



Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Departamento de Ciências Fisiológicas  
Laboratório de Neurociências e comportamento



## Dissertação de Mestrado

# Implicações do Polimorfismo Visual do Saguí-do-Cerrado (*Callithrix penicillata* - PRIMATES) Sobre a Detecção de Potenciais Predadores

Aluno: Rafael Cavalcanti de Albuquerque Ajuz

Orientador: Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa

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

Brasília, 2009

Se as cores, os sons e os sabores, por mais reais  
que possam parecer, são apenas interpretações  
individuais, reféns dos mecanismos cerebrais, me  
pergunto: o que é a verdade?

## AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, meus melhores amigos. Tenho que destacar o apoio e o exemplo que sempre tive dentro de casa. Serei eternamente grato!

À minha melhor amiga e namorada, Cris. Por todo seu carinho, compreensão e apoio neste trabalho que tanto me exigiu tempo e dedicação. Amo-te.

Às minhas queridas irmãs, Lê e Ana, que sempre estiveram ao meu lado torcendo por mim.

Ao Prof. Valdir Pessoa, meu orientador, que desde a graduação me orientou em minha vida acadêmica e sempre me inspirou quando precisei definir o que é ser um mestre.

Ao Prof. Daniel Pessoa, meu co-orientador, por acreditar em mim. Agradeço pelo convite e pela idéia do tema da dissertação, se não fosse por ele, não teria voltado à vida acadêmica tão cedo. Suas contribuições sempre foram essenciais, mesmo à distância.

Aos professores e colegas de laboratório, muito obrigado pelo convívio e pelas conversas que tanto ajudaram na construção do meu conhecimento. Em especial à Mariana Araújo, Eduardo Perini, Soha, Patrícia e Tiago, companheiros da espectrofotometria que também conhecem as dificuldades da metodologia utilizada neste trabalho.

Ao pessoal do Laboratório de Mastozoologia da UnB, Prof. Jader Marinho, Léo, Pedro e Raquel. Pela disponibilidade e apoio que possibilitaram às medições dos espectros das pelagens dos predadores. Obrigado.

Aos grandes amigos que fiz durante o curso de biologia, em especial aos meus parceiros de campo: Guilherme (vulgo Minie), Diego (vulgo Lindoso) e Plínio (vulgo Plink). Se não fosse o apoio de vocês e o incentivo em campo não teria conseguido sozinho. Eles sabem como foi árduo ficar em baixo do sol durante horas, em pleno final de semana, fazendo centenas de medidas de espectros de folhas. Não sei nem como agradecê-los.

Aos meus amigos da Feb, por serem especiais para mim. Em especial ao Cássio por ser meu parceiro de campo no momento mais crítico, quando todos os dados foram coletados novamente em

tempo recorde. Valeu mesmo.

Ao Rodrigo, por suas contribuições quanto aos modelos estatísticos. Nossas conversas foram essenciais.

Ao Rafael Maia, por toda sua disponibilidade, em me ajudar a analisar os dados novamente em tempo recorde. Além das várias idéias trocadas. Se não fosse sua força não teria conseguido.

Ao Alê Zaguettho, por toda sua habilidade com o MatLab. Graças a sua força os gráficos em 3D se tornaram realidade. Muito obrigado.

Aos meus amigos do Sagrado, que sempre estiveram ao meu lado, amigos na essência da palavra. Em especial ao Bruno, por sua força na estatística. Valeu!

Aos meus chefes, Tânia e Tônico, por compreenderem a importância do meu mestrado e sempre me apoiarem nos momentos em que precisei. Ao Raul Gonzalez pela confiança em meu trabalho. Afinal, a todos os meus colegas de trabalho, tanto do Zôo quanto do Ibama, nossa convivência e troca de experiências são fundamentais para minha formação profissional. Tenho certeza de que além de colegas, cultivei grandes amigos.

Ao Alexandre Zeitune e a Liane Carpi pela amizade e pelas fotos cordialmente cedidas.

Ao Spy, por todo o carinho e dedicação, ao grande S.P.F.C. e ao Eddie Vedder, pelos momentos de inspiração.

Às Professoras Regina Macedo, Marília Barros e Clotilde Tavares por terem aceitado o convite para compor minha banca examinadora. Seus conselhos e orientações foram essenciais para a finalização desta dissertação.

Aos amigos que (com certeza) eu possa ter esquecido neste difícil exercício de relembrar nomes. Não levem a sério a minha falta de memória, vocês sabem o apreço que tenho por todos.

Como visto, este trabalho foi fruto de uma cooperação entre amigos, onde pude contar com o apoio, o auxílio e a atenção de diversas pessoas, as quais tenho o imenso prazer de chamá-los de meus amigos. Com certeza o maior bem que conquistei!

## RESUMO

Introdução: A evolução da visão de cores dos primatas é uma questão não totalmente compreendida. Por este grupo se mostrar muito dependente da visão e devido à curiosa diferenciação entre os macacos do Novo e do Velho Mundo, com o polimorfismo visual nos platirrinos e o tricromatismo uniforme nos catarrinos, há na literatura uma busca constante para entender esta realidade. Vários trabalhos sugerem a pressão de predação como uma influência importante na força seletiva para a evolução do sistema visual dos primatas, porém com pouca investigação neste sentido. Essa dissertação se propõe a contribuir na compreensão de como pode ser o desempenho dos diferentes fenótipos para visão de cores de um macaco do Novo Mundo, o *Callithrix penicillata*, em relação à detecção de seus potenciais predadores. O desempenho diferencial dos diferentes fenótipos na realização desta tarefa pode ajudar a compreender a evolução do sistema visual polimórfico desta espécie. Metodologia: Com base em experimentos com espectrofotometria, as pelagens dos potenciais predadores do *C. penicillata* e os componentes do plano de fundo de diferentes fitofisionomias do cerrado foram mensurados e contrastados. Essas informações foram analisadas por dois modelos: diagramas de cromaticidade e distâncias cromáticas - que inferiram o quão eficiente são os diferentes fenótipos visuais na aquisição dessas informações. Resultados e conclusões: De acordo com a distribuição dos espectros mensurados nos diagramas de cromaticidade, o padrão de cor da pelagem dos potenciais predadores do *C. penicillata* estaria associado às diferentes fitofisionomias. Foi identificada uma distribuição diferencial dos espectros das diferentes fitofisionomias, com um deslocamento no eixo azul/amarelo. Finalmente, os fenótipos tricromatas se mostraram mais eficientes na detecção dos potenciais predadores quando comparados aos dicromatas, o que vai ao encontro do que a teoria da heterose sugere, sendo, portanto, a melhor proposta para relacionar a pressão de predação e a evolução do sistema visual de cores polimórfico no *C. penicillata*.

**Palavras-Chaves:** visão de cores, polimorfismo visual, predação, *Callithrix penicillata*.

## ABSTRACT

Introduction: The evolution of primates' color vision is not totally understood yet. Due to the strong dependence of primates on color vision and to the curious differentiation between New and Old World monkeys (e.g. the visual polymorphism in the platyrrhine and uniform trichromacy in the catarrhine) there is a permanent effort in the literature concerning the understanding of this phenomenon. With regard to predation pressure, many studies suggest an important influence of this selective force in the evolution of the primate visual system although studies are still scarce. The objective of this is to determine study the relationship between the performance of distinct phenotypes color vision for a New World monkey, *Callithrix penicillata*, and the detection of its potential predators. The possible different performances these phenotypes present in the detection of a potential predator may help to understand the evolution of the polymorphic visual system in this species. Methodology: The fur of *C. penicillata*'s potential predators and the background components of different Cerrado phytophysiognomies were measured and contrasted. These data were analyzed with two different models: the chromaticity diagram and the chromaticity distance, through which it was possible to infer the efficiency of the distinct phenotypes with respect to data acquisition. Results and conclusion: Considering the spectrum distribution found in chromaticity diagrams it was possible to associate pelage color pattern of the potential predators of *C. penicillata* with the distinct phytophysiognomies studied. We identified a differential distribution of the spectrum from the phytophysiognomies that showed a dislocation in the blue/yellow axis. Finally, the trichromatic phenotype was more efficient in detecting potential predators when compared to the dichromatic phenotype. These results are in agreement with hetero theory, which contains the best proposals to associate predation pressure with the evolution of the polymorphic visual system of *C. penicillata*.

Keywords: color vision, visual polymorphism, predation, *Callithrix penicillata*.

## SUMÁRIO

1. Introdução.....	8
1.1. A visão de cores nos Primatas.....	8
1.2. Predação em Platinos.....	11
1.3. Camuflagem.....	16
1.4. Espécie alvo.....	18
1.5. Fitofisionomias utilizadas.....	19
2. Relevância do trabalho.....	21
3. Objetivos.....	23
3.1. Geral.....	23
3.2. Específicos.....	24
4. Metodologia.....	24
4.1. Área de Estudo.....	24
4.2. Espécies utilizadas.....	25
4.3. Espectrofotometria.....	28
4.4. Modelos Matemáticos.....	31
4.4.1. Diagramas de cromaticidade.....	33
4.4.2 Distâncias cromáticas.....	35
5. Resultados e discussão.....	38
5.1 Potenciais predadores.....	38
5.2. Diagramas de cromaticidade.....	39
5.3. Distâncias Cromáticas.....	58
6. Conclusão.....	71
7. Referências.....	73
8. Apêndice.....	79

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1. A visão de cores nos Primatas

Os macacos têm sido intensamente utilizados em estudos da anatomia do sistema visual de primatas, pois seu sistema visual é semelhante em muitos aspectos ao do ser humano. Com base em informações anatômicas, fisiológicas e comportamentais, foram descobertas quais as áreas corticais estariam associadas ao sistema visual. Suas funções podem ser primariamente visuais, de integração multi-sensorial ou de controle motor guiado pelo sistema visual (Van Essen et al., 1992).

A via óptica começa na retina, passa pelo corpo geniculado lateral, chega ao córtex visual estriado e desta vai para um mosaico de áreas corticais extraestriadas. Em primatas tricromatas, suas retinas apresentam quatro tipos de fotorreceptores possíveis: bastonetes, cones S, cones M e cones L. Os chamados cones S (do inglês “short”) possuem pigmento com pico de sensibilidade para a cor azul, ou seja, comprimentos de onda curtos. Os cones M (do inglês “middle”) apresentam seu pico de sensibilidade para o verde, comprimentos de onda médios. Finalmente, os cones L (do inglês “long”) para o vermelho, comprimentos de onda longos. Esses fotorreceptores retínicos são conectados à células ganglionares, ainda na retina, através de complexos circuitos nervosos, de forma que cada célula ganglionar possui um campo receptor do qual participa um número variável de fotorreceptores, em duas áreas concêntricas oponentes (Hubel e Wiesel, 1966).

Para que um animal possua visão de cores é necessária a presença de, no mínimo, dois tipos de fotorreceptores que absorvam o espectro de luz de forma diferente. Na presença de apenas um tipo de fotorreceptor o indivíduo se apresentará como monocromata, como no caso de alguns mamíferos aquáticos (Peichl et al., 2001) e de animais noturnos como o *Aotus sp.* (Jacobs et al., 1993), que distinguem apenas diferenças de brilho. A maioria dos mamíferos placentários, por sua vez, apresenta dois fotopigmentos diferentes sendo, portanto, capazes de distinguir diferenças de luminosidade e uma dimensão de cor (eixo amarelo-azul). Esses animais são chamados de

dicromatas e tem uma visão similar a de um ser humano daltônico (Sumner e Mollon, 2003).

Até pouco tempo, acreditava-se que os primatas fossem os únicos mamíferos que apresentassem três fotopigmentos diferentes. Assim, eles seriam capazes de enxergar em duas dimensões cromáticas (eixos amarelo-azul e vermelho-verde) a chamada visão tricromata (Bowmaker et al., 1991; Dulai et al., 1994; Jacobs, 1996). Um estudo recente, no entanto, apresenta evidências de tricromatismo em várias espécies de marsupiais australianos (Areese et al., 2002). Outros vertebrados teriam ainda tipos adicionais de fotopigmentos, possuindo várias formas de visão em cores (Bowmaker, 1980).

Com relação aos primatas, os macacos do Velho Mundo, catarrinos, possuem um tricromatismo uniforme similar ao apresentado por seres humanos de visão normal. Desta forma, tanto os machos quanto as fêmeas possuem três fotopigmentos diferentes. Já os macacos do Novo Mundo, platirrininos, apresentam um polimorfismo visual no qual todos os machos são dicromatas e as fêmeas podem ser tricromatas, quando heterozigotas, ou dicromatas em caso de homozigose (Jacobs, 2002). O gênero *Alouatta* representaria uma exceção a esse polimorfismo visual, possuindo apenas representantes tricromatas, similar ao que ocorre nos catarrinos (Jacobs et al., 1996; Araújo Jr. et al., 2008).

O polimorfismo visual dos primatas do Novo Mundo ocorre devido à presença de somente um *locus* para os genes dos pigmentos visuais sensíveis aos comprimentos de onda médio e longo no cromossomo X. Sabe-se também que um alelo responsável pela expressão do fotopigmento sensível a ondas curtas é autossômico, localizado no cromossomo 7 (Jacobs, 2002). Logo, todos os machos só podem ser dicromatas. As fêmeas homozigotas para esse *locus* do cromossomo X, também serão dicromatas, enquanto que as fêmeas heterozigotas, que expressam um alelo diferente em cada cromossomo X, podem ser tricromatas (revisão em Jacobs, 2007).

Estudos moleculares sugerem que os sistemas visuais para percepção de cores se desenvolveram somente após a separação entre platirrininos e catarrinos, indicando uma evolução

convergente para essa característica (Jacobs, 2007).

Os primatas do Novo Mundo, conhecidos como platirrinos, possuem narinas distantes entre si e voltadas para os lados. Eles são divididos em cinco famílias: Callitrichidae, Cebidae, Aotidae, Pitheciidae e Atelidae, totalizando 110 espécies (Rylands, 2000). De todas as famílias de platirrinos, a família Callitrichidae é a que possui os menores primatas, além da maior riqueza de espécies (Rylands *et al.*, 2000), apresentando uma grande diversidade de padrões de forrageio (Garber, 1992) e uso de habitats (Rylands, 1996).

Aparentemente, os gêneros *Callithrix*, *Callimico*, *Mico* e *Saguinus* teriam evoluído em direção à ocupação de nichos insetívoros / frugívoros / exudatívoros de florestas secundárias, clareiras, e bordas de mata; o *Cebuella* teria evoluído no sentido de ocupar o nicho exsudatívoros / insetívoro de florestas inundadas; e o *Leontopithecus* seria acima de tudo um pequeno predador / frugívoro de florestas clímax (Rylands, 1996). O gênero *Callithrix*, em destaque, possui seis espécies: *Callithrix jacchus*, *C. penicillata*, *C. kuhlii*, *C. geoffroyi*, *C. aurita* e *C. flaviceps* (Rylands *et al.*, 2000).

Segundo Mollon *et al.* (1984), a heterogeneidade de ambientes, com elementos que filtram preferencialmente determinados comprimentos de onda, pode ter atuado como pressão seletiva na ocupação de diferentes nichos ecológicos por diferentes primatas. A subfamília Callitrichinae contrasta com os cebídeos por preferirem os níveis mais baixos das copas e as florestas secundárias (Sussman e Kinzey, 1984).

Os estudos relacionados com a visão de cores em calitriquídeos enfocam principalmente aspectos alimentares. Basicamente, duas correntes tentam explicar as vantagens do tricromatismo em primatas, uma pela frugivoria e outra pela folivoria. A primeira defende que a visão tricromata evoluiu primeiramente para a detecção de frutos entre a folhagem, já que provavelmente a dieta dos primatas ancestrais era constituída por um grande número de frutos, como ocorre com a maioria dos primatas diurnos atuais (REGAN *et al.*, 2001; Mollon, 1989). Já a segunda, sugere que o

tricromatismo evoluiu quando os primatas passaram a se alimentar de folhas (Dominy e Lucas, 2004), sendo necessário para a segregação de folhas novas e maduras, uma vez que observações sugerem que os primatas geralmente consomem as folhas jovens, menos fibrosas e mais protéicas (Lucas et al., 1998; Dominy et al., 2001).

Sugeriu-se também que as fêmeas de possível fenótipo tricromata se destacariam na liderança dos grupos durante o forrageamento, uma vez que elas poderiam detectar mais facilmente tanto as folhas mais maduras quanto os frutos maduros (Vogel et al., 2007). Porém, estudos recentes (Smith et al., 2003b e Dominy et al., 2003) concluíram que a visão tricromática das fêmeas não conferia vantagens para a detecção de frutos maduros quando comparado aos outros fenótipos. Em outro estudo recente (Melin et al., 2008) foi demonstrado que para um grupo de vida livre de macaco prego também não houve diferença significativa na percepção entre os diferentes fenótipos visuais, tanto para alimentos considerados crípticos, quanto para alimentos conspícuos.

Em contrapartida, a visão dicromata também poderia garantir outras vantagens perceptuais. Objetos camuflados pela cor, como alimentos crípticos e/ou predadores, seriam mais facilmente detectados pelos primatas não humanos dicromatas (Saito et al., 2005), já que eles se guiam por outras pistas, como, por exemplo: brilho, textura e forma (Morgan et al., 1992). Assim, insetos e predadores crípticos poderiam ser avistados primeiramente pelos dicromatas, que ainda possuem uma melhor visão escotópica, facilitando a detecção de predadores e o forrageio por insetos em condições de baixa luminosidade (Verhulst e Maes, 1998; Melin et al., 2007).

## **1.2. Predação em Platirrinos**

Todo animal precisa resolver três grandes questões: alimentação, reprodução e predação. Acredita-se que tanto a pressão de predação quanto a competição por comida são responsáveis por promover e modelar a vida em grupo (Moura e Alonso, 2000). O papel da predação como um fator de pressão seletiva na evolução dos primatas vem sendo estudado e debatido há alguns anos (Hill e

Dunbar, 1998). Porém, os resultados nem sempre são conclusivos devido às diferentes respostas para cada grupo de primatas, no qual, enquanto a predação foi positiva para alguns, em outros casos ela se mostrou extremamente negativa (Hill e Dunbar, 1998). Um argumento plausível para tal situação seria a de que o tamanho do corpo influenciaria na resposta a essa pressão de predação. Espécies pequenas de primatas seriam suscetíveis a uma maior gama de predadores quando comparados aos primatas com maior massa corporal (Hill e Dunbar, 1998).

Devido ao pequeno tamanho corporal, os calitriquídeos são vulneráveis a uma grande gama de potenciais predadores, o que torna a predação uma importante força seletiva nesses animais (Sussman e Kinzey, 1984). Os principais predadores de calitriquídeos seriam: mustelídeos como a irara (*Eira barbara*), felinos como o jaguarundi (*Puma yagourundi*), as cobras arborícolas e as aves de rapina (Sussman e Kinzey, 1984).

Em um trabalho de campo que visava acompanhar a movimentação de um grupo de mico-leão-dourado (*Leontopithecus rosalia*), na floresta Atlântica, Stafford e Ferreira (1995) relataram duas tentativas de predação: um ataque sem sucesso de uma irara (*Eira barabara*) a um *L. rosalia* e a predação por uma coruja-buraqueira (*Athene cunicularia*) de um *Callithrix jacchus*. O ataque da irara já seria esperado devido a outros relatos da literatura, além de se tratar de um predador de porte respeitável. Porém, a predação pela coruja foi totalmente inesperada, uma vez que este animal costuma preda animais menores, além do fato de que as espécies envolvidas são invasoras na região de Mata-Atlântica.

A importância do sagui-do-cerrado na dieta do gavião-de-penacho (*Spizaetus ornatus*) em área de cerrado de Minas Gerais também tem sido avaliada (Greco et al., 2004). A predação foi constatada por meio de evidências, tanto no ninho quanto em suas redondezas, de restos de ossos, pêlos, carcaças e até de um exemplar inteiro. Tanto os machos quanto as fêmeas do gavião foram avistados carregando suas presas até o ninho, sendo identificado que o consumo de mamíferos era responsável por 27,3% de sua dieta. Dentre os mamíferos encontrados, o sagüi correspondeu a 57%

dos indivíduos (n=7) capturados, sugerindo uma importância do *C. penicillata* na dieta de *S. ornatus*.

Ainda com relação às aves de rapina, Martins e colaboradores (2005) relatam o ataque de uma Harpia (*Harpia harpyja*) contra um cuxiú (*Chiropotes utahicki*) durante um trabalho de campo no Pará, Brasil. Os autores, que estavam em campo pesquisando alguns mamíferos, presenciaram o ataque de uma harpia, que capturou um indivíduo que fazia parte de um bando de doze cuxiús. Uma vez que a águia deixou sua presa cair de uma altura de quase 10 metros, os pesquisadores tiveram acesso ao macaco predado, podendo identificar que se tratava de um macho de 3,5 kg que foi submetido à necrópsia para investigação da *causa mortis*. Os autores discutem que os machos adultos realmente são mais predados, provavelmente pelo seu maior tamanho, o que os torna maiores alvos, e também pela tentativa de defender o grupo, muitas vezes distraindo o predador, ou em alguns casos até confrontando-os, o que, conseqüentemente, os torna mais vulneráveis a um ataque.

De acordo com Perry e colaboradores (2003), grupos de macaco prego (*Cebus capucinus*) costumam cercar e agredir cobras que tentam atacá-los. Os autores testemunharam, na Costa Rica, o ataque de uma jibóia (*Boa constrictor*) a um macaco prego jovem, enquanto, imediatamente, outros indivíduos do grupo se aproximavam da cobra e começavam a cercá-la e até a agredí-la. Principalmente a mãe do jovem de três anos, que estava sob o domínio da cobra, juntamente com outros adultos do bando, conseguiram afastar a cobra e resgatar o filhote. Mesmo que não tenham participado dos ataques, praticamente todo o grupo cercou a cobra e demonstrou comportamentos anti-predatórios, vocalizando chamados de alarme e sacudindo galhos. Comportamentos como esses são encontrados em alguns calitriquídeos (*Saguinus mystax*) que também possuem relações de cooperação bem desenvolvidas como os pregos. Os mesmos autores relatam ainda dois casos que demonstram a importância das cobras como importantes predadoras de primatas: uma jararaca (*Bothrops asper*) morta por uma clava utilizada pelos pregos (Boinsk, 1988) e uma jibóia que

conseguiu predar, com sucesso, um jovem macaco prego (Chapman, 1986).

A escolha dos locais de dormida e o comportamento apresentado pelos micos-leões-dourados (*Leontopithecus rosalia*) antes de entrarem no oco das árvores podem levar a uma menor detecção por parte dos predadores. (Franklin et al, 2007). Esses comportamentos são bem distintos em períodos de intensa predação, o que comprova a adaptação destes micos a situações adversas de uma maior pressão de predação.

A importância da jaguatirica como predadora de primatas também tem sido observada. Assim, Miranda (2005) relata que em duas amostras de fezes de jaguatirica (*Leopardus pardalis*) foram encontrados pedaços de ossos, dedos, unhas e pêlo de bugio (*Alouatta guariba clamitans*). Não havia indícios de larvas, pupas ou qualquer díptero nas amostras analisadas, o que elimina a hipótese de que o animal já estivesse morto antes da jaguatirica ingeri-lo. Devido ao porte do bugio, animal relativamente grande, acredita-se que somente médios e grandes carnívoros e grandes rapineiros poderiam predá-lo com sucesso. Com esse registro, de um grande primata nas fezes da jaguatirica, há a possibilidade dela ser um potencial predador de todos os primatas Neotropicais. O autor também cita outros relatos de predação de mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*) e de macaco prego (*Cebus nigritus*) pela jaguatirica, não publicados.

O repertório comportamental anti-predatório também tem sido investigado por meio da apresentação de predadores taxidermizados, em ambiente de laboratório. Esse tipo de estudo com animais cativos busca elucidar características de comportamentos anti-predatórios quando esses animais são expostos, sob controle, a diferentes estímulos ameaçadores. Neste sentido, Barros e colaboradores (2000) estudaram o comportamento do sagui-do-cerrado (*Callithrix penicillata*), expostos aos seguintes estímulos: uma cascavel (*Crotalus durissus*), um gato-do-mato (*Leopardus tigrinus*) e um carcará (*Polyborus plancus*), todos taxidermizados. Após testes devidamente controlados, concluiu-se que, apesar de todos os estímulos provocarem reações adversas, anti-predatórias, o gato-do-mato foi o que representou a maior ameaça aos saguis. Os autores

concluíram que a persistência desse comportamento, nos saguis já nascidos em cativeiro, pode indicar que a pressão de predação dos felinos tenha sido importante para a determinação do repertório comportamental dessa espécie.

Para se defender de seus potenciais predadores, os calitriquídeos usam várias técnicas, como a grande velocidade e a agilidade no deslocamento dentro das copas, além de procurarem sempre regiões de alta densidade foliar para descansar, tornando-os mais crípticos. Outra defesa importante é o seu comportamento social, apresentando-se sempre em grupos, desde familiares até interespecíficos (Heyman e Buchannan-Smith, 2000).

Outro aspecto importante para se compreender a relação entre primatas e seus predadores é a de que os primatas são animais que possuem uma visão muito desenvolvida em relação aos outros sentidos (Smith, 2000). Uma boa visão, com julgamento de distância, percepção de rotas entre um complexo de folhas, visão de cores para detectar um fruto maduro ou um predador perigoso, são alguns fatores que premiam a evolução de um excelente sistema visual (Smith, 2000).

Os calitriquídeos vivem em grupos aparentados e possuem o hábito de forragear cooperativamente, como comprovado em estudos com animais de cativeiro (Menzel e Juno, 1985). Sendo assim, através de seleção de grupo, é possível que os diferentes fenótipos encontrados em um grupo apresentem habilidades visuais diferenciadas (Mollon, 1989; Pessoa et al., 2005), cabendo aos indivíduos dicromatas a detecção dos alimentos e potenciais predadores crípticos, enquanto que os indivíduos tricromatas se destacariam na detecção de itens conspícuos (Ajuz et al, 2004). Um aspecto muito importante, mas pouco estudado até o momento, seria justamente o papel da visão de cores desses primatas na detecção de seus potenciais predadores, uma vez que a camuflagem se apresenta como a mais importante força evolucionária no entendimento sobre a coloração dos mamíferos (Caro, 2005).

Os esforços para se identificar e conhecer os potenciais predadores dos primatas do Novo Mundo são essenciais para se compreender a evolução de diversas características, tanto sociais

quanto fisiológicas desses primatas, uma vez que, até o momento, essa questão do polimorfismo visual ainda não foi bem compreendida e as teorias testadas não foram confirmadas.

### 1.3. Camuflagem

A coloração da pelagem em mamíferos sempre despertou a curiosidade nas pessoas desde as mais tenras idades, porém, o seu significado adaptativo permaneceu obscuro durante séculos (Caro, 2005). A questão mais proeminente sobre a evolução da coloração dos animais é que diferentes espécies e diferentes partes do seu corpo estão sujeitas a diferentes pressões de seleção. Classicamente, esses fatores podem ser divididos em: camuflagem, comunicação e regulação de processos fisiológicos (Caro, 2005).

O estudo da camuflagem tem uma longa história na biologia, e o reino animal, com seus numerosos caminhos de encobrimentos e disfarces, proveram Darwin e Wallace com importantes exemplos para defenderem suas idéias de seleção natural e adaptação (Stevens e Merilaita, 2009).

A camuflagem ocorre quando toda a coloração do animal lembra ou se parece com o plano de fundo do ambiente no qual ele está inserido (*background*). Esse fenômeno também agrega o conceito do animal críptico, ou seja, quando o padrão de cores do corpo do animal lembra a coloração geral do habitat ou um padrão que mistura manchas claras e escuras, prevenindo assim sua detecção (Caro, 2005; Stevens e Merilaita, 2009).

O contraste entre o animal e o plano de fundo depende da iluminação do ambiente e de suas refletâncias espectrais. Assim, um animal pode ser críptico durante uma parte do dia e conspícuo (detectável) em outra hora. Ou ainda, críptico para determinado plano de fundo e não para outros. Ademais, o observador é quem irá determinar se o alvo será ou não segregado. Desta maneira, um mesmo animal pode ser conspícuo para humanos, porém, críptico para outros animais (Endler, 1990; Caro, 2005).

Dentre as diferentes estratégias de camuflagem, quatro padrões são notáveis (Caro, 2005):

a) Coloração Uniforme,

Toda a pelagem do animal apresenta a mesma tonalidade. Quando os animais são brancos, podem estar associados a ambientes antárticos, quando pálidos, a desertos e a áreas abertas, quando cinzas ou avermelhados, a ambientes rochosos e, quando escuros, a ambientes fechados e densos como florestas tropicais;

b) Padrão de manchas,

Pelagem com manchas ou listras, claras e escuras, que simulam diferentes luminosidades do ambiente. Entre os carnívoros, as espécies manchadas tendem a ser arborícolas e a viver em ambientes fechados, enquanto que espécies listradas são achadas em savanas;

c) Coloração disruptiva,

Quando a coloração da pelagem quebra os contornos do animal em relação ao plano de fundo. Faixas escuras podem se confundir com o contorno do animal como, por exemplo, em uma manada de zebras em movimento, na qual é muito difícil de detectar o indivíduo;

d) Coloração de contraste,

Quando a coloração do próprio animal confunde-se com a luminosidade do plano de fundo. Por exemplo, um dorso escuro é eficiente para um animal que vive sobre um substrato escuro de uma área aberta. Da mesma forma, um ventre claro de um animal nadando em um rio, dificilmente será percebido por quem o olha de baixo.

Os animais usam a camuflagem para tornar sua detecção ou reconhecimento mais difícil. Em adição à coloração, a camuflagem pode fazer uso de outras estratégias, como estruturas morfológicas, materiais achados no ambiente e, por vezes, agir contra outros sentidos além da visão (Stevens e Merilaita, 2009).

Ao contrário de sua longa história e de sua ampla ocorrência, as pesquisas sobre

camuflagem não progrediram tão rápido quanto em outras áreas da coloração adaptativa. Dentre as inúmeras explicações para este fato, destaca-se que as percepções humanas vêm sendo frequentemente utilizadas para acessar subjetivamente os padrões de sinalização, ao invés da perspectiva do observador (Stevens e Merilaita, 2009).

A primeira quantificação objetiva da coloração foi particularmente importante com o trabalho de Endler (1978), que promoveu um rigoroso estudo sobre a coloração animal e teve uma ampla influência em outros campos além da camuflagem.

As tentativas para se entender os mecanismos envolvidos em diferentes formas de camuflagem incluem a necessidade de se integrar fatores psicológicos e ecológicos, o que tem motivado um grande número de pesquisas interessadas em camuflagem, com produção de conhecimentos interdisciplinares no campo da biologia, psicologia da visão, ciências da computação e artes (Stevens e Merilaita, 2009). O momento atual é muito estimulante para se estudar camuflagem e as contribuições para este tema representam o crescimento desse esforço interdisciplinar (Stevens e Merilaita, 2009).

#### **1.4. Espécie alvo**

Como objeto deste estudo, o sagui-do-cerrado (*Callithrix penicillata*), também conhecido como mico-estrela ou sagui-de-tufo-preto, teve sua visão de cores investigada na tentativa de se compreender como ele detecta seus potenciais predadores na natureza.

Como citado anteriormente, o gênero *Callithrix* possui seis espécies: *Callithrix jacchus*, *C. penicillata*, *C. kuhlii*, *C. geoffroyi*, *C. aurita* e *C. flaviceps* (Rylands et al., 2000). Destas, somente o *C. penicillata* tem sua distribuição natural no bioma Cerrado. Sua distribuição abrange os seguintes estados: Goiás, Tocantins, Maranhão, Minas Gerais, São Paulo, norte do Rio de Janeiro e oeste da Bahia (Vilela e Faria, 2004).

O sagui-do-cerrado é um primata de pequeno porte, com peso entre 300 e 450 g,

comprimento total da cabeça e corpo de 250 mm, em média, e cauda medindo em torno de 280 mm. Sua pelagem tem como padrão de cor um misto de cinza/preto/avermelhado, caracterizando-se pela presença de tufos auriculares e por uma mancha branca na testa (Vilela e Faria, 2004; Reis et al., 2006). São primatas arborícolas que habitam várias fitofisionomias florestais, podendo ocorrer inclusive em vegetação secundária, perturbada e fragmentada (Stevenson e Rylands, 1988). As fitofisionomias preferenciais são o cerrado denso, o cerradão e as matas-de-galeria (Vilela e Faria, 2002).

Sua dieta, onívora, inclui frutos, insetos, néctar, exsudados de plantas (goma), flores, sementes, moluscos, ovos de aves e pequenos vertebrados. Com essa grande flexibilidade alimentar, os saguis são capazes de colonizar pequenos fragmentos onde a disponibilidade de recursos é baixa (Reis et al., 2006).

Os grupos são compostos por 2 a 13 indivíduos, com jovens e infantes, mais de um casal e uma fêmea reprodutora (Stevenson e Rylands, 1988). Como estratégia sexual, os machos tentam fertilizar fêmeas extra-grupo copulando com elas várias vezes, configurando a chamada competição espermática (Decanini e Macedo, 2008).

### **1.5. Fitofisionomias utilizadas**

O bioma Cerrado é o segundo maior bioma do Brasil tanto em área quanto em diversidade. Se estende por todo o Planalto Central do Brasil e abrange 8 estados brasileiros: Minas Gerais, Goiás, Tocantins, Bahia, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Piauí e o Distrito Federal. O clima predominante no Cerrado é o Tropical Sazonal, de inverno seco. A temperatura média anual é de 25°C, podendo chegar a marcações de até 40°C. As mínimas registradas podem chegar a valores próximos de 10°C ou até menos, nos meses de maio, junho e julho. A precipitação média anual fica entre 1.200 e 1.800 mm, sendo os meses de março e outubro os mais chuvosos (Marris, 2005).

A característica principal deste bioma é o mosaico de paisagens, com diversas fitofisionomias em uma mesma cena. As quatro fitofisionomias utilizadas neste trabalho foram:

a) Campo sujo – vegetação predominantemente herbáceo-arbustiva com arbustos e subarbustos espaçados entre si. Encontra-se sobre solos rasos que podem apresentar pequenos afloramentos rochosos ou solos mais profundos, apesar de pouco férteis. No caso específico deste estudo a tipologia era de Campo Sujo Seco, uma vez que não havia um lençol freático superficial com regiões de alagamento nem ao menos grande afloramentos rochosos;

b) Cerrado denso – possui uma vegetação predominantemente arbórea, com altura média de cinco a oito metros e com cerca de 50% a 70% de cobertura. Representa a forma mais densa e alta de Cerrado sentido restrito. Os estratos arbustivos e herbáceos são menos adensados, provavelmente devido ao sombreamento resultante da cobertura das árvores. Os tipos de solos principais são o Latossolos Vermelho, Latossolos Vermelho-Amarelo e Cambissolos;

c) Cerradão – Caracteriza-se por sua formação florestal que apresenta elementos xeromórficos (adaptações a ambientes secos). Seu dossel é contínuo, com altura média de suas árvores variando de 8 a 15 m, e sua cobertura arbórea pode variar de 50 a 90%. As diferenças de luminosidade favorecem a formação de camadas de arbustivas e herbáceas diferenciadas. Apresenta composição mista de espécies comuns ao Cerrado Sentido Restrito, à Mata de Galeria e à Mata Seca, além de não serem comuns as espécies epífitas. Em geral, os solos são latossolos vermelho-escuro profundos, de média e baixa fertilidade, ligeiramente ácidos, bem drenados; e

d) Mata-de-galeria – tipologia florestal que não perde as folhas durante a seca (sempre-verde) estando associadas aos córregos e riachos da região central do Brasil. Seu dossel é característico pelas copas das árvores se encontrarem sobre o curso d'água, formando assim, as galerias. Apresenta árvores com altura entre 20 e 30 metros. Os solos das Matas de Galeria são desde solos distróficos (pobres) do tipo latossolo até solos mais rasos e mais ricos em nutrientes, como podzólicos e litossolos. Normalmente estão associadas aos solos hidromórficos, com excesso

de umidade na maior parte do ano devido ao lençol freático superficial e a grande quantidade de material orgânico acumulado.

## 2. RELEVÂNCIA DO TRABALHO

A evolução da visão de cores dos primatas é uma questão intrigante e não totalmente compreendida. Por este grupo se mostrar muito dependente da visão e devido à curiosa diferenciação entre os macacos do Novo Mundo e os do Velho Mundo, com o polimorfismo visual nos platirrinos e o tricromatismo uniforme nos catarrinos, há na literatura uma busca constante para entender esta realidade. Duas questões são essenciais para a compreensão da evolução da visão de cores nos primatas:

### 1) Como se deu a evolução e qual é a utilidade do tricromatismo uniforme?

Como já discutido anteriormente, os estudos que buscam esclarecer essa questão se basearam em aspectos de forrageamento, tanto pela folivoria quanto pela frugivoria. Porém, estudos de campo já demonstraram que não há diferenças significativas em termos de ganho energético no forrageio por frutos entre os diferentes fenótipos para visão de cores (Vogel et al, 2007; Melin et al, 2008). Logo, o tricromatismo apesar de favorecer o reconhecimento de alguns frutos maduros contra a folhagem, não confere, na prática, ganhos em relação à eficiência no forrageio dos primatas estudados. Tampouco há conclusões que defendam a folivoria como mecanismo definitivo para a seleção do tricromatismo uniforme. Quando se descobriu que o bugio, platirrino essencialmente folívoro do gênero *Alouatta*, é tricromata uniforme (Jacobs et al., 1996), um grande impulso foi dado para que a corrente da folivoria se firmasse como a melhor hipótese para solucionar essa questão. Porém, ao se estudar a visão de cores do Muriqui (gênero *Brachyteles*), outro grande platirrino folívoro, descobriu-se que sua visão é polimórfica (Talebi et al., 2006). Essa descoberta fragilizou a hipótese da folivoria, uma vez que os dois gêneros citados, *Alouatta* e *Brachyteles*,

pertencem à mesma família e possuem os mesmos hábitos alimentares. Sendo assim, como nem a frugivoria e nem a folivoria obtiveram respostas conclusivas, a pergunta sobre os fatores que levaram à evolução do tricomatismo uniforme continua válida e importante.

## 2) Como ocorreu a seleção e a manutenção do polimorfismo visual nos platirrinos?

A constatação de que o polimorfismo visual é encontrado em quase todas as famílias de primatas do Novo Mundo (exceto Aotidae) indica que a visão polimórfica deve estar presente há pelo menos 20 milhões de anos. Logo, a manutenção do polimorfismo, por tão longo período, só poderia ser explicada por uma forte seleção natural (Saito et al, 2005). Entretanto, o mecanismo por trás dessa seleção ainda não é conhecido (SurrIDGE et al., 2003). Basicamente, três correntes tentam explicar a manutenção do polimorfismo: a da heterose (ou vantagem do heterozigoto) e o da seleção dependente da frequência (revisão em Jacobs, 2007). A heterose se baseia na hipótese de que os heterozigotos (tricromatas) sempre terão vantagens visuais sobre todos os fenótipos dicromatas. Por outro lado, a seleção dependente da frequência afirma que o fenótipo vantajoso seria o mais raro na população, e assim haveria flutuações constantes, com um fenótipo sempre superando o outro em número. A seleção de parentesco, outra corrente, conclui que devido ao comportamento social dos platirrinos de forragear em grupos, a presença de diferentes fenótipos com suas diferentes habilidades confere ao grupo uma rede de benefícios (Jacobs, 2007; Melin et al., 2008).

Obviamente as diferentes explicações apresentadas não são mutuamente exclusivas. Vale ressaltar que a visão de cores tem diferentes funções como: o auxílio no forrageio, na comunicação intra e inter-específica e na detecção de predadores. Todas essas funções se apresentam como forças evolutivas capazes de guiar e modelar a evolução de características sensoriais, como é o caso da visão de cores.

Em relação à predação, o que se percebe é que vários trabalhos sugerem uma influência importante desta força seletiva na evolução do sistema visual dos primatas, porém não há muita investigação neste sentido. Dessa forma, essa dissertação se propõe contribuir na compreensão de

como pode ser o desempenho dos diferentes fenótipos para visão de cores de um macaco do Novo Mundo, o *Callithrix penicillata*, em relação à detecção de seus potenciais predadores. De uma maneira mais ampla, o desempenho dos diferentes fenótipos na realização desta tarefa, pode ajudar a compreender os caminhos que levaram à modelagem evolutiva da espécie em foco e, por consequência, dos demais platirrinos.

Os trabalhos de campo representam grandes desafios e dificuldades para se identificar como os atributos visuais do animal se refletem no seu comportamento natural. Para estudar a ecologia da visão, uma boa ferramenta é a mensuração física da informação visual do objeto de interesse, contrastando-a com a informação visual do ambiente no qual este objeto está inserido, ou seja, o plano de fundo. Essa metodologia se baseia na mensuração de propriedades da refletância de determinado objeto, assim como nas propriedades do espectro de irradiância do iluminante natural, presente no ambiente do objeto estudado. Com essas informações, pode-se alimentar um modelo computacional que representa como o sistema visual de determinado animal extrai a informação da cor, e assim, inferir o quão eficiente são os diferentes fenótipos visuais na aquisição dessas informações.

A metodologia empregada nesta dissertação está fundamentada em ferramentas da fotometria aliadas aos modelos matemáticos. Tal abordagem, possibilita uma análise objetiva sobre a percepção de cores do animal, evitando-se assim a experiência sensorial e reduzindo a subjetividade humana.

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1. Geral**

- Determinar as vantagens diferenciais dos fenótipos visuais de *Callithrix penicillata* (sagui-do-cerrado) sobre a detecção de potenciais predadores.

### 3.2. Específicos

- Determinar as diferenças entre pelagem de predadores e vegetação circundante para diferentes fitofisionomias do Cerrado, habitadas por *C. penicillata*;
- Identificar se o padrão de cor da pelagem dos potenciais predadores do *C. penicillata* estaria associado às diferentes fitofisionomias;
- Identificar uma possível distribuição diferencial dos espectros das diferentes fitofisionomias;
- Determinar qual seria a melhor teoria para relacionar a pressão de predação e a evolução da visão polimórfica de cores no *C. penicillata*.

## 4. METODOLOGIA

### 4.1. Área de Estudo

Os dados sobre a composição espectral das pelagens dos potenciais predadores do *C. penicillata* foram coletados em animais taxidermizados, há menos de cinco anos (para se garantir uma boa conservação da coloração), da Coleção Científica do Departamento de Zoologia da UnB. Já as medidas referentes ao plano de fundo, “background”, foram feitas na Fazenda Água Limpa da Universidade e Brasília (15° 55' a 16° S / 44°53' a 47°58' W), nas seguintes fitofisionomias: cerrado denso, cerradão, mata-de-galeria e campo sujo. O campo sujo, apesar de não ser tipicamente o habitat do *C. penicillata*, foi utilizado por ser uma fitofisionomia interessante por servir de transição entre as outras fitofisionomias florestais.

O ambiente escolhido, bioma Cerrado, mostra-se como um interessante modelo devido à sua característica de mosaico de paisagem, com diferentes fitofisionomias apresentadas em uma mesma área. Essa riqueza de ambientes possibilitou a comparação de quatro situações diferentes para a

proposta do trabalho. Desta forma, com quatro diferentes fitofisionomias que são habitadas tanto pelo *C. penicillata* quanto pelos seus potenciais predadores, foi possível levantar algumas respostas referentes ao plano de fundo. Sendo assim, conhecendo como os diferentes fenótipos visuais do *C. penicillata* detectam seus potenciais predadores em diferentes ambientes, pretende-se entender um pouco mais sobre a evolução do sistema visual do sagui-do-cerrado.

## 4.2. Espécies utilizadas

Foram estudados os seis fenótipos visuais possíveis para o sagui-do-cerrado (*Callithrix penicillata*) e suas implicações na detecção dos seus potenciais predadores, os quais tiveram a composição espectral de suas pelagens mensuradas. Como este gênero possui quatro diferentes cones, com sensibilidades máxima em 425nm, 543nm, 556nm e 561nm (SurrIDGE et al., 2003) e devido a genética do polimorfismo visual encontrada no Novo Mundo, seriam os seguintes fenótipos possíveis:

- a) Dicromatas: 425/543nm, 425/556nm e 425/561nm;
- b) Tricromatas: 425/543/556nm, 425/543/561nm e 425/556/561nm.

Por meio de levantamento bibliográfico sobre a pressão de predação em calitriquídeos, foram identificados quais são os predadores desses macacos. Potenciais predadores também foram identificados com base nas seguintes inferências de predação, encontradas na literatura: observação de ataques, vestígios em fezes e ninhos ou ainda experimentos de indução à aversão.

Devido aos poucos relatos de predação nos primatas neotropicais, mas baseado nas referências da literatura, foi possível utilizar critérios como hábitat, ecologia e biologia para extrapolar para outras espécies, que não são citadas, mas que provavelmente também são potenciais predadores desses primatas. Essa dedução foi razoável, pois os predadores usados ocorrem no mesmo bioma que o sagui-do-cerrado e pertencem à mesma ordem dos predadores citados na

literatura.

Em Barros et al, (2000), os autores concluíram que a persistência do comportamento anti-predatório, nos sagüis já nascidos em cativeiro, pode indicar que a pressão de predação dos felinos tenha sido importante durante a evolução dessa espécie. Tendo essa conclusão como base, os predadores utilizados foram basicamente felinos, com exceção da irara, que é um mustelídeo: *Leopardus colocolo* (gato-palheiro), *Leopardus pardalis* (jaguaririca), *Leopardus tigrinus* (gato-do-mato-pequeno), *Puma concolor* (puma), *Puma yagouarundi* (jaguarundi), *Panthera onca* (onça-pintada) e *Eira barbara* (irara). Um pouco da biologia destes predadores é comentada a seguir:

- **Gato-palheiro (*Leopardus colocolo*):** sua distribuição é ampla, ocorrendo no Brasil nos biomas Cerrado, Pantanal e Campos Sulinos. É quase sempre associado a ambientes com vegetação aberta, mas também podem ocorrer em ambientes florestados (Oliveira e Cassaro, 2005). É um felídeo de pequeno porte com comprimento total de 60,0 a 100,0 cm e peso em torno de 3,5 kg (Eisenberg e Redford, 1999; Oliveira e Cassaro, 2005). Possui hábito solitário, terrestre, crepuscular e noturno. Alimenta-se de pequenos mamíferos, aves terrestres e lagartos (Oliveira e Cassaro, 2005).

- **Jaguaririca (*Leopardus pardalis*):** felídeo que ocorre em todas as regiões e biomas do Brasil. É uma espécie de porte médio, com comprimento da cabeça e corpo entre 67,0 e 101,5 cm. Os machos podem pesar de 8,0 a 16,5 kg e as fêmeas de 7,2 a 9,0 kg. Os hábitos são solitários e terrestres, e a atividade é predominantemente noturna. Também pode ocorrer atividade crepuscular (Oliveira e Cassaro, 2005). A dieta é constituída principalmente por pequenos vertebrados, como roedores, marsupiais, aves, lagartos e serpentes. Entretanto, eventuais registros de consumo de presas de maior porte, como cutia (*Dasyprocta*), tatu (*Dasybus*), macaco (por ex.: bugio *Alouatta*), tamanduá-mirim, veado (*Mazama americana*) e quati (*Nasua nasua*) também podem ocorrer (Reis et al., 2006).

- **Gato-do-mato-pequeno (*Leopardus tigrinus*):** No Brasil, ocupa todos os biomas: Amazônia, Caatinga, Cerrado, Pantanal, Mata Atlântica e Campos Sulinos, podendo habitar regiões próximas a áreas agrícolas. É considerado o menor felídeo do Brasil, com porte e proporções corporais semelhantes às do gato doméstico (*Felis catus*). O comprimento total varia de 60,0 a 85,0 cm e o peso de 1,5 kg a 3,5 kg (Oliveira e Cassaro, 2005). Possuem hábitos predominantemente noturnos, são solitários e escansoriais. Alimenta-se principalmente de pequenos vertebrados, como mamíferos, aves e lagartos, sendo que animais maiores como quati (*Nasua nasua*), paca (*Cuniculus paca*) e tapiti (*Sylvilagus brasiliensis*) também foram registrados em suas fezes (Reis et al., 2006).

- **Puma (*Puma concolor*):** É considerado o felídeo de maior área de distribuição no continente americano. No Brasil ele pode ser encontrado em todos os biomas e possui adaptação a diversos tipos de ambientes e climas. É a segunda maior espécie de felídeo no Brasil, com comprimento total variando de 155,4 a 169,9 cm e peso de 22,0 a 70,0 kg. Possui hábitos solitários e terrestres, com atividade predominantemente noturna. Em geral, sua dieta é composta basicamente por mamíferos de médio porte com peso médio de 18,0 kg, como porcos-domato (*Tayassu pecari* e *Pecary tajacu*), veados (*Mazama* spp. e outros), paca (*Cuniculus paca*), quati (*Nasua nasua*) e capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Entretanto, presas menores podem também ser consumidas, como pequenos mamíferos, aves, répteis, peixes e invertebrados (Oliveira e Cassaro, 2005; Reis et al., 2006).

- **Jaguarundi (*Puma yagouarundi*):** Também de ampla distribuição, ocorre em todos os biomas brasileiros. Mede no total cerca de 105,0 cm de comprimento e pesa de 2,6 a 5,0 kg. É um animal terrestre, de hábito diurno e noturno, e pode ser encontrado solitário ou vivendo em pares. Sua dieta é diversificada predando principalmente pequenos roedores, aves, répteis e anfíbios (Reis et al., 2006).

- **Onça-pintada (*Panthera onca*):** Ocorre em todos os biomas brasileiros, desde floretas densas a ambientes abertos como o cerrado. É um felino que necessita de um ambiente com certo

grau de preservação, abundância de presas e água. É o maior felídeo do continente americano, cujo peso varia de 61,0 a 158,0 kg. O comprimento total tem variação de 188,2 a 207,2 cm, sendo os machos maiores que as fêmeas. Sua dieta consiste basicamente de vertebrados de médio e grande porte, além de haver registros de preguiça, cágado e peixe (Eisenberg e Redford, 1999; Reis et al., 2006).

- **Irara (*Eira barbara*):** Distribui-se em quase todo o Brasil, pelos biomas Amazônia, Cerrado, Caatinga, Pantanal e Mata Atlântica, sendo mais comum em áreas de vegetação densa. De médio porte, seu comprimento do corpo varia de 56,0 a 68,0 cm e a cauda de 37,5 a 47,0 cm, e pesa entre 3,7 e 11,1 kg. Possui hábito solitário, as vezes vivem em pares, apresentando maior atividade durante o dia, porém pode estar ativa em parte da noite. Descansa em tocas ou ocos de árvores e alimenta-se principalmente de pequenos vertebrados, frutos, cana-de-açúcar e mel (Eisenberg e Redford, 1999; Reis et al., 2006).

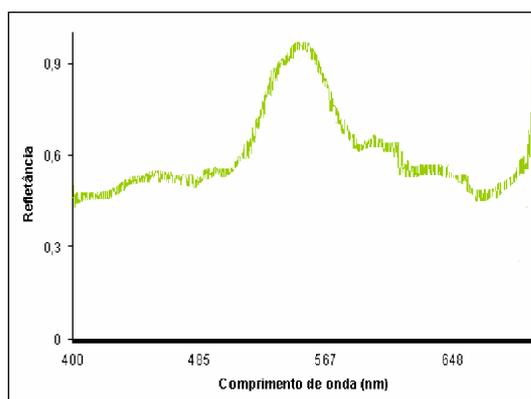
As aves de rapina não foram utilizadas neste experimento devido à dificuldade de se analisar o plano de fundo para esses predadores. Como estes animais atacam de cima, vindo de um sobrevôo, não era pertinente utilizar as folhagens e galhos como plano de fundo. E para se mensurar a refletância do céu seria complicado, uma vez que, ao se apontar a fibra do espectrofotômetro para cima o valor obtido seria o da irradiância.

### 4.3. Espectrofotometria

Para os dados que representam cada um dos cenários, foram obtidas medidas da refletância de folhas e galhos de vários exemplares vegetais, coletados em diferentes estratos, presentes nas seguintes fitofisionomias do Cerrado: mata-de-galeria, cerradão, campo sujo e denso (Figura 1). Esses ambientes foram utilizados como plano de fundo, “background”, para as medidas das pelagens dos potenciais predadores. Foram medidos 5 pontos do galho de 20 diferentes árvores,

totalizando cem espectros para cada fitofisionomia. Os espectros foram coletados nos seguintes locais:

- 1 ponto adaxial de folha jovem,
- 1 ponto abaxial de folha madura
- 1 ponto adaxial de folha madura,
- 1 ponto do galho.
- 1 ponto abaxial de folha jovem,



**Figura 1.** Exemplo de distribuição do espectro de refletância (normalizada) de uma folha.

Já para os espectros de refletância das pelagens dos potenciais predadores de *C. penicillata*, foi utilizada uma metodologia de coleta que possibilitou a análise do padrão da coloração da pelagem. Para tanto, foram coletados 29 pontos, de 01 (hum) exemplar de cada predador, da seguinte forma:

- 10 pontos equidistantes no dorso do animal,
- 10 pontos equidistantes na lateral;
- 9 pontos em extremidades corporais (2 das orelhas, 1 do focinho, 2 do rabo e 4 das patas).

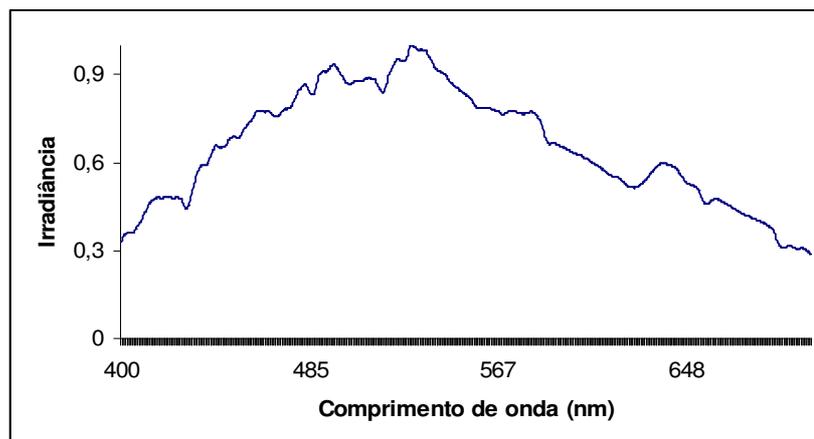
Para as medições das diferentes curvas espectrais foi utilizado um Espectrofotômetro USB 2000, conectado em um Laptop e a uma fibra óptica (R400-7UV-VIS, Ocean Optics). Toda a coleta foi realizada tendo como iluminante uma fonte natural (sol). As medidas dos espectros foram obtidas em relação à refletância da superfície do sulfato de bário. Esta superfície é considerada como padrão de branco total por refletir 99% de toda a luz incidente entre 400nm e 700nm (Endler, 1990). Dessa maneira, todas as medidas foram normalizadas em relação à refletância do sulfato de

bário.

Por serem brilhantes, todos os estímulos possuem dois tipos de reflexão: a difusa (responsável pela cor do objeto) e a especular (responsável pelo brilho). Para minimizar o efeito da reflexão especular, a fibra óptica foi sempre colocada a 45° da amostra, além de ser posicionada a uma distância de 1cm da mesma, a fim de padronizar as amostras (Lucas et al, 2001).

Para medir a composição espectral do iluminante natural, a fibra foi apontada para cima, em ângulo de 90°. Uma vez que o ângulo de iluminação é determinante para intensidade com que um objeto é iluminado, utilizou-se um corretor de cosseno acoplado a ponta da fibra para reduzir distorções. O corretor de cosseno aumenta a contribuição da luz que incide perpendicularmente à fibra e diminui a contribuição de fontes luminosas que atingem paralelamente a superfície da fibra (Endler, 1993). O padrão utilizado para essas medidas foi a fonte de luz LS-1CAL (Ocean Optics).

O iluminante mensurado e posteriormente utilizado para todas as análises foi o do cerrado sentido restrito, por volta das 17h (Figura 2). O horário escolhido teve a intenção de simular a fase de maior atividade da maioria dos predadores do sagui-do-cerrado. A extrapolação deste iluminante para as análises das outras fitofisionomias baseia-se na pouca influência de variações do iluminante no resultado final dos modelos utilizados (Sumner e Mollon, 2000a).



**Figura 2.** Distribuição espectral do iluminante (normalizada) utilizado nos modelos.

#### 4.4. Modelos Matemáticos

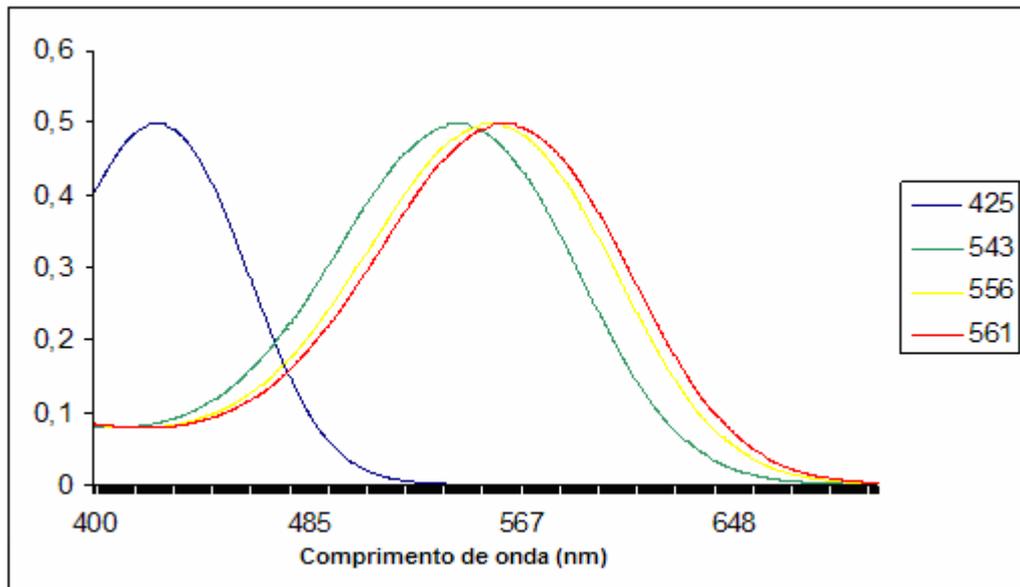
A sensibilidade espectral de cada fotorreceptor existente no sagui-do-cerrado foi estimada através da fórmula empírica (Baylor et al., 1989):

$$\log S_i(\lambda) = \sum_{n=0}^6 a_n \left[ \log \left( \frac{\lambda_{\max}}{561} \frac{1}{\lambda} \right) \right]^n,$$

onde  $S_i(\lambda)$  é a sensibilidade do fotorreceptor  $i$  em cada comprimento de onda  $\lambda$ ,  $a_n$  representa os coeficientes  $a_0$  a  $a_6$  (que valem, respectivamente, -5,2734; -87,403; 1228,4; -3346,3; -5070,3; 30881 e -31607),  $\lambda_{\max}$  é a sensibilidade máxima do fotorreceptor (em nm),  $\lambda$  é o comprimento de onda (em  $\mu\text{m}$ ), e  $\lambda_x = 561\text{nm}$ . Essa fórmula não tem significado teórico, mas foi resultado das medições, com eletrodos, para as três classes de cones da retina de *Macaca fascicularis*, realizadas por Baylor et al.(1989). Assim, por meio dessa expressão, é possível se obter a curva de sensibilidade para os fotorreceptores de qualquer primata, uma vez que se tenha o seu pico de sensibilidade (Sumner e Mollon, 2000a).

Essa expressão produz uma curva de sensibilidade (Figura 3) para uma camada fina de fotorreceptores. Para se ter uma estimativa da real sensibilidade da retina do animal é necessário fazer um ajuste, uma vez que, a luz que atingiu certo ponto da retina será filtrada pelos próprios fotorreceptores antes de atingir as camadas mais profundas e que também serão estimuladas. Para efetuar este ajuste a densidade óptica dos cones foi considerada 0,3 (Sumner e Mollon, 2000a). Assim, a sensibilidade do fotorreceptor  $i$  na retina, para cada comprimento de onda ( $S_{r_i}(\lambda)$ ) é:

$$S_{r_i}(\lambda) = 1 - 10^{-0,3 S(\lambda)}$$



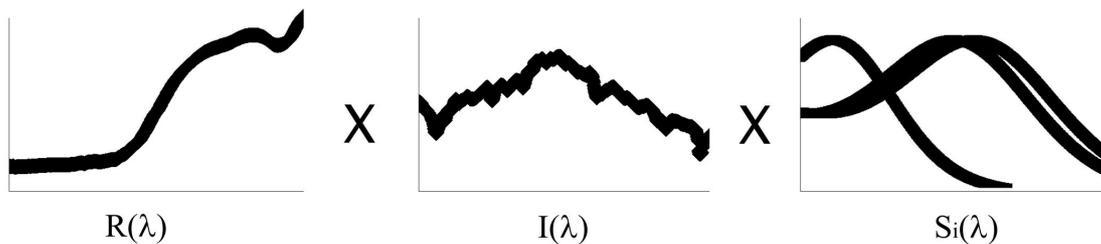
**Figura 3.** Gráfico com as curvas de sensibilidade (normalizadas) obtidas pela expressão acima para cada cone do sagui-do-cerrado (425, 543, 556 e 561).

Como o principal efeito dos filtros do meio óptico (cristalino e mácula) é bloquear os comprimentos de onda abaixo de 400nm, e o espectro visível do macaco estudado (*C. penicillata*) está entre 400-700nm, não foram calculados os efeitos destes filtros.

Os dados obtidos pelo espectrofotômetro foram trabalhados em modelos matemáticos que inferem a resposta visual de um animal a um determinado objeto. Esses modelos baseiam-se no cálculo da captura dos fótons, pelos fotorreceptores da retina do animal estudado. Assim:

$$Q_i = \int_{\lambda_{\min}}^{\lambda_{\max}} R_i(\lambda)S(\lambda)I(\lambda)d\lambda,$$

onde  $\lambda$  é o comprimento de onda,  $S_i(\lambda)$  é a sensibilidade do fotorreceptor  $i$ ,  $R(\lambda)$  é o espectro de refletância da superfície do objeto e  $I(\lambda)$  é o espectro do iluminante (Endler, 1990).



**Figura 4.** Modelo esquemático do cálculo da captação quântica nos fotorreceptores.  $R(\lambda)$  representa a curva de refletância espectral do objeto.  $I(\lambda)$  é o espectro do iluminante;  $S(\lambda)$  é a curva de sensibilidade dos cones (adaptado de Perini, 2006).

#### 4.4.1. Diagramas de cromaticidade

Esse modelo, baseado na captura dos fótons ( $Q_i$ ), visa obter diagramas de cromaticidade similares aos diagramas para humanos do estudo de MacLeod e Boynton (1989). Os diagramas de cromaticidade são baseados no princípio de que os sinais gerados nos fotorreceptores são, nos estágios neurais subsequentes, processados de forma oponente, por três canais distintos: o verde-vermelho, o azul-amarelo e o de luminância. É importante frisar que este modelo tem significado fisiológico, não representando somente propriedades físicas da retina (Regan et al., 2001). Assim, de acordo com Regan e colaboradores (2001), para os indivíduos tricromatas que possuem esses três canais de oponência, obtemos as seguintes relações:

$$\text{Azul-amarelo: } Q_S / (Q_L + Q_M)$$

$$\text{Vermelho-verde: } Q_L / (Q_L + Q_M)$$

$$\text{Luminância: } Q_L + Q_M$$

Para a espécie estudada (*C. penicillata*) o  $Q_S$  corresponde à  $Q_{425}$  e  $Q_M$  e  $Q_L$  correspondem a uma das três combinações possíveis entre  $Q_{543}$ ,  $Q_{556}$  e  $Q_{561}$ , de acordo com o fenótipo analisado.

Para os fenótipos tricromatas, três valores foram obtidos referentes aos três canais citados acima, que podem ser interpretados como as coordenadas que representam o objeto em um espaço cromático tridimensional. Para visualização desse espaço cromático, os valores encontrados foram representados em um plano com três coordenadas, em forma de triângulo. Assim, os canais azul-amarelo, vermelho-verde e luminância representam cada um dos eixos desse gráfico.

Já no caso dos fenótipos dicromatas, que não possuem o canal vermelho-verde, só foram

calculados os sinais referentes aos canais azul-amarelo e o de luminância (Regan et al., 2001).

Azul-amarelo:  $Q_s/Q_L$

Luminância:  $Q_L$

Assim, para os dicromatas o  $Q_s$  corresponde ao  $Q_{425}$  enquanto o  $Q_L$  pode corresponder a  $Q_{543}$ ,  $Q_{556}$  e  $Q_{561}$ , dependendo do fenótipo estudado. Como esses fenótipos só possuem dois canais para processamento das informações referentes à visão de cores, o espaço cromático dos três fenótipos são bidimensionais. Logo, esses diagramas de cromaticidade foram representados por gráficos de apenas dois eixos, cromaticidade-luminância:  $(Q_s/Q_L)$  versus  $Q_L$ .

Os resultados desse modelo foram usados para comparar a coloração da pelagem dos predadores com a coloração dos planos de fundo, “backgrounds”, medidos nas ecofisionomias citadas anteriormente. Assim, as respostas perceptuais dos seis fenótipos do *C. penicillata* aos 7 diferentes predadores foram comparadas com as respostas de cada um dos 4 planos de fundo. Desse modo, os diagramas permitem interpretar se os pontos medidos das pelagens dos predadores podem ser detectáveis em relação às medidas do plano de fundo.

Resumidamente, se o predador analisado for críptico em relação ao contexto em que está inserido, sua cromaticidade estará entre as cromaticidades das folhas e galhos do plano de fundo. Ou seja, esses pontos estarão espacialmente muito próximos sendo difícil separá-los. Em contra partida, se o predador for conspícuo em relação ao contexto em que está inserido, sua cromaticidade estará separada espacialmente das cromaticidades das folhas e galhos. Neste caso, esses pontos poderão ser discriminados pelo sagüi. A mesma análise é válida para a luminância, ou seja, quanto mais próximos entre si os pontos dos predadores, folhas e galhos estiverem em relação ao eixo da luminância, menos esse canal estará contribuindo para a detecção dos predadores em relação ao plano de fundo, tendo como pista o brilho.

#### 4.4.2 Distâncias cromáticas

O segundo modelo matemático, que também é baseado na informação da quantidade de fótons capturados, visa mensurar as distâncias entre pontos situados no espaço cromático. Assume-se, portanto, que a discriminação entre duas cores será dependente da distância ( $\Delta S$ ) entre elas no espaço cromático. Quando essa distância estiver abaixo de determinado limiar, as cores não serão distinguíveis (Kelber et al., 2003). Esse teste é baseado em três premissas (Osorio et al., 2004):

a) A detecção da cor depende de diferenças na cromaticidade (matiz e saturação), e não do brilho;

b) Nos indivíduos tricromatas, os três diferentes cones são usados em conjunto na discriminação de cores;

c) Os limiares de discriminação são determinados pelo ruído dos fotorreceptores, e não pelos mecanismos de oponência.

Os ruídos nos fotorreceptores podem ser gerados por diferentes fatores, que variam de acordo com a intensidade de luz no ambiente (Osorio et al., 2004). Quando a intensidade do iluminante está muito baixa, a principal fonte de ruído é a ativação espontânea (sem absorção de luz) dos fotorreceptores. Quando a intensidade do iluminante é um pouco maior, a principal fonte de ruído passa a ser a variação na captura de fótons de cada categoria de fotorreceptor. Já em condições de alta intensidade do iluminante, o ruído é proporcional à intensidade do sinal representado pelo espectro recebido.

As distâncias cromáticas, entre o alvo (pelagem do predador) e o meio no qual ele está inserido (folhas e galhos), pode ser calculado para dicromatas e tricromatas, respectivamente pelas fórmulas (Kelber *et al.*, 2003) :

$$(\Delta S)^2 = \frac{(\Delta f_L - \Delta f_S)^2}{(e_S)^2 + (e_L)^2},$$

e

$$(\Delta S)^2 = \frac{e_S^2(\Delta f_L - \Delta f_M)^2 + e_M^2(\Delta f_L - \Delta f_S)^2 + e_L^2(\Delta f_S - \Delta f_M)^2}{(e_S e_M)^2 + (e_S e_L)^2 + (e_M e_L)^2},$$

onde:  $\Delta S$  é a distancia em JND entre o par de cores;  $f_i = \ln(Q_i)$ ; e  $\Delta f_i$  é a diferença entre alvo e plano de fundo. Para a condição de iluminação intermediária:  $e_i = (1/Q_i + \omega_i^2)^{0,5}$  [Araújo, 2005]. Para a condição de muita iluminação:  $e_i = \omega_i$  [Osorio *et al.*, 2004]. Os valores de  $\omega_i$  foram de  $\omega_S = 0,08$  e  $\omega_M = \omega_L = 0,02$  para tricromatas e  $\omega_S = 0,08$  e  $\omega_{M/L} = 0,02/2^{0,5}$  para dicromatas.

Os valores estimados por este modelo de distâncias cromáticas entre dois espectros possuem como unidade o *jnd* (*just noticeable difference*) que é um índice que indica o limiar de detecção de um sistema visual. Convencionalmente, os valores abaixo de 1jnd representam pontos críticos não detectáveis pelo *C. penicillata*, enquanto que os valores maiores ou iguais a 1 são considerados detectáveis.

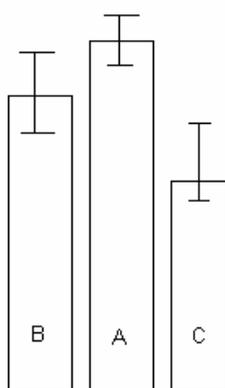
Esse modelo possui três vantagens principais (Osorio *et al.*, 2004):

- a) é biologicamente realista;
- b) prevê as conseqüências de mudanças na sensibilidade espectral dos fotopigmentos e no ruído dos receptores;
- c) lembra os testes psicofísicos para discriminação de cores em humanos e outras espécies, que já geraram muitos dados.

Para este estudo foram calculadas as distâncias cromáticas ( $\Delta S$ ) entre cada um dos 100 espectros de cada plano de fundo e cada um dos 29 pontos da pelagem de cada predador. Ou seja,

foram obtidos no total 2900 distâncias ( $\Delta S$ ) para cada predador, em cada uma das 4 fitofisionomias. Esses 2900 pontos representam um conjunto de combinações possíveis entre diferentes pontos da pelagem dos predadores com diferentes pontos do plano de fundo. Para a irara, a única porção da pelagem obtida, na coleção científica da UnB, foi a região dorsal. Neste caso, foram mensurados somente 10 pontos, obtendo-se um total de 1000 distâncias cromáticas para cada fitofisionomia.

Para analisar o desempenho diferencial de cada fenótipo, e assim ordená-los conforme suas performances, foi utilizado o método da Matriz de Decisão, que consiste em selecionar a melhor alternativa pela determinação da menor média ponderada das notas. Dessa forma, foi atribuída pontuação para cada fenótipo de acordo com seu desempenho relativo, ou seja, de acordo com sua colocação em relação aos outros fenótipos. Para o fenótipo com o melhor desempenho, sua nota atribuída foi igual a 1 (um) ponto, ao segundo melhor desempenho 2 (dois) pontos, e assim sucessivamente. Como critérios de desempate foram utilizados os intervalos de confiança, com a seguinte regra: os fenótipos que tiverem seus intervalos de confiança sobrepostos estariam empatados, a não ser que algum deles também estivesse com sobreposição de intervalos com um terceiro fenótipo. Neste caso, foi atribuída nota 1 (um) para o fenótipo que só estava empatado com o segundo. Este último, por sua vez, por estar empatado com o terceiro fenótipo, receberia nota 2 (dois) e o terceiro, que só empatou com o segundo, nota 3 (Figura 5).



**Figura 5.** Exemplo esquemático para demonstrar o funcionamento da Matriz de decisão. Nesse caso, o fenótipo A com o melhor desempenho obteve nota 1, seguido pelo fenótipo B que recebeu nota 2 e, por último, o fenótipo C que, devido ao pior desempenho, obteve nota 3.

## 5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 5.1. Potenciais predadores

O levantamento bibliográfico sobre predação em calitriquídeos gerou a (tabela 1). Como descrito anteriormente, os dados na literatura sobre predação em platirrinos é muito escassa, ainda mais em relação à família estudada, Callitrichidae, e ao gênero *Callithrix*. A lista de possíveis predadores (tabela 2) foi elaborada levando-se em consideração os poucos dados da literatura sobre a ecologia dos predadores e do sagui-do-cerrado, além da ocorrência no mesmo bioma. Também foram utilizados relatos de predação em outras famílias de platirrinos. O destaque para utilização da família Felidae se baseia na conclusão do trabalho de Barros e colaboradores (2002), e a dificuldade de se garantir um plano de fundo realístico em relação à predação por aves de rapina, conforme discutido na metodologia.

**Tabela 1.** Lista dos predadores de calitriquídeos, obtida por meio de levantamento bibliográfico.  
\*\* (apud HEYMANN, 1990)

Popular	Nome		Evidências de Predação	Presa	Referência
		Científico			
Carcará		<i>Polyborus plancus</i>	Experimento de indução e aversão a potenciais predadores.	<i>Callithrix penicillata</i>	BARROS et al., 2002
Carcará-preto		<i>Daptrius americanus</i>	Observação de ataque falho	<i>Saguinus mystax</i>	RAMIREZ, 1989**
Cascavel		<i>Crotalus durissus</i>	Experimento de indução e aversão a potenciais predadores.	<i>Callithrix penicillata</i>	BARROS et al., 2002
Coruja-buraqueira		<i>Athene cunicularia</i>	Observação de predação	<i>Callithrix jacchus</i>	STAFFORD, 1995
Gato-do-mato		<i>Leopardus tigrinus</i>	Experimento de indução e aversão a potenciais predadores.	<i>Callithrix penicillata</i>	BARROS et al., 2002
Gavião-bombachinha		<i>Accipiter bicolor</i>	Observação de predação	<i>Saguinus fuscicollis</i>	TERBORGH, 1983 **
Gavião-caburé		<i>Micrastur ruficollis</i>	Predador visto com a presa	<i>Saguinus nigricollis</i>	IZAWA, 1978**
Gavião-de-penacho		<i>Spizaetus ornatus</i>	Vestígios da presa no ninho, observação de predação e de ataques falhos	<i>Callithrix penicillata</i> <i>Saguinus fuscicollis</i> <i>Saguinus imperator</i>	GRECO et al., 2004 TERBORGH, 1983 **
Irara		<i>Eira barbara</i>	Observação ataque falho e predador visto com presa	<i>Leontopithecus. rosalia</i> <i>Saguinus mystax</i> <i>Saguinus geoffroyi</i>	HEYMANN, 1990 STAFFORD, 1995 RAMIREZ, 1989**, SMITH, 1970**
Jaguatirica		<i>Leopardus pardalis</i>	Vestígios da presa nas fezes	<i>Saguinus fuscicollis</i>	EMMONS, 1987**

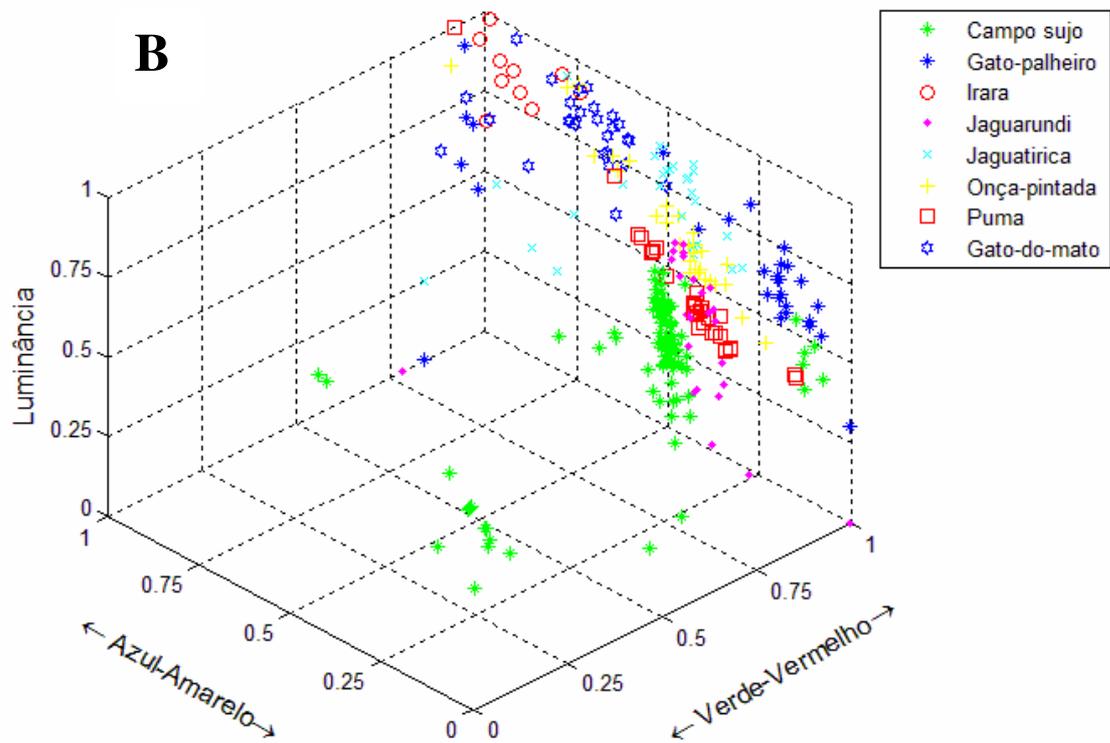
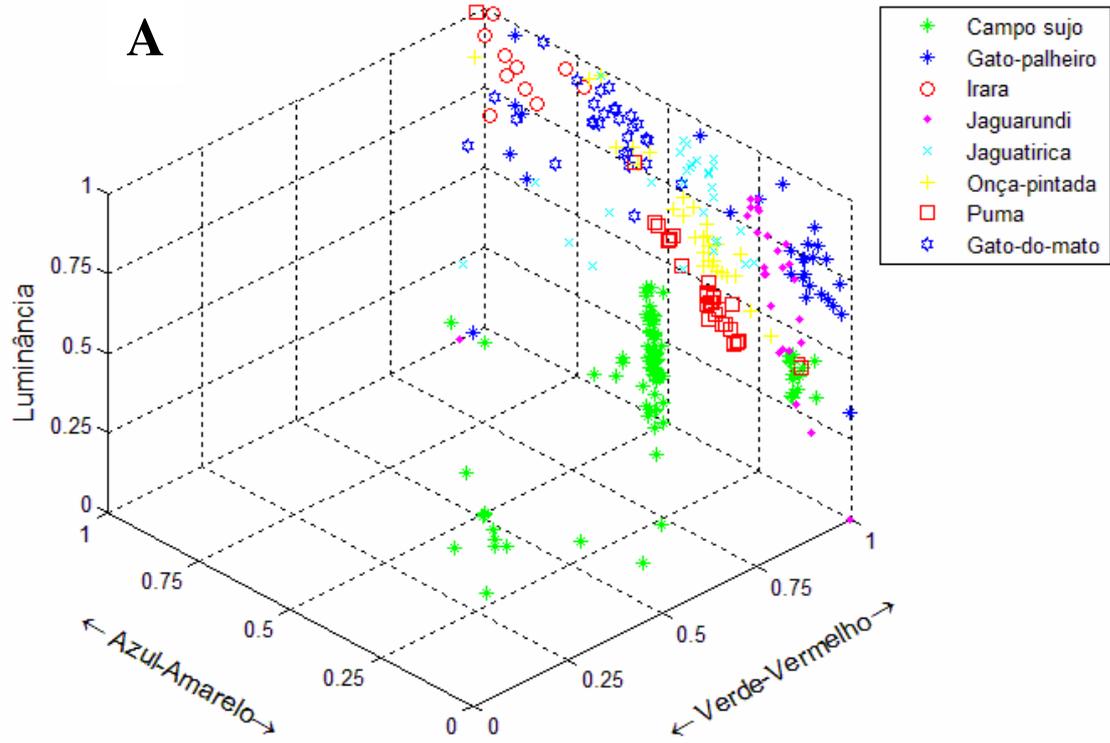
Jibóia	<i>Boa constrictor</i>	Observação de predação e de ataques falhos	<i>Cebus capucinus</i> <i>Saguinus mystax</i>	PERRY et al., 2003
Sucuri	<i>Eunectes murinus</i>	Observação de predação	<i>Saguinus mystax</i>	HEYMANN, 1987**

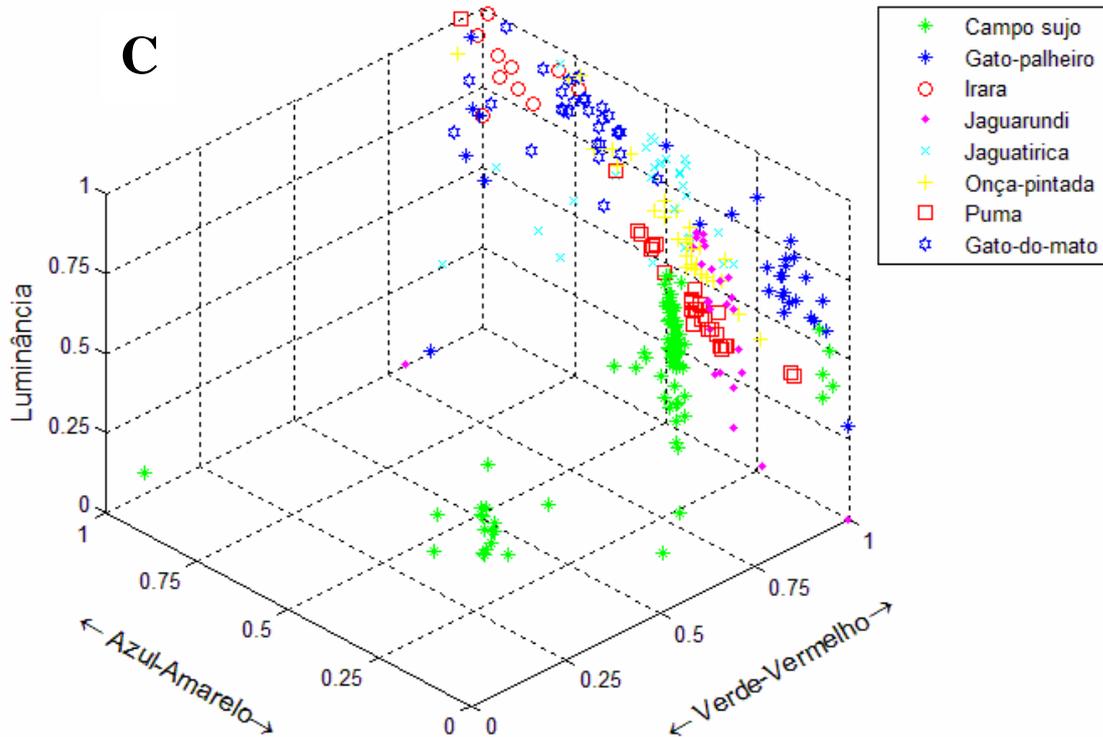
**Tabela 2.** Lista de potenciais predadores de *C. penicillata* utilizada no estudo.

NOME POPULAR	NOME CIENTÍFICO	FAMÍLIA
gato-do-mato-pequeno	<i>Leopardus tigrinus</i>	Felidae
gato-palheiro	<i>Leopardus colocolo</i>	Felidae
irara	<i>Eira barbara</i>	Mustelidae
jaguarundi	<i>Puma yagouarundi</i>	Felidae
jaguatirica	<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae
onça-pintada	<i>Panthera onca</i>	Felidae
puma	<i>Puma concolor</i>	Felidae

## 5.2. Diagramas de cromaticidade

Nos diagramas de cromaticidades apresentados a seguir, para os fenótipos tricromatas (Figuras 6, 7 e 8), foram selecionados apenas os gráficos em 3D (ou seja, com três eixos). Essa escolha visa facilitar a compreensão do leitor que poderá extrair várias informações em um mesmo gráfico sem a necessidade de se colocar uma quantidade muito maior de figuras com informações bidimensionais, com apenas dois eixos. Entretanto, para solucionar eventuais dúvidas e para uma interpretação mais detalhada, estão disponíveis no apêndice deste trabalho todos os gráficos com os diagramas de cromaticidade, disponibilizados também na configuração bidimensional. Outra informação importante é que todos os diagramas encontram-se normalizados, para se diminuir possíveis distorções de escala que poderiam comprometer a interpretação dos dados.





**Figura 6.** Diagrama de cromaticidade (normalizado) com os potenciais predadores de *C. penicillata* contra o plano de fundo do campo sujo para os três fenótipos tricromatas: A) 425-556-561, B) 425-543-561 e C) 425-543-556.

Nestes diagramas (figuras 6, 7 e 8) pode ser observado o espaço cromático formado pela interação dos três canais neurais utilizados no processamento de cor em um tricromata: o azul/amarelo, o vermelho/verde e o de luminância. Vale lembrar que em relação ao primeiro canal quanto mais próximo o ponto estiver do 1 maior é a tendência ao azul, para o segundo canal quanto mais próximo de 1 maior é a tendência ao vermelho e finalmente no terceiro canal quanto mais próximo o valor estiver de 1 maior é a luminância, ou seja, o brilho do objeto.

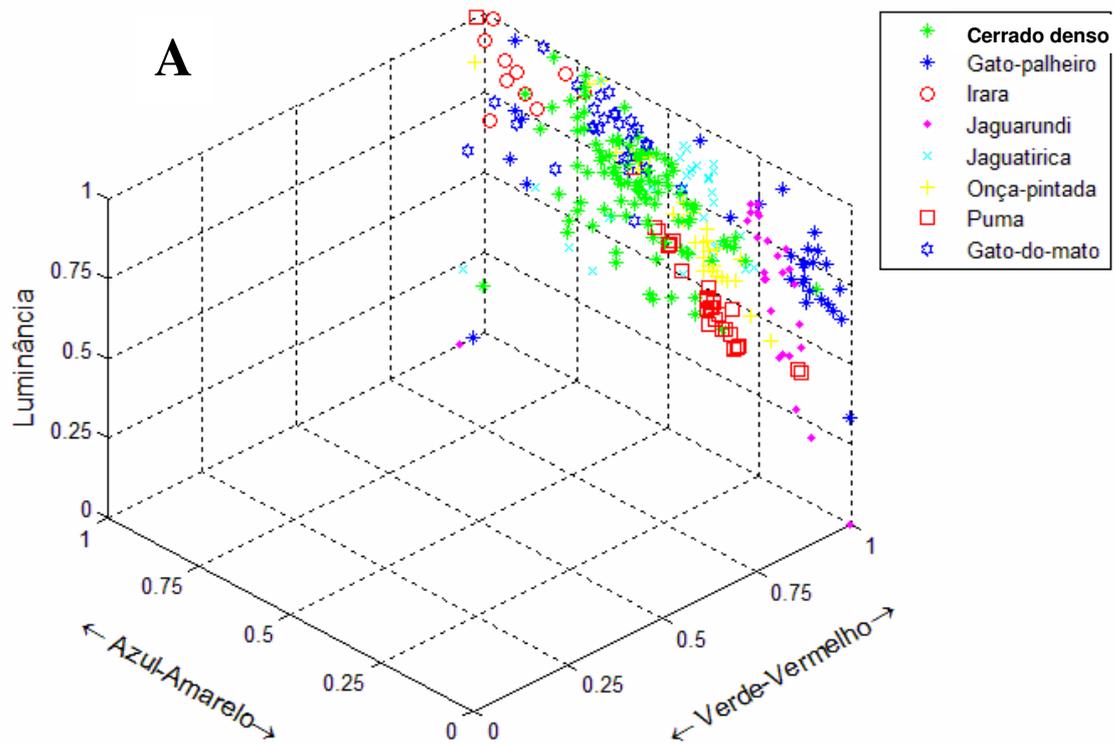
Na figura 6 acima, nota-se que o canal mais responsável pela discriminação dos pontos dos predadores em relação ao campo sujo seria o azul/amarelo. Os pontos do plano de fundo se concentraram na porção mais extrema do amarelo (tons mais claros e menos saturados). Enquanto que os predadores se espalharam ao longo de todo o eixo, tendo pontos desde muito voltados ao azul (tons mais escuros e saturados) a pontos bem amarelados. Essa constatação é interessante, pois comprova a complexidade do padrão de pelagem destes predadores. Já em relação ao eixo

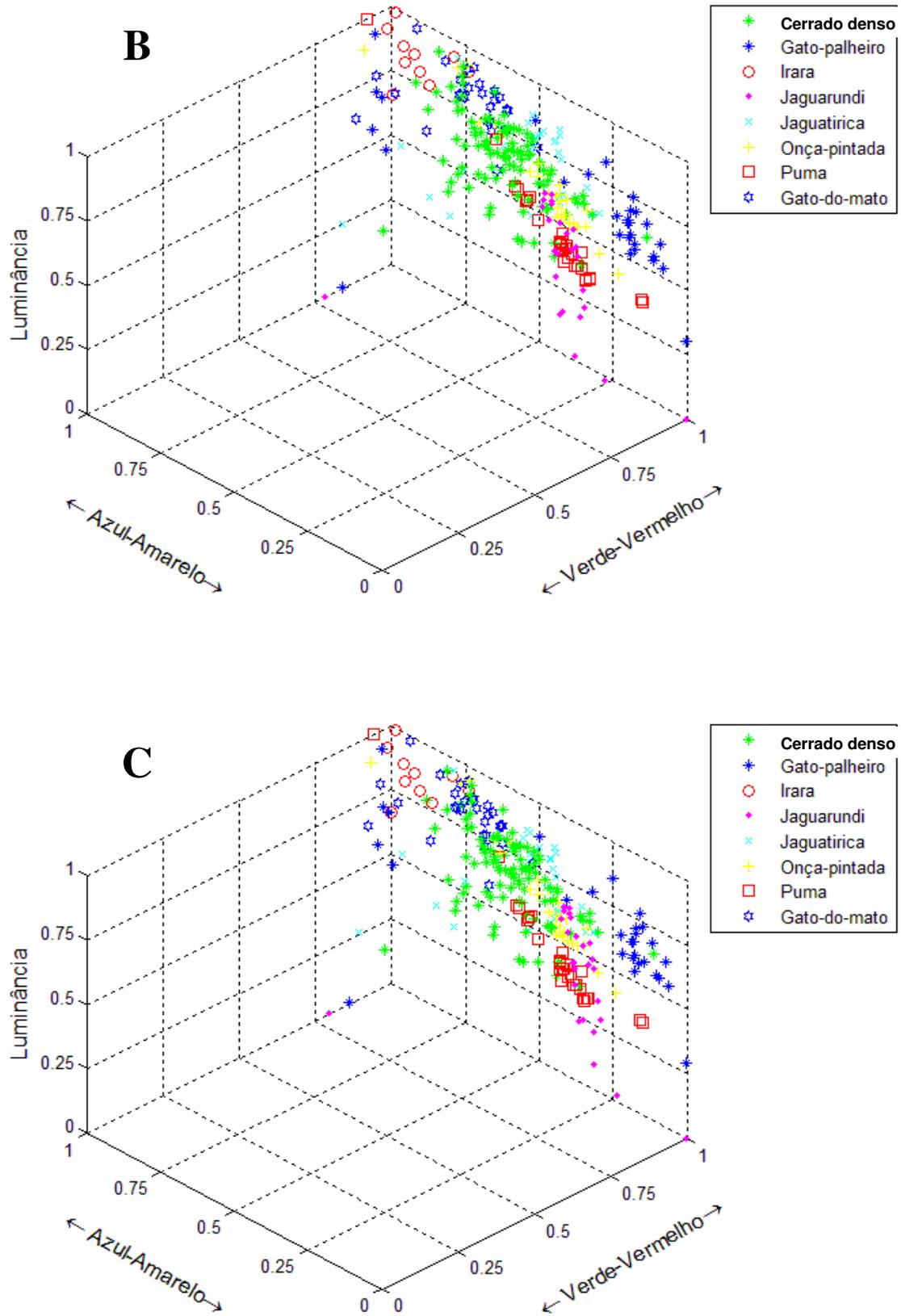
vermelho/verde, nota-se que somente os elementos do plano de fundo (campo sujo) apresentaram alguma distribuição mais deslocada. Como pode ser notado os diferentes elementos que compõe esse *background* se espalharam ao longo deste eixo, tendo a maioria de seus pontos concentrados em um ponto intermediário entre o verde e o vermelho. Essa observação também é interessante para se comprovar a complexidade deste plano de fundo, que dispõe de diferentes elementos como galhos, folhas jovens e maduras, além das diferentes superfícies das folhas (adaxial e abaxial).

Em relação aos predadores neste eixo, observa-se que praticamente todos os pontos estão voltados ao extremo mais tendencioso ao vermelho, com exceção do jaguarundi que tem um leve deslocamento no sentido contrário. A observação deste eixo pode ser uma resposta à brincadeira de Tim Caro (Caro, 2005), onde ele propõe uma pergunta às crianças quando elas questionarem sobre a difícil questão da coloração dos mamíferos: “*Which mammal is green?*” (em tradução livre, “Qual mamífero é verde?”). Mesmo sem saber os motivos para essa constatação, o que se sabe é que não existem mamíferos verdes e é justamente isso que se pode constatar em relação aos mamíferos estudados neste diagrama de cromaticidade. Finalmente, em relação ao terceiro eixo, da luminância, o que se observa é que tanto os pontos dos predadores quanto os do campo sujo estão bem espalhados em relação a este eixo, com uma leve tendência a valores mais altos, ou seja, brilhantes. Essa informação, portanto, não deve ser essencial para a detecção dos predadores neste plano de fundo, uma vez que justamente os predadores que mais se confundem com esses pontos estão com valores parecidos de brilho.

Outra informação que merece destaque é em relação aos predadores que tiveram maior quantidade de pontos em proximidade aos do campo sujo. Justamente o gato-palheiro e o jaguarundi que são as espécies mais adaptadas a ambientes abertos e com vegetação de baixa estatura como o campo sujo. Como descrito anteriormente (**item 1.3.**), animais com camuflagem baseada na coloração uniforme ou listrada, como no caso do gato-palheiro, habitam estes tipos de ambiente.

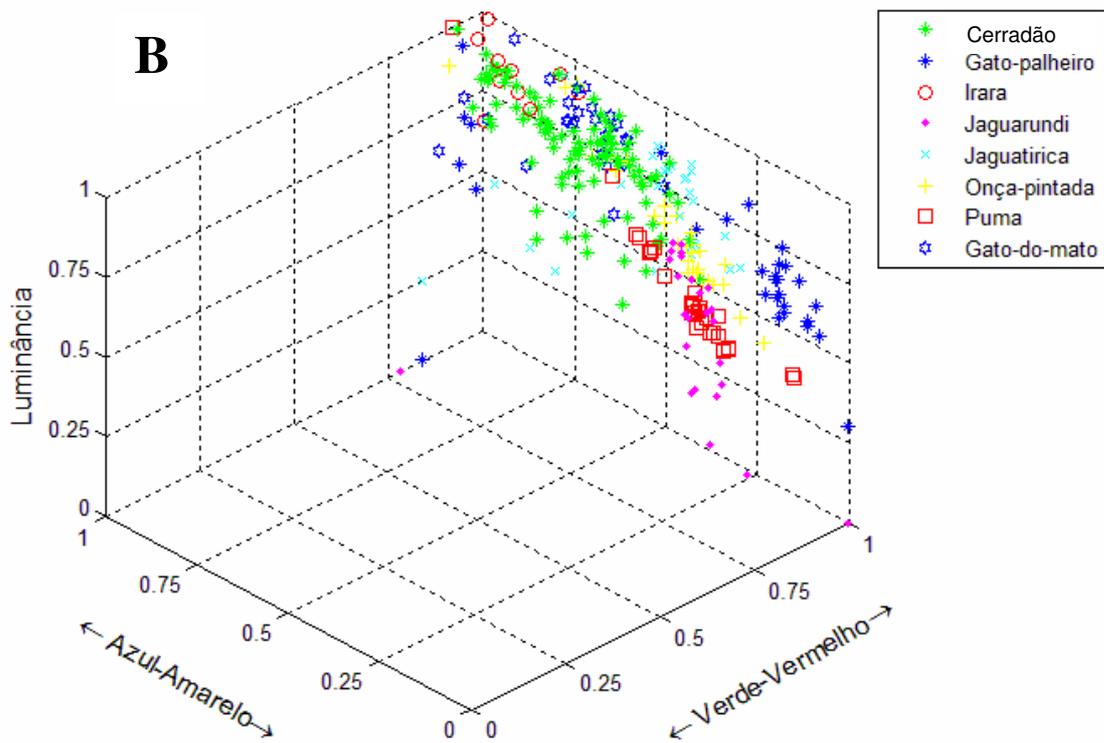
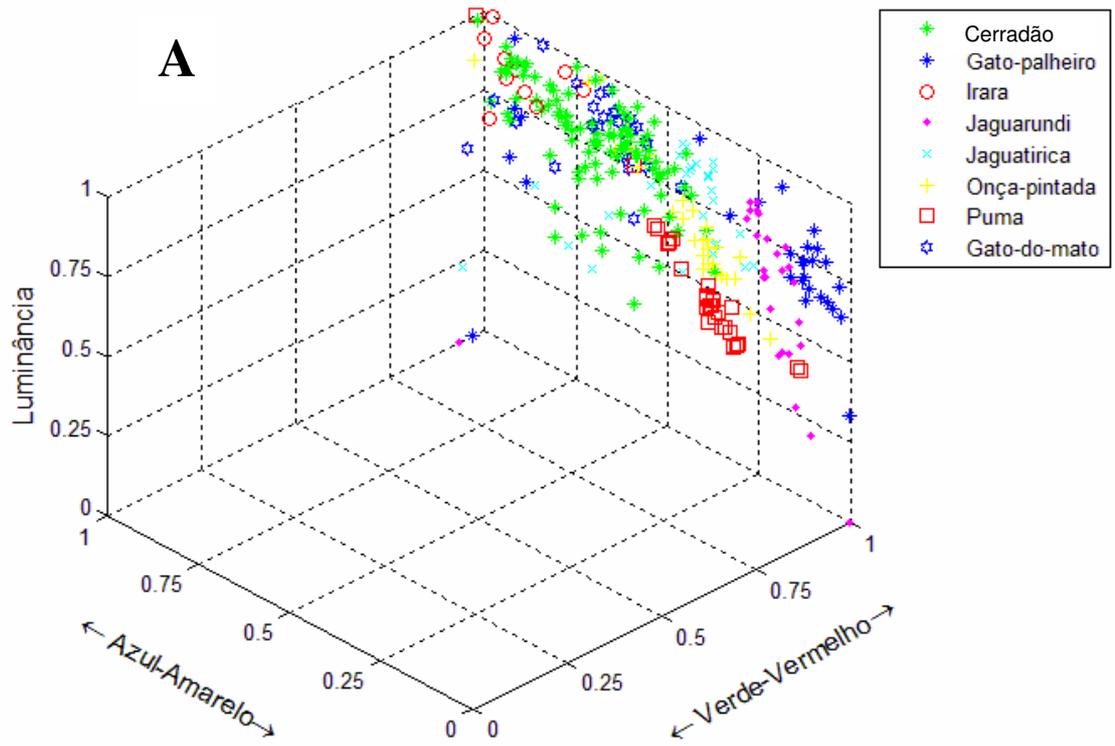
Aparentemente, não houve grandes diferenças em relação aos diferentes fenótipos nos diagramas acima. O que se nota, porém, seria um pequeno deslocamento no eixo vermelho/verde em direção ao verde nos fenótipos “B” e “C”, quando comparados ao “A”. Pelo menos nesta escala de trabalho e devido ao modelo empregado, este tipo de resposta seria muito subjetiva, uma vez que este método do diagrama de cromaticidade é interpretativo.

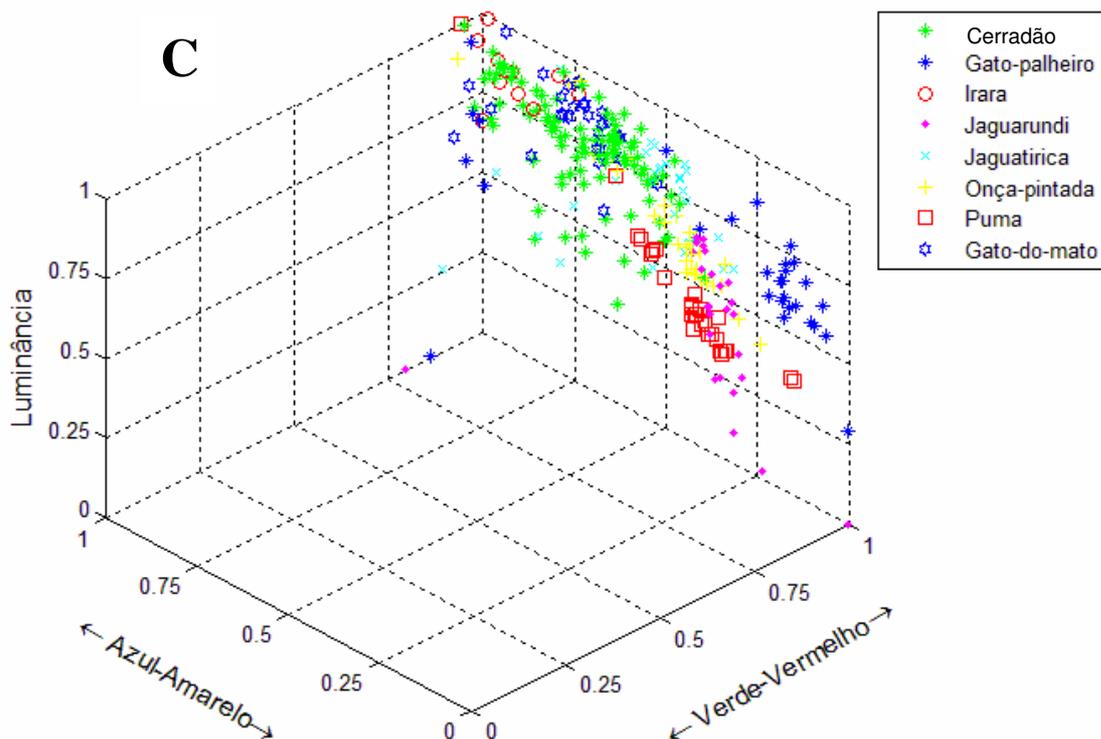




**Figura 7.** Diagrama de cromaticidade contrastando os potenciais predadores de *C. penicillata* contra o plano de fundo do cerrado denso para os três fenótipos tricromatas: A) 425-556-561, B) 425-543-561 e C) 425-543-556.

Nos diagramas acima da figura 7, é claramente observável a diferença na distribuição dos pontos do plano de fundo, neste caso cerrado denso, em comparação ao diagrama anterior, campo sujo. Os pontos estão mais distribuídos ao longo do eixo azul/amarelo, o que sugere uma tendência das folhas em aumentarem a proporção de azul. É neste mesmo eixo que os pontos dos predadores também se encontram mais distribuídos. Diferente do ambiente anterior, os predadores que mais se confundem com esta fitofisionomia são a onça-pintada, a jaguatirica e o gato-do-mato. Essa informação também faz sentido ao considerar o cerrado denso como uma vegetação de transição entre um campo aberto, com vegetação de baixo porte, e um ambiente mais florestal, com árvores de grande porte. Para estes ambientes como o cerrado denso, com maior complexidade de objetos e até mesmo de luz, onde há áreas claras e sombreadas, intercaladas constantemente uma pelagem com padrão de manchas é interessante uma vez que ela representaria essa variação ambiental de sombra e claridade. Novamente, somente o jaguarundi se destaca em relação ao eixo vermelho/verde, devido à sua coloração levemente amarelada. Em relação ao eixo do brilho, novamente, não há muita informação que seja significativa para a detecção destes predadores, à exceção do puma que, devido a essa pequena variação, não teve seus pontos muito crípticos em relação aos pontos do *background*.

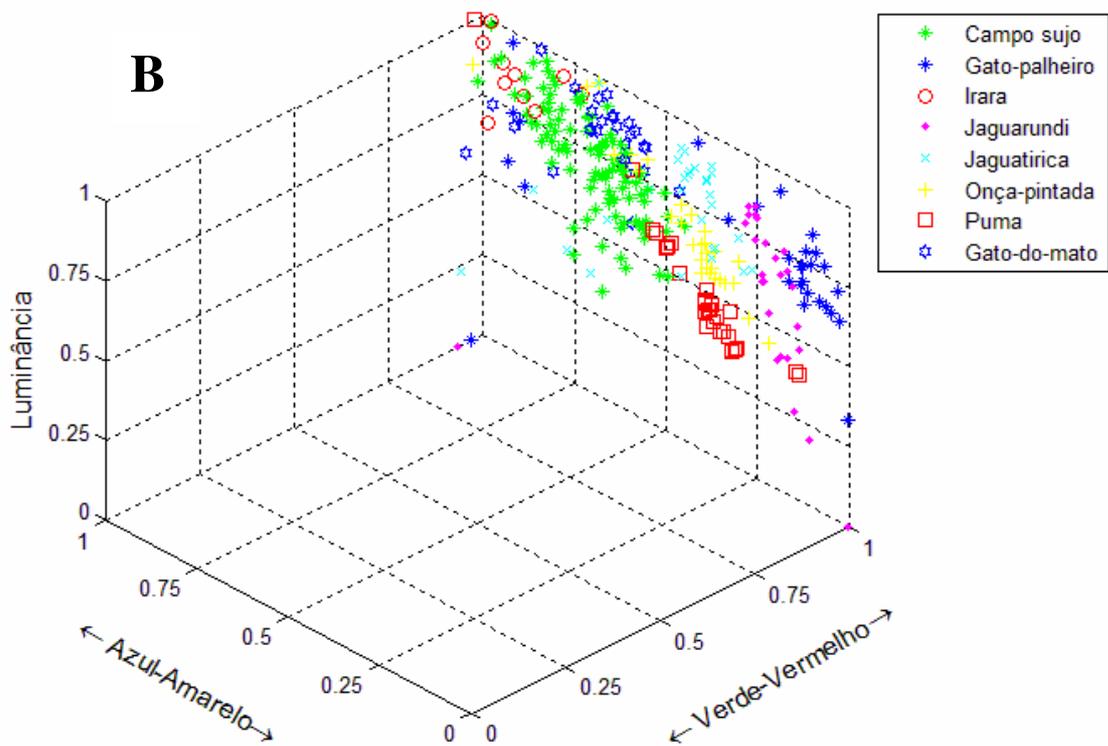
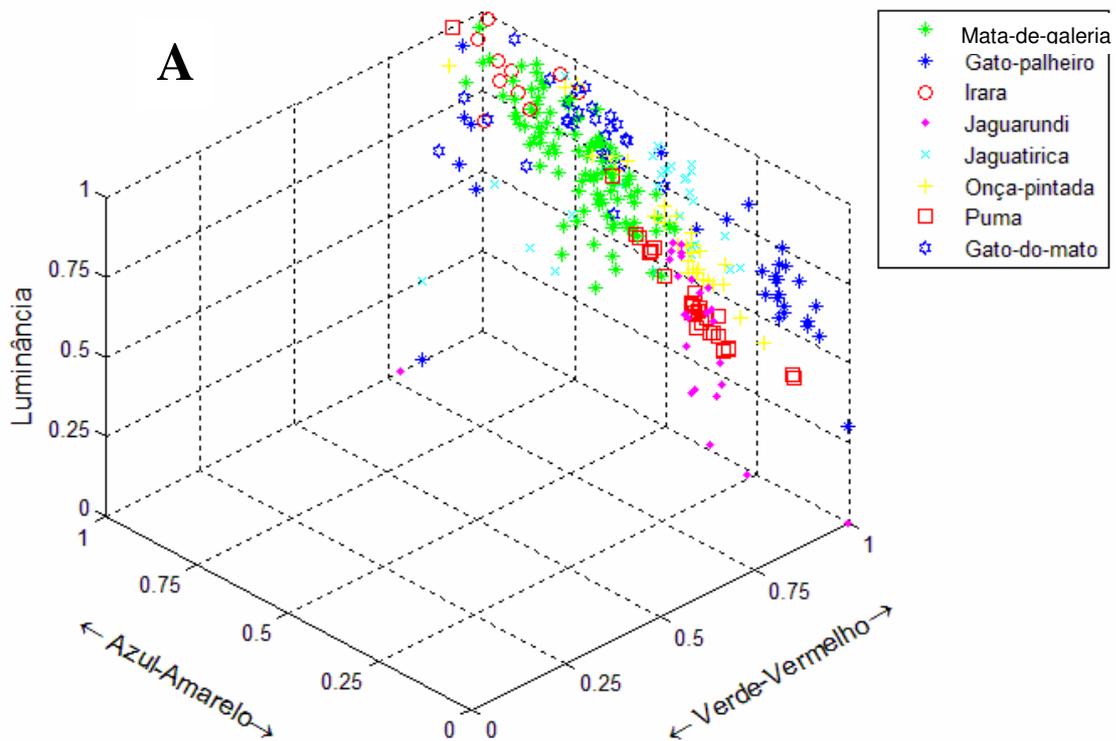


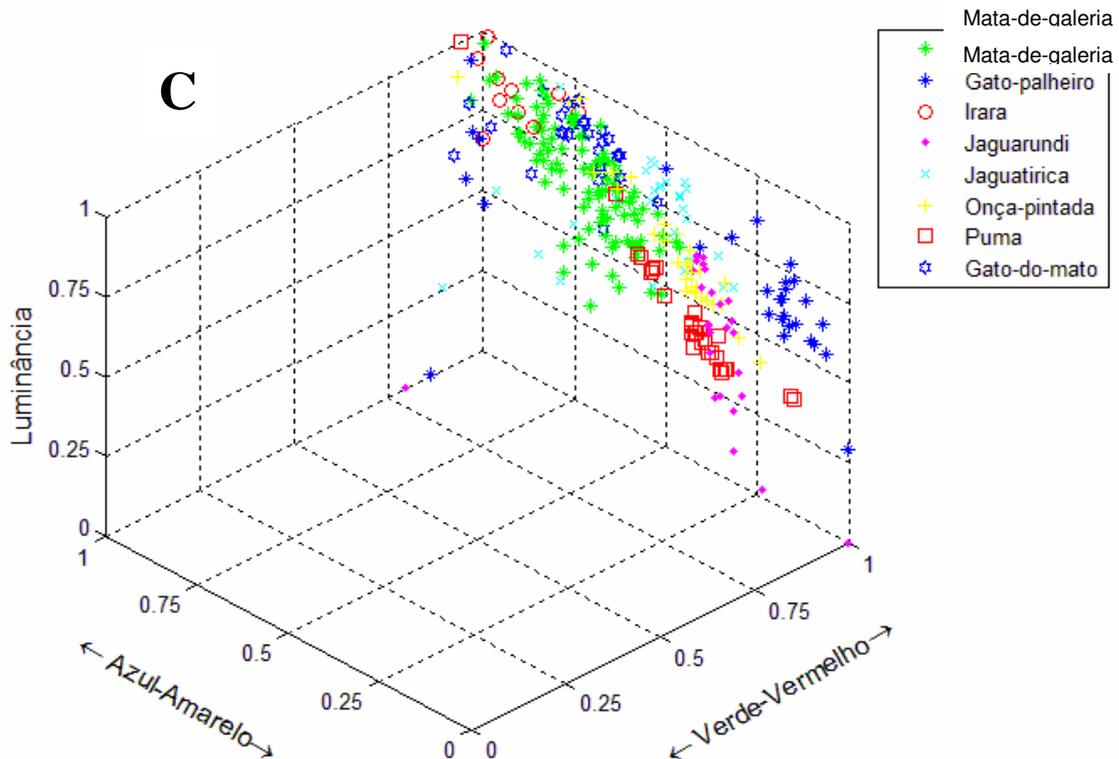


**Figura 8.** Diagrama de cromaticidade contrastando os potenciais predadores de *C. penicillata* contra o plano de fundo do cerradão para os três fenótipos tricromatas: A) 425-556-561, B) 425-543-561 e C) 425-543-556.

Na figura acima, os diagramas de cromaticidade permitem um entendimento ainda maior desta tendência no deslocamento dos pontos do plano de fundo em relação ao eixo azul/amarelo. Neste caso, com a fitofisionomia do cerradão, a qual já possui uma conformação tipicamente florestal, pode-se observar que os seus pontos tendem ainda mais para o azul, em relação ao que ocorreu com o cerrado denso. Os principais predadores beneficiados com este plano de fundo, em relação a sua camuflagem, seriam a onça-pintada, o gato-do-mato e a irara. Mais uma vez o resultado parece coerente com o que dizia a teoria (**item 1.3**), a qual revela que em ambientes mais fechados, as colorações uniformes mais escuras (como a irara) e as colorações com padrões de manchas (como a onça-pintada e gato-do-mato) são beneficiadas. Novamente, em relação ao eixo da luminância, pouca informação pode ser extraída em termos de detecção dos predadores pelo sagui-do-cerrado, uma vez que os pontos se encontram distribuídos pela mesma faixa. A mesma

questão ocorre no eixo vermelho/verde, uma vez que praticamente todos os pontos encontram-se na mesma faixa (muito próximos ao vermelho), com a exceção novamente do jaguarundi.





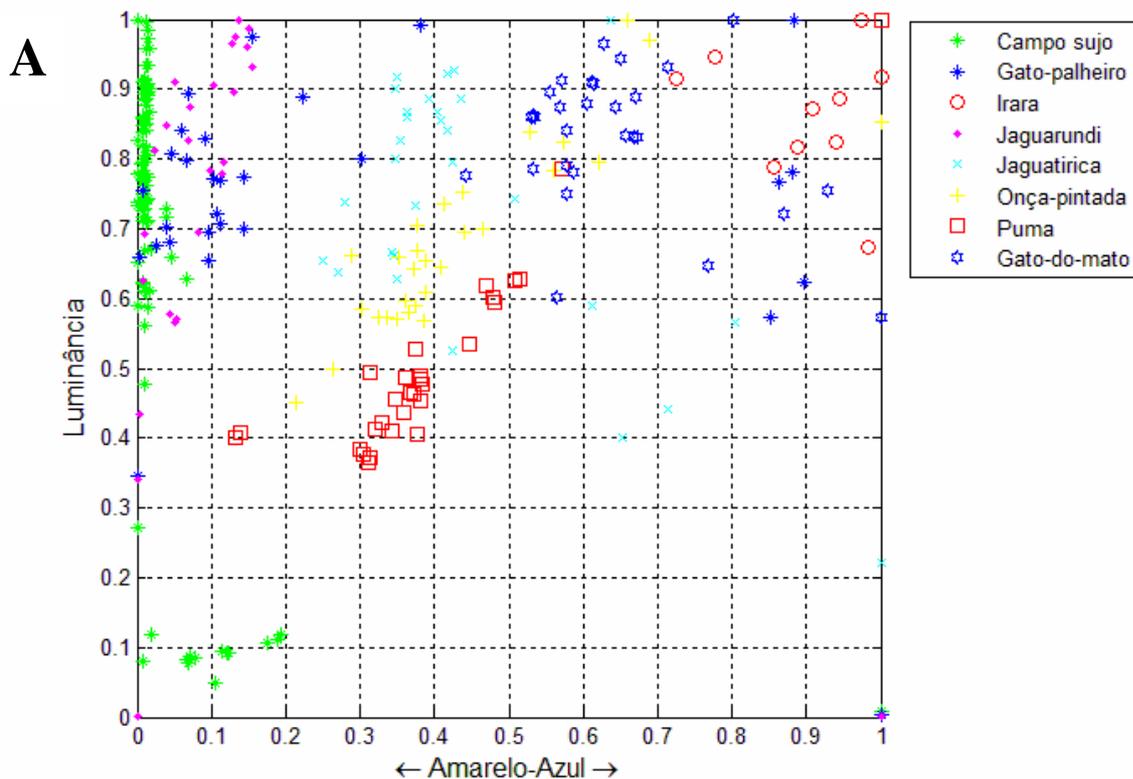
**Figura 9.** Diagrama de cromaticidade contrastando os potenciais predadores de *C. penicillata* contra o plano de fundo do mata-de-galeria para os três fenótipos tricromatas: A) 425-556-561, B) 425-543-561 e C) 425-543-556.

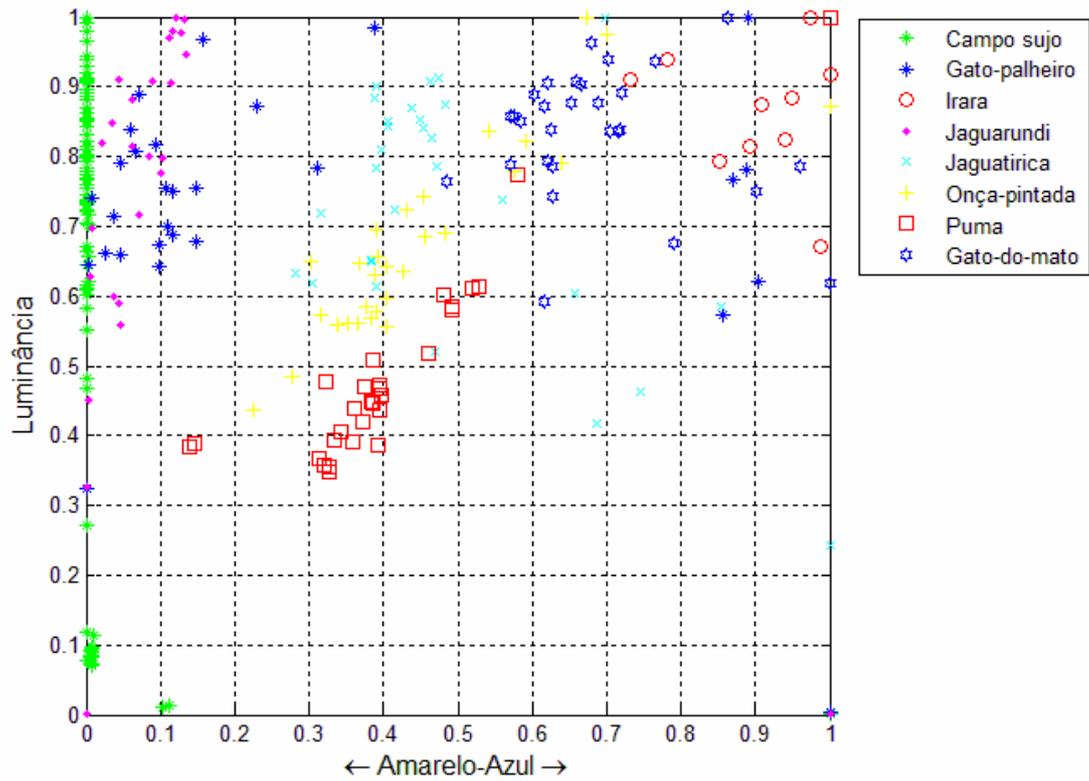
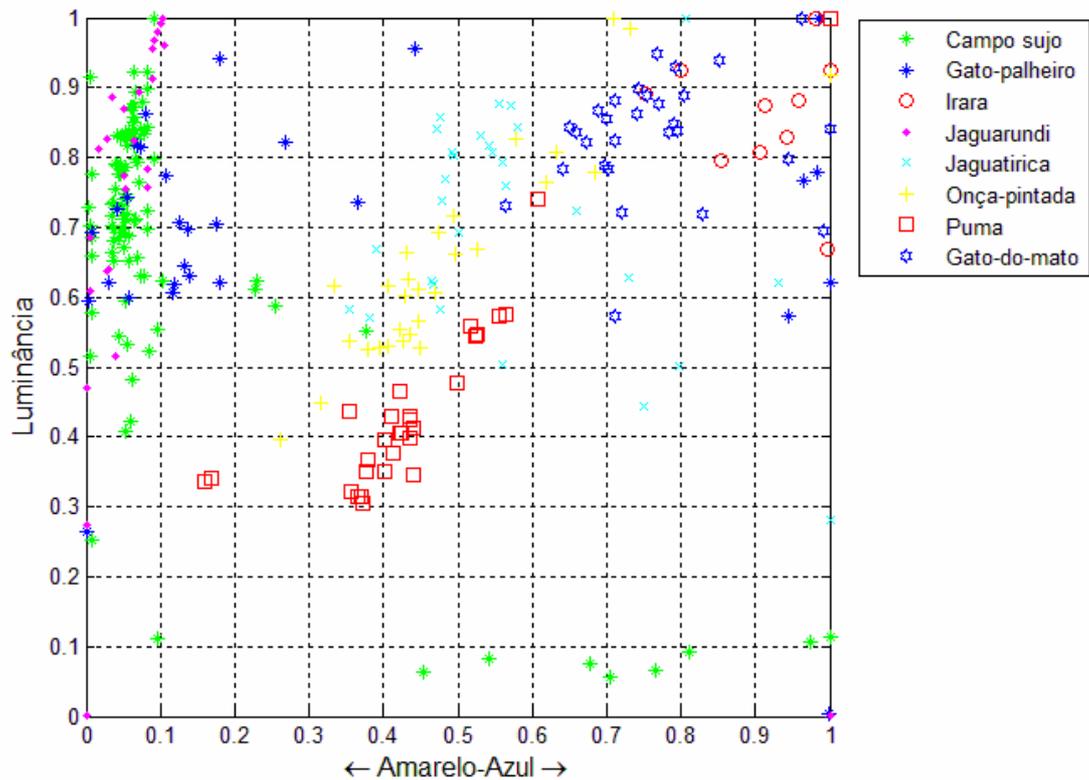
Na figura 9, têm-se a confirmação da já comentada tendência dos pontos relativos à vegetação se deslocarem para o lado mais azul do eixo azul/amarelo, à medida que a vegetação se torna mais florestal e fechada. Os predadores mais camuflados são os mesmos do cerradão. Novamente os únicos pontos com leve destaque em relação ao vermelho/verde são aqueles pertencentes ao jaguarundi. Neste ambiente também é notável a distância dos pontos do gato-palheiro e do jaguarundi em relação ao eixo azul/amarelo dos outros predadores e do *background*. Fica confirmado que estes animais são facilmente detectáveis (conspícuos) nesta fitofisionomia. O eixo do brilho, por sua vez, destacou a jaguatirica e o puma. No caso do puma, já era esperado, por sua preferência a ambientes savânicos, porém, para a jaguatirica, seria esperado que fosse mais críptica em relação a este cenário de mata-de-galeria. Em relação aos outros pontos, o brilho pouco

contribuiu para a discriminação entre predador e plano de fundo.

De uma maneira geral, em relação às diferenças entre os três fenótipos tricromatas e em todos os diagramas acima, o que se percebe é uma leve diferença no fenótipo “A” em relação aos outros dois “B” e “C”. Essa diferença é verificada em relação ao eixo vermelho/verde, onde ocorre um deslocamento de poucos pontos em direção ao verde (na verdade amarelo, pois é o somatório do verde com o vermelho). Porém, vale ressaltar que nesse modelo, e nessa escala, fica realmente difícil perceber e fazer essas considerações.

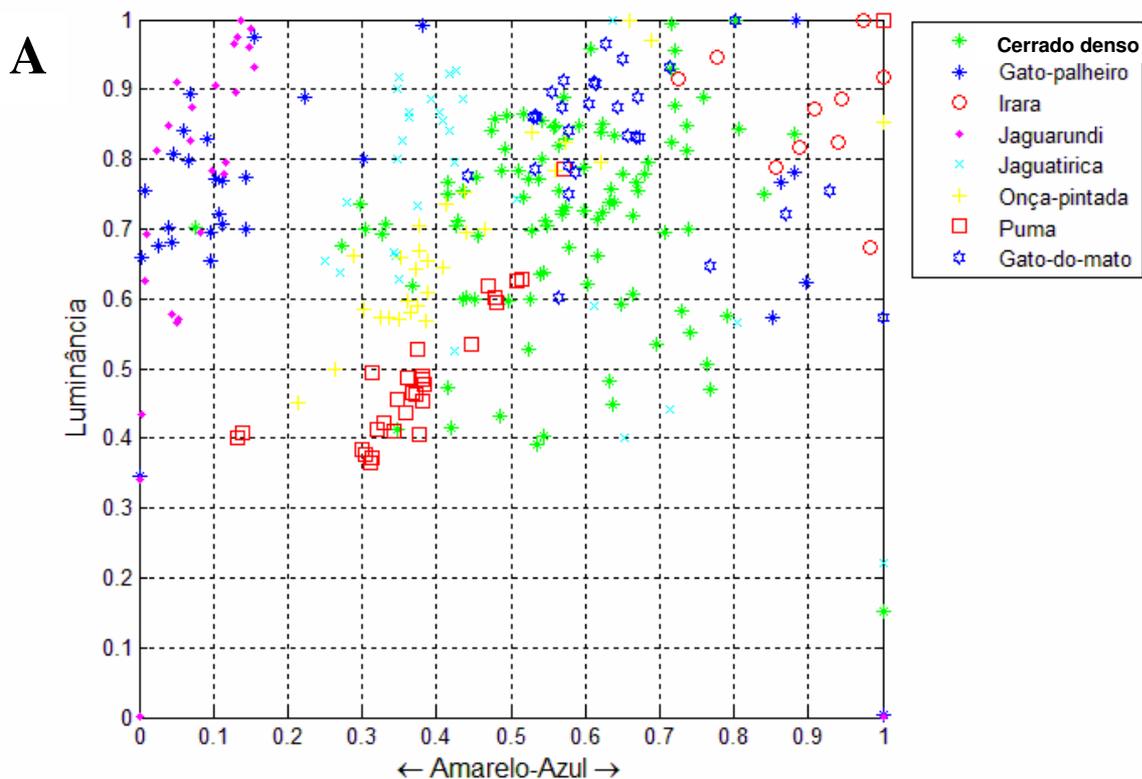
Nas figuras abaixo (10, 11, 12 e 13) os diagramas de cromaticidades são referentes aos fenótipos dicromatas. A primeira observação que se faz necessária é lembrar que para esses fenótipos só existem dois canais para o processamento neural da informação da cor: azul/amarelo e luminância. Logo, esses gráficos serão representados somente por dois eixos sendo, portanto, bidimensionais.

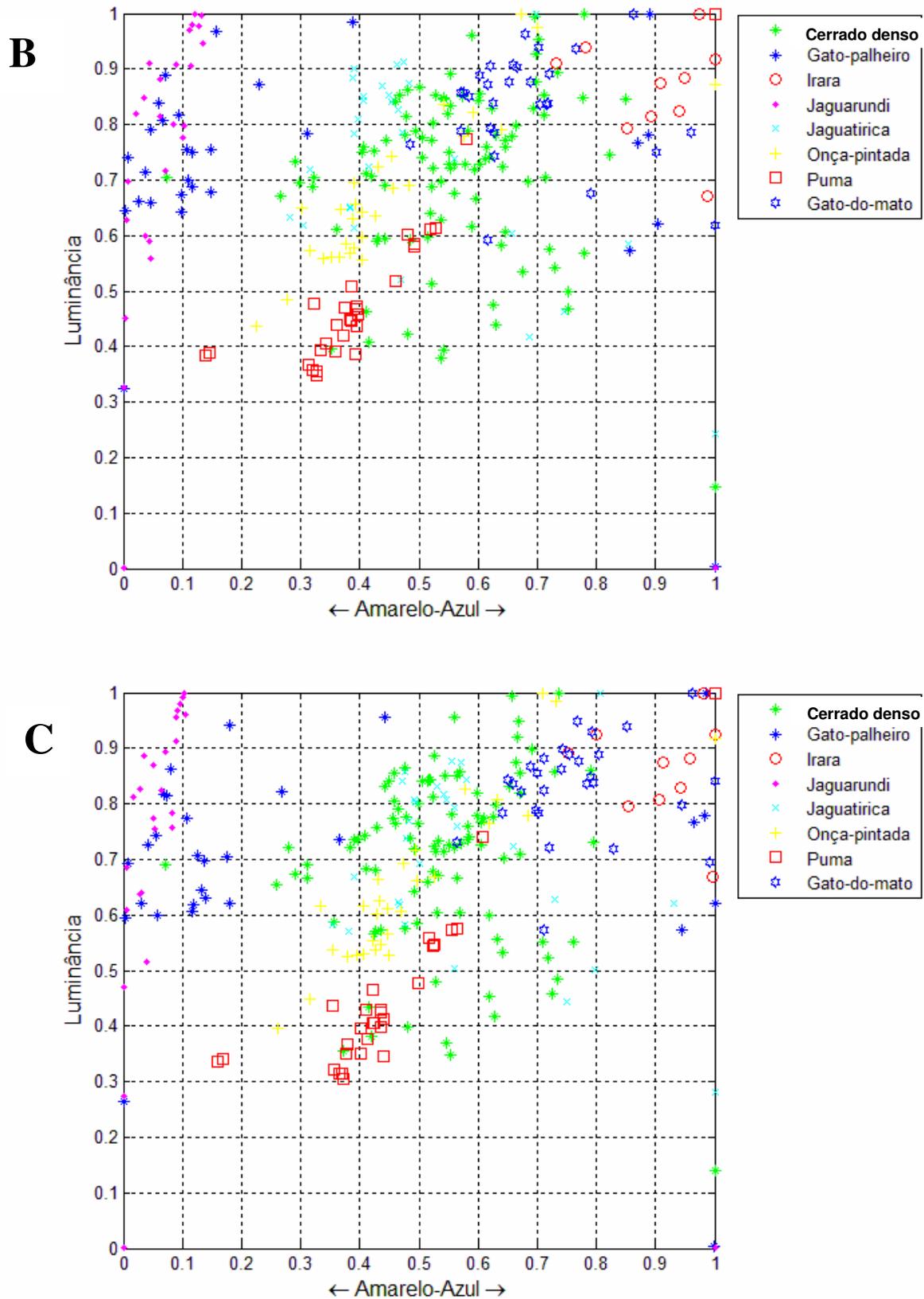


**B****C**

**Figura 10.** Diagrama de cromaticidade contrastando os potenciais predadores de *C. penicillata* contra o plano de fundo do campo sujo para os três fenótipos dicromatas: A) 425-561, B) 425-556 e C) 425-543.

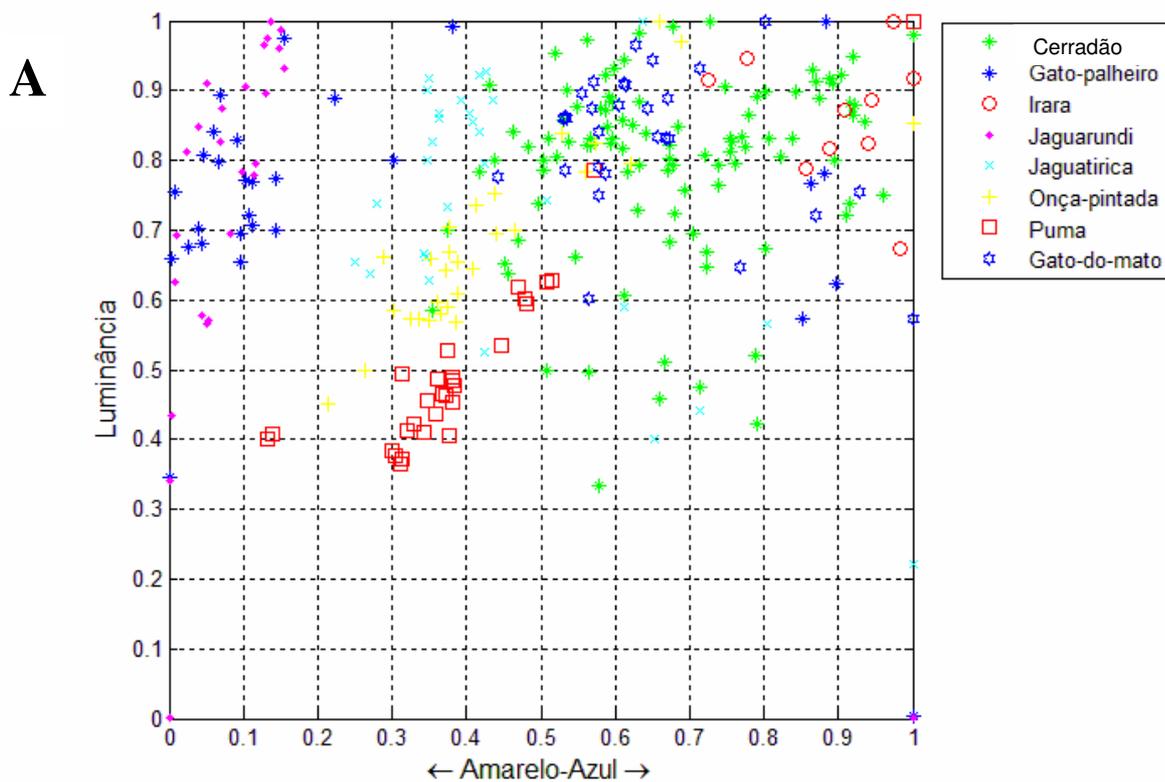
Na figura 10, é mais perceptível a diferença entre os três fenótipos dicromatas ao se comparar com os diagramas para tricromatas. No fenótipo “C”, é visível um deslocamento dos pontos do campo sujo em direção ao azul, quando comparado aos outros dois fenótipos. Esse deslocamento encobre, embora não totalmente, justamente os pontos de dois predadores: o gato-palheiro e o jaguarundi. Assim como nos outros diagramas já comentados, a maior distribuição dos pontos é em relação ao eixo azul/amarelo. No caso do eixo brilho, somente o puma parece responder mais a essa variação, enquanto todos os pontos dos outros predadores se encontram na mesma faixa de brilho dos pontos do plano de fundo. Os pontos do campo sujo novamente estão bem deslocados para o lado do amarelo, indicando que a composição desta paisagem é de pontos mais claros, justamente por esta área ser mais aberta.

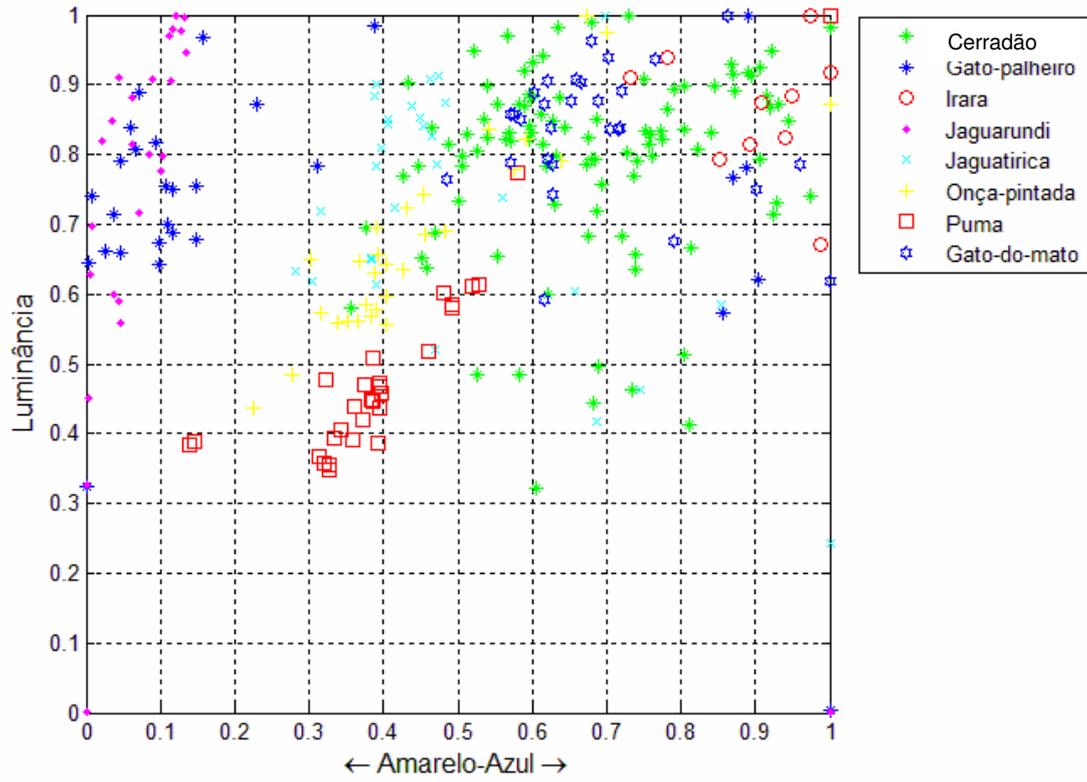
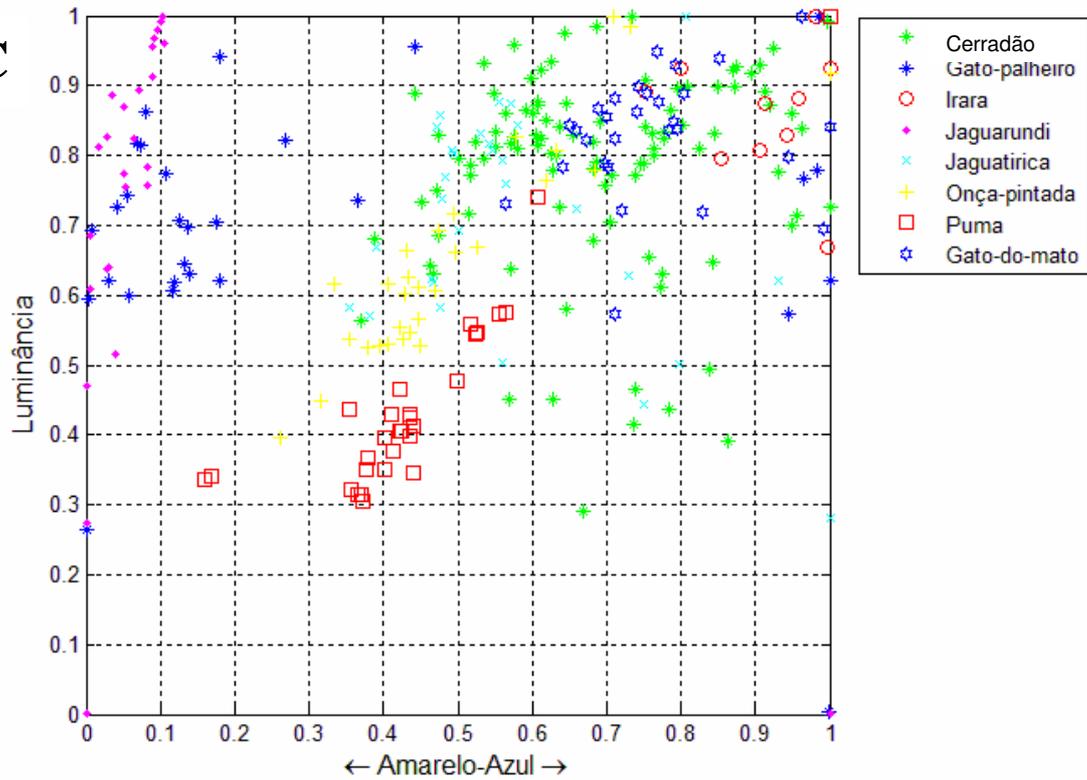




**Figura 11.** Diagrama de cromaticidade contrastando os potenciais predadores de *C. penicillata* contra o plano de fundo do cerrado denso para os três fenótipos dicromatas: A) 425-561, B) 425-556 e C) 425-543.

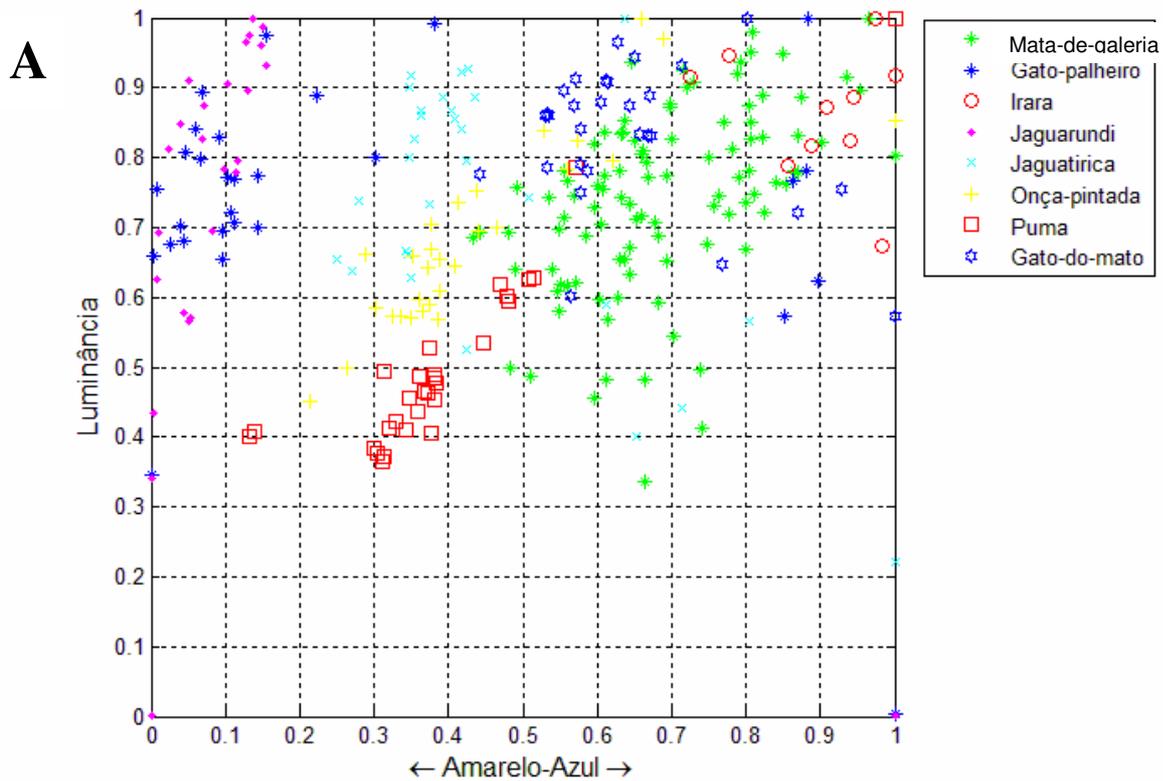
Nestes diagramas acima (Figura 11), observa-se que também ocorre um forte deslocamento dos pontos da vegetação à medida que se muda de fitofisionomia. Neste caso, o cerrado denso também tem mais pontos voltados para o lado do azul (como se encontram centralizados pode-se considerar como um verde, devido ao somatório do amarelo com o azul). Essa transição é bem interessante, ao se pensar que uma área aberta realmente apresenta uma vegetação mais amarelada. Os predadores mais críticos em relação ao cerrado denso seriam a onça-pintada, o gato-do-mato, a jaguatirica e o puma. Há um leve destaque do puma e da jaguatirica em relação ao eixo da luminância, onde alguns de seus pontos se separam dos do plano de fundo, justamente em relação a este eixo.

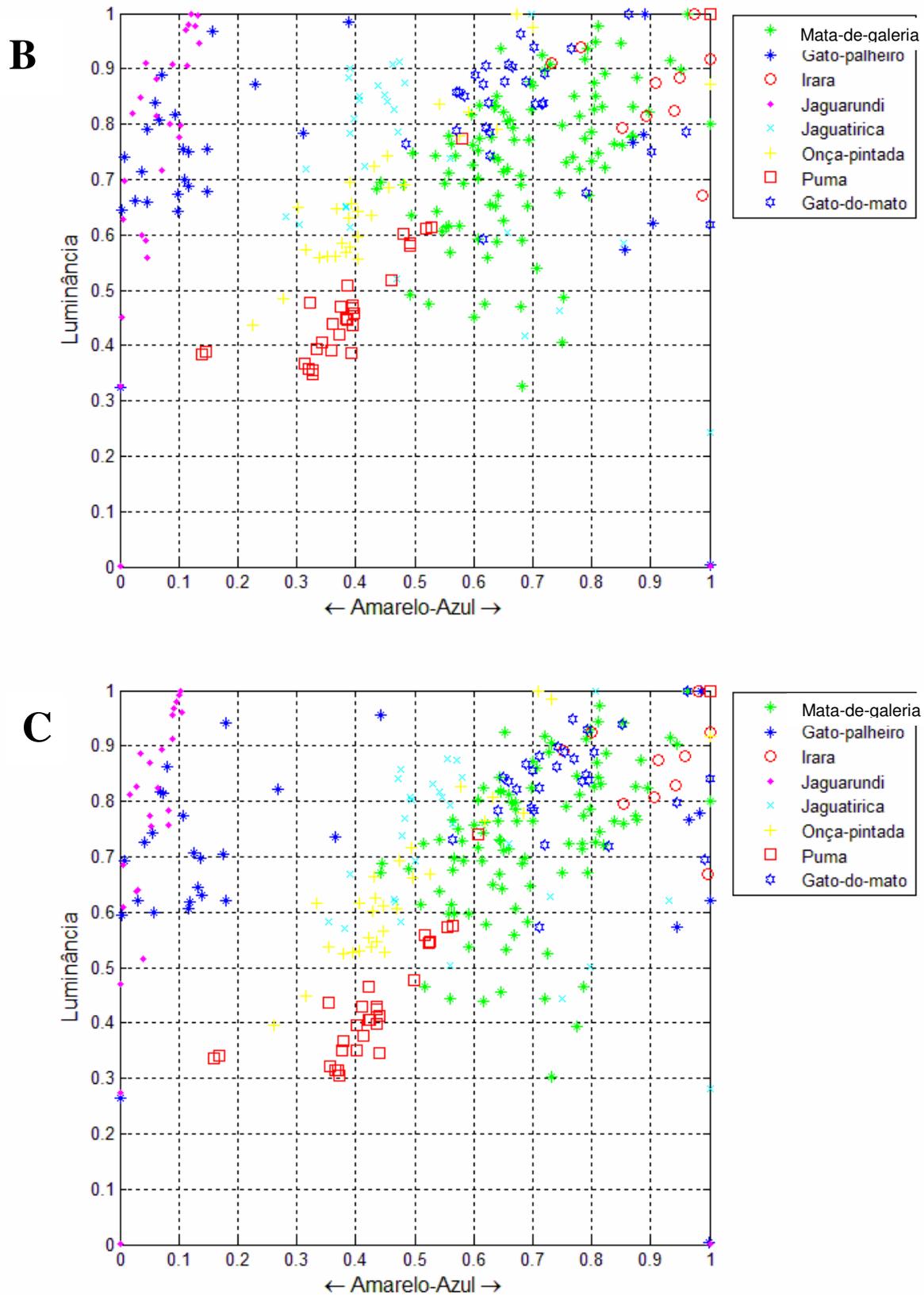


**B****C**

**Figura 12.** Diagrama de cromaticidade contrastando os potenciais predadores de *C. penicillata* contra o plano de fundo do cerrado para os três fenótipos dicromatas: A) 425-561, B) 425-556 e C) 425-543.

Nos diagramas acima (Figura 12), a vegetação se desloca ainda mais em direção ao azul. Uma interpretação possível é que ela estaria ficando mais escura em relação às fitofisionomias anteriores. Os predadores mais críticos são a onça-pintada, o gato-do-mato e a jaguatirica. O puma novamente se desloca em relação ao brilho. A diferença entre os três fenótipos já fica mais difícil de ser interpretada.





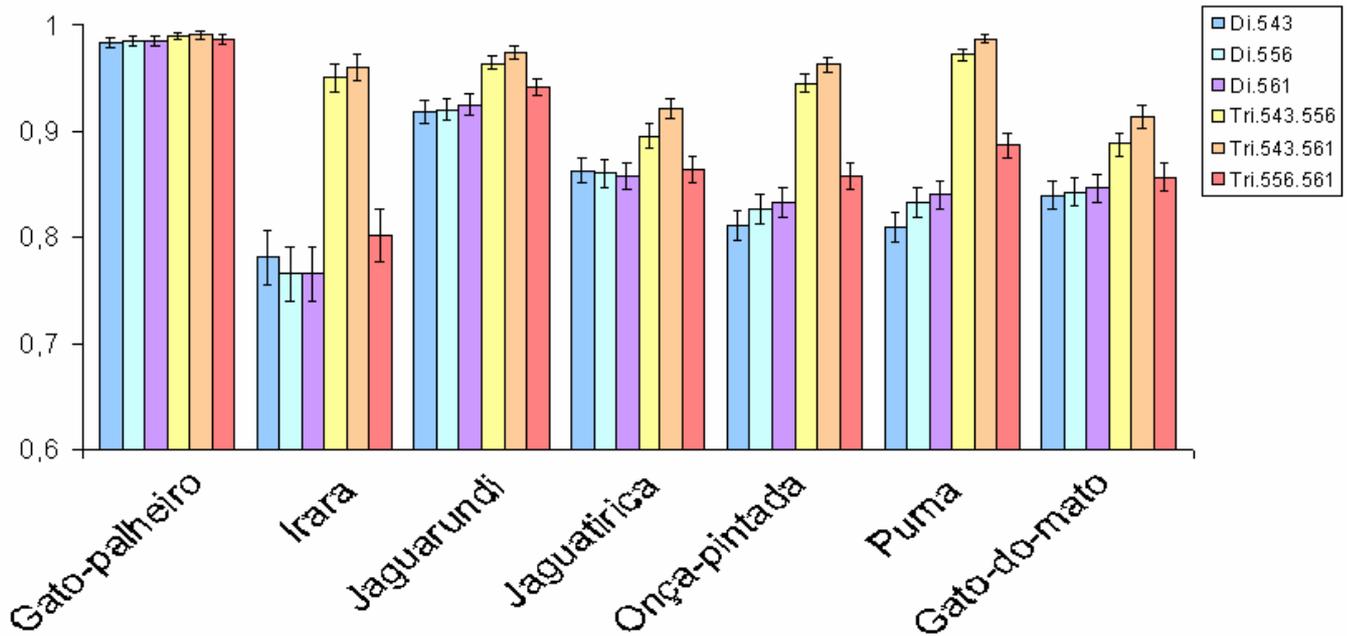
**Figura 13.** Diagrama de cromaticidade contrastando os potenciais predadores de *C. penicillata* contra o plano de fundo do mata-de-galeria para os três fenótipos dicromatas: A) 425-561, B) 425-556 e C) 425-543.

Finalmente, na última figura dos diagramas de cromaticidade, pode-se notar que a vegetação da mata-de-galeria se distribui similarmente a do cerradão. Os predadores mais crípticos seriam também os mesmos em relação aos do cerradão, com exceção da irara, que pode ser incluída no plano de fundo da mata-de-galeria. Observam-se as mesmas relações discutidas para o eixo da luminância e para os predadores de áreas abertas, os quais se mostram muito conspícuos neste ambiente florestal.

### 5.3. Distâncias Cromáticas

Como explicado na metodologia, este modelo de distâncias cromáticas permite uma mensuração mais objetiva da discriminação do *C. penicilatta*, quando comparado ao modelo anterior, dos diagramas de cromaticidade. Para que um ponto do animal seja visível para o *C. penicilatta* em relação a um ponto da vegetação, ele tem que ter um valor maior ou igual a 1 *jnd*.

Os gráficos apresentados a seguir indicam justamente a proporção das distâncias cromáticas ( $\Delta S$ ) que apresentaram valores  $\geq 1$  *jnd*. Foram gerados quatro gráficos (Figuras 14, 15, 16 e 17), um para cada fitofisionomia, contendo todos os predadores e o desempenho de cada fenótipo visual do sagui-do-cerrado.



**Figura 14.** Porcentagem de pontos iguais ou maiores que 1 *jnd*, ou seja, detectáveis pelo *C. penicillata*, quando seus predadores são contrastados em relação ao plano de fundo do Campo sujo. Os desempenhos diferenciais de cada fenótipo estão representados por cada cor das barras, como demonstrado na legenda. O intervalo de confiança gerado foi para  $p \leq 0,05$ .

Esse primeiro gráfico (Figura 14) é referente à fitofisionomia de campo sujo. Para analisar o desempenho de cada fenótipo sobre a detecção de cada predador, foi utilizada uma metodologia que possibilitou uma análise objetiva dos desempenhos diferenciais. Os predadores foram analisados individualmente, sendo que para cada fenótipo observou-se o intervalo de confiança calculado para significância de  $p \leq 0,05$ . Para os fenótipos em que o intervalo de confiança se sobrepôs, foi considerado, a princípio, um empate técnico. Este empate só não foi seguido se um primeiro fenótipo que teve um desempenho semelhante a um segundo, tenha também obtido um desempenho superior a um terceiro, o qual, por sua vez, estava empatado com o segundo. Neste caso, foi considerado que o primeiro fenótipo em questão obteve um desempenho superior aos outros dois.

Para facilitar a compreensão, segue-se um exemplo prático: no caso do jaguarundi do gráfico acima (campo sujo), os fenótipos Tri.543.556 e o Tri.543.561 se destacaram dos demais, porém obtiveram um empate em relação aos seus intervalos de confiança. Sendo assim, foi considerado que ambos ficaram na primeira posição como melhores desempenhos (logo, tiveram

uma pontuação de 1 (um) para cada). Já ao analisar o fenótipo Tri.556.561, poderia precipitadamente interpretá-lo como empatado com o fenótipo Di.561 devido aos seus intervalos se sobreporem. Porém, deve-se reparar que o fenótipo Tri.556.561 só empataria com o Di.561, enquanto que o Di.561 também está com seu intervalo de confiança se sobrepondo aos fenótipos Di.556 e o Di.543. Sendo assim, o desempenho do Tri.556.561 foi considerado superior ao do Di.561, ficando, portanto, com o terceiro melhor desempenho (pontuação igual a 3). Por sua vez, o Di.561 foi o único fenótipo que obteve um desempenho parecido com um fenótipo tricromata, sendo considerado como o quarto melhor desempenho (pontuação igual a 4) mesmo estando aparentemente empatado com os demais dicromatas. Finalmente, os dois fenótipos restantes obtiveram os mesmos desempenhos, ficando, conseqüentemente, empatados em quinto lugar (recebendo 5 pontos cada um).

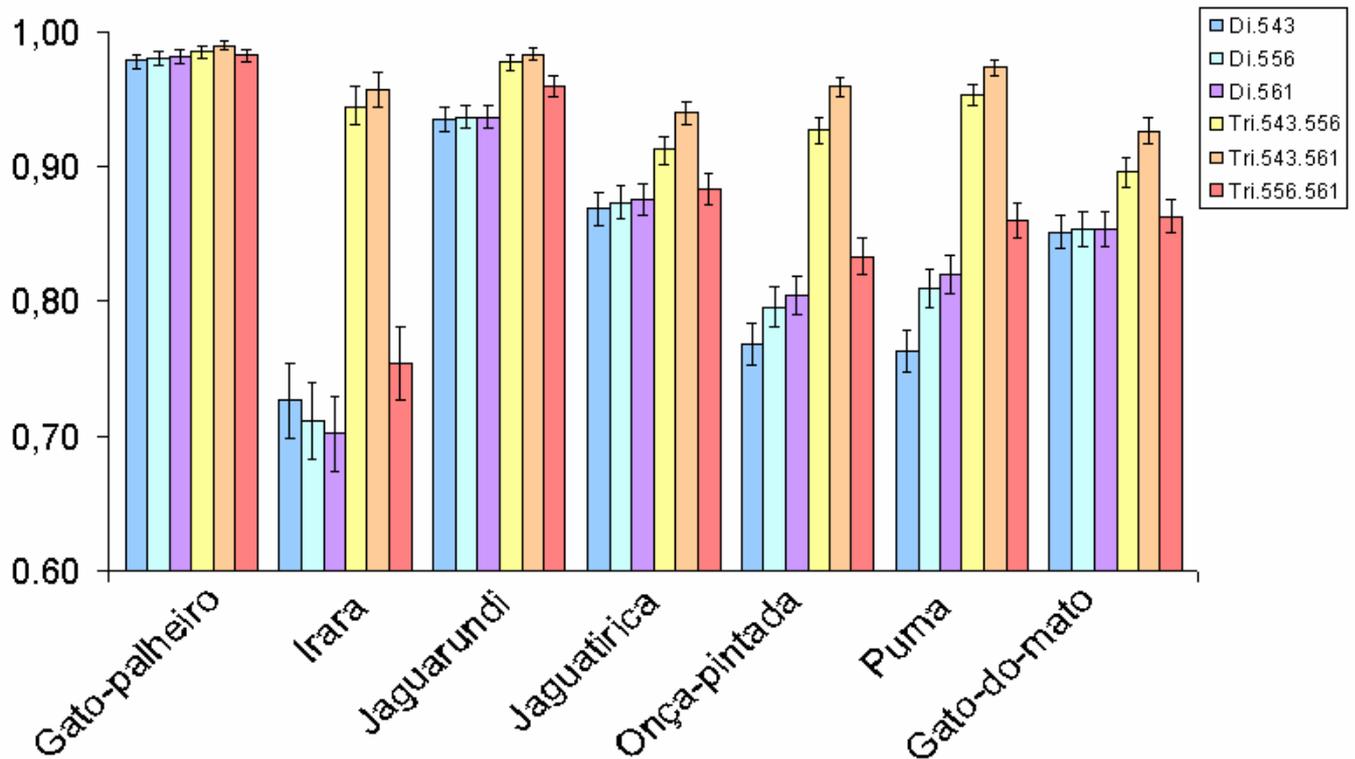
A tabela 3 a seguir representa o resultado da análise do gráfico acima, com os desempenhos de cada fenótipo do *C. penicillata* na tarefa de discriminar seus potenciais predadores, seguindo o mesmo procedimento exemplificado acima. As pontuações referentes às colocações de cada fenótipo em relação ao seu desempenho estão distribuídas em relação a cada predador em contraste com o plano de fundo do campo sujo. A média apresentada é um resumo do desempenho dos fenótipos em relação a esta fitofisionomia. Dessa maneira, foi possível ordenar quais foram os desempenhos diferenciais para cada fenótipo e a classificação dos mesmos.

**Tabela 3.** Desempenho dos diferentes fenótipos visuais de *C. penicillata* em relação à detecção de seus potenciais predadores no ambiente de Campo sujo. A pontuação foi determinada de acordo com sua colocação em termos de desempenho significativamente diferenciado (podendo variar de 1-6, sendo que quanto melhor o desempenho, menores foram os valores atribuídos).

Predadores	Fenótipos Dicromatas			Fenótipos Tricromatas		
	543	556	561	543.556	543.561	556.561
Gato-do-Palheiro	1	1	1	1	1	1
Irara	3	3	3	1	1	3
Jaguarundi	5	5	4	1	1	3
Jaguarundi	3	3	3	2	1	3
Onça-pintada	5	5	4	2	1	3
Puma	6	5	4	2	1	3
Gato-do-mato	3	3	3	2	1	3
<b>Média</b>	<b>3,71</b>	<b>3,57</b>	<b>3,14</b>	<b>1,57</b>	<b>1,00</b>	<b>2,71</b>

Na tabela 3 é possível verificar como foi o desempenho de cada fenótipo em relação aos demais. Ficou evidente que o fenótipo Tri.543.561 se mostrou como diferenciado, obtendo sempre os melhores desempenhos para a detecção de qualquer predador no campo sujo. Logo em seguida, o fenótipo Tri.543.556 também se destacou com um excelente desempenho em relação aos demais. Já o terceiro fenótipo tricromata (Tri.556.561), apesar de no geral se sair melhor do que todos os fenótipos dicromatas, em algumas ocasiões obteve desempenho semelhante aos dicromatas. Na sequência vêm os fenótipos Di.561, Di.556 e o Di.543, respectivamente, quarto, quinto e sexto.

Independentemente dos desempenhos relativos de cada fenótipo, o que pode ser notado é que todos os fenótipos se saíram bem na tarefa de detectar predadores contra campo sujo como *background*. Na verdade, um valor acima de 80% de todas as distâncias cromáticas calculadas pode ser considerado discriminável por todos os fenótipos visuais do sagui-do-cerrado para esta situação.



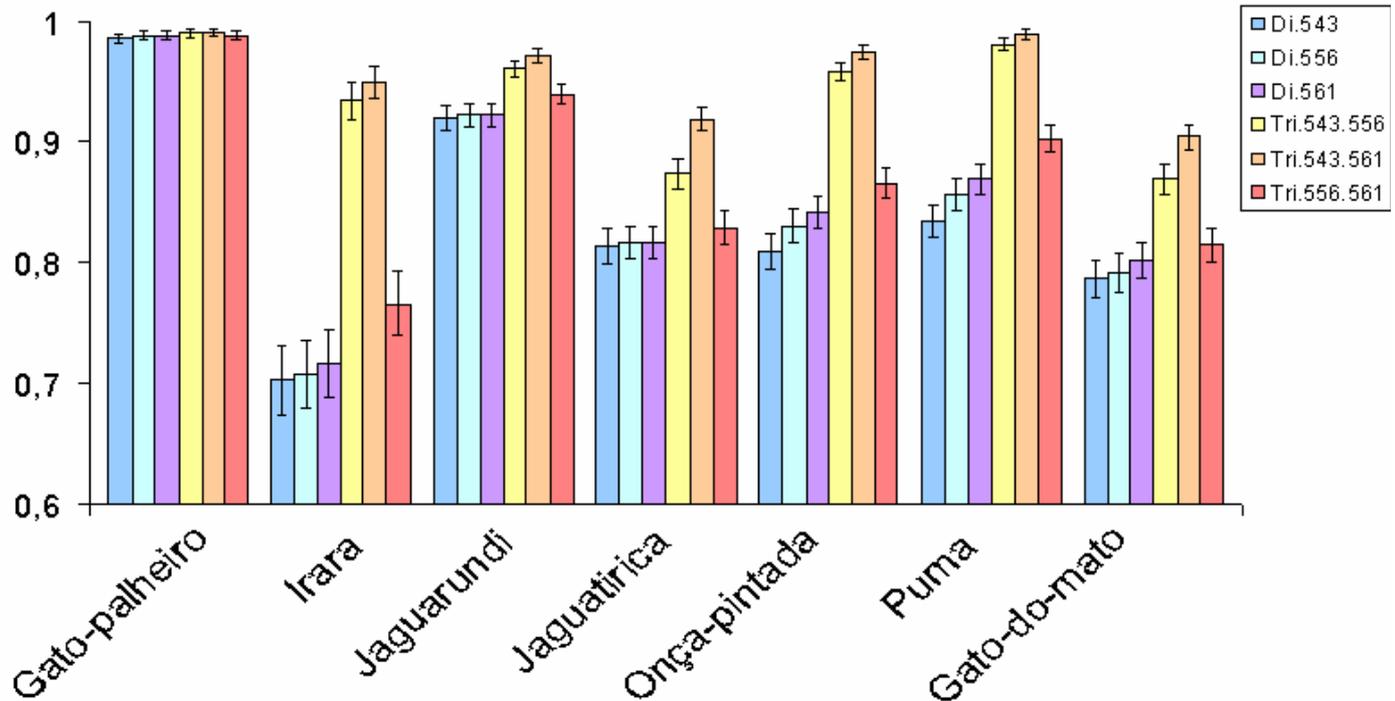
**Figura 15.** Porcentagem de pontos iguais ou maiores que 1 *jnd*, ou seja, detectáveis pelo *C. penicillata*, quando seus predadores são contrastados em relação ao plano de fundo do Cerrado denso. Os desempenhos diferenciais de cada fenótipo estão representados por cada cor das barras, como demonstrado na legenda. O intervalo de confiança gerado foi para  $p \leq 0,05$ .

Para o gráfico 15, foi utilizado o cerrado denso como plano de fundo no qual os predadores foram inseridos. É interessante notar que os desempenhos na discriminação dos predadores também foram altos para este ambiente. Mesmo os predadores mais difíceis de detectar como a irara, a onça-pintada e o puma se mostraram com desempenhos acima de 70%. A análise detalhada dos desempenhos relativos de cada fenótipo encontra-se na tabela 4.

**Tabela 4.** Desempenho dos diferentes fenótipos visuais do *C. penicillata* em relação à detecção de seus potenciais predadores no ambiente de Cerrado denso. A pontuação foi determinada de acordo com sua colocação em termos de desempenho significativamente diferenciado.

Predadores	Fenótipos Dicromatas			Fenótipos Tricromatas		
	543	556	561	543.556	543.561	556.561
Gato-do-Palheiro	5	5	2	2	1	2
Irara	3	3	3	1	1	3
Jaguarundi	4	4	4	1	1	3
Jaguatirica	3	3	3	2	1	3
Onça-pintada	5	5	4	2	1	3
Puma	6	4	4	2	1	3
Gato-do-mato	3	3	3	2	1	3
<b>Média</b>	<b>4,14</b>	<b>3,86</b>	<b>3,29</b>	<b>1,71</b>	<b>1,00</b>	<b>2,86</b>

Novamente, o que foi observado no campo sujo se repetiu no cerrado denso (tabela 4), em relação aos desempenhos diferenciais de cada fenótipo. Os três fenótipos tricromatas foram superiores em relação aos três dicromatas.



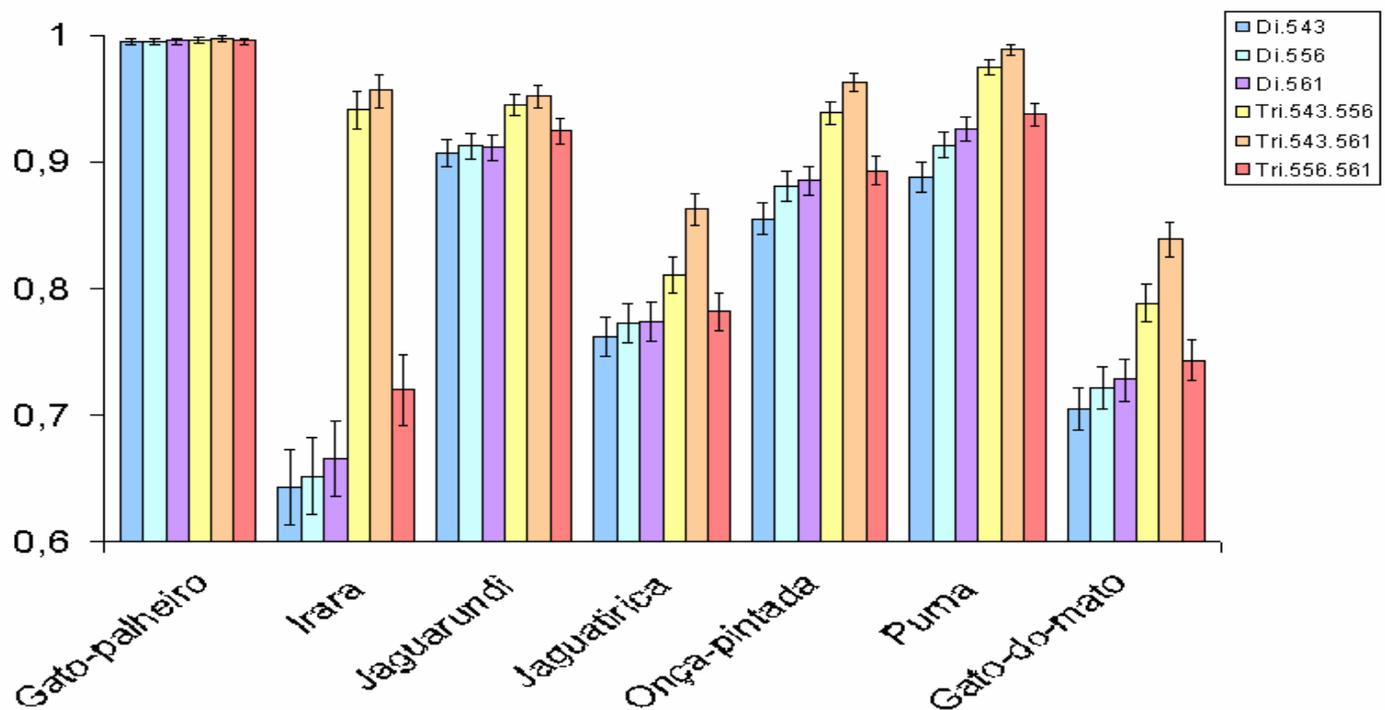
**Figura 16.** Porcentagem de pontos iguais ou maiores que 1 *jnd*, ou seja, detectáveis pelo *C. penicillata*, quando seus predadores são contrastados em relação ao plano de fundo do Cerradão. Os desempenhos diferenciais de cada fenótipo estão representados por cada cor das barras, como demonstrado na legenda. O intervalo de confiança gerado foi para  $p \leq 0,05$ .

O gráfico 16 acima representa a proporção das distâncias cromáticas discrimináveis em relação aos predadores no contexto do cerrado. Novamente, os desempenhos foram relativamente altos, sendo que os predadores mais difíceis de serem detectados ficaram com seus pontos acima de 1 *jnd* na faixa entre 70 e 80%. A análise diferencial dos desempenhos para cada fenótipo está sintetizada na tabela 5.

**Tabela 5.** Desempenho dos diferentes fenótipos visuais do *C. penicillata* em relação à detecção de seus potenciais predadores no ambiente de Cerradão. A pontuação foi determinada de acordo com sua colocação em termos de desempenho significativamente diferenciados.

Predadores	Fenótipos Dicromatas			Fenótipos Tricromatas		
	543	556	561	543.556	543.561	556.561
Gato-do-Palheiro	1	1	1	1	1	1
Irara	5	5	4	1	1	3
Jaguarundi	4	4	4	1	1	3
Jaguaririca	3	3	3	2	1	3
Onça-pintada	6	5	4	2	1	3
Puma	6	5	4	1	1	3
Gato-do-mato	3	3	3	2	1	3
<b>Média</b>	<b>4,00</b>	<b>3,71</b>	<b>3,29</b>	<b>1,43</b>	<b>1,00</b>	<b>2,71</b>

A tabela 5 demonstrou que os mesmos desempenhos diferenciais se mantiveram para o ambiente de cerradão, quando comparado com as outras duas fitofisionomias já analisadas: tricromatas à frente dos dicromatas e com as mesmas colocações para cada fenótipo.



**Figura 17.** Porcentagem de pontos iguais ou maiores que 1 jnd, ou seja, detectáveis pelo *C. penicillata*, quando seus predadores são contrastados em relação ao plano de fundo da Mata-de-galeria. Os desempenhos diferenciais de cada fenótipo estão representados por cada cor das barras, como demonstrado na legenda. O intervalo de confiança gerado foi para  $p \leq 0,05$ .

O gráfico 17 acima representa os desempenhos de cada fenótipo do *C. penicillata* na tarefa de detectar os mesmos predadores em relação ao plano de fundo da mata-de-galeria. Esse ambiente produziu, aparentemente, a maior queda no desempenho para detecção dos predadores. Ou seja, esse seria o melhor ambiente para o predador se camuflar e se tornar críptico em relação à visão do sagui-do-cerrado. É importante observar que, como descrito anteriormente, este ambiente é um dos preferidos deste macaco devido às oportunidades de forrageio. Logo, a pressão de predação pode estar atuando mais fortemente neste habitat. Vale destacar que essa taxa de desempenho chega a cair para próximo de 60%, o que em termos práticos significa que em quase 40% dos pontos possíveis de contraste com este ambiente, a irara estaria críptica para alguns fenótipos do *C. penicillata*. Seguindo a mesma linha de raciocínio, quase 30% dos pontos possíveis de contraste do gato-do-mato com o ambiente também estariam crípticos. Em contrapartida, é interessante notar que neste ambiente, juntamente com o cerradão, acontecem as diferenças mais acentuadas no desempenho dos fenótipos tricromatas em relação aos fenótipos dicromatas.

**Tabela 6.** Desempenho dos diferentes fenótipos visuais do *C. penicillata* em relação à detecção de seus potenciais predadores no ambiente de Mata-de-galeria. A pontuação foi determinada de acordo com sua colocação em termos de desempenho significativamente diferenciado.

Predadores	Fenótipos Dicromatas			Fenótipos Tricromatas		
	543	556	561	543.556	543.561	556.561
Gato-do-Palheiro	1	1	1	1	1	1
Irara	5	5	4	1	1	3
Jaguarundi	3	3	3	1	1	3
Jaguaririca	4	4	4	2	1	2
Onça-pintada	6	3	3	2	1	3
Puma	6	5	4	2	1	3
Gato-do-mato	6	3	3	2	1	3
<b>Média</b>	<b>4,43</b>	<b>3,43</b>	<b>3,14</b>	<b>1,57</b>	<b>1,00</b>	<b>2,57</b>

A tabela 6 demonstrou que os mesmos desempenhos diferenciais se mantiveram para o ambiente de cerradão, quando comparado com as outras duas fitofisionomias já analisadas. Tricromatas à frente dos dicromatas e com as mesmas colocações para cada fenótipo. Vale destacar que esta análise não se propõe a quantificar qual a diferença, mas sim ordenar os fenótipos

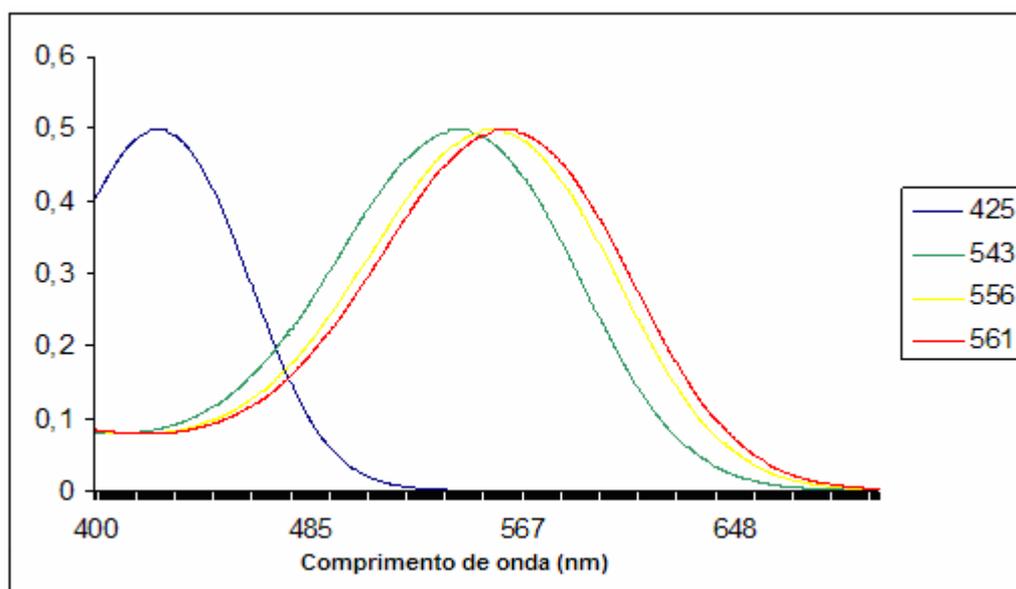
relativamente entre eles.

**Tabela 7.** Avaliação geral do desempenho de todos os fenótipos nas quatro diferentes fitofisionomias. Os desempenhos diferenciais estão listados em ordem decrescente, ou seja, do melhor desempenho ao pior. Quanto menor a pontuação final melhor é sua colocação em relação aos outros fenótipos.

<b>Fenótipos</b>	<b>Campo sujo</b>	<b>Cerrado denso</b>	<b>Cerradão</b>	<b>Mata-de-galeria</b>	<b>Média Final</b>
<b>Tri.543.561</b>	1,00	1,00	1,00	1,00	<b>1,00</b>
<b>Tri.543.556</b>	1,57	1,71	1,43	1,57	<b>1,57</b>
<b>Tri.556.561</b>	2,71	2,86	2,71	2,57	<b>2,71</b>
<b>Di.561</b>	3,14	3,29	3,29	3,14	<b>3,22</b>
<b>Di.556</b>	3,57	3,86	3,71	3,43	<b>3,64</b>
<b>Di.543</b>	3,71	4,14	4,00	4,43	<b>4,07</b>

De acordo com o resultado final das distâncias cromáticas (Tabela 7), observa-se que todos os fenótipos tricromatas obtiveram vantagem na detecção de seus potenciais predadores em relação aos fenótipos dicromatas. Essa constatação vai ao encontro da teoria da seleção pela heterose, na qual o polimorfismo visual nos platirrinos se justificaria pelo surgimento do tricromatismo, o que é extremamente vantajoso na detecção de cores em relação ao dicromatismo. Esses benefícios, já evidenciados em relação à detecção de frutos maduros contra a folhagem (Araújo, 2006; Perini, 2009), também se confirmaram em relação à detecção de potenciais predadores pelo *C. penicillata*.

A classificação final dos desempenhos dos fenótipos pode ser justificada pela abrangência espectral das sensibilidades que cada fenótipo possui. Como todos eles possuem um receptor para comprimentos de onda curtos (425nm), quanto mais distantes entre si forem os outros fotorreceptores do indivíduo, maior será sua habilidade na discriminação de cores (vide abaixo o gráfico com as sensibilidades do *C. penicillata*, apresentado no **item 4.4**, pág. 20):



**Figura 18.** Gráfico com as curvas de sensibilidade (normalizadas) obtidas pela expressão acima para cada cone do Sagui-do-Cerrado (425, 543, 556 e 561).

Note que as curvas de sensibilidade do amarelo (556nm) e do vermelho (561nm) são quase que coincidentes. Esse fato justifica o baixo desempenho do fenótipo tricromata 425.556.561, sendo inclusive algumas vezes comparado ao desempenho de um dicromata. Mantendo o mesmo raciocínio, é fácil entender a ordem de classificação para os fenótipos dicromatas, uma vez que quanto maior for o pico de absorção do comprimento de onda pelo outro fotorreceptor, maior será a faixa discriminável pelo fenótipo. Assim, os fenótipos 425.561, 425.556 e 425.543 ficaram respectivamente em quarto, quinto e sexto lugares. Finalmente, como era de se esperar, o melhor desempenho de todos os fenótipos foi justamente aquele com os picos de absorção mais espalhados, o Tri.425.543.561 seguido pelo segundo fenótipo mais bem distribuído em relação aos picos de seus fopigmentos, o Tri.425.543.556.

Cabe destacar que, mesmo com um desempenho inferior dos dicromatas em relação aos tricromatas, todos os fenótipos realizaram muito bem a tarefa de detecção dos predadores por intermédio da visão de cores. De uma maneira mais geral, mais de 70% dos pontos de todos os predadores foram discriminados por todos os fenótipos do *C. penicillata*, o que indica que a probabilidade de detecção pelo sagui-do-cerrado, em um cenário do predador inserido em qualquer

um dos quatro ambientes, seria alta. Vale destacar o grande número de distâncias cromáticas calculadas (2900 pontos de cada predador em cada plano de fundo), o que garantiria uma série de possibilidades diferentes de formação de diferentes cenas que ocorreriam em um ambiente complexo, com um padrão de coloração de pelagem dos predadores também complexo. Esse comentário é válido ao se considerar que na natureza o que ocorre são diferentes exposições em diferentes condições onde dificilmente o corpo inteiro do animal estaria visível.

Obviamente, esses resultados precisam ser confrontados com experimentos comportamentais, de preferência realizados em campo. Nesse aspecto, em relação à frugivoria, por exemplo, os resultados observados por meio de técnicas de espectrofotometria (Araújo, 2006; Perini, 2009), e até mesmo de comportamento em cativeiro (Smith et al., 2003b), não se repetiram no campo (Vogel et al., 2007). O que se percebe é que para a realização das mais diferentes tarefas, sejam elas forrageio, comunicação ou detecção de predadores, vários outros mecanismos e sentidos podem estar envolvidos. Dessa maneira, um baixo desempenho em algum desses sentidos poderia ser compensado por outros mecanismos ou sentidos (Hiramatsu et al., 2009).

Essa complexidade de fatores envolvidos, além de ser difícil de estimar, torna-se ainda mais complicada em relação à subjetividade do pesquisador que se propõe a compreender tais mecanismos. O que se observa é que somente de alguns anos para cá, no campo da visão, metodologias objetivas, que podem ser usadas na perspectiva da espécie que está sendo investigada, surgiram e começaram a trazer resultados práticos que contribuíram para a compreensão da ecologia sensorial de diversos organismos. Infelizmente, para a mensuração e avaliação de outros sentidos ainda faltam mecanismos e metodologias viáveis e objetivas de se atingir esses mesmos resultados como o que já acontece com a visão.

No caso da predação em relação à visão de cores, este trabalho se apresenta como pioneiro em pesquisar objetivamente essa força seletiva em relação à evolução do polimorfismo visual de um platirrino. Vale destacar que a visão pode ser o sentido mais significativo na detecção de potenciais

predadores, uma vez que, diferentemente do forrageio, no qual a olfação tem participação efetiva na detecção e discriminação de frutos (Hiramatsu et al., 2009), na predação esse sentido pode não ter o mesmo valor. Essa conclusão se baseia no fato de que em curtas distâncias, como acontece no forrageio, o olfato realmente se apresenta como fator seletivo, entretanto, na predação, essa curta distância poderia ser fatal. Sendo assim, a visão seria mais interessante devido ao longo alcance e ao baixo custo energético despendido em sua utilização. E como é sabido, a visão é o sentido mais aguçado e diferenciado nos primatas em geral (Smith, 2000).

O comportamento social dos primatas que vivem em grupos familiares pode extrapolar esses benefícios adquiridos pelas fêmeas tricromatas aos outros integrantes tricromatas. No caso dos catarrinos, que ao longo de seu processo evolutivo sofreram uma duplicação do alelo que codifica os fotorreceptores para comprimentos de ondas médios e longos, para o mesmo *locus* do cromossomo X, os machos também adquiriram a possibilidade da visão tricromática. Essa aquisição foi importante para esses primatas do Velho Mundo, em que a taxa de ocorrência de dicromatismo é muito baixa, menos que 2%, o que sugere uma forte seleção dos fenótipos tricromatas em detrimento dos dicromatas (Saito et al., 2005). Esta importância é ainda mais contundente se for comparada à taxa de dicromatismo em humanos, que chega a 8% nos homens (Saito et al., 2005), um animal que pode ser considerado fora do contexto usual da seleção natural.

Sendo assim, possíveis vantagens dos fenótipos dicromatas em relação aos tricromatas, como sugerido por alguns trabalhos (Morgan et al., 1992; Verhulst e Maes, 1998) se justificariam como mecanismos paliativos às vantagens evidenciadas pelos tricromatas. Logo, não se consideraria essas possíveis vantagens perceptuais como responsáveis pela manutenção do polimorfismo entre os platirrinos, mas somente como uma consequência do curso evolutivo diferente no Novo Mundo, que ocorreu de uma maneira diversa no Velho Mundo. Ao contrário do que estas teorias supunham, a visão de cores do *C. penicillata* se mostrou eficiente na detecção dos seus potenciais predadores. Logo, como a coloração se mostrou como fator relevante para a

detecção da coloração destes predadores, a possível vantagem dos fenótipos dicromatas em discriminar alvos crípticos não se aplicaria para a pressão de seleção.

Uma vez que a cor se mostra como uma boa pista na detecção de predadores contra o *background*, os resultados obtidos neste trabalho se mostram coerentes, pois justamente os fenótipos tricromatas levaram vantagem na discriminação dessas possíveis ameaças nas quatro fitofisionomias estudadas.

É interessante notar que na própria literatura os eventos de predação em Calitriquídeos e até mesmo em primatas no geral é escassa. O ideal seria contrastar a taxa de predação desses animais em relação a outros mamíferos de tamanho e hábitos similares aos saguis. Caso essa taxa seja realmente menor nos primatas, caberia sugerir que o surgimento do tricromatismo nesse grupo foi essencial para o seu sucesso adaptativo, diminuindo, inclusive, a influência da predação no sucesso adaptativo.

Em que pese não haver certeza, é interessante indagar por que há uma diferença tão grande entre os primatas do Velho Mundo e os do Novo Mundo. Por que no Novo Mundo os macacos ainda são restritos aos ambientes florestais, enquanto que no Velho Mundo eles já conquistaram a terra firme? Por que há tamanha diferença cognitiva entre os platirrinós e os catarrinós? Será que seu principal sentido, a visão, não estaria relacionado a esses aspectos evolutivos?

Logicamente, outros fatores estariam por trás da trajetória evolutiva dos primatas como, por exemplo, o desenvolvimento de inúmeras habilidades cognitivas que possibilitaram o domínio de ferramentas, a utilização e a transformação do próprio ambiente no qual eles estão inseridos. Porém, seria um descuido esquecer da importância do arcabouço sensorial - o meio através do qual os seres vivos percebem e reconhecem outros organismos e as características do meio ambiente em que se encontram – principalmente do papel da visão no caso específico dos primatas. Seria muito taxativo afirmar que o tricromatismo uniforme foi o fator determinante para a mudança de comportamentos e hábitos dos primatas como, por exemplo, a independência dos ambientes florestais. Porém a visão

pode ter tido uma contribuição significativa para tal avanço, uma vez que, com o tricromatismo uniforme, a tendência seria uma menor suscetibilidade dos primatas, pelo menos em relação à pressão de predação.

Finalmente, mesmo considerando-se a visão como o sentido mais desenvolvido e aguçado nos primatas (Smith, 2000), a detecção e o reconhecimento visual de um alvo/objeto depende de vários canais visuais (parvocelular, magnocelular e koniocelular) que processam, paralelamente, cores, formas, movimentos e profundidade, sendo o percepto o produto final desta integração de submodalidades visuais (Sincich e Horton, 2005). Também, não menos importante para a compreensão das habilidades perceptuais de cada animal, nos diversos nichos que são conquistados, é a sua capacidade de memorizar a matriz complexa na dimensão espacial e temporal do ambiente. Contudo, a despeito do reducionismo que está contido na metodologia empregada, os resultados possuem valor heurístico ao propor novas interpretações e experimentos.

## 6. CONCLUSÃO

- 1) As vantagens diferenciais dos fenótipos visuais de *Callithrix penicillata* sobre a detecção de potenciais predadores foram comprovadas. Os fenótipos tricromatas se mostraram mais eficientes na detecção dos potenciais predadores quando comparados aos dicromatas. A ordem classificatória dos fenótipos de acordo com seus desempenhos, do melhor para o pior, foi a seguinte: 425.543.561, 425.543.556, 425.556.561, 425.561, 425.556 e 425.543.
- 2) As diferenças entre a pelagem dos predadores e a vegetação circundante para diferentes fitofisionomias do cerrado utilizadas foram obtidas nos diagramas de cromaticidade apresentados, e posteriormente, corroboradas pelo cálculo das distâncias cromáticas.
- 3) De acordo com a distribuição dos espectros mensurados nos diagramas de cromaticidade, o padrão de cor da pelagem dos potenciais predadores do *C. penicillata* estaria associado às diferentes fitofisionomias. Para o cenário de campo sujo, os animais com a coloração mais

confusa em relação ao plano de fundo foram os de coloração uniforme (jaguarundi e gato-palheiro). Por outro lado, nos ambientes florestais, os animais com padrão de coloração de manchas (gato-do-mato, onça-pintada e jaguatirica), além do de coloração uniforme e escura (irara), tiveram seus pontos mais próximos aos deste plano de fundo.

- 4) Foi identificada uma distribuição diferencial dos espectros das diferentes fitofisionomias, com um deslocamento no eixo azul/amarelo. Esse deslocamento segue uma tendência em direção ao azul (pontos mais escuros) à medida que os ambientes se mostram mais florestais e densos.
- 5) Os resultados obtidos neste trabalho são contundentes, ao afirmar que os fenótipos tricromatas apresentam desempenho superior na tarefa da detecção de predadores contra o plano de fundo natural, sobre os desempenhos dos fenótipos dicromatas. Esse resultado vai ao encontro do que a teoria da heterose ou da vantagem do heterozigoto defende, sendo, portanto, a melhor teoria para relacionar a pressão de predação e a evolução da visão polimórfica de cores no *C. penicillata*.

## 7. REFERÊNCIAS

AJUZ, R.C.A.; CRUZ, P.Q.; GUIMARÃES, L.A.; PERINI, E.S., CARVALHO, L.S., ARAUJO, M.F.P., PESSOA, D.M.A., TOMAZ, C.; PESSOA, V.F. Implicações ecológicas do tricromatismo polimórfico de primatas neotropicais. Resumos XXV CBZ, p. 253, 2004.

ARAUJO, A.C.; DIDONET, J.J.; ARAUJO, C.S.; SALETTI, P.G.; BORGES, T.R.J.; PESSOA, V.F. Color vision in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). Vis. Neurosci., vol. 25, p. 243-248, 2008.

ARAUJO, 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*). Am. J. Primatol., vol. 68, p. 1-9, 2006.

AREESE, C. A.; HART, N. S.; THOMAS, N.; BEAZLEY, L. D.; SHAND, J. Trichromacy in Australian marsupials. Curr. Biol., vol.12, p. 657-660, 2002.

BARROS, M.; BOERE, V.; MELLO, E. L.; TOMAZ, C. Reactions to potential predators in captive-born marmosets *Callithrix penicillata*. In. J. Primatol., vol. 23(2), p. 443-454, 2002.

BAYLOR, D.A.; NUNN, B.J.; SCHNAPF, J.L. Spectral sensitivity of cones of the monkey *Macaca fascicularis*. J. Physiol., vol. 390, p. 145-160, 1989.

BOINSK, S. Use of a club by a white-faced capuchin (*Cebus capucinus*) to attack a venomous snake (*Bothrops asper*). 1988. Apud PERRY, S.; MANSON, J.H.; DOWER, G.; WIKBERG, E. White-faced capuchins cooperate to rescue a groupmate from a Boa constrictor. Folia. Primatol., vol.74, p. 109–111, 2003.

BOWMAKER, J. K.; ASTELL, S.; HUNT, D. M.; MOLLON, J. D. Photosensitivity and photostable pigments in the retinae of Old World monkeys. J. Exp. Biol., vol. 156, p. 1-19, 1991.

CARO, T. The adaptive significance of coloration in mammals. Bioscience, vol. 55 (2), p.125-136, 2005.

CHAPMAN, C.A. *Boa constrictor* predation and group response in white-faced Cebus monkeys. 1986. Apud PERRY, S.; MANSON, J.H.; DOWER, G.; WIKBERG, E. White-faced capuchins cooperate to rescue a groupmate from a *Boa constrictor*. Folia. Primatol., vol.74, p. 109–111, 2003.

DECANINI, D.P.; MACEDO, R.H. Sociality in *Callithrix penicillata*: I. Intragroup male profile. Int. J. Primatol., vol. 29, p. 433-447, 2008.

DOMINY, N. J.; GARBER, P. A.; BICCA-MARQUES, J. C.; AZEVEDO-LOPES, M. A. O. Do female tamarins use visual cues to detect fruit rewards more successfully than do males? Animal Behaviour, vol. 66, p. 829-837, 2003.

DOMINY, N.J.; LUCAS, P.W. Significance of color, calories and climate to the visual ecology of catarrhines. Am. J. Primatol., vol. 62, p. 189-207, 2004.

DOMINY, N.J.; LUCAS, P.W.; OSORIO, D.; YAMASHITA, N. The sensory ecology of primate

food perception. *Evol. Anthropol.*, vol. 10, p. 171-186, 2001.

DULAI, K. S.; BOWMAKER, J. K.; MOLLON, J. K.; HUNT, D. M. Sequence divergence, polymorphism and evolution of the middle-wave pigment genes of Great Apes and Old World monkeys. *Vision Res.*, vol. 34, p. 2483-2492, 1994.

EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. Mammals of the neotropics: the central neotropics (Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil). 1999. Apud REIS, N.R.; [et el.]. *Mamíferos do Brasil*. Londrina, 437 p., 2006.

ENDLER, J. A. The color of light in forests and its implications. *Ecol. Monogr.*, vol. 63, p. 1-27, 1993.

ENDLER, J.A. A predator's view of animal color patterns. 1978. Apud STEVENS, M.; MERILAITA, S. *Animal camouflage: current issues and new perspectives*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, vol. 364, p. 423-427, 2009.

ENDLER, J.A.; On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biol. J. Linn. Soc.*, vol. 41, p. 315-352, 1990.

FRANKLIN, S.P.; HANKERSON, S.J.; BAKER, A.J.; DIETZ, J.M. Golden lion tamarin sleeping-site use and pre-retirement behavior during intense predation. *Am. J. Primatol.*, vol. 69, p. 325-335, 2007.

GARBER, P.A. Vertical clinging, small body size, and the evolution of feeding adaptations in the callitrichinae. *Am. J. Phys. Anthropol.*, vol. 88, p. 469-482, 1992.

GRECO, M.V.; ANDRADE, M. A.; CARVALHO, G.D.M.; CARVALHO-FILHO, E.P.M.; CARVALHO, C.E. *Callithrix penicillata* na dieta de *Spizaetus ornatus* em área de cerrado no estado de Minas Gerais. *Primatol. Brasil*, vol. 8, p. 155-160, 2004.

HEYMANN, E. Reactions of wild tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* to avian predators. In. *J. Primatol.*, vol. 11(4), 327-337, 1990.

HEYMANN, E. Reactions of wild tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* to avian predators. In. *J. Primatol.*, vol. 11(4), 327-337, 1990.

HEYMANN, E.W.; BUCHANAN-SMITH; H.M. The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. *Biol. Rev.*, vol. 75, p. 169-190, 2000.

HILL, R. A.; DUNBAR, R. I. M. An evaluation of the roles of predation rate and predation risk as selective pressures on primate grouping behaviour. *Behaviour*, vol. 135(4)(3 p.), p. 411-430, 1998.

HIRAMATSUA, C.; MELIN, A.D.; AURELI, F.; SCHAFFNER, C.M.; VOROBYEV, M.; KAWAMURA, S. Interplay of olfaction and vision in fruit foraging of spider monkeys. ScienceDirect Publication: *Animal Behaviour*, 2009.

HUBEL, D.H.; WIESEL, T.N. Effects of varying stimulus size and color on single lateral geniculate cells in Rhesus monkeys. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 55(6), p. 1345-1346, 1966.

- JACOBS, G. H. Primate photopigments and primate color vision. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 93, p. 577-581, 1996.
- JACOBS, G. H.; DEEGAN II, J. F.; NEITZ, J.; CROGNALE, M. A.; NEITZ, M. Photopigments and color vision in the nocturnal monkey, *Aotus*. *Vision Res.*, vol. 33, p. 1773-1783, 1993.
- JACOBS, G. H.; NEITZ, M.; DEEGAN, J. J.; NEITZ, J. Trichromatic color vision in New World monkeys, *Nature*, vol. 382, p. 156-158, 1996.
- JACOBS, G.H. New World monkeys and color. *Int. J. Primatol.*, vol. 28, p. 729-759, 2007.
- JACOBS, G.H. Progress toward understanding the evolution of primate color vision. *Evolution. Anthropol.*, vol. 1, p. 132-135, 2002.
- KAAS, J.H.; HUERTA, M.F.; WEBER, J.T.; HARTING, J.K. Patterns of retinal terminations and laminar organization of the lateral geniculate nucleus of primates. *J. Comp. Neurol.*, vol. 182, p. 517-554, 1978.
- KELBER, A.; VOROBYEV, M.; OSORIO, D. Animal colour vision-behavioural tests and physiological concepts. *Biol. Rev.*, vol. 78, p. 81-118, 2003.
- LUCAS, P. W.; BETA, T.; DARVELL, B. W.; DOMINY, N. J.; ESSACKJEE, H. C.; LEE, P. K. D.; OSORIO, D.; RAMSDEN, L.; YAMASHITA, N.; YUEN, T. D. B. Field kit to characterize physical, chemical and spatial aspects of potential primate foods. *Folia. Primatol.*, vol.72, p. 11-25, 2001.
- LUCAS, P.W.; DARVELL, B.W.; LEE, P.K.D.; YUEN, T.D.B.; CHOONG, M.F. Colour cues for leaf food selection by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) with a new suggestion for the evolution of trichromatic colour vision. *Folia. Primatol.*, vol. 69, p. 139-152, 1998.
- MACLEOD, D. I. A.; BOYNTON R. M. Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. *J. Opt. Soc. Am.*, vol. 69, p. 1183-1186, 1989.
- MARRIS, E. Conservation in Brazil: the forgotten ecosystem. *Nature*, vol.437, p. 944-945, 2005.
- MARTINS, S.S.; LIMA, E.M.; SILVA JR, J.S. Predation of a bearded saki (*Chiropotes utahicki*) by a harpy eagle (*Harpyia harpyia*). *Neotrop. Prim.*, vol. 13(1), p. 7-10, 2005.
- MELLIN, A.D.; FEDIGAN, L.M.; HIRAMATSU, C.; KAWAMURA, S. Polymorphic color vision in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*): is there foraging niche divergence among phenotypes? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, vol. 62, p. 659-670, 2008.
- MELLIN, A.D.; FEDIGAN, L.M.; HIRAMATSU, C.; SENDALL, C.L.; KAWAMURA, S. Effects of color vision phenotype on insect capture by a free-ranging population of white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Anim. Behav.*, vol. 73, p. 205-214, 2007.
- MENZEL, E.W.; JUNO, C. Social foraging of marmoset monkeys and the question of intelligence. *Phil Trans. R. Soc. Lond.*, vol. 208, p. 145-158, 1985.
- MIRANDA, J.M.D.; BERNARDI, I.T.; ABREU, K.C.; PASSOS, F.C. Predation of *Alouatta*

*guariba clamitans* Cabrera (Primates, Atelidae) by *Leopardus pardalis* (Linnaeus) (Carnivora, Felidae). Rev. Bras. Zoo., vol. 22(3), p. 793-795, 2005.

MOLLON, J.D. "Tho' she kneel'd in that place where they grew...": the uses and origins of primate colour vision. J. Exp. Biol., vol. 146, p. 21-38, 1989.

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. Proc. R. Soc. Lond. B., vol. 222, p. 373-399, 1984.

MORAIS, M.M.; RUIZ-MIRANDA, C.R.; SARTORI, D. Levantamento de duas espécies de sagüis introduzidos na área de ocorrência de mico-leão-dourado. Resumos XXV CBZ, p. 252, 2004.

MORGAN, M. J.; ADAM, A.; MOLLON, J. D. Dichromats detect colour-camouflaged objects that are not detected by trichromats. Proc. R. Soc. Lond. B., vol. 248, p. 291-295, 1992.

MOURA, A.C.A.; ALONSO, C. Sex and age differences in foraging and vigilance behavior of captive *Saguinus midas midas* (Primates: Callitrichidae). A Primatol. no Brasil, vol. 7, p. 223-238, 2000.

OLIVEIRA, T.G.; CASSARO, K. Guia de campo dos felinos do Brasil. 2005. Apud REIS, N.R.; [et el.]. Mamíferos do Brasil. Londrina, 437 p., 2006.

OSORIO, D.; SMITH, A. C.; VOROBYEV, M.; BUCHANAN-SMITH, H. M. Detection of fruit and the selection of primate visual pigments for color vision. Am. Nat., vol. 164, p.696-708, 2004.

PEICHL, L. ; BEHRMANN, G. ; KRÖGER, R. H. H. For whales and seals the ocean is not blue: a visual pigment loss in marine mammals, Eur. J. Neurosci., vol. 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. J. Exper. Zool., vol. 311(A), p. 1–14, 2009.

PERRY, S.; MANSON, J.H.; DOWER, G.; WIKBERG, E. Whited-faced capuchins cooperate to rescuea groupmate from a *Boa constrictor*. Folia. Primatol., vol.74, p. 109–111, 2003.

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. Primatol., vol.76, p. 125–134, 2005.

REGAN, B.C.; JULLIOT, C.; SIMMEN, B.; VIÉNOT, F.; CHARLES-DOMINIQUE, P.; MOLLON, J.D. Fruits, foliage and the evolution of colour vision. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, vol. 356, p. 229-283, 2001.

REIS, N.R.; [et el.]. Mamíferos do Brasil. Londrina, 437 p., 2006.

RYLANDS, A. B.; SCHNEIDER, H.; LANGGUTH, A.; MITTERMEIER, R.;GROVES, C. P.; LUNA, E. R. An assessment of the diversity of New World primates. Neotrop. Prim., vol. 8(2), p.61-93, 2000.

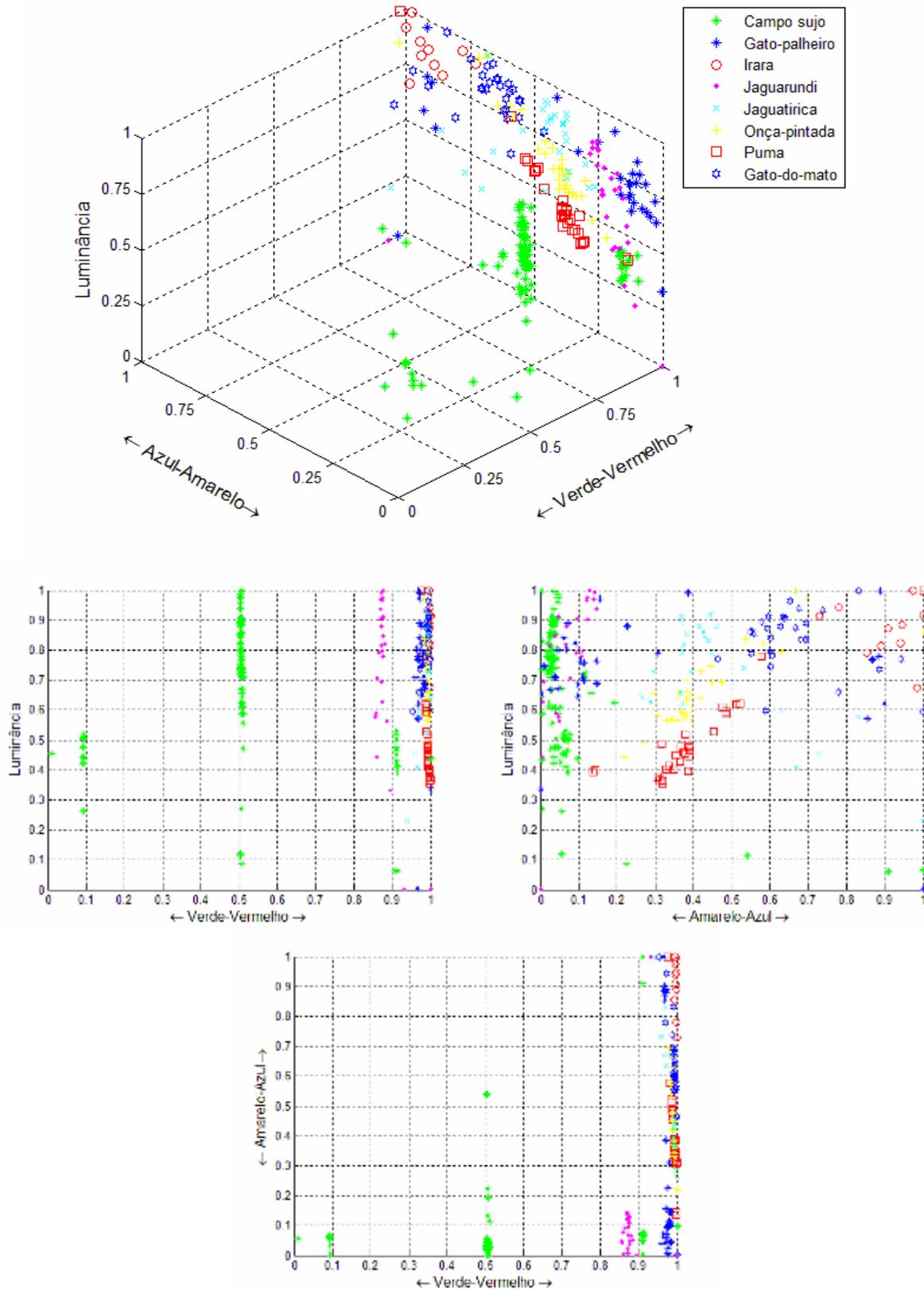
- RYLANDS, A.B. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in callitrichidae. *Am. J. Primatol.*, vol. 38, p. 5-18, 1996.
- SAITO, A.; MIKAMI, A.; KAWAMURA, S.; UENO, Y.; HIRAMATSU, C.; WIDAYATI, K. A.; SURYOBROTO, B.; TERAMOTO, M.; MORI, Y.; NAGANO, K.; FUJITA, K.; KUROSHIMA, H.; HASEGAWA, T. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in nonhuman primates. *Am. J. Primatol.*, vol. 67, p. 425-436, 2005.
- SINCICH, L.C.; HORTON, J.C. The circuit of V1 and V2: integration of color, form and motion. *Ann. Rev. Neurosci.*, vol.28, p.303-326, 2005.
- SMITH, A.C.; BUCHANAN-SMITH, H.M.; SURRIDGE, A.K.; OSORIO, D.; MUNDY, N.I. The effect of color vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus sp.*). *J. Exp. Biol.*, vol. 206, p. 3159-3165, 2003b.
- SMITH, C.V.M. *Biology of sensory systems*. Wiley, New York, NY, 445p., 2000.
- STAFFORD, B.J.; FERREIRA, F.M. Predation attempts on callitrichids in the atlantic coastal rain forest of Brazil. *Folia Primatol.*, vol. 65, p. 229-233, 1995.
- STEVENS, M.; MERILAITA, S. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, vol. 364, p. 423-427, 2009.
- STEVENSON, M.F.; RYLANDS, A.B. The marmosets, genus *Callithrix*. 1988. Apud REIS, N.R.; [et al.]. *Mamíferos do Brasil*. Londrina, 437 p., 2006.
- SUMNER, P.; MOLLON, J. D. Colors of primate pelage and skin: objective assessment of conspicuousness. *Am. J. Primatol.*, vol. 59, p. 67-91, 2003.
- SUMNER, P.; MOLLON J. D. Catarrhines photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. *J. Exp. Biol.*, vol. 203, p. 1963-1986, 2000a.
- SURRIDGE, A. K.; OSORIO, D.; MUNDY, N. I. Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends. Ecol. Evol.* , vol. 18, p. 198-205, 2003.
- SUSSMAN, R. W.; KINZEY, W. G. The ecological role of the callitrichidae: a review. *Amer. J. Physical Anthropol.*, vol. 64, p. 419-449, 1984.
- TALEBI, M.G.; POPE, T.R.; VOGEL, E.R.; NEITZ, M.; DOMINY, N.J. Polymorphism of visual pigment genes in the marmoset (Primates, Atelidae). *Mol. Ecol.*, vol. 15, p. 551-558, 2006.
- TERBORGH, J. Five new World primates. 1983. Apud HEYMANN, E. Reactions of wild tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* to avian predators. In. *J. Primatol.*, vol. 11(4), 327-337, 1990.
- VAN ESSEN, D.C.; ANDERSON, C.H.; FELLEMAN, D.J. Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. *Science*, vol. 255, p. 419-423, 1992.
- VERHULST, S.; MAES, F. W. Scotopic vision in color-blinds. *Vision Res.*, vol. 38, p. 3387-3390, 1998.

VILELA, S.L.; FARIA, D.S. Dieta do *Callithrix penicillata* (Primates, Callitrichidae) em áreas de cerrado no Distrito Federal, Brasil. Neotro. Prim., vol.10, p. 17–20, 2002.

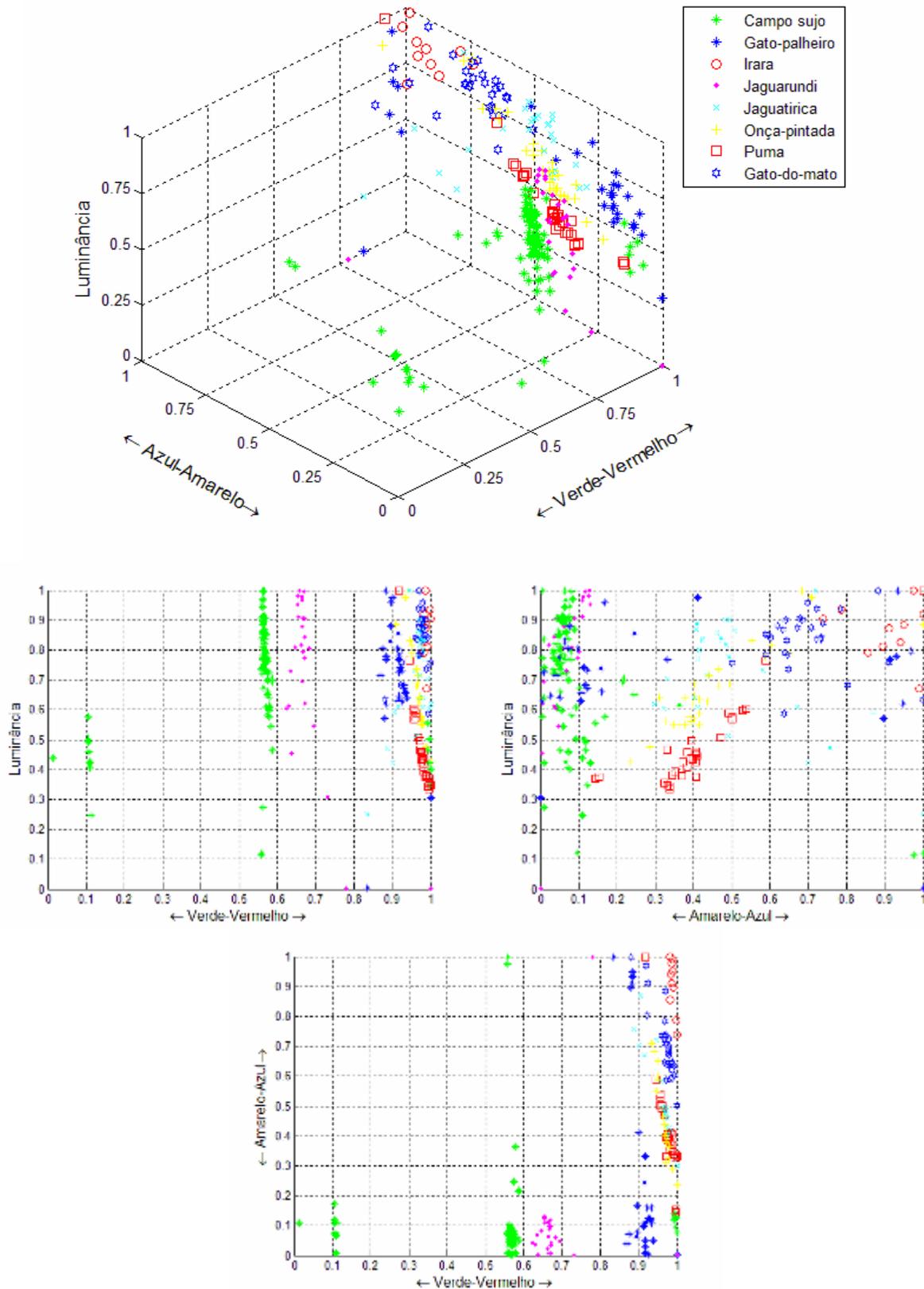
VILELA, S.L.; FARIA, D.S. Seasonality of the activity pattern of *Callithrix penicillata* (Primates, Callitrichidae) in the Cerrado (scrub savanna vegetation). Brazil. J Biol., vol. 64, p. 363–370, 2004.

VOGEL, E.R.; NEITZ, M.; DOMINY, N.J. Effect of color vision phenotype on the foraging of wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. Behav. Ecol., vol. 18, p. 292-297, 2007.

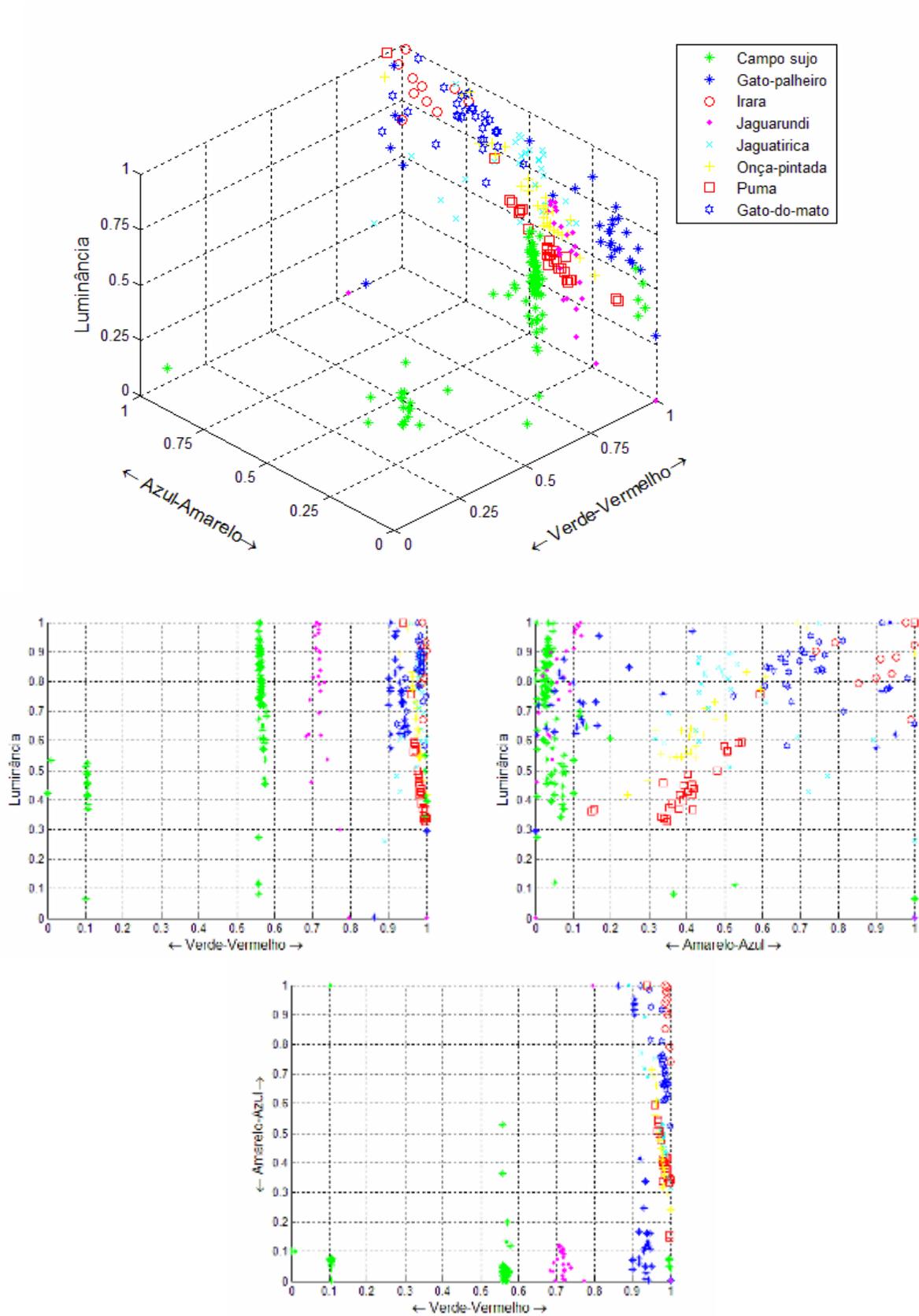
## APÊNDICE



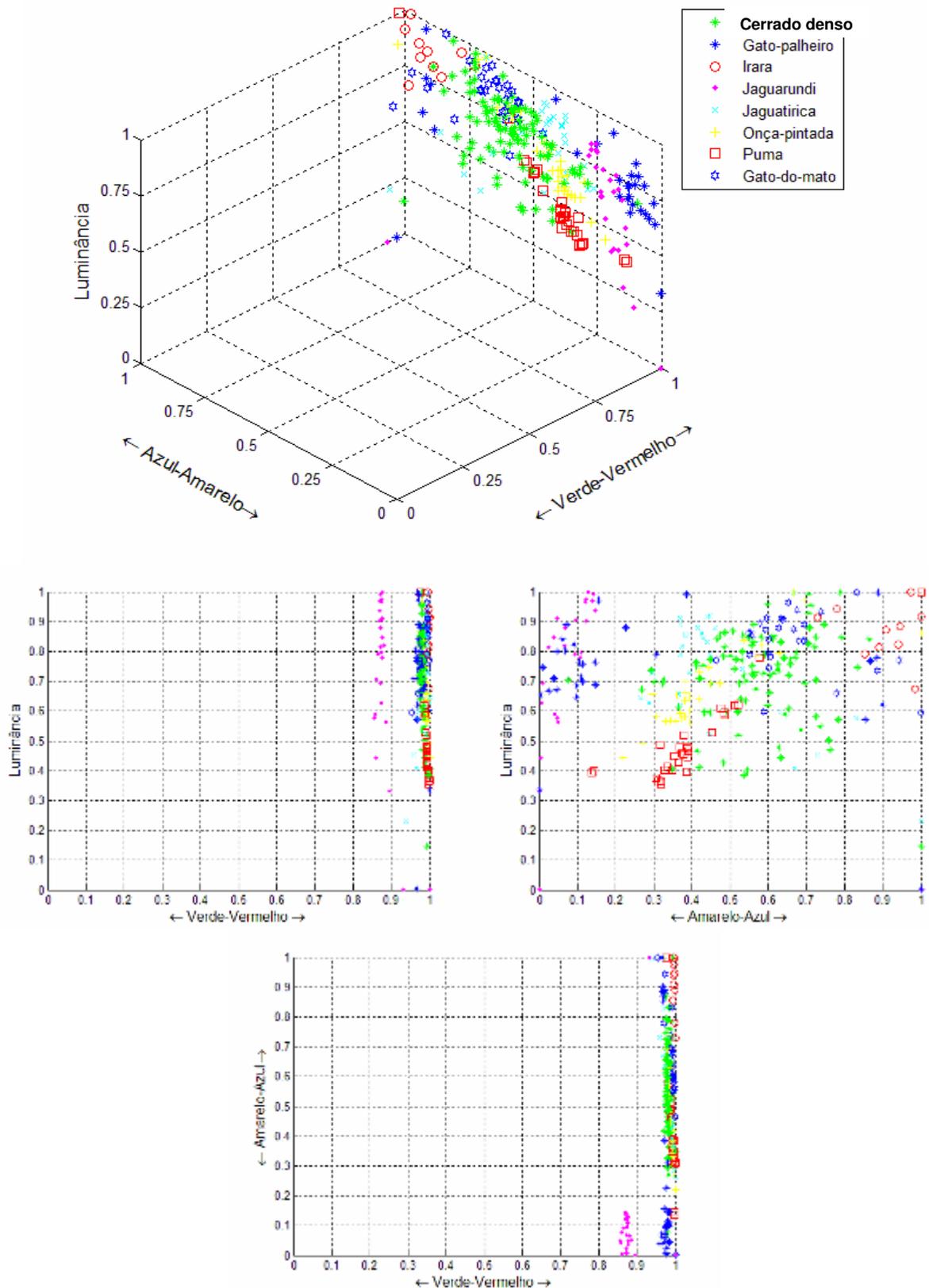
**Figura 19.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.556.561 do *C. penicillata*, relacionando o campo sujo e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



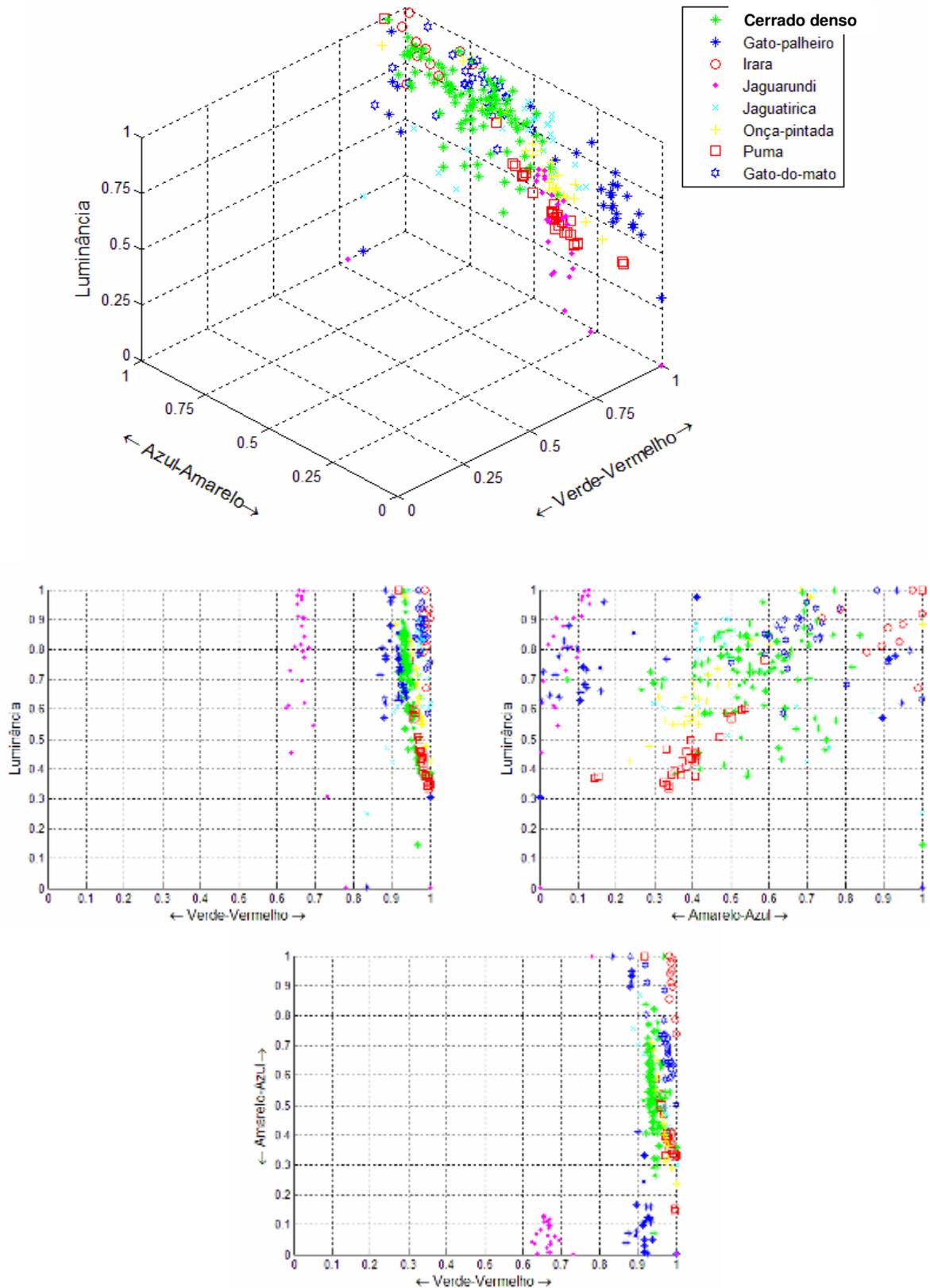
**Figura 20.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.543.561 do *C. penicillata*, relacionando o campo sujo e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



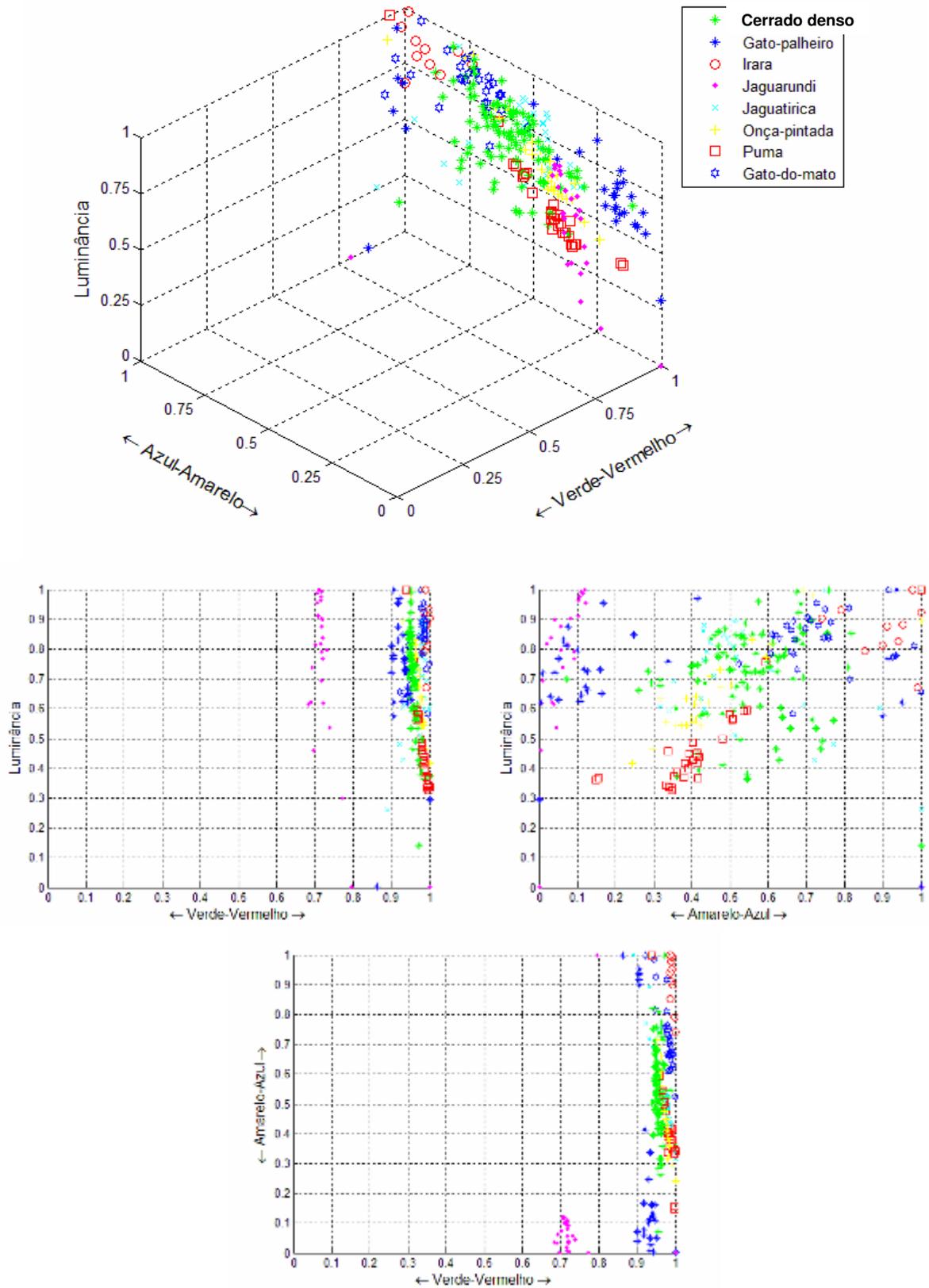
**Figura 21.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.543.556 do *C. penicillata*, relacionando o campo sujo e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



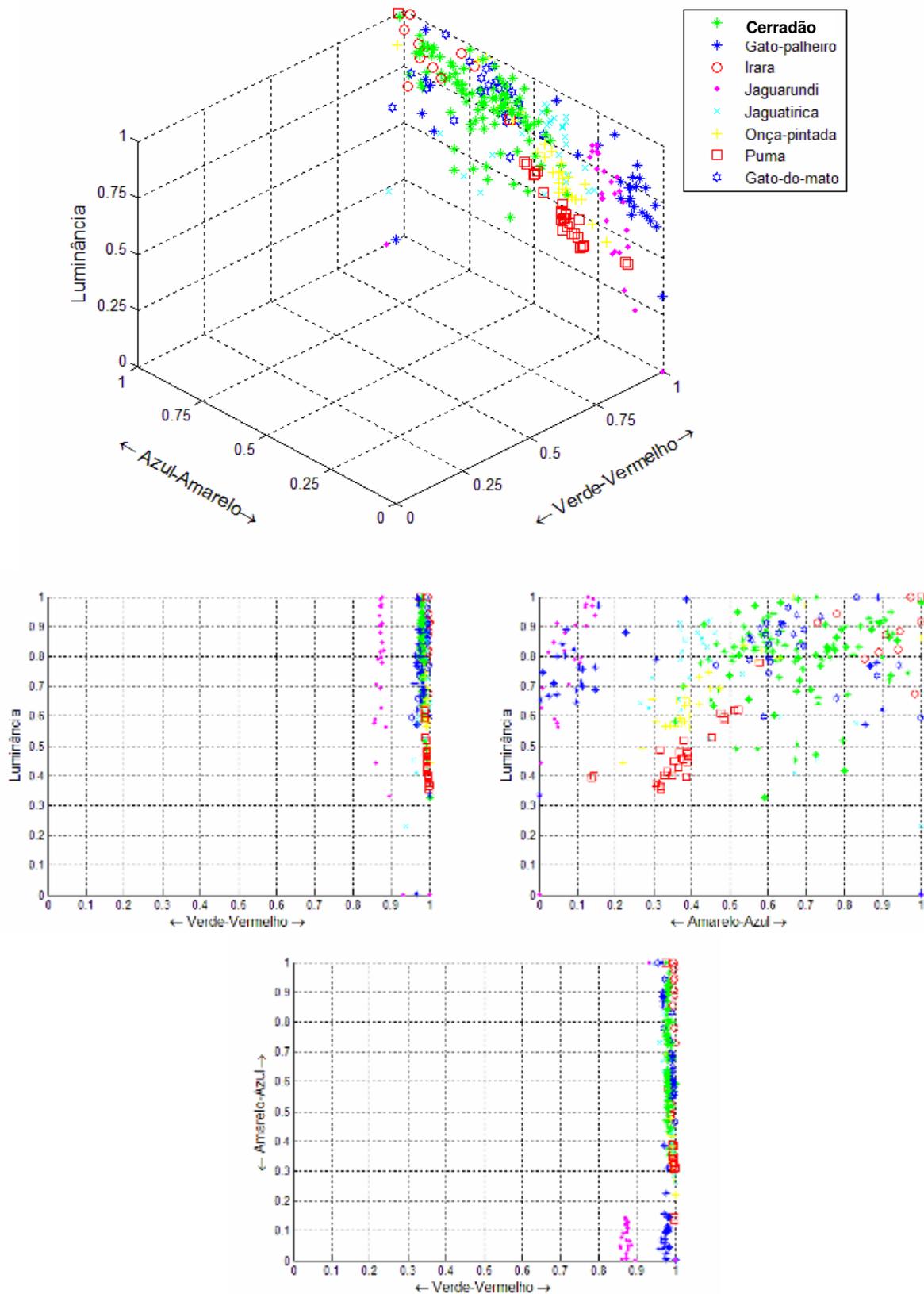
**Figura 22.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.556.561 do *C. penicillata*, relacionando o cerrado denso e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



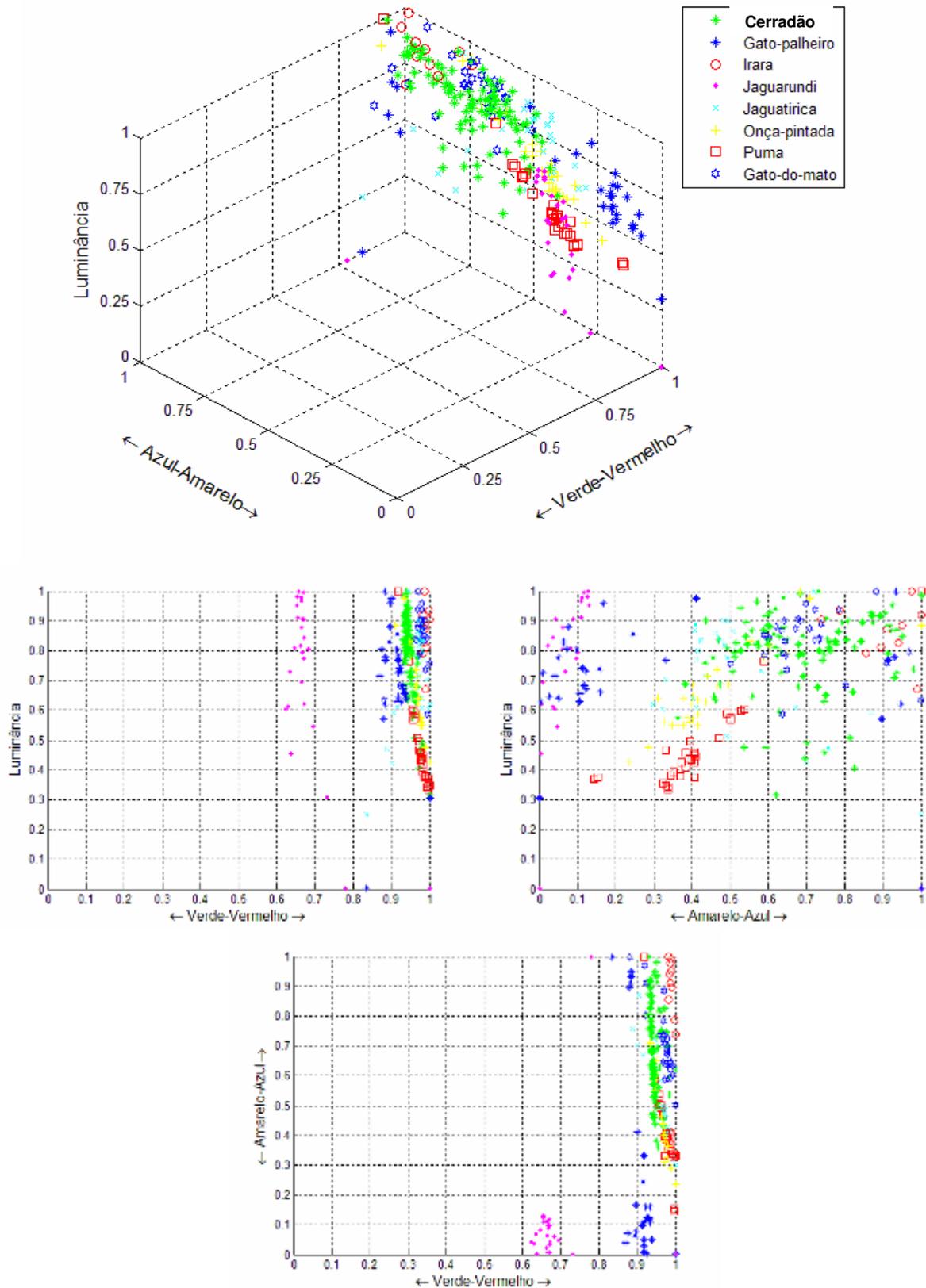
**Figura 23.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.543.561 do *C. penicillata*, relacionando o cerrado denso e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



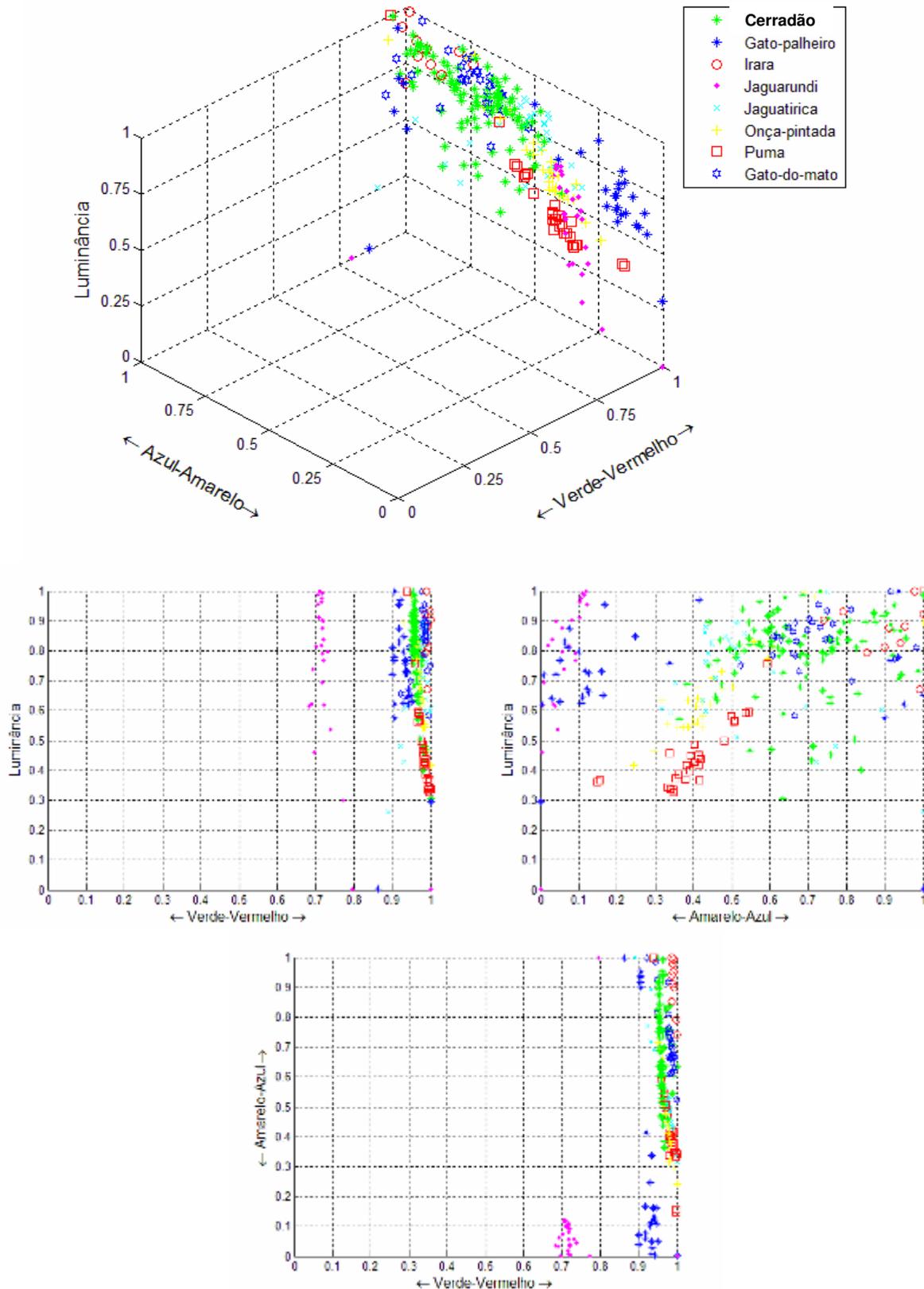
**Figura 24.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.543.556 do *C. penicillata*, relacionando o cerrado denso e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



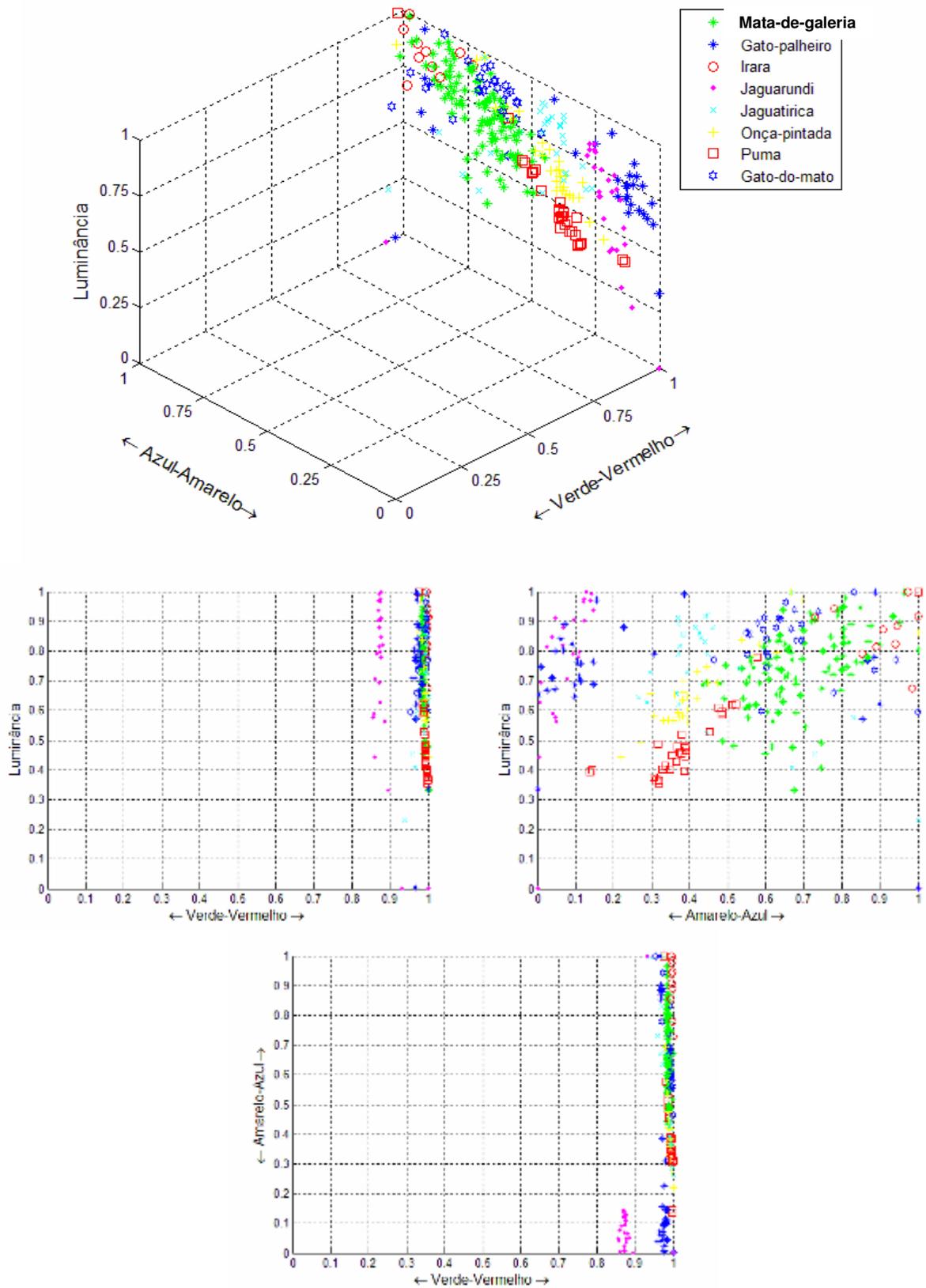
**Figura 25.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.556.561 do *C. penicillata*, relacionando o cerradão e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



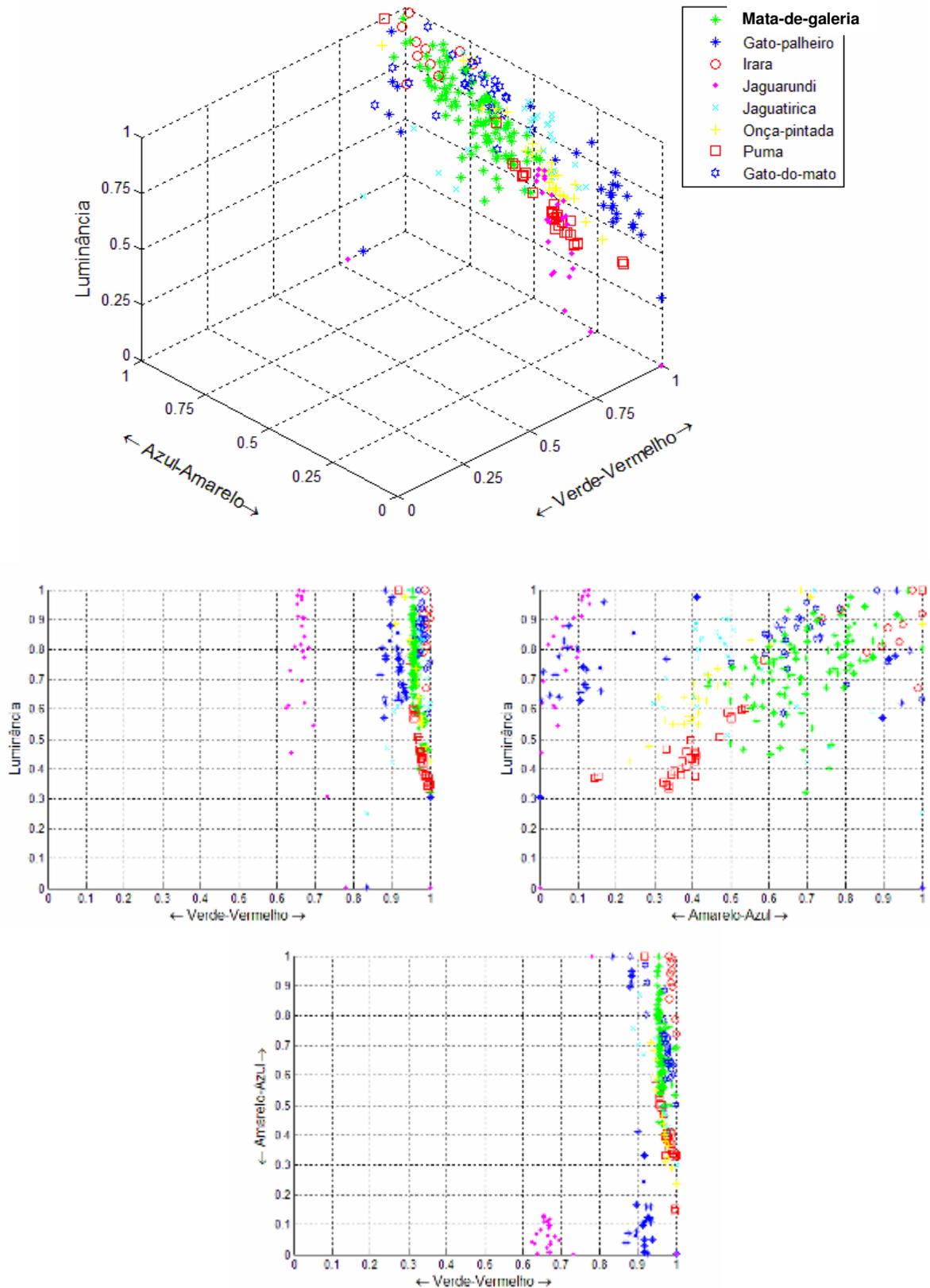
**Figura 26.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.543.561 do *C. penicillata*, relacionando o cerradão e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



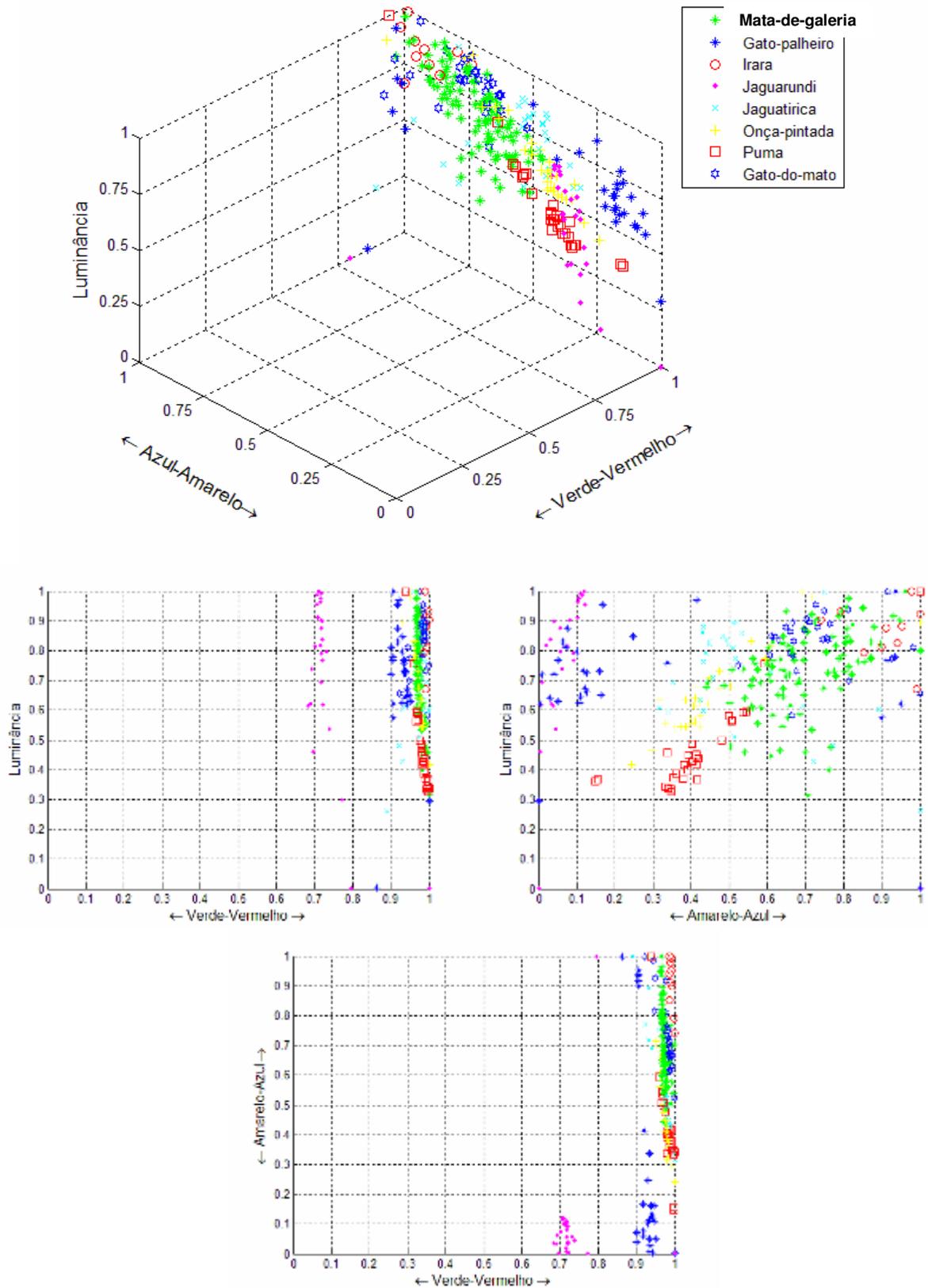
**Figura 27.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.543.556 do *C. penicillata*, relacionando o cerradão e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



**Figura 28.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.556.561 do *C. penicillata*, relacionando a mata-de-galeria e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



**Figura 29.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.543.561 do *C. penicillata*, relacionando a mata-de-galeria e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.



**Figura 30.** Diagramas de cromaticidade referentes ao fenótipo tricromata 425.543.556 do *C. penicillata*, relacionando a mata-de-galeria e seus potenciais predadores. No diagrama mais acima se tem a visão em 3D dos três canais ao mesmo tempo. Nos outros três há uma exclusão de um canal para facilitar a comparação par a par de cada combinação dos eixos.