	56,5	60,9	91,3	91,3	91,3
Vermelha (6)	-	-	-	100,0	100,0	100,0

<sup>1</sup> Parte incluída nas análises de preferências ecológico-alimentares (Tabela 3.2)

Não houve variação no desempenho dos fenótipos tricromatas em nenhuma das colorações analisadas. Porém, entre os fenótipos dicromatas, os itens de cor amarela, laranja e verde foram mais eficientemente detectados pelo fenótipo sensível ao vermelho (560) do que os demais fenótipos; o segundo fenótipo com desempenho intermediário em relação aos outros foi o fenótipo verde-vermelho, e o pior desempenho foi do fenótipo verde. Apenas na discriminação do laranja não houve variação entre os fenótipos dicromatas. Cabe ainda mencionar que o fenótipo dicromata vermelho teve o mesmo desempenho que os tricromatas na discriminação de alvos de cor amarela, algo já descrito anteriormente por Osorio et al. (2004) e Melin et al. (2014a).

Oito espécies (34,8%) de cor verde foram discriminadas por tricromatas, *Annona* spp., *Couma utilis*, *Eclinusa guianensis*, *Eschweilera coriacea*, *Inga alba*, *Passiflora acuminata*, *Pseudolmedia laevigata* e *Stryphnodendron adstringens*, e apenas *Ocotea caudata* (4,0%) foi também discriminada pelo fenótipo dicromata vermelho (560). *Annona* spp. e *Eclinusa guianensis* (8,0%) não foram detectadas por dicromatas e tricromatas.

### 3.3.2.3. Famílias Botânicas

A dieta de *C. utahickae* na natureza foi constituída por 50 espécies botânicas, 35 gêneros e 19 famílias (Tabela 3.1). As famílias mais representativas em relação à riqueza de espécies foram Sapotaceae (10 spp.), Leguminosae (7), Lecythidaceae (5), Moraceae (4), Annonaceae (3) e

Chrysobalanaceae (3) que juntas corresponderam a mais da metade (65,4%) das espécies exploradas e a um terço (31,6%) das famílias. De maneira geral, tricromatas foram mais eficientes do que dicromatas na discriminação das espécies pertencentes à Lecythidaceae, Moraceae, Annonaceae e Chrysobalanaceae, e dicromatas e tricromatas tiveram desempenhos um pouco similar na detecção de Sapotaceae e Leguminosae (Tabela 3.7). As espécies consumidas de Moraceae e Annonaceae foram apenas detectadas por tricromatas.

Tabela 3.7 – Sumário do desempenho dos fenótipos de visão de cores de *Chiropotes utahickae* em relação às famílias (n=28 spp.) com maior riqueza de espécies forrageadas

Família (n)	Fenótipo					
	Dicromata			Tricromata		
	530	545	560	530/545	545/560	530/560
Sapotaceae <sup>1</sup> (10)	60,0	80,0	90,0	90,0	90,0	90,0
Leguminosae <sup>1</sup> (7)	42,9	71,4	71,4	100,0	100,0	100,0
Lecythidaceae <sup>1</sup> (7)	42,9	42,9	42,9	85,7	85,7	85,7
Moraceae <sup>1</sup> (4)	-	-	-	100,0	100,0	100,0
Annonaceae (3)	-	-	-	66,7	66,7	66,7
Chrysobalanaceae (3)	33,3	33,3	33,3	100,0	100,0	100,0

<sup>1</sup> Famílias inclusas nas análises da Tabela 3.2

O desempenho entre os fenótipos tricromatas na detecção das espécies pertencentes às seis famílias mais consumidas por *C. utahickae* foi constante (Tabela 3.7). Enquanto que entre os dicromatas o fenótipo com sensibilidade no vermelho (560) teve maior sucesso na detecção de sapotáceas que os outros fenótipos, o fenótipo verde-vermelho (545) teve desempenho intermediário e o fenótipo verde teve o pior desempenho. No táxon das leguminosas, o desempenho foi semelhante ao anterior, diferindo apenas da eficiência dos fenótipos verde-vermelho e vermelho (71,4%). Alvos de lecitidáceas, moráceas, anonáceas e crisobalanáceas não tiveram variação no desempenho dos fenótipos dicromatas.

Quatorze espécies (38,2%) pertencentes às seis famílias analisadas foram detectadas por tricromatas, *Onychopetalum amazonicum*, *Anaxagorea* spp. (Annonaceae), *Licania octandra*,

*Licania canescens* (Chrysobalanaceae), *Couratari guianensis*, *Eschweilera coriacea*, *Eschweilera pedicellata* (Lecythidaceae), *Inga alba*, *Stryphnodendron adstringens* (Leguminosae), *Ficus pertusa*, *Ficus* spp., *Clarisia racemosa*, *Pseudolmedia laevigata* (Moraceae) e *Pouteria macrophylla* (Sapotaceae), sendo que o último táxon foi também discriminado por dicromatas com o fenótipo vermelho (560) (Tabela 3.1). Dicromatas e tricromatas não conseguiram detectar *Eschweilera pedicellata* (Lecythidaceae) e *Eclinusa guianensis* (Sapotaceae).

#### 3.3.2.4. Espécies Botânicas

*Chiropotes utahickae* de vida livre forrageou em 166 árvores alimentares de 50 espécies botânicas, 10 (20,0%) dessas espécies foram mais visitadas durante o período de estudo e juntas corresponderam a um pouco mais da metade (56,6%) das fontes alimentares, *Vouacapoua americana* (12,7%), *Eschweilera coriacea* (9,6%), *Symphonia globulifera* (7,8%), *Licania octandra* (4,2%), *E. amazonica* (4,2%), *Inga alba* (4,2%), *Memora magnifica* (3,6%), *Passiflora acuminata* (3,6%), *Pouteria venosa* (3,6%) e *Micropholis guyanensis* (3,0%) (Figura 3.4).

As espécies mais consumidas por *C. utahickae* na natureza foram discriminadas eficientemente por tricromatas (100%) do que dicromatas (40%) (Tabela 3.8). Seis espécies (60%) foram discriminadas apenas por tricromatas, *Eschweilera coriacea*, *Inga alba*, *Licania octandra*, *Memora magnifica*, *Passiflora acuminata* e *Symphonia globulifera* (Tabela 3.8). Nenhuma espécie foi discriminada pelo fenótipo dicromata sensível ao vermelho ou deixou de ser discriminada por dicromatas e/ou tricromatas.

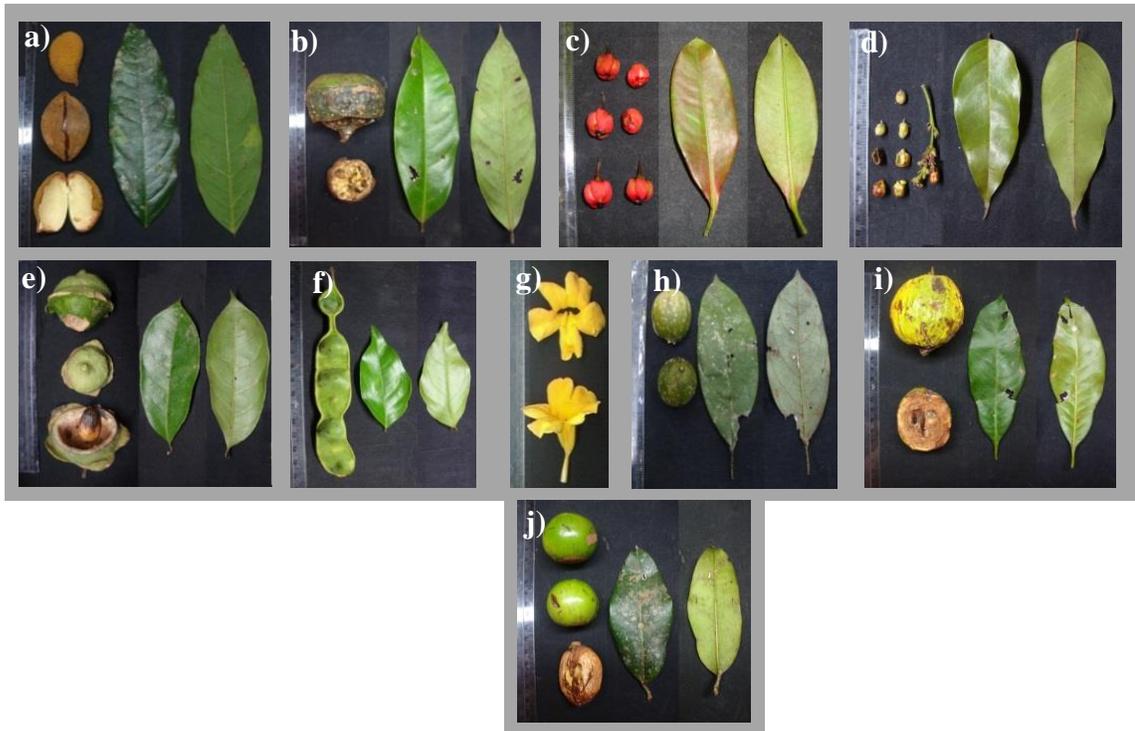


Figura 3.4 – Espécies botânicas mais consumidas por *Chiropotes utahickae* de vida livre: (a) *Vouacapoua americana*, (b) *Eschweilera coriacea*, (c) *Symphonia globulifera*, (d) *Licania octandra*, (e) *Eschweilera amazonica*, (f) *Inga alba*, (g) *Memora magnifica*, (h) *Passiflora acuminata*, (i) *Pouteria venosa* e (j) *Micropholis guyanensis*. (Fotos ilustrativas)

Tabela 3.8 – Desempenho dos fenótipos de visão de cores de *Chiropotes utahickae* em relação às nove espécies com maior número de árvores visitadas

Espécie	Fenótipo					
	Dicromata			Tricromata		
	530	545	560	530/545	545/560	530/560
<i>Vouacapoua americana</i>	1,35	1,50	1,68	5,63	6,74	6,31
<i>Eschweilera amazonica</i>	1,76	1,81	1,82	6,76	6,79	6,85
<i>Micropholis guyanensis</i>	1,17	1,22	1,24	4,54	4,65	4,62
<i>Pouteria venosa</i>	2,10	2,33	2,56	8,73	10,08	9,56
<i>Inga alba</i>	0,61	0,70	0,80	2,68	3,34	3,02
<i>Eschweilera coriacea</i>	0,64	0,66	0,69	2,48	2,58	2,58
<i>Passiflora acuminata</i>	0,27	0,08	0,16	2,09	4,76	2,78
<i>Licania octandra</i>	0,71	0,65	0,54	2,68	3,02	2,57
<i>Symphonia globulifera</i> <sup>1</sup>	0,92	0,60	0,14	4,50	8,64	5,14
<i>Memora magnifica</i> <sup>2</sup>	0,80	0,52	0,07	4,00	8,13	4,96

<sup>1</sup> Botão floral

<sup>2</sup> Flor

### 3.3.2.5. Estação Climática

O monitoramento alimentar de *C. utahickae* na natureza abrangeu três estações climáticas (chuvosa, transição e seca) com períodos assimétricos de amostragem. Como resultado, dois terços (67,3%) das espécies foram consumidas na estação seca e apenas um sexto (15,4%) delas ocorreu na chuvosa. Também houve consumo de espécies na estação de transição e de espécies em mais de uma estação (não-exclusiva), porém elas corresponderam a 7,7 e 9,6%, respectivamente.

Os tricromatas tiveram mais habilidade que os dicromatas na detecção da dieta que ocorreu exclusivamente nas três estações climáticas (Tabela 3.9). Entretanto, dicromatas e tricromatas tiveram desempenhos satisfatórios na discriminação de itens não-exclusivos, ou seja, comuns a essas estações. O desempenho entre os fenótipos tricromatas não variou em relação às estações pesquisadas (Tabela 3.9). Os fenótipos dicromatas discriminaram igualmente a metade da dieta consumida na estação chuvosa. Na transição, o fenótipo sensível ao vermelho (560) teve melhor sucesso na discriminação que os outros dois fenótipos, enquanto os fenótipos sensíveis ao verde e ao verde-vermelho tiveram o mesmo desempenho. Por outro lado, a dieta consumida na seca indicou variação no desempenho dos três fenótipos dicromatas, onde o fenótipo vermelho teve mais sucesso na discriminação da dieta que os demais fenótipos, o fenótipo verde-vermelho apresentou desempenho intermediário e o pior desempenho foi do fenótipo verde.

Tabela 3.9 – Sumário do desempenho dos fenótipos de visão de cores de *Chiropotes utahickae* em relação à dieta e os parâmetros ecológicos

Estação Climática (n)	Fenótipo					
	Dicromata			Tricromata		
	530	545	560	530/545	545/560	530/560
Chuvosa (8)	50,0	50,0	50,0	87,5	87,5	87,5
Transição (4)	25,0	25,0	50,0	75,0	75,0	75,0
Seca (32)	25,0	40,6	46,9	96,9	96,9	96,9
Não-exclusiva (5)	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0

Durante o período seco, 19 espécies (59,4%) foram discriminadas por tricromatas, sendo que *Pouteria macrophylla*, *Ocotea caudata* e *Laetia procera* foram discriminadas pelo fenótipo dicromata vermelho (Tabela 3.1). *Eschweilera pedicellata* não foi discriminada por nenhum fenótipo de visão de cores.

### 3.3.3. Indicadores Ecológico-Alimentares

A combinação entre as preferências ecológico-alimentares e a habilidade de discriminação de tricromatas e do fenótipo dicromata vermelho convergiu na identificação de 25 espécies (48,1%). Todavia, dentre estas, apenas oito espécies (15,4% da dieta) acumularam pelo menos três das cinco características mais marcantes da dieta de *C. utahickae* (Figura 3.5), a saber: consumo de sementes imaturas pertencentes às famílias botânicas importantes e no período crítico da sazonalidade. Sendo assim, elas podem exercer pressão seletiva para a manutenção do polimorfismo em populações naturais de *C. utahickae*. É importante enfatizar que todas as espécies indicadas com importância seletiva foram exclusivamente discriminadas por tricromatas e nenhuma foi detectada pelo fenótipo dicromata sensível ao vermelho (560).

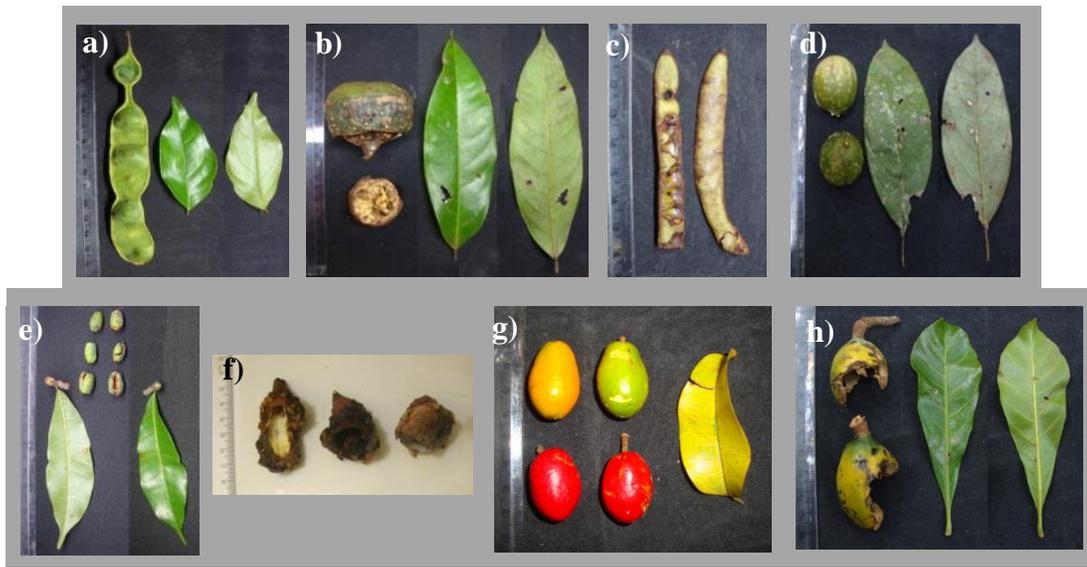


Figura 3.5 – Mostra das espécies botânicas indicadoras de pressão seletiva para manutenção do polimorfismo de visão de cores em *Chiropotes utahickae* de vida livre: (a) *Inga alba*, (b) *Eschweilera coriacea*, (c) *Stryphnodendron barbatiman*, (d) *Pseudolmedia laevigata*, (e) *Passiflora acuminata*, (f) *Eschweilera pedicellata*, (g) *Clarisia racemosa* (consumo do fruto vermelho) e (h) *Pouteria macrophylla* (Fotos ilustrativas).

### 3.4. DISCUSSÃO

#### 3.4.1. Dieta e Evolução da Tricromacia

A modelagem do desempenho dos fenótipos de visão de cores em relação à dieta (frutos, flores e folhas imaturas) de *C. utahickae* na floresta amazônica indicou que há maior vantagem seletiva para tricromatas do que para dicromatas, com quase a maioria das espécies discriminadas pelo canal verde-vermelho e apenas a metade das espécies discriminadas pelo canal azul-amarelo. Esse padrão de detecção foi semelhante ao encontrado no forrageio de frutos, enquanto que apenas tricromatas detectam flores e tanto dicromatas quanto tricromatas detectam folhas imaturas. Portanto, a hipótese da frugivoria proposta por Allen (1879) foi aceita, devido às evidências indicarem que tricromatas estão mais capacitados do que dicromatas para a percepção de pistas cromáticas nos itens alimentares sobre a folhagem da floresta. Todavia, o forrageio de flores parece desempenhar também um papel seletivo em tricromatas, semelhante ao proposto por Allen e também evidenciado em *Saimiri* (ARAUJO et al., 2006). Por outro lado, o forrageio por

folhas imaturas (1 sp.) ainda necessita de maior esforço de amostragem para que conheça seu valor adaptativo para os tricromatas, como foi evidenciado nos primatas do Velho Mundo (DOMINY; LUCAS, 2001).

Riba-Hernández e Stoner (2005) quantificaram, através da literatura, que 39 espécies de primatas exploram flores para obtenção de néctar, sendo que 20 dessas espécies são primatas Neotropicais. Os referidos autores constataram que alguns primatas possuem em comum o consumo de flores de *Symphonia globulifera*, principalmente, quando frutos maduros estão escassos. Neste estudo, flores e folhas tiveram uma baixa amostragem quanto à riqueza de espécies consumidas. No entanto, flores de *Memora magnifica* e *Symphonia globulifera* figuraram entre as 10 espécies mais consumidas por *C. utahickae* na floresta amazônica. Além disso, a pista de cor de ambas as espécies foi detectada apenas pelo canal cromático verde-vermelho. Logo, temos indícios que a tricromacia em primatas Neotropicais também confere valor adaptativo para a discriminação de flores na floresta. Entretanto, para que essa hipótese (da florivoria) seja confirmada, há a necessidade de que futuros estudos investiguem o desempenho dos fenótipos de visão de cores em outros primatas em relação a um número maior de espécies de flores, uma vez que estudos que avaliem todos os itens da dieta ainda são raros (ARAUJO et al., 2006; PERINI et al., 2009).

Já a hipótese da frugivoria, como principal pressão seletiva para a evolução da visão de cores, foi investigada e confirmada por estudos naturalísticos com primatas Neotropicais (OSORIO et al., 2004; RIBA-HERNÁNDEZ et al., 2004; ARAUJO et al., 2006; PERINI et al., 2009; MELIN et al., 2014a). As vantagens perceptuais de tricromatas sobre dicromatas também foram evidenciadas em experimentos comportamentais (CAINE; MUNDY, 2000; SMITH et al., 2003) e em pares de estímulos cromáticos (GOMES et al., 2002; PESSOA et al., 2005a,b,c; PRADO et al., 2008; LIMA et al., 2014). Desta maneira, os resultados desse estudo conferem

mais aporte científico para sustentar a hipótese de Allen ao predizer que a evolução da tricromacia foi resultante de forças seletivas da frugivoria-florivoria, ou seja, de pressão imposta pela ecologia alimentar.

### **3.4.2. Especializações Ecológico-Alimentares**

Sementes imaturas e mesocarpos maduros são os principais componentes da alimentação de *Chiropotes* (AYRES, 1981; PEETZ, 2001; VEIGA, 2006; PINTO, 2008; SANTOS et al., 2013), sendo que o consumo de cada um deles exerce importante papel na comunidade vegetal (TERBORGH, 1984), necessitando ou não de especialização morfológica e cognitiva para exploração (MELIN et al., 2014b) e apresentando variação na qualidade de nutrientes (AYRES, 1981; STRIER, 1999). A predação de sementes diminui o sucesso reprodutivo individual e a estrutura e a diversidade da comunidade de plantas, enquanto que, o consumo de mesocarpo de frutos maduros contribui para a dispersão de sementes que passam intactas pelo trato intestinal do consumidor ou são desprezadas longe da fonte-alimentar (CHAPMAN; ONDERDONK, 1996; VIEIRA, 2005). Frutos imaturos possuem maior rigidez no pericarpo que os maduros (KINZEY; NORCONK, 1990), ocorrendo proteção mecânica contra a predação de sementes imaturas, as quais apresentam baixas concentrações de compostos secundários (FRAZÃO, 1992; KINZEY; NORCONK, 1993). Em contrapartida, frutos maduros possuem o pericarpo e o mesocarpo macios e sementes maduras com altas concentrações de taninos, alcalóides e outros compostos secundários, prejudiciais ao intestino de primatas (FRAZÃO, 1992; KINZEY; NORCONK, 1993). As sementes consumidas por pitecíneos são predominantemente imaturas e possuem mais proteínas, lipídios e minerais que o mesocarpo maduro (KINZEY; NORCONK, 1993).

Os resultados deste estudo indicam que tricromatas de *C. utahickae* estão mais adaptados do que dicromatas para forragear tanto alvos imaturos quanto maduros para consumir sementes

imaturas e mesocarpo maduro, respectivamente. Portanto, este é o primeiro estudo que evidenciou indícios consistentes de adaptação seletiva de tricromatas para explorar alvos para consumir sementes imaturas, podendo esta ser uma característica inerente apenas de *C. utahickae* ou dos pitecíneos. Porém, essa hipótese somente poderá ser confirmada com o advento de novos estudos com outras espécies de pitecíneos e também com a investigação da relação entre a discriminação de frutos imaturos e a recompensa nutricional das sementes, similarmente, ao evidenciado por Riba-Hernández e colaboradores (2005) quanto à sinalização cromática de frutos maduros para tricromatas e a alta concentração de açúcar, e por Dominy e Lucas (2001) quanto à relação entre a detecção de folhas imaturas por tricromatas e altos níveis de proteínas e baixa dureza.

Alguns estudos tendem a caracterizar subjetivamente a coloração externa dos alvos alimentares quanto à discriminação em relação a um ambiente verde homogêneo, agrupando os alvos em conspícuos (com contraste) se forem de cor vermelha, amarela ou laranja, ou em crípticos (sem contraste) se tiverem a cor verde ou marrom. Tal generalização se deve, em parte, a Allen (1879) ao postular que, para frutos e flores atraírem aves e mamíferos a longa distância, eles usam o vermelho e o laranja para contraste de cor com o ambiente, enquanto que, frutos com defesa contra a predação de sementes (e.g. nozes) são indiscriminados pela cor, logo, eles são atraídos pelo contraste de brilho por primatas e outros frugívoros.

Entretanto, nem sempre a categorização subjetiva da cor do alvo alimentar se apresenta de acordo com a análise do contraste cromático entre os alvos e o ambiente pela modelagem. Frutos conspícuos (amarelo-vermelho), por exemplo, podem ser também discriminados pelo canal azul-amarelo (SUMNER; MOLLON, 2000a; OSORIO et al., 2004; RIBA-HERNÁNDEZ et al., 2004; PERINI et al., 2009), assim como frutos crípticos (roxo-preto) (PERINI et al., 2009). A similaridade na sinalização nos canais de oponência cromática depende da iluminação do

ambiente, que deve ser mensurada com cautela para evitar contaminação com a refletância especular (SUMNER; MOLLON, 2000b; OSORIO et al., 2004). Neste estudo, alvos verde-marrom forrageados por *C. utahickae* contrastaram com as folhas sob iluminação da floresta, contrastes esses que se assemelham com alvos amarelo-vermelho. Provavelmente isso se deve ao fato de que sinais cromáticos produzidos por alvos alimentares crípticos fiquem ressaltados sob a luz verde que reflete no interior da floresta, tornando-os perceptíveis ao canal verde-vermelho (REGAN et al., 2001; OSORIO et al., 2004). Tais resultados reforçam a importância de considerar, no modelo visual de estudo, o espaço cromático e o iluminante para produzir uma classificação real da cor do alimento (SUMNER; MOLLON, 2000a; OSORIO et al., 2004). Além disso, eles também elucidam um pouco mais sobre a contribuição do forrageio de alvos verde-marrom para a evolução da tricromacia nos primatas do Novo Mundo (MELIN et al., 2014a), tornando-se necessária uma recategorização dos alvos desta categoria cromática, ditos “crípticos”, para pseudo-crípticos. No entanto, essa hipótese somente é plausível em relação aos primatas Neotropicais predadores de sementes, como os pitecíneos e *Cebus capucinus*, nos quais foram evidenciadas vantagem de tricromatas sobre dicromatas na discriminação de alvos verde-marrom (MELIN et al., 2014a).

A diversidade de espécies e famílias botânicas utilizada na dieta de *Chiropotes* é considerada alta. Por exemplo, 161 espécies e 44 famílias foram consumidas por *C. utahickae* ao longo do ano (SANTOS et al., 2013). As quatro famílias botânicas mais consumidas por *Chiropotes* variam de acordo com as características fitossociológicas da área de estudo por estarem diretamente relacionadas com a diversidade e abundância de espécies (AYRES, 1981; PEETZ, 2001; VEIGA, 2006; PINTO, 2008; SANTOS et al., 2013). Porém, os táxons mais recorrentes nos estudos anteriores foram Sapotaceae, Leguminosae, Lecythidaceae e Moraceae, as primeiras quatro famílias mais consumidas neste estudo, representando a maioria (70%) das

espécies da dieta de *C. utahickae*. Os alvos alimentares pertencentes a essas famílias exercem variação no potencial seletivo e conjuntamente atuam de maneira equilibrada, pois enquanto alvos de sapotáceas e leguminosas contrastam entre folhas sinalizando nos dois canais cromáticos, por outro lado, alvos de lecitidáceas ressaltam-se entre folhas muito mais no canal verde-vermelho do que no canal azul-amarelo e de moráceas discriminadas apenas no canal verde-vermelho. Porém, especialmente a detecção de lecitidáceas indica ter maior valor adaptativo para tricromatas de *C. utahickae*, por esse grupo apresentar característica morfológica marcante em relação às outras famílias.

Lecythidaceae é uma das famílias botânicas mais abundantes em quantidade de espécies e número de indivíduos, em florestas tropicais nativas; possuem frutos normalmente grandes e lenhosos com pericarpo duro, do tipo pixídium, em forma de copo com tampa (opérculo) que pode ou não cair, quando maduro, para a dispersão das sementes (PRANCE; MORI, 1979). Os pitecíneos, especialmente *Cacajao* spp. e *Chiropotes* spp., são exímios predadores de sementes de lecitidáceas com especializações morfológicas, como adaptações na dentição e no trato digestivo, para processá-las e digeri-las (KINZEY; NORCONK, 1990); com diferenciadas estratégias cognitivas (MELIN et al., 2014b) e no forrageio para manipulá-las, mastigá-las e ingeri-las (NORCONK et al., 2013) e também com adaptações sensório-visuais para detectá-las a longa distância na folhagem, como foram evidenciadas neste estudo.

Frutos das lecitidáceas são extremamente explorados por *Chiropotes*, alguns estudos indicam inclusive que *Eschweilera* spp. tem suas flores, folhas e frutos imaturos consumidos ao longo do ano (ROOSMALEN et al., 1988; SILVA, 2003; VIEIRA, 2005; VEIGA, 2006; PINTO, 2008; SANTOS et al., 2013). Com relação aos botões florais de *Eschweilera pedicellata* (cor branca), eles não podem ser discriminados por nenhum dos canais de oponência, nem verde-vermelho e nem azul-amarelo. Neste caso, possivelmente eles foram forrageados por pista de

odor, uma vez que possuem o cheiro adocicado dos frutos (PRANCE; MORI, 1979). Já os frutos imaturos de *E. pedicellata* (marrom), *E. coriacea* (verde) e *Couratari guianensis* (marrom) podem ser identificados apenas pelo canal verde-vermelho e frutos de *E. amazonica* (verde) e frutos e folhas imaturas de *E. collina* (verde) podem ser detectados por ambos canais cromáticos. Frutos de lecitidáceas permanecem da mesma cor (verde ou marrom) durante todo o estágio de desenvolvimento (PRANCE; MORI, 1979). Com isso, parece razoável assumir que os frutos de lecitidáceas também podem ter contribuído para a evolução do canal de oponência verde-vermelho em *Chiropotes*, e até mesmo em pitecíneos. Porém, ainda há necessidade que estudos futuros sejam realizados com mais espécies desse grupo de primatas e também de vegetais.

Flutuações sazonais na disponibilidade de recursos alimentares são comuns nas florestas tropicais e afetam diretamente animais frugívoros (MILTON, 1981; TERBORGH, 1984). De maneira geral, a estação chuvosa é caracterizada como período de abundância de frutos maduros e a seca como período de floração e frutificação, com predomínio de frutos imaturos (AYRES; PRANCE, 2013). *Chiropotes* e *Cacajao* utilizam como principal estratégia alimentar, diante da variação sazonal de alimento, alternar as proporções de consumo de mesocarpo de frutos maduros e artrópodes (estação chuvosa), e flores, frutos e sementes imaturas (estação seca) de acordo com a sua disponibilidade na floresta, e assim garantir uma dieta equilibrada em proteínas e lipídios ao longo do ano (AYRES, 1981, 1986; VAN ROOSMALEN et al., 1988; VIEIRA, 2005; VEIGA, 2006; VEIGA; FERRARI, 2006; SILVA; FERRARI, 2008; SANTOS et al., 2013).

Neste estudo, os alvos alimentares forrageados por *C. utahickae* na estação seca foram detectados através do sinal de cor pelos fenótipos de visão de cores, sendo que os alvos tiveram maior contraste no canal verde-vermelho. Entre as espécies consumidas na seca, a metade delas (16 de 32 spp.) foi discriminada apenas por tricromatas, na qual a maioria foi forrageada para

aquisição de sementes e flores. Sendo assim, provavelmente, os tricromatas de *C. utahickae* reforçam, no período crítico de disponibilidade de recursos alimentares, o valor adaptativo de detectar sementes imaturas e flores á distância, recursos-chave para a sua sobrevivência (TERBORGH, 1984).

Informações sobre a ocorrência e proporção dos fenótipos de visão de cores em populações naturais de pitecíneos são inexistentes, apenas são conhecidos os alelos M/L 530, 545 e 560 em *Phitecia* e *Chiropotes* através de sequenciamento gênico (BOISSINOT et al., 1998; LIMA et al., 2014). O sistema trialélico de determinação da visão de cores prediz que em populações naturais são esperados dois terços de fêmeas tricromatas, um terço de fêmeas dicromatas e todos os machos dicromatas. Neste estudo, ressaltamos as vantagens de fêmeas heterozigotas na discriminação de alvos alimentares de *C. utahickae*, inclusive essas vantagens também se mantiveram constantes em relação a vários aspectos importantes ecológico-alimentares. Todavia, a função dessas fêmeas no grupo ainda necessita de investigação.

Existem lacunas no conhecimento sobre a estrutura e a organização social dos pitecíneos devido, principalmente, às dificuldades de observação e identificação individual desses primatas na natureza (PINTO, 2013). *Chiropotes*, entretanto, forma grupos de multi-machos e multi-fêmeas numerosos, podendo alcançar 56 indivíduos e extensiva fissão-fusão de subagrupamentos (3-6 indivíduos), tolerância entre coespecíficos, coesão entre machos e ausência de comportamento territorial (AYRES, 1981; PEETZ, 2001; VEIGA, 2006; GREGORY, 2011; SHAFFER, 2013). Tais características indicam que há ausência de competição entre machos e filopatria de machos (GREGORY; NORCONK, 2013). Enquanto os machos estão em constante contato com outros machos e juvenis, as fêmeas se locomovem ou se alimentam, e se envolvem muito pouco em interações sociais (VEIGA et al., 2005).

Até o momento, há pouca evidência de hierarquia social nas populações de *Chiropotes* (VEIGA; FERRARI, 2013). Entretanto, neste estudo, durante o monitoramento alimentar do grupo de *C. utahickae* na floresta amazônica, em algumas ocasiões as fêmeas encontravam as fontes e vocalizavam durante a alimentação para o restante do grupo, emitindo um chamado alimentar semelhante ao relatado por Ayres (1981), porém de intensidade baixa. Esse tipo de chamado pode informar a localização da fonte alimentar, ou ainda que o recurso está se esgotando, evitando assim que o restante do grupo gaste energia se deslocando (MILTON, 2000). Em *C. utahickae* de cativeiro foi possível observar que a vocalização é emitida por machos e fêmeas durante a alimentação.

Portanto, pode ser razoável sugerir que as fêmeas tricromatas de *Chiropotes* podem liderar os subagrupamentos, principalmente, no deslocamento de uma fonte alimentar para outra e vocalizar para os coespecíficos (dicromatas) também se alimentarem da mesma fonte, configurando a hipótese da vantagem do heterozigoto (MOLLON et al., 1984). Outra possibilidade, não excludente da anterior, seria que todos os fenótipos de visão de cores se ajudariam mutuamente, como o forrageio cooperativo por seleção de parentesco (TOVÉE et al., 1992), proporcionando maior aptidão para todos os indivíduos do grupo. Isso de certa forma explicaria a alta diversidade de espécies exploradas por *Chiropotes* na natureza, por exemplo, 215 espécies de plantas foram exploradas em 16 meses de monitoramento de *C. sagulatus* (SHAFFER, 2012), além de possibilitar a suposição de que ocorram outros alelos polimórficos de visão de cores nas populações naturais de *Chiropotes*.

Na dieta de *C. utahickae*, na natureza, a metade das espécies (25 de 50 spp.) foi considerada conspícua apenas para tricromatas e, destas, apenas quatro espécies (5,6%) foram detectadas pelo fenótipo sensível ao vermelho, a saber, *Couma utilis*, *Quiina rhytidopus*, *Laetia procera*, e *Coussaria paniculata*. Três espécies (5,6%) foram crípticas para ambos os fenótipos

de visão de cores (frutos de *Annona* spp. e *Eclinusa guianensis* e flores de *Eschweilera pedicellata*), nos quais o forrageio deve ter sido auxiliado por pistas sensoriais e mecanismos cognitivos tais como odor, textura, memória espacial (DOMINY et al., 2001; CROPP et al., 2002). Entre as espécies conspícuas apenas para tricromatas, oito (11,5% da dieta) são indicadas como importantes de acordo com as variáveis ecológico-alimentares analisadas na dieta, e mais da metade delas (gêneros e/ou espécies) compôs as cinco primeiras espécies mais consumidas por *C. albinasus*, *C. satanas*, *C. utahickae* e *C. sagulatus* em outros estudos (AYRES, 1981; VAN ROOSMALEN et al., 1988; FRAZÃO, 1992; SILVA, 2003; VIEIRA, 2005; VEIGA, 2006; PINTO, 2008; GREGORY, 2011).

Levando em consideração os aspectos ecológico-alimentares analisados neste estudo e a importância de espécies na dieta para o consumo de sementes imaturas e mesocarpo maduros, com coloração subjetiva críptica (verde-marrom), pertencentes às famílias Sapotaceae, Leguminosae, Lecythidaceae e Moraceae, bem como as espécies-chave consumidas na seca, é possível inferir que a tricromacia em *Chiropotes*, e ainda nos pitecíneos, confere um valor adaptativo diferenciado em relação aos demais platirrinos. Mesmo com as evidências encontradas neste estudo, algumas sugestões propostas necessitam de intensificação em algumas linhas de pesquisa, principalmente, em relação ao sistema social, estratégia de forrageio e visão de cores, para serem confirmadas.

### **3.4.3. Manutenção do Polimorfismo da Visão de Cores**

Tricromatas possuem vantagens na identificação de predadores amarelados (PESSOA et al., 2014), da pelagem avermelhada de coespecíficos (CARO, 2005; BRADLEY; MUNDY, 2008), e de pistas sociais (SETCHELL; KICKINGS, 2005), enquanto dicromatas são eficientes na quebra de camuflagem de insetos (SURRIDGE; MUNDY, 2002; MELIN et al., 2007; SMITH

et al., 2012) e alvos crípticos, ambos em baixa luminosidade (MORGAN et al., 1992; SAITO et al., 2005a; CAINE et al., 2010; FREITAG; PESSOA, 2012).

Este estudo evidenciou que, em *C. utahickae*, os fenótipos de tricromatas estão muito mais aptos que os de dicromatas para discriminar pistas cromáticas em frutos e flores na paisagem da floresta. Todavia, o fenótipo tricromata sensível ao verde-vermelho teve adaptação superior aos outros dois fenótipos, o fenótipo sensível ao vermelho teve adaptação intermediária, e o fenótipo verde teve a pior adaptação em relação os fenótipos anteriores, mas, ele é superior a todos os fenótipos dicromatas. Ou seja, a heterose parece ser o mecanismo de manutenção dos alelos 530, 545 e 560 nas populações de *C. utahickae* silvestres, estando de acordo com o padrão encontrado em *Cebus*, *Sapajus* e *Saimiri* (REGAN et al., 2001; ARAUJO et al., 2006; MELIN et al., 2014b). Esse pode também ser um dos fatores que contribuem para a formação de bandos mistos na natureza.

O presente trabalho evidenciou relação entre os sinais de cor de alvos alimentares consumidos por *C. utahickae* com a tricromacia da visão de cores, o qual pertence a um grupo de primatas neotropiais especializado para o consumo de sementes imaturas e ainda pouco estudado na natureza. Além disso, ele contribuiu com a discussão em relação à importância da dieta para a evolução e manutenção do tricromatismo nos primatas neotropiais, sobretudo por ser pioneiro ao investigar o contraste cromático entre alvos imaturos e a folhagem da floresta em condições naturais. Por outro lado, ainda existem lacunas no conhecimento quanto aos aspectos da estrutura social de *Chiropotes* que possam auxiliar em nossas conclusões. Desta forma, novos esforços de pesquisa precisam ser investidos com o mesmo escopo, principalmente entre os táxons de pitecíneos, para que os resultados deste trabalho se consolidem.

#### 4. CONCLUSÕES

1. *Chiropotes utahickae* possui o mesmo padrão de visão de cores encontrado nos primatas do Novo Mundo - o polimorfismo da visão de cores - com cones M/L funcionais avaliados através de um paradigma comportamental.
2. O diagnóstico dos fenótipos de visão de cores em *C. utahickae* por meio de testes comportamentais e da genotipagem dos alelos polimórficos possui relação direta, tornando válido, pela primeira vez, o paradigma comportamental com utilização de papéis de Munsell como um método capaz de diferenciar fenótipos de dicromatas e tricromatas.
3. Três alelos polimórficos 530, 545 e 560 existem em *C. utahickae* e se assemelham aos encontrados em *Pithecia*, *Saimiri*, *Cebus* e *Sapajus*.
4. O fenótipo tricromata com os alelos 530 e 545, evidenciados em uma fêmea de *C. utahickae* de cativeiro, havia sido registrado em *Brachyteles* e *Callicebus*.
5. Os fenótipos tricromatas de *C. utahickae* apresentam vantagens perceptuais em relação aos dicromatas na discriminação de pistas cromáticas em sua dieta.
6. O mecanismo da heterose pode auxiliar na manutenção dos alelos polimórficos de *C. utahickae* nas populações silvestres.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AJUZ, R. C. A. **Implicações do Polimorfismo Visual do Sagui-do-cerrado (*Callithrix penicillata* - PRIMATES) sobre a Detecção de Potenciais Predadores**, 2009. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília.
- ALLEN, G. **The Colour-sense: Its Origin and Development. An Essay in Comparative Psychology**. Boston: Houghton, Osgood, & Company, 1879.
- ANA, **Agência Nacional de Águas**. 2010. Disponível em <www.ana.gov.br>
- ARAÚJO, A. C.; DIDONET, J. J.; ARAÚJO, C. S.; et al. Color vision in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). **Visual Neuroscience**, v. 25, p. 243–248, 2008.
- ARAÚJO, M. F. P.; LIMA, E. M.; PESSOA, V. F. Modeling dichromatic and trichromatic sensitivity to the color properties of fruits eaten by squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). **American Journal of Primatology**, v. 1137, p. 1129–1137, 2006.
- ARRESE, C. A.; HART, N. S.; THOMAS, N.; BEAZLEY, L. D.; SHAND, J. Trichromacy in australian marsupials. **Current Biology**, v. 12, n. 8, p. 657–660, 2002.
- AYRES, J. M. **Observações Sobre a Ecologia e o Comportamento dos Cuxiús (*Chiropotes albinasus* e *Chiropotes satanas*, Cebidae, Primates)**, 1981. Dissertação de Mestrado, Manaus, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Fundação Universidade do Amazonas.
- AYRES, J. M. **Uakari and the Amazonia Flooded Forest**, 1986. PhD thesis. University of Cambridge.
- AYRES, J. M. Comparative feeding ecology of the uakari and bearded saki: *Cacajao* and *Chiropotes*. **Journal of Human Evolution**, v. 18, p. 697–716, 1989.
- AYRES, J. M.; PRANCE, G. T. On the distribution of Pitheciine monkeys and Lecythidaceae trees in Amazonia. In: L. M. Veiga; A. A. Barnett; S. F. Ferrari; M. A. Norconk (Eds.); **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**. p. 127–140, 2013. Cambridge: Cambridge University Press.
- BARNETT, A. A.; PINTO, L.P., BICCA-MARQUES, J.C., et al. A proposal for the common names for species of *Chiropotes* (Pitheciinae: Primates). **Zootaxa**, v. 3507, p. 79–83, 2012.
- BOBADILLA, U. L. **Abundância, tamanho de agrupamento e uso de hábitat por cuxiús de Uta Hick *Chiropotes utahickae* Hershkovitz, 1985 em dois sítios na Amazônia oriental: implicações para a conservação**, 1998. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Pará.
- BOBADILLA, U. L.; FERRARI, S. F. Habitat use by *Chiropotes satanas utahicki* and syntopic platyrrhines in eastern Amazonia. **American Journal of Primatology**, v. 50, n. 3, p. 215–224, 2000.

BOISSINOT, S.; TAN, Y.; SHYUE, S.-K.; et al. Origins and antiquity of X-linked triallelic color vision systems in New World monkeys. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 95, n. 23, p. 13749–13754, 1998.

BOWMAKER, J. K.; JACOBS, G. H.; MOLLON, J. D. Polymorphism of photopigments in the squirrel monkey: a sixth phenotype. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B**, v. 231, n. 1264, p. 383–90, 1987.

BRADLEY, B. J.; MUNDY, N. I. The primate palette: The evolution of primate coloration. **Evolutionary Anthropology**, v. 17, n. 2, p. 97–111, 2008.

CAINE, N. G. Seeing red: Consequences of individual differences in color vision in callitrichid primates. In: L. E. Miller (Ed.); **Eat or be Eaten: Predator Sensitive Foraging Among Primates**. p. 58–73, 2002. New York: Cambridge Univ Press.

CAINE, N. G.; MUNDY, N. I. Demonstration of a foraging advantage for trichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) dependent on food colour. **Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences**, v. 267, n. 1442, p. 439–444, 2000.

CAINE, N. G.; OSORIO, D.; MUNDY, N. I. A foraging advantage for dichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) at low light intensity. **Biology Letters**, v. 6, n. 1, p. 36–38, 2010.

CAINE, N. G.; SURRIDGE, A. K.; MUNDY, N. I. Dichromatic and trichromatic *Callithrix geoffroyi* differ in relative foraging ability for red-green color-camouflaged and non-camouflaged food. **International Journal of Primatology**, v. 24, n. 6, p. 1163–1175, 2003.

CARO, T. The adaptive significance of coloration in mammals. **BioScience**, v. 55, n. 2, p. 125–136, 2005.

CHAPMAN, C. A. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. **Biotropica**, v. 21, p. 148–154, 1989.

CHAPMAN, C. A.; ONDERDONK, D. A. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seed of six African tree species. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 4, p. 491–504, 1996.

CRAWSHAW JR., P. G. 1997. Recomendações para um modelo de pesquisa sobre felídeos neotropicais. Em: **Manejo e Conservação da Vida Silvestre no Brasil**. Cláudio Valladares Padua, Richard E. Bodmer (org.). Brasília, DF: CNPq/Belém, PA: Sociedade Civil Mamirauá, p. 239–269.

CROPP, S.; BOINSKI, S.; LI, W.-H. Allelic variation in the squirrel monkey X-linked color vision gene: biogeographical and behavioral correlates. **Journal of Molecular Evolution**, v. 54, n. 6, p. 734–745, 2002.

DACEY, D. M. Circuitry color coding in the primate retina. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 93, p. 582–588, 1996.

- DACEY, D. M.; LEE, B. B. The “blue-on” opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type. **Nature**, v. 367, p. 731–35, 1994.
- DOMINY, N. J. Color as an indicator of food quality to anthropoid primates: ecological evidence and an evolutionary scenario. In: C. F. Ross; R. F. Kay (Eds.); **Anthropoid Origins: New visions**. p. 615–644, 2004. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- DOMINY, N. J.; LUCAS, P. W. Ecological importance of trichromatic vision to primates. **Nature**, v. 410, n. 6826, p. 363–366, 2001.
- DOMINY, N. J.; LUCAS, P. W. Significance of color, calories, and climate to the visual ecology of catarrhines. **American Journal of Primatology**, v. 62, n. 3, p. 189–207, 2004.
- DOMINY, N. J.; LUCAS, P. W.; OSORIO, D.; YAMASHITA, N. The sensory ecology of primate food perception. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 10, n. 5, p. 171–186, 2001.
- DULAI, K. S.; DORNUM, M. VON; MOLLON, J. D.; HUNT, D. M. The evolution of trichromatic colour vision by opsin gene duplication in New World and Old World primates. **Gene Research**, v. 9, p. 629–638, 1999.
- ELETRONORTE. **Plano de Enchimento do Reservatório: Fauna**. Relatório Final, não publicado, 1985.
- ENDLER, J. A. **The color of light in forests and its implications**. Ecological Monographs, v. 63, n.1, p. 1–27, 1993.
- FAIRCHILD, M. D. **Color Appearance Models**. USA: Addison-Wesley, 1998.
- FENNER, M. **Seed Ecology**. London: Chapman and Hall, 1985.
- FERNANDES, M. E. B. **Um estudo do comportamento dos cuxiús (*Chiropotes satanas utahicki*, Cebidae: Primates) em cativeiro**, 1989. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- FERRARI, S. F. Observations on *Chiropotes albinasus* from the Rio dos Marmelos, Amazonas, Brazil. **Primates**, v. 36, p. 289–293, 1995.
- FISHER, K. E.; CHAPMAN, C. A. Frugivores and fruit syndromes: differences in patterns at the genus and species level. **Oikos**, v. 66, p. 472–482, 1993.
- FOODEN, J. Stomach contents and gastro-intestinal proportions in wild shot Guianan monkeys. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 22, p. 227–231, 1964.

FRAZÃO, E. DA R. **Dieta e Estratégia de Forragear de *Chiropotes satanas chiropotes* (Cebidae: Primates) na Amazônia Central Brasileira**, 1992. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Fundação Universidade do Amazonas.

FREITAG, F. B.; PESSOA, D. M. A. Effect of luminosity on color discrimination of dichromatic marmosets (*Callithrix jacchus*). **Journal of the Optical Society of America**, v. 29, n. 2, p. 216–222, 2012.

GARBER, P. A. Role of spatial memory in primate foraging patterns: *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. **American Journal of Primatology**, v. 19, n. 4, p. 203–216, 1989.

GARBER, P. A. Evidence for the use of spatial, temporal, and social information by some primate foragers. In: S. Boinski; P. A. Garber (Eds.); **On the Move: How and Why Animals Travel in Groups**. p. 261–298, 2000. Chicago: University of Chicago Press.

GEGENFURTNER, K. R.; KIPER, D. C. Color vision. **Annual Review of Neuroscience**, v. 26, p. 181–206, 2003.

GELLERMANN, L. W. Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments. **The Pedagogical Seminary and Journal of Genetic Psychology**, v. 42, n. 1, p. 206–208, 1933.

GOMES, R.; PESSOA, D. M. A.; TOMAZ, C.; PESSOA, V. F. Color vision perception in the capuchin monkey (*Cebus apella*): a re-evaluation of procedures using Munsell papers. **Behavioural Brain Research**, v. 129, p. 153–157, 2002.

GREGORY, L. . T. **Socioecology of the Guianan bearded saki, *Chiropotes sagulatus***, 2011. PhD thesis. Kent State University.

GREGORY, L. T.; NORCONK, M. A. Comparative socioecology of sympatric, free-rang white-faced and bearded saki monkeys in Suriname: preliminar data. In: L. M. Veiga; A. A. Barnett; S. F. Ferrari; M. A. Norconk (Eds.); **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**. p. 284–294, 2013. Cambridge: Cambridge University Press.

GUTIERREZ, E. DE A.; PEGORARO, B. M.; MAGALHÃES-CASTRO, B.; PESSOA, V. F. Behavioural evidence of dichromacy in a species of South American marsupial. **Animal Behaviour**, v. 81, n. 5, p. 1049–1054, 2011.

HERSHKOVITZ, P. A preliminary taxonomic review of the South American bearded saki monkeys genus *Chiropotes* (Cebidae, Platyrrhini), with the description of a new subspecies. **Fieldiana Zoology**, v. 27, p. 1–46, 1985.

HIRAMATSU, C.; MELIN, A. D.; AURELI, F.; et al. Importance of achromatic contrast in short-range fruit foraging of primates. **PloS One**, v. 3, n. 10, p. e3356, 2008.

HIRAMATSU, C.; RADLWIMMER, F. B.; YOKOYAMA, S.; KAWAMURA, S. Mutagenesis and reconstitution of middle-to-long-wave-sensitive visual pigments of New World monkeys for testing the tuning effect of residues at sites 229 and 233. **Vision Research**, v. 44, n. 19, p. 2225–2231, 2004.

HIRAMATSU, C.; TSUTSUI, T.; MATSUMOTO, Y.; et al. Color vision polymorphism in wild capuchins (*Cebus capucinus*) and spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Costa Rica. **American Journal of Primatology**, v. 67, p. 447–461, 2005.

HUNT, D. M.; CARVALHO, L. S.; COWING, J. A.; DAVIES, W. L. Evolution and spectral tuning of visual pigments in birds and mammals. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 364, n. 1531, p. 2941–2955, 2009.

IBAMA. **Lista de espécies**. Disponível em: <<http://www.ibama.gov.br/cpb>>. Acesso em: 3/11/2013.

JACOBS, G. H. Color vision variations in non-human primates. **TINS**, p. 320–323, 1986.

JACOBS, G. H. Within-species variations in visual (*Saimiri sciureus*): color vision. **Vision Research**, v. 24, n. 10, p. 1267–1277, 1984.

JACOBS, G. H. The distribution and nature of colour vision among the mammals. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 68, n. 3, p. 413–71, 1993.

JACOBS, G. H. New World Monkeys and Color. **International Journal of Primatology**, v. 28, n. 4, p. 729–759, 2007.

JACOBS, G. H. Evolution of colour vision in mammals. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences**, v. 364, n. 1531, p. 2957–2967, 2009.

JACOBS, G. H.; DEEGAN II, J. F. Uniformity of colour vision in Old World monkeys. **Proceedings of The Royal Society of Lond Series B: Biological Sciences**, v. 266, n. 1432, p. 2023–2028, 1999.

JACOBS, G. H.; DEEGAN II, J. F. Photopigments and colour vision in New World monkeys from the family Atelidae. **Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences**, v. 268, n. 1468, p. 695–702, 2001.

JACOBS, G. H.; DEEGAN II, J. F. Cone pigment variations in four genera of new world monkeys. **Vision Research**, v. 43, n. 3, p. 227–236, 2003.

JACOBS, G. H.; DEEGAN II, J. F. Polymorphic New World monkeys with more than three M/L cone types. **Journal of the Optical Society of America. A, Optics, Image Science, and Vision**, v. 22, n. 10, p. 2072–2080, 2005.

JACOBS, G. H.; DEEGAN II, J. F.; NEITZ, J. A.; CROGNALE, M. A.; NEITZ, M. Photopigments and color vision in the nocturnal monkey, *Aotus*. **Vision Research**, v. 33, p. 1773–1783, 1993.

JACOBS, G. H.; FENWICK, J. C.; CALDERONE, J. B.; DEEB, S. S. Human cone pigment expressed in transgenic mice yields altered vision. **The Journal of Neuroscience: the Official Journal of the Society for Neuroscience**, v. 19, n. 8, p. 3258–3265, 1999.

JACOBS, G. H.; NEITZ, J. Color vision in squirrel monkeys: sex-related differences suggest the mode of inheritance. **Vision Research**, v. 25, p. 141–143, 1985.

JACOBS, G. H.; NEITZ, J. Polymorphism of the middle wavelength cone in two species of south american monkey: *Cebus apella* and *Callicebus moloch*. **Vision Research**, v. 27, n. 8, p. 1263–1268, 1987.

JACOBS, G. H.; NEITZ, M.; DEEGAN, J. F.; NEITZ, J. Trichromatic colour vision in New World monkeys. **Nature**, v. 382, n. 6587, p. 156–158, 1996a.

JACOBS, G. H.; NEITZ, M.; NEITZ, J. Mutations in S-cone pigment genes and the absence of colour vision in two species of nocturnal primate. **Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences**, v. 263, n. 1371, p. 705–710, 1996b.

JACOBS, G. H.; ROWE, M. P. Evolution of vertebrate colour vision. **Clinical and Experimental Optometry: Journal of the Australian Optometrical Association**, v. 87, n. 4-5, p. 206–216, 2004.

JANSON, C. H.; DI BITETTI, M. S. Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 41, p. 17–24, 1997.

JOHNS, A. D.; AYRES, J. M. Southern bearded sakis beyond the brink. **Oryx**, v. 21, p. 164–167, 1987.

KANDEL, E. R.; SCHWARTS, J. H.; JESSEL, T. M. **Principles of Neural Science**. USA: McGraw-Hill, 2000.

KINZEY, W. G. Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 88, n. 4, p. 499–514, 1992.

KINZEY, W. G.; NORCONK, M. A. Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 81, p. 5–16, 1990.

KINZEY, W. G.; NORCONK, M. A. Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. **International Journal of Primatology**, v. 14, p. 207–277, 1993.

LEIBOVIC, K. N. **Science of Vision**. New York: Springer, 1990.

LEONHARDT, S. D.; TUNG, J.; CAMDEN, J. B.; LEAL, M.; DREA, C. M. Seeing red: behavioral evidence of trichromatic color vision in strepsirrhine primates. **Behavioral Ecology**, v. 20, n. 1, p. 1–12, 2009.

LIMA, E. M.; FERRARI, S.F. Diet of free-ranging group of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in eastern Brazilian Amazônia. **Folia Primatologica**, v. 74, n. 3, p. 150–158, 2003.

LIMA, E. M.; PESSOA, D.; SENA, L.; et al. Polymorphic color vision in captive Uta-Hick's cuxiús, or beared sakis, (*Chiropotes utahickae*). **American Journal of Primatology**, Early View, 2014.

LOPES, M. A.; FERRARI, S. F. Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in eastern brazilian Amazônia. **Conservation Biology**, v. 14, p. 1.658–1.665, 2000.

LUCAS, P. W.; DARVELL, B. W.; LEE, P. K. D.; YUEN, T. D. B.; CHOONG, M. F. Colour cues for feaf food selection by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) with a new suggestion for the evolution of trichromatic colour vision. **Folia Primatologica**, v. 69, n. 3, p. 139–154, 1998.

LUCAS, P. W.; DOMINY, N. J.; RIBA-HERNANDEZ, P.; et al. Evolution and function of routine trichromatic vision in primates. **Evolution**, v. 57, n. 11, p. 2636–1643, 2003.

MACLEOD, D. I. A.; BOYNTON, R. M. Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. **Journal of the Optical Society of America**, v. 69, n. 8, p. 1183–1186, 1979.

MAIA, R.; ELIASON, C. M.; BITTON, P. P.; DOUCET, S. M.; SHAWKEY, M. D. pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 4, p. 906–913, 2013.

MANCUSO K, NEITZ M, NEITZ J. 2006. An adaptation of the Cambridge Colour Test for use with animals. **Visual Neuroscience**, v. 23, p. 695–701.

MARTIN, P.; BATESON, P. **Measuring Behaviour: An Introductory**. Cambridge: Cambridge University Press, 1993.

MATSUMOTO, Y.; HIRAMATSU, C.; MATSUCHITA, Y.; et al. Evolutionary renovation of L/M opsin polymorphism confers a fruit discrimination advantage to ateline New World monkeys. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 1799–1812, 2014.

MELIN, A. D.; FEDIGAN, L. M.; HIRAMATSU, C.; SENDALL, C. L.; KAWAMURA, S. I. Effects of colour vision phenotype on insect capture by a free-ranging population of white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. **Animal Behaviour**, v. 73, p. 205–214, 2007.

MELIN, A. D.; HIRAMATSU, C.; PARR, N. A.; et al. The behavioral ecology of color vision: considering fruit conspicuity, detection distance and dietary importance. **International Journal of Primatology**, v. 35, p. 258–287, 2014a.

MELIN, A. D.; YOUNG, H. C.; MOSDOSSY, K. N.; FEDIGAN, L. M. Seasonality , extractive foraging and the evolution of primate sensorimotor intelligence. **Journal of Human Evolution**, p. 1–10, 2014b.

MILTON, K. Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. **American Anthropology**, v. 83, p. 534–548, 1981.

MOLLON, J. D. “Tho’ she kneel'd in that place where they grew...” The uses and origins of primate colour vision. **The Journal of Experimental Biology**, v. 146, p. 21–38, 1989.

MOLLON, J. D. Color vision: opsins and options. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 96, p. 4743–4745, 1999.

MOLLON, J. D.; BOWMAKER, J. K.; JACOBS, G. H. Variations of colour vision in a New World primate can be explained by polymorphism of retinal photopigments. **Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences**, v. 222, n. 1228, p. 373–399, 1984.

MOREIRA, L. A. A. **Sinalização cromática da condição reprodutiva de fêmeas de sagui comum (*Callithrix jacchus*)**, 2013. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal.

MORGAN, M. J.; ADAM, A.; MOLLON, J. D. Dichromats detect colour-camouflaged objects that are not detected by trichromats. **Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences**, v. 248, n. 1323, p. 291–295, 1992.

NEITZ, M.; NEITZ, J.; JACOBS, G. H. Spectral tuning of pigments underlying red-green color vision. **Science**, v. 252, n. 5008, p. 971–974, 1991.

NORCONK, M. A.; GRAFTON, B. A.; MC. GRAW, W. S. Morphological and ecological adaptations to seed predation - a primata - wide perspective. In: L. M. Veiga; A. A. Barnett; S. F. Ferrari; M. A. Norconk (Eds.); **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**, 2013. Cambridge: Cambridge University Press.

NORCONK, M. A.; KINZEY, W. G. Challenge of neotropical frugivory: travel patterns of spider monkeys and bearded sakis. **American Journal of Primatology**, v. 34, p. 171–133, 1994.

NORCONK, M. A.; VERES, M. Physical properties of fruit and seeds ingested by primate seed predators with emphasis on sakis and bearded sakis. **Anatomical Record**, v. 294, n. 12, p. 2092–2111, 2011.

OLIVEIRA, A. C. M.; FERRARI, S. F. Seed dispersal by black-handed tamarins, *Saguinus midas niger* (Callitrichinae, Primates): implications for the regeneration of degraded forest habitats in eastern Amazônia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 709–716, 2000.

OLIVEIRA, D. G. R. **Papel de sinais cromáticos na identificação de parceiros sexuais em sagui comum (*Callithrix jacchus*)**, 2009. Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

OSORIO, D.; SMITH, A. C.; VOROBYEV, M.; BUCHANAN-SMITH, H. Detection of fruit and the selection of primate visual pigments for color vision. **The American Society of Naturalist**, v. 164, n. 6, p. 696–708, 2004.

OSORIO, D.; VOROBYEV, M. Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. **Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences**, v. 263, n. 1370, p. 593–599, 1996.

PEETZ, A. **Ecology and social organization of the bearded saki *Chiropotes satanas chiropotes* (Primates: Pitheciinae) in Venezuela**, 2001. PhD thesis. Bonn: Society of Tropical Ecology.

PEICHL, L.; BEHRMANN, G.; KRÖGER, R. H. H. For whales and seals the ocean is not blue: a visual pigment loss in marine mammals. **European Journal of Neuroscience**, v. 13, p. 1520–1528, 2001.

PERINI, E. S.; PESSOA, V. F.; PESSOA, D. M. A. 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**, v. 311A, p. 289–302, 2009.

PESSOA, D. M. A.; CUNHA, J. F.; TOMAZ, C.; PESSOA, V. F. Colour discrimination in the black-tufted-ear marmoset (*Callithrix penicillata*): ecological implications. **Folia Primatologica**, v. 76, p. 125–134, 2005a.

PESSOA, D. M. A.; PERINI, E. S.; CARVALHO, L. S.; TOMAZ, C.; PESSOA, V. F. Color vision in *Leontopithecus chrysomelas*: a behavioral study. **International Journal of Primatology**, v. 26, n. 1, p. 147–158, 2005b.

PESSOA, D. M. A.; TOMAZ, C.; PESSOA, V. F. Color vision in marmosets and tamarins: behavioral evidence. **American Journal of Primatology**, v. 67, p. 487–495, 2005c.

PESSOA, D. M. A.; MAIA, R.; AJUZ, R. C. A.; et al. The adaptive value of primate color vision for predator detection. **American Journal of Primatology**, v. 76, n. 8, p. 721–9, 2014.

PINTO, L. P. **Ecologia alimentar do cuxiú-de-nariz-vermelho *Chiropotes albinasus* (Primates: Pitheciidae) na Floresta Nacional do Tapajós, Pará**, 2008. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.

PINTO, L. P.; BARNETT, A. A.; BEZERRA, B. M.; BOUBLI, J. P.; et al. Why we know so little: the challenges of fieldwork on the Pitheciids. In: L. M. Veiga; A. A. Barnett; S. F. Ferrari; M. A. Norconk (Eds.); **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**. p. 145–150, 2013. Cambridge: Cambridge University Press.

PRADO, C. C.; PESSOA, D. M. A.; SOUSA, F. L. L.; PESSOA, V. F. Behavioural evidence of sex-linked colour vision polymorphism in the squirrel monkey *Saimiri ustus*. **Folia Primatologica**, v. 79, p. 172–184, 2008.

PRANCE, G. T.; MORI, S. A. **Lecythidaceae: Part I: The Actinomorphic-Flowered New World Lecythidaceae (*Asteranthos*, *Gustavia*, *Grias*, *Allantoma*, & *Cariniana*)**. New York, NY: The New York Botanical Garden Bronx, New York, 1979.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: a language and environment for statistical computing, 2013. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.

REGAN, B. C.; JULLIOT, C.; SIMMEN, B.; et al. Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 356, n. 1407, p. 229–283, 2001.

RIBA-HERNÁNDEZ, P.; STONER, K. E. Massive destruction of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) flowers by Central American spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). **Biotropica**, v. 37, n. 2, p. 274–278, 2005.

RIBA-HERNÁNDEZ, P.; STONER, K. E.; LUCAS, P. W. Sugar concentration of fruits and their detection via color in the Central American spider monkey (*Ateles geoffroyi*). **American Journal of Primatology**, v. 67, n. 4, p. 411–423, 2005.

RIBA-HERNÁNDEZ, P.; STONER, K. E.; OSORIO, D. 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**, v. 207, p. 2465–2470, 2004.

RICHARD, A. F. **Primates in Nature**. New York, 1985.

RÍMOLI, J. **Estratégias de Forrageamento de um Grupo de Muriquis (*Brachyteles arachnoides*, Primates, Cebidae) da Estação Biológica de Caratinga – MG**, 1994. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.

ROSENBERGER, A. L. Evolution of feeding niches in New World monkeys. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 88, n. 4, p. 525–562, 1992.

ROSENBERGER, A. L. Evolutionary morphology, platyrrhine evolution, and systematics. **The Anatomical Record (Hoboken, N.J. : 2007)**, v. 294, n. 12, p. 1955–1974, 2011.

ROWE, M. P.; JACOBS, G. H. Cone pigment polymorphism in New World monkeys: are all pigments created equal? **Visual Neuroscience**, v. 21, p. 217–222, 2004.

SAITO, A.; MIKAMI, A.; KAWAMURA, S.; et al. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in nonhuman primates. **American Journal of Primatology**, v. 67, n. 4, p. 425–436, 2005a.

SAITO, A.; KAWAMURA, S.; MIKAMI, A.; et al. Demonstration of a genotype-phenotype correlation in the polymorphic color vision of a non-callitrichine New World monkey, capuchin (*Cebus apella*). **American Journal of Primatology**, v. 67, n. 4, p. 471–485, 2005b.

SALETTI, P. G. **Avaliação da capacidade de discriminação do sinal cromático da “pele sexual” de *Cebus libidinosus***, 2010. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.

SANTOS, R. R. **Ecologia de cuxiús (*Chiropotes Satanas*) na Amazônia oriental: perspectivas para a conservação de populações fragmentadas**, 2002. Museu Paraense Emílio Goeldi, Universidade Federal do Pará, Belém.

SANTOS, R. R.; VIEIRA, T. M.; FERRARI, S. F. Feeding ecology of Uta Hick’s bearded saki (*Chiropotes utahickae*) on a man-made island in southeastern Brazilian Amazonia: seasonal and longitudinal variation. In: L. M. Veiga; A. A. Barnett; S. F. Ferrari; M. A. Norconk (Eds.); **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**. p. 250–254, 2013. Cambridge: Cambridge University Press.

SAVAGE, A.; DRONZEK, L. A.; SNOWDON, C. T. Color discrimination by the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*) and its relation to fruit coloration. **Folia Primatologica**, v. 49, n. 2, p. 57–69, 1987.

SCHNEIDER, H. The current status of the New World monkey phylogeny. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 72, n. 2, p. 165–72, 2000.

SETCHELL, J. M.; KICKINGS, J. E. Dominance, status signals and coloration in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). **Ethology**, v. 111, n. 1, p. 25–50, 2005.

SHAFFER, C. A. **Ranging Behavior, Group Cohesiveness, and Patch Use in Northern Bearded Sakis (*Chiropotes sagulatus*) in Guyana**, 2012. Electronic Theses and Dissertations. Washinton University, St. Louis.

SHAFFER, C. A. Feeding Ecology of northern bearded sakis (*Chiropotes sagulatus*) in Guyana. **American Journal of Primatology**, v. 75, n. 6, p. 568–580, 2013.

SHAPLEY, R. M.; HAWKEN, M. J. Parallel retino-cortical channels and luminance. In: L. T. Sharpe; K. R. Gegenfurtner (Eds.); **Color Vision: From Genes to Perception**. p. 221–234, 1999. UK: Cambridge University Press.

SHARPE, L. T.; STOCKMAN, A.; JAGLE, H.; NATHANS, J. Opsin genes, cone photopigments, color vision and color blindness. In: K. R. Gegenfurtner; L. T. Sharpe (Eds.); **Color Vision: From Genes to Perception**. p. 3–51, 1999. UK: Cambridge University Press.

SILVA, J. M. C.; RYLANDS, A. B.; FONSECA, G. A. B. O destino das áreas de endemismo da Amazônia. **Megadiversidade**, v. 1, p. 124–131, 2005.

SILVA JR., J. S.; FIGUEIREDO, W. M. B. Revisão sistemática dos cuxiús, gênero *Chiropotes* Lesson, 1840 (Primates Pitheciidae). **Livro de Resumos, X Congresso Brasileiro de Primatologia, Belém do Pará**, p. 21, 2002.

SILVA JR., J. S.; FIGUEIREDO, W. M. B.; FERRARI, S. F. Taxonomy and geographic distribution of the Pitheciidae. **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**. p. 31–42, 2013.

SILVA, S. S. B. **Comportamento Alimentar do Cuxiú-Preto (*Chiropotes satanas*) na Área de Influência do Reservatório da Usina Hidrelétrica de Tucuruí-Pará**, 2003. Dissertação de Mestrado. Museu Paraense Emílio Goeldi, Universidade Federal do Pará, Belém.

SILVA, S. S. B.; FERRARI, S. F. Behavior patterns of southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in the fragmented landscape of eastern Brazilian Amazonia. **American Journal of Primatology**, v. 70, n. 1, p. 1–7, 2008.

SMITH, A. C.; BUCHANAN-SMITH, H. M.; SURRIDGE, A. K.; OSORIO, D.; MUNDY, N. I. The effect of colour vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus* spp.). **The Journal of Experimental Biology**, v. 206, n. 18, p. 3159–3165, 2003.

SMITH, A. C.; SURRIDGE, A. K.; PRESCOTT, M. J.; et al. Effect of colour vision status on insect prey capture efficiency of captive and wild tamarins (*Saguinus* spp.). **Animal Behaviour**, v. 83, p. 479–486, 2012.

SOARES, J. G. M.; FIORANI, M.; ARAUJO, E. A.; et al. Cone photopigment variations in *Cebus apella* monkeys evidenced by electroretinogram measurements and genetic analysis. **Vision Research**, v. 50, n. 1, p. 99–106, 2010.

SPERLING, H. G.; HANVERTH, R. Red-green cone interactions in the increment-threshold spectral sensitivity of primates. **Science**, v. 172, p. 180–184, 1971.

STONER, K. E.; RIBA-HERNÁNDEZ, P.; LUCAS, P. W. Comparative use of color vision for frugivory by sympatric species of platyrrhines. **American Journal of Primatology**, v. 67, p. 399–409, 2005.

STRIER, K. B. **Primate Behavioral Ecology**. Boston, 1999.

SUMNER, P.; MOLLON, J. D. Chromaticity as a signal of ripeness in fruits taken by primates. **The Journal of experimental biology**, v. 203, n. Pt 13, p. 1987–2000, 2000a.

- SUMNER, P.; MOLLON, J. D. Catarrhine photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. **Journal of Experimental Biology**, v. 203, p. 1963–1986, 2000b.
- SUMNER, P.; MOLLON, J. D. Did primate trichromacy evolve for frugivory or folivory? In: J. D. Mollon; J. Pokorny; K. Knoblauch (Eds.); **Normal and Defective Colour Vision**. p. 21–30, 2003. Oxford: Oxford University Press.
- SURRIDGE, A. K.; MUNDY, N. I. Trans-specific evolution of opsin alleles and the maintenance of trichromatic color vision in Callitrichine primates. **Molecular Ecology**, v. 11, p. 2157–2169, 2002.
- SURRIDGE, A. K.; OSORIO, D.; MUNDY, N. I. Evolution and selection of trichromatic vision in primates. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 4, p. 198–205, 2003.
- SURRIDGE, A. K.; SUAREZ, S. S.; BUCHANAN, H. M.; SMITH, A. C.; MUNDY, N. I. Color vision pigment frequencies in wild tamarins (*Saguinus* spp.). **American Journal of Primatology**, v. 67, p. 463–470, 2005.
- TALEBI, M. G.; POPE, T. R.; VOGEL, E. R.; NEITZ, M.; DOMINY, N. J. Polymorphism of visual pigments in the muriqui (Primates, Atelidae). **Molecular Ecology**, v. 15, p. 551–558, 2006.
- TAN, Y.; LI, W. H. Trichromatic vision in prosimians. **Nature**, v. 402, n. 6757, p. 36, 1999.
- TERBORGH, J. **Five New World primates: a Study in Comparative Ecology**. Princeton University Press, 1984.
- TOVÉE, M. J. **An Introduction to the Visual System**. UK: Cambridge University Press, 1996.
- TOVÉE, M. J.; BOWMAKER, J. K.; MOLLON, J. D. The relationship between cone pigments and behavioural sensitivity in a New World monkey (*Callithrix jacchus jacchus*). **Vision Research**, v. 32, n. 5, p. 867–878, 1992.
- VAN ROOSMALEN, M. G. M. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. **Acta Amazônica**, v. 15, p. 1–238, 1985.
- VAN ROOSMALEN, M. G. M.; MITTERMEIER, R. A.; FLEAGLE, J. G. Diet of the northern bearded saki (*Chiropotes satanas chiropotes*): a neotropical seed predator. **American Journal of Primatology**, v. 14, p. 11–35, 1988.
- VAN ROOSMALEN, M. G. M.; MITTERMEIER, R. A.; MILTON, K. The bearded saki, genus *Chiropotes*. In: A. F. Coimbra-Filho; R. A. Mittermeier (Eds.); **Ecology and Behavior of Neotropical Primates**. Vol. 1, p.419–441, 1981. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.

VEIGA, L. M. **Ecologia e Comportamento do Cuxiú-Preto (*Chiropotes satanas*) na Paisagem Fragmentada na Amazônia Oriental**, 2006. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Pará.

VEIGA, L. M.; FERRARI, S. F. Predation of arthropods by southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in eastern Brazilian Amazonia. **American Journal of Primatology**, v. 68, p. 209–215, 2006.

VEIGA, L. M.; FERRARI, S. F. Ecology and behavior of bearded sakis (genus *Chiropotes*). In: L. M. Veiga; A. A. Barnett; S. F. Ferrari; M. A. Norconk (Eds.); **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**. p. 240–249, 2013. Cambridge: Cambridge University Press.

VEIGA, L. M.; SILVA JR., J. S.; FERRARI, S. F.; RYLANDS, A. B. *Chiropotes utahickae*. Disponível em: <<http://www.iucnredlist.org/details/43892/0>>. Acesso em: 28/10/2013.

VEIGA, L. M.; SILVA JR., J. S.; FERRARI, S. F.; RYLANDS, A. B. *Chiropotes satanas*. Disponível em: <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Acesso em: 12/12/2013.

VEIGA, L. M.; SILVA, S. S. B.; FERRARI, S. F. Relatives or just good friends? Affiliative relationships among male southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*). **Livro de Resumos, XI Congresso Brasileiro de Primatologia, Porto Alegre**, p. 174, 2005.

VIEIRA, T. M. **Aspectos da Ecologia do Cuxiú de Uta Hick, *Chiropotes utahickae* (Hershkovitz, 1985), com Ênfase na Exploração Alimentar de Espécies Arbóreas da Ilha de Germoplasma, Tucuruí-PA**, 2005. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Pará, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará.

VISALBERGHI, E.; FRAGASZY, D.; OTTONI, E.; et al. Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 132, p. 426–444, 2007.

WÄSSLE, H. Parallel pathways from the outer to the inner retina in primates. In: K. R. Gegenfurtner; L. T. Sharpe (Eds.); **Color Vision: From Genes to Perception**, 2000. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

WYSZECKI, G.; STYLES, W. S. **Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae**. NewWork: Wiley, 1982.

YOKOYAMA, S. Molecular evolution of color vision in vertebrates. **Gene**, v. 300, n. 1–2, p. 69–78, 2002.

ZEKI, S. The physiology of the colour pathways. In: S. Zeki (Ed.); **A Vision of the Brain**. p.256–263, 1993. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications.

ZEKI, S. **Inner vision**. Oxford: Oxford University Press, 1999.

## 6. ANEXOS

Anexo 1 – Licença concedida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade para a realização dos estudos comportamental e ecológico-alimentar



Ministério do Meio Ambiente - MMA  
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio  
Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO

### Autorização para atividades com finalidade científica

<b>Número: 28427-1</b>	<b>Data da Emissão: 25/07/2011 12:31</b>
<b>Dados do titular</b>	
Nome: Eidianne Moreira de Lima	CPF: 459.752.722-20
Título do Projeto: PERCEPÇÃO DE CORES NO CUXIÚ-CINZA ( <i>Chiroptes utahickae</i> LESSON, 1840): UM ESTUDO COMPORTAMENTAL COM IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS	
Nome da Instituição : FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA	CNPJ: 00.038.174/0001-43

#### Cronograma de atividades

#	Descrição da atividade	Início (mês/ano)	Fim (mês/ano)
1	Coleta de dados na Fazenda Jutaituba	05/2011	10/2011
2	Habituação do grupo cativo do CENP	05/2011	12/2011
3	Testes experimentais com o grupo cativo do CENP	01/2012	08/2012

De acordo com o art. 33 da IN 154/2009, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto.

#### Observações e ressalvas

1	As atividades de campo exercidas por pessoa natural ou jurídica estrangeira, em todo o território nacional, que impliquem o deslocamento de recursos humanos e materiais, tendo por objeto coletar dados, materiais, espécimes biológicos e minerais, peças integrantes da cultura nativa e cultura popular, presente e passa da, obtidos por meio de recursos e técnicas que se destinem ao estudo, à difusão ou à pesquisa, estão sujeitas a autorização do Ministério de Ciência e Tecnologia.
2	Esta autorização NÃO exime o pesquisador titular e os membros de sua equipe da necessidade de obter as anuências previstas em outros instrumentos legais, bem como do consentimento do responsável pela área, pública ou privada, onde será realizada a atividade, inclusive do órgão gestor de terra indígena (FUNAI), da unidade de conservação estadual, distrital ou municipal, ou do proprietário, arrendatário, posseiro ou morador de área dentro dos limites de unidade de conservação federal cujo processo de regularização fundiária encontra-se em curso.
3	Este documento somente poderá ser utilizado para os fins previstos na Instrução Normativa IBAMA nº 154/2007 ou na Instrução Normativa ICMBio nº 10/2010, no que especifica esta Autorização, não podendo ser utilizado para fins comerciais, industriais ou esportivos. O material biológico coletado deverá ser utilizado para atividades científicas ou didáticas no âmbito do ensino superior.
4	O titular de licença ou autorização e os membros da sua equipe deverão optar por métodos de coleta e instrumentos de captura direcionados, sempre que possível, ao grupo taxonômico de interesse, evitando a morte ou dano significativo a outros grupos; e empregar esforço de coleta ou captura que não comprometa a viabilidade de populações do grupo taxonômico de interesse em condição in situ.
5	Este documento não dispensa o cumprimento da legislação que dispõe sobre acesso a componente do patrimônio genético existente no território nacional, na plataforma continental e na zona econômica exclusiva, ou ao conhecimento tradicional associado ao patrimônio genético, para fins de pesquisa científica, bioprospecção e desenvolvimento tecnológico. Veja maiores informações em <a href="http://www.mma.gov.br/cgen">www.mma.gov.br/cgen</a> .
6	Em caso de pesquisa em UNIDADE DE CONSERVAÇÃO, o pesquisador titular desta autorização deverá contactar a administração da unidade a fim de CONFIRMAR AS DATAS das expedições, as condições para realização das coletas e de uso da infra-estrutura da unidade.

#### Locais onde as atividades de campo serão executadas

#	Município	UF	Descrição do local	Tipo
1	ANANINDEUA	PA	Centro Nacional de Primatas	Fora de UC
2	BAIAO	PA	Fazenda Jutaituba	Fora de UC

#### Material e métodos

1	Amostras biológicas (Plantas)	Semente, Frutos/estróbilos, Folhas
2	Método de captura/coleta (Plantas)	Coleta manual

#### Destino do material biológico coletado

#	Nome local destino	Tipo Destino
1	MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI	coleção

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet ([www.icmbio.gov.br/sisbio](http://www.icmbio.gov.br/sisbio)).

**Código de autenticação: 82817274**



Página 1/2

Anexo 2 – Aprovação concedida pelo Comitê de Ética em Pesquisa com Animais do Instituto Evandro Chagas dos estudos comportamental e ecológico-alimentar



Parecer de Aprovação Nº 0029/2011/CEPAN/IEC/SVS/MS  
**Protocolo CEPAN - nº 011/2011**

Ananindeua/PA, 06 de dezembro de 2011.

Projeto: **“Percepção de cores no cuxiú-cinza (*Chiropotes utahichae*, LESSON, 1940):  
 Um estudo comportamental com implicações ecológicas”.**

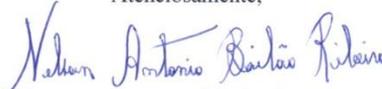
Pesquisador Responsável: Ana Cristina Mendes de Oliveira

Conforme decisão do Comitê de Ética em Pesquisa com Animais-CEPAN do Instituto Evandro Chagas, cientificamos que o projeto acima **foi aprovado.**

Recomendamos ao coordenador responsável que mantenha atualizados todos os documentos pertinentes ao projeto.

Os relatórios parciais deverão ser encaminhados a este Comitê, anualmente, a partir do início do projeto.

Atenciosamente,

  
 NELSON ANTONIO BAILÃO RIBEIRO  
 Coordenador do CEPAN/IEC

Anexo 3 – Licença concedida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade para a realização do estudo genético



Ministério do Meio Ambiente - MMA  
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio  
Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO

**Autorização para atividades com finalidade científica**

<b>Número: 34476-1</b>	<b>Data da Emissão: 04/06/2012 17:37</b>
<b>Dados do titular</b>	
Nome: Eldianne Moreira de Lima	CPF: 459.752.722-20
Título do Projeto: DETERMINAÇÃO GÊNICA DA VISÃO DE CORES EM CUXIÚS-CINZA (CHIROPOTES UTAHICKAE) RESIDENTES NO CENTRO NACIONAL DE PRIMATAS, PARÁ	
Nome da Instituição : FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA	CNPJ: 00.038.174/0001-43

**Cronograma de atividades**

#	Descrição da atividade	Início (mês/ano)	Fim (mês/ano)
1	Coleta de material biológico (sangue)	06/2012	06/2012
2	Análise molecular	06/2012	06/2013

De acordo com o art. 33 da IN 154/2009, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto, mas deverá ser revalidada anualmente mediante a apresentação do relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias a contar da data do aniversário de sua emissão.

**Observações e ressalvas**

1	As atividades de campo exercidas por pessoa natural ou jurídica estrangeira, em todo o território nacional, que impliquem o deslocamento de recursos humanos e materiais, tendo por objeto coletar dados, materiais, espécimes biológicos e minerais, peças integrantes da cultura nativa e cultura popular, presente e passada, obtidos por meio de recursos e técnicas que se destinem ao estudo, à difusão ou à pesquisa, estão sujeitas a autorização do Ministério de Ciência e Tecnologia.
2	Esta autorização NÃO exime o pesquisador titular e os membros de sua equipe da necessidade de obter as anuências previstas em outros instrumentos legais, bem como do consentimento do responsável pela área, pública ou privada, onde será realizada a atividade, inclusive do órgão gestor de terra indígena (FUNAI), da unidade de conservação estadual, distrital ou municipal, ou do proprietário, arrendatário, posseiro ou morador de área dentro dos limites de unidade de conservação federal cujo processo de regularização fundiária encontra-se em curso.
3	Este documento somente poderá ser utilizado para os fins previstos na Instrução Normativa IBAMA n° 154/2007 ou na Instrução Normativa ICMBio n° 10/2010, no que especifica esta Autorização, não podendo ser utilizado para fins comerciais, industriais ou esportivos. O material biológico coletado deverá ser utilizado para atividades científicas ou didáticas no âmbito do ensino superior.
4	A autorização para envio ao exterior de material biológico não consignado deverá ser requerida por meio do endereço eletrônico <a href="http://www.ibama.gov.br">www.ibama.gov.br</a> (Serviços on-line - Licença para importação ou exportação de flora e fauna - CITES e não CITES). Em caso de material consignado, consulte <a href="http://www.icmbio.gov.br/sisbio">www.icmbio.gov.br/sisbio</a> - menu Exportação.
5	O titular de licença ou autorização e os membros da sua equipe deverão optar por métodos de coleta e instrumentos de captura direcionados, sempre que possível, ao grupo taxonômico de interesse, evitando a morte ou dano significativo a outros grupos; e empregar esforço de coleta ou captura que não comprometa a viabilidade de populações do grupo taxonômico de interesse em condição in situ.
6	O titular de autorização ou de licença permanente, assim como os membros de sua equipe, quando da violação da legislação vigente, ou quando da inadequação, omissão ou falsa descrição de informações relevantes que subsidiaram a expedição do ato, poderá, mediante decisão motivada, ter a autorização ou licença suspensa ou revogada pelo ICMBio e o material biológico coletado apreendido nos termos da legislação brasileira em vigor.
7	Este documento não dispensa o cumprimento da legislação que dispõe sobre acesso a componente do patrimônio genético existente no território nacional, na plataforma continental e na zona econômica exclusiva, ou ao conhecimento tradicional associado ao patrimônio genético, para fins de pesquisa científica, bioprospecção e desenvolvimento tecnológico. Veja maiores informações em <a href="http://www.mma.gov.br/cgen">www.mma.gov.br/cgen</a> .
8	Em caso de pesquisa em UNIDADE DE CONSERVAÇÃO, o pesquisador titular desta autorização deverá contactar a administração da unidade a fim de CONFIRMAR AS DATAS das expedições, as condições para realização das coletas e de uso da infra-estrutura da unidade.

**Equipe**

#	Nome	Função	CPF	Doc. Identidade	Nacionalidade
1	Valdir Filgueiras Pessoa	Prof. Orientador	073.281.504-59	712730 SSP-PE	Brasileira
2	Leonardo dos Santos Sena	Coordenador temático	454.770.942-49	2106816 SSP/PA-PA	Brasileira
3	Ana Cristina Mendes de Oliveira	Coordenação Geral	895.940.376-87	441 6592 SSP-PA-PA	Brasileira
4	Paulo Henrique Gomes de Castro	Responsável Técnico no Centro Nacional de Primatas	251.854.462-34	1548771 SSP-PA	Brasileira

**Locais onde as atividades de campo serão executadas**

#	Município	UF	Descrição do local	Tipo
1	ANANINDEUA	PA	Centro Nacional de Primatas	Fora de UC Federal
2	BELEM	PA	Universidade Federal do Pará	Fora de UC Federal

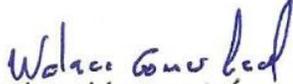
Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa n°154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet ([www.icmbio.gov.br/sisbio](http://www.icmbio.gov.br/sisbio)).

**Código de autenticação: 34648841**



Página 1/3

Anexo 4 – Aprovação concedida pelo Comitê de Ética em Pesquisa com Animais de Experimentação da Universidade Federal do Pará para a realização do estudo genético

 <b>cepae</b>	<b>comitê de ética em pesquisa com animais de experimentação</b> 
<p><b>PARECER BIO082-12</b></p>	
<p><b>Projeto: DETERMINAÇÃO GÊNICA DA VISÃO DE CORES EM CUXIÚS-CINZA (CHIROPOTES UTAHICKAE HERSHKOVITZ, 1985) RESIDENTES NO CENTRO NACIONAL DE PRIMATAS, PARÁ</b></p>	
<p>Coordenador(a): Prof. Dr. Leonardo dos Santos Sena</p>	
<p>Área Temática: Biologia</p>	
<p>Vigência: 01/06/2012 a 01/06/2013</p>	
<p>Nº na CEPAE-UFPA: BIO082-12</p>	
<p>O projeto acima identificado foi avaliado pelo Comitê de Ética Em Pesquisa Com Animais de Experimentação da Universidade Federal do Pará (CEPAE). O tema eleito para a investigação é de alto teor científico justificando a utilização do modelo animal proposto. Os procedimentos experimentais utilizados seguem as normas locais e internacionais para tratamento e manipulação de animais de experimentação. Portanto, o CEPAE, através de seu presidente, no uso das atribuições delegadas pela portaria Nº 3988/2011 do Reitor da Universidade Federal do Pará, resolve <b>APROVAR</b> a utilização de animais de experimentação nas atividades do projeto em questão, no período de vigência estabelecido. As atividades experimentais fora do período de vigência devem receber nova autorização deste comitê.</p>	
<p>Belém, 30 de maio de 2012</p>	
<p>  <b>Prof. Dr. Wallace Gomes Leal</b>          Presidente do CEPAE-UFPA</p>	

Aprendizagem por cuxiús-cinza.

Passos, FC & Miranda, JMD (Eds.)  
A Primatologia no Brasil. Vol. 13  
Curitiba: SBPr, 2014  
ISBN: 978-85-61048-05-1

## CAPÍTULO 20

### Aprendizagem discriminativa de cores por cuxiús-cinza (*Chiropotes utahickae* Hershkovitz, 1985)

Eldianne M. de Lima<sup>1,\*</sup>; Ana Cristina Mendes-Oliveira<sup>2</sup>; Eduardo de A. Gutierrez<sup>1</sup>; Antônio C. Araújo Júnior<sup>3</sup>; Paulo H. Castro<sup>4</sup> & Valdir F. Pessoa<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Neurociências e Comportamento, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília - UnB, Brasília, DF, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Ecologia e Zoologia de Vertebrados, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belé, PA, Brasil.

<sup>3</sup>Secretaria de Estado de Educação do Distrito Federal, Brasília, DF, Brasil.

<sup>4</sup>Centro Nacional de Primatas, Instituto Evandro Chagas, Serviço de Vigilância Sanitária, Ministério da Saúde, Brasil.

\* Autor correspondente: [eldiannelima@yahoo.com.br](mailto:eldiannelima@yahoo.com.br)

**RESUMO.** O processo de aprendizagem por condicionamento pode ocorrer de duas formas: gradual ou subitamente. Na primeira, são necessárias inúmeras exposições (aquisição de experiência) a uma situação, até que uma resposta apropriada possa ser associada a tal situação, aumentando gradualmente a sua probabilidade ou frequência. A forma súbita de aprendizagem (ou *insight*) foi inicialmente demonstrada nos estudos em *Homo sapiens* Linnaeus, 1758 (humanos), e posteriormente em *Pongo pygmaeus* (Linnaeus, 1760) (orangotangos) diante da resolução de problemas experimentais. Porém, para que a aprendizagem ocorra, se faz necessário que o animal adquira um repertório comportamental básico. Nesse contexto, o presente estudo teve como objetivos: avaliar a habilidade e plasticidade comportamental de *Chiropotes utahickae* Hershkovitz, 1985 (cuxiús-cinza) diante do processo de aprendizagem discriminativa de estímulos cromáticos e, conseqüentemente, o seu potencial como modelo experimental; identificar o tipo e as estruturas conceituais desse processo em um novo modelo. O grupo de estudo se constituiu por oito indivíduos de *C. utahickae*, cinco fêmeas e três machos residentes no Centro Nacional de Primatas. Evidenciou-se que: *C. utahickae* é um modelo potencial experimental; o padrão de ocorrência de aprendizagem comum em *C. utahickae* foi gradual, embora o *insight* tenha ocorrido em dois indivíduos sem nenhuma relação aparente com as condições de história experimental; e uma das estratégias de escolha mais utilizada para tentar resolver o problema experimental foi diretamente relacionada com a experiência prévia de treino, a qual pode ter favorecido ambas as formas de aprendizagem evidenciadas.

	Journal	MSP No.	Dispatch: June 24, 2014	CE: Anand Babu
	AJP	14-0012.R2(22311)	No. of Pages: 10	PE: Adrienne Cook

American Journal of Primatology 9999:1–10 (2014)

## RESEARCH ARTICLE

Polymorphic Color Vision in Captive Uta Hick's *Cuxiús*, or Bearded Sakis (*Chiropotes Utahickae*)

ELDIANNE MOREIRA DE LIMA<sup>1\*</sup>, DANIEL MARQUES ALMEIDA PESSOA<sup>2</sup>, LEONARDO SENA<sup>3</sup>,  
ALINE GRASIELLE COSTA DE MELO<sup>4</sup>, PAULO HENRIQUE GOMES DE CASTRO<sup>5</sup>,  
ANA CRISTINA OLIVEIRA-MENDES<sup>6</sup>, MARIA PAULA CRUZ SCHNEIDER<sup>4</sup>, AND VALDIR FILGUEIRAS PESSOA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratory of Neurosciences and Behaviour, University of Brasília, Brasília, DF, Brazil

<sup>2</sup>Laboratory of Sensory Ecology, Federal University of Rio Grande do Norte, Natal, RN, Brazil

<sup>3</sup>Laboratory of Medical and Human Genetics, Federal University of Pará, Belém, PA, Brazil

<sup>4</sup>Laboratory of DNA Polymorphism, Federal University of Pará, Belém, PA, Brazil

<sup>5</sup>National Primate Center, Evandro Chagas Institute, Secretariat of Surveillance in Health, Ministry of Health, Ananindeua, PA, Brazil

<sup>6</sup>Laboratory of Ecology and Zoology of Vertebrates, Federal University of Pará, Belém, PA, Brazil

The pitheciines (*Chiropotes*, *Pithecia*, and *Cacajao*) are frugivorous Neotropical primates that specialize on the predation of seeds from unripe fruits, usually cryptic against the foliage. However, little is known about the color vision distribution within this taxon, and even less about the abilities shared by these animals regarding discrimination of chromatic targets. The aim of this study was to evaluate the color vision perception of captive Uta Hick's *cuxiús*, or bearded sakis (*Chiropotes utahickae*) through a behavioral paradigm of color visual discrimination, as well as to estimate, by genetic studies, the number and kinds of medium to long wavelength cone photopigment (opsins) encoded by this species. Among 12 *cuxiús* (7 males and 5 females) studied only 1 female was diagnosed as a trichromat. Results from genotyping were in line with our behavioral data and showed that *cuxiús* carried one (dichromat) or two (trichromat) medium to long wavelength pigments alleles, demonstrating a color vision polymorphism in *C. utahickae* similar to the majority of Neotropical Primates. Am. J. Primatol. 9999:1–10, 2014.

© 2014 Wiley Periodicals, Inc.

**Key words:** pitheciines; genotyping; behavior; Munsell color system; discrimination

## INTRODUCTION

Color vision is achieved through comparison of photoreceptors activities with spectral peaks in the short (blue cones), middle (green cones), and long (red cones) wavelengths. Among mammals, primates have evolved a unique ability for three-dimensional color vision (trichromacy) via allelic differentiation (polymorphic color vision) or gene duplication (uniform trichromacy) of the middle to long wavelength-sensitive (M/LWS, or red-green) opsin gene [Kawamura et al., 2012]. Polymorphic color vision is a peculiar and characteristic condition of Neotropical primates [Jacobs, 1993, 2007] and some prosimians [Leonhardt et al., 2009; Tan & Li, 1999], although *Alouatta* and *Aotus*, two acknowledged exceptions, present uniform trichromacy [Araújo et al., 2008; Jacobs et al., 1996] and monochromacy [Jacobs, 1993], respectively. The M/LWS (middle/long wavelength) gene is located in a single locus on the X chromosome, which is responsible for coding cone photopigments (opsins) that are maximally sensitive to the green-red spectral range [Jacobs, 2007; Neitz et al., 1991]. On the other hand, the SWS (short

wavelength) gene is located on an autosomal chromosome and is responsible for coding opsins that are highly sensitive to blue [Jacobs et al., 1996]. Such arrangement results in dichromatic or trichromatic vision in homozygous or heterozygous females, respectively, while hemizygous males are mandatorily dichromats [Mollon et al., 1984; Neitz et al., 1991].

Color vision is the result of active processes carried out by the nervous system as a whole, which

Contract grant sponsor: DPP-UnB; contract grant sponsor: CNPq

Conflicts of interest: None.

\*Correspondence to: Eldianne Lima, Laboratório de Neurociências e Comportamento, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, DF CEP 70.910-900, Brazil.  
E-mail: eldiannelima@yahoo.com.br

Received 22 January 2014; revised 29 May 2014; revision accepted 31 May 2014

DOI: 10.1002/ajp.22311  
Published online XX Month Year in Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com).

© 2014 Wiley Periodicals, Inc.

Anexo 7 – Ficha de treino 2 aplicada ao grupo experimental de *Chiropotes utahickae* no CENP, Pará, Brasil

<b>MODELAGEM EXPERIMENTAL</b>											
<b>Data:</b> _____			<b>Tarefa Treino</b>			<b>Início:</b> _____					
<b>Sujeito:</b> _____			<b>Matiz: 2,5YR x 5B</b>			<b>Término:</b> _____					
<b>Experimentador:</b> _____			<b>Brilho: 4, 5, 6, e 7</b>			<b>SD+: 2,5YR</b>					
Nº tent.	D	E	R	M	Obs	Nº tent.	D	E	R	M	Obs
1	YR4	B7				33	YR7	B5			
2	YR7	B7				34	B4	YR6			
3	B4	YR4				35	B7	YR6			
4	B4	YR6				36	YR7	B7			
5	YR5	B6				37	YR7	B4			
6	B7	YR5				38	B5	YR4			
7	YR6	B7				39	B7	YR5			
8	B5	YR5				40	YR6	B6			
9	B6	YR6				41	YR4	B4			
10	YR4	B5				42	B4	YR4			
11	YR7	B6				43	YR5	B6			
12	YR7	B4				44	B5	YR6			
13	B5	YR6				45	B7	YR4			
14	B4	YR5				46	B6	YR7			
15	YR4	B6				47	YR5	B5			
16	B5	YR7				48	YR5	B4			
17	B6	YR5				49	B6	YR5			
18	YR6	B4				50	YR7	B5			
19	B7	YR7				51	YR7	B6			
20	YR6	B7				52	B7	YR5			
21	YR4	B7				53	B5	YR5			
22	B4	YR5				54	YR6	B4			
23	YR4	B5				55	YR6	B7			
24	B7	YR5				56	B6	YR6			
25	YR4	B4				57	YR7	B4			
26	YR5	B5				58	B6	YR4			
27	B6	YR6				59	B5	YR4			
28	B5	YR7				60	YR7	B7			
29	B5	YR6				61	YR6	B5			
30	YR7	B4				62	B7	YR4			
31	YR7	B6				63	B4	YR5			
32	B6	YR4				64	YR4	B4			
<b>Nº de tentativas:</b>			<b>Nº de erros:</b>			<b>% de acertos:</b>					

Anexo 8– Diversidade botânica das espécies consumidas por *Chiropotes utahickae* na Fazenda Jutaituba, Pará, Brasil

<b>Táxon</b>	<b>Nome Vernacular</b>
<b>Anacardiaceae</b>	
<i>Anacardium tenuifolium</i> Ducke	Taperebarana
<b>Annonaceae</b>	
<i>Anaxagorea</i> spp.	Envira-amarela
<i>Annona</i> spp.	Ata-grande
<i>Onychopetalum amazonicum</i> R. E. Fr.	Envira-preta
<b>Apocynaceae</b>	
<i>Couma utilis</i> (Mart.) Müll. Arg.	Amapá-preto
<i>Himatanthus sucuuba</i> (Spruce ex Müll. Arg.) Woodson	Angelim-amargoso
<b>Bignoniaceae</b>	
<i>Distictella magnoliifolia</i> (Kunth) Sandwith	Tajá
<i>Memora magnifica</i> (Mart. ex DC.) Bureau ex Warm.	Cipó 1
<b>Chrysobalanaceae</b>	
<i>Licania canescens</i> Benoist	Cariperana
<i>Licania laxiflora</i> Fritsch	Casca-seca
<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Schult.) Kuntze	Caripé
<b>Clusiaceae</b>	
<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	Ananim
<b>Lauraceae</b>	
<i>Ocotea caudata</i> (Nees) Mez	Louro-abacate
<i>Ocotea</i> spp.	Louro
<b>Lecythidaceae</b>	
<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	Tauari
<i>Eschweilera amazonica</i> R. Knuth	Matamatá-jibóia
<i>Eschweilera collina</i> Eyma	Matamatá-ripeiro
<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	Matamatá-branco
<i>Eschweilera pedicellata</i> (Rich.) S.A.Mori	Matamatá-preto
<b>Leguminosae</b>	
<i>Parkia ulei</i> (Harms) Kuhlm.	Fava-branca
<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	Ingá-xixica
<i>Inga rubiginosa</i> (Rich.) DC.	Ingá-branca
<i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd.	Cumarú
<i>Poecilanthe effusa</i> (Huber) Ducke	Gema-de-ovo
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	Fava-de-paca
<i>Vouacapoua americana</i> Aubl.	Acapu
<b>Malvaceae (Tiliaceae)</b>	
<i>Apeiba glabra</i> Aubl.	Pente-de-macaco
<b>Marcgraviaceae</b>	
<i>Norantea guianensis</i> Aubl.	Cipó rabo-de-arara
<b>Moraceae</b>	
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	Guariúba
<i>Ficus pertusa</i> L.f.	Apuí 2
<i>Ficus</i> spp.	Cipó-apuí, apuí 1

## Anexo 7. Continuação

<b>Táxon</b>	<b>Nome Vernacular</b>
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	Muratinga
<b>Myristicaceae</b>	
<i>Compsonera ulei</i> Warb. ex Pilg.	Sucupira-tento
<i>Virola michelii</i> Heckel	Ucuúba-preta
<b>Ochnaceae (Quiinaceae)</b>	
<i>Quiina rhytidopus</i> Tul.	Papo-de-mutum
<b>Passifloraceae</b>	
<i>Passiflora acuminata</i> DC.	Maracujá-do-mato 2
<i>Passiflora coccinea</i> Aubl.	Maracujá-do-mato 1
<b>Rubiaceae</b>	
<i>Coussarea paniculata</i> (Vahl) Standl.	Caferana
<b>Salicaceae (Flacourtiaceae)</b>	
<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	Pau-jacaré
<b>Sapotaceae</b>	
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	Abiu-duro
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	Massaranduba
<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	Abiurana-vermelha
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	Abiu-seco
<i>Pouteria gongrijpii</i> Eyma	Abiurana-vermelha 3
<i>Pouteria macrophylla</i> (Lam.) Eyma	Abiu-tuturubá
<i>Pouteria oppositifolia</i> (Ducke) Baehni	Guajará-bolacha
<i>Pouteria</i> spp.	Guajará-vermelho
<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	Goiabão
<i>Pouteria egregia</i> Sandwith	Guajará-ferro
<b>Urticaceae (Cecropiaceae)</b>	
<i>Pourouma tomentosa</i> Trécul	Embaubarana