



Caracterização Cromática das Fontes Alimentares de
Origem Vegetal do Sagüi-do-Cerrado (*Callithrix
penicillata*, PRIMATES)

Mestrando: Eduardo Sosti Perini
Orientador: Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa
Co-orientador: Prof. Dr. Daniel M. A. Pessoa

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Biologia Animal
Laboratório de Neurociências e Comportamento



Caracterização Cromática das Fontes Alimentares de Origem Vegetal do Sagüi-do-Cerrado (*Callithrix penicillata*, PRIMATES)

Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas como quesito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Mestrando: Eduardo Sosti Perini
Orientador: Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa
Co-orientador: Prof. Dr. Daniel Marques de Almeida Pessoa

Brasília, Março de 2006.

*“Science is fun and must be
shared”* **John Endler**

(“Ciência é diversão e deve ser
compartilhada”)

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer profundamente a todas as pessoas listadas abaixo. Todas tiveram papel fundamental no desenvolvimento deste pesquisador e desta tese:

- Aos meus pais, pelo apoio, carinho e atenção em todos os momentos;
- Aos meus irmãos, pela paciência e apoio;
- À minha família, pelo apoio e intraduzíveis momentos de alegria;
- À Jesine, minha namorada, pelo apoio, compreensão, participação, questionamentos e discussões filosófico-científicas;
- Aos meus amigos, que muitas vezes me aconselharam acertadamente e que me deram apoio irrestrito durante todo esse tempo;
- Aos amigos biólogos, pelas ótimas conversas, aprendizado compartilhado e momentos inesquecíveis;
- À Lívia dos Santos Carvalho, pelos anos de trabalho, dedicação e amizade;
- Aos meus orientadores, Prof. Dr. Valdir Pessoa e Prof. Dr. Daniel Pessoa pelos anos de trabalho conjunto e orientação, traduzíveis em boa parte de minha formação científica;
- À Mariana Ferreira Pereira de Araújo, pela amizade e paciência, pela ajuda em meio aos infindáveis números e fórmulas e pelo compartilhamento de seus dados para comparações. Sua ajuda foi essencial para o desenvolvimento desta pesquisa;
- Aos demais professores e pesquisadores do laboratório pelo aprendizado científico;
- Aos amigos do laboratório, Flávio, Úrsula, Juliana, Paola, Micheline, Marília, Rafael, Edward, Lia e todos os demais;
- Às futuras biólogas, Soha Chabrawi e Mariana Silveira pela ajuda em campo;
- Ao professor e pesquisadores do Lab. Integrado/Neuroetologia - CFS, Prof. Dr. Vanner Boere, Daniel Paz e Ita de Oliveira Silva, pelo apoio, orientações a respeito dos sagüis e importante ajuda em campo;
- Aos amigos do Herbário da Universidade de Brasília, Vanessa Lopes Rivera e Luciano C. M. Fonseca, tão solícitos nas identificações requisitadas em horas tão inoportunas;
- Ao botânico e amigo Stéfano Aires, pela ajuda em campo e algumas identificações;
- Aos técnicos do Herbário do Jardim Botânico de Brasília, Mariana, Valdina e Isaac, pelo acompanhamento e identificação das espécies em campo;
- Aos Prof. Dr. Júlio César Bicca-Marques e Prof^{ra}. Dr^a. Maria Clotilde Tavares pela ajuda na construção de um projeto mais consistente;
- À Prof. Dra. Cássia B. R. Munhoz, pela disponibilidade em identificar alguns exemplares vegetais;
- Ao Prof. Kiniti Kitayama, pelas idéias e ensinamentos;
- Ao Dr. John Endler, pesquisador de renome que não se preocupou com o tempo dispendido ao dar tanta atenção aos meus intermináveis e-mails;
- Ao Dr. Gerald Jacobs, pela pronta atenção às minhas dúvidas;
- À Dra. Kathryn Stoner, pela disponibilidade, atenção e informações cedidas;
- À Nara Irléia de Siqueira, pela amizade, favores, avisos, conselhos e palavras de incentivo;
- À Daniele C. B. da Silva, secretária do Dep. Ciências Fisiológicas, pelo atendimento sempre atencioso;
- Ao Anderson Trindade, ex-secretário do Dep. Zoologia, pela amizade e ajuda sempre que se fez necessário;
- Ao Jardim Botânico de Brasília, pela disponibilidade total de sua área em período integral;
- Ao programa de pós-graduação em Biologia Animal;
- À CAPES pelo apoio financeiro;
- À todos os demais que contribuíram de forma direta ou indireta para o desenvolvimento deste trabalho.

RESUMO

A capacidade de visão de cores depende da presença de diferentes classes de fotorreceptores na retina e de substrato neural compatível. Em mamíferos a condição básica encontrada é o dicromatismo, decorrente da presença de dois tipos de cones na retina. As exceções a esta condição são alguns marsupiais e os primatas, podendo apresentar visão de cores tricromata. No Novo Mundo, a maioria das espécies de primatas possui um polimorfismo visual onde machos são obrigatoriamente dicromatas, e fêmeas podem ser dicromatas ou tricromatas. As teorias mais recentes geralmente relacionam a condição tricromata com vantagens no forrageio de itens alimentares alaranjados e avermelhados, dispostos contra a folhagem verde. Os objetivos do trabalho foram caracterizar itens alimentares do sagüi-do-Cerrado e avaliar as possíveis vantagens diferenciais entre fenótipos dicromatas e tricromatas na atividade de forrageio destes itens. No presente estudo, foram obtidos espectros de refletância de itens alimentares encontrados na área de vida do *Callithrix penicillata*. Dentre os 11 itens estudados, seis são consumidos pelo sagüi, quatro são potencialmente consumidos pelos animais e um é potencialmente tóxico à espécie. Também foram medidos espectros de refletância de folhas de árvores fornecedoras de goma, escarificadas e não-escarificadas. Estes espectros foram multiplicados pela sensibilidade dos fotorreceptores e pelo espectro da fonte luminosa, resultando na absorção quântica de cada tipo de fotorreceptor. A absorção quântica foi analisada matematicamente sob dois métodos complementares: *diagramas de cromaticidade* e *cálculo de distâncias cromáticas*. O cálculo das distâncias considerou 10 diferentes situações de forrageio. Os diagramas sugerem que a maioria dos itens medidos das espécies vegetais em questão seria detectada por todos os fenótipos. As exceções são as espécies *Miconia burchelli*, *M.*

ferruginata, *M. albicans* e a *Sp.1*, que apresentaram representações dos itens alimentares entre a representação das folhas. As distâncias cromáticas confirmam os diagramas de cromaticidade, onde as mesmas espécies apresentam distâncias cromáticas insuficientes para a detecção em várias situações de forrageio. Apresentaram ainda distâncias cromáticas insuficientes, os frutos imaturos da espécie *Schefflera macrocarpa*. No geral, apesar de haver pequenas diferenças de detecção dos alvos entre os fenótipos visuais, as mesmas espécies detectadas por tricromatas foram detectadas também por dicromatas. Para árvores de goma, os diagramas demonstraram diferenças, principalmente em luminância, entre as folhas de árvores escarificadas e não escarificadas de *S. macrocarpa*, detectável por todos os fenótipos visuais. Todas as distâncias cromáticas calculadas referentes às árvores de goma apresentaram valores insuficientes para possibilitar a diferenciação entre as folhas. O presente estudo sugere que, para a espécie *Callithrix penicillata*, o tipo de visão de cores interfere de maneira pouco significativa no forrageio de itens alimentares de origem vegetal, não havendo vantagens diferenciais constantes entre fenótipos dicromatas e tricromatas nesta atividade. Uma vez que fenótipos dicromatas ainda possuíam outras vantagens como detecção de predadores e de alvos crípticos, estes fenótipos se apresentariam como vantajosos de modo geral.

ABSTRACT

The colour vision ability depends on the presence of different classes of retinal photoreceptors and subsequent compatible neural tracts. The basic mammalian colour vision status is dichromacy, resulting of the presence of two different types of cones. Primates and some marsupials are exceptions for this status, which may present trichromatic colour vision. In the New World, most of the primate species have a visual polymorphism that underlies obligatory dichromatic males and dichromatic or trichromatic females. Recent theories correlate the trichromatic colour vision with an advantage in foraging reddish or red-yellowish items against a green leaf background. Here, we intent to characterize some food items eaten by the black-eared-marmoset and assess the possible differential abilities of dichromats and trichromats in foraging activities for these items. In the present work, we measured the reflectance spectra of food items present in the home range of *Callithrix penicillata*. Within 11 species measured, six are found in the marmoset diet, four are probably eaten and one is possibly toxic. Leaves from gouged and ungouged gum trees were also measured. These spectra were multiplied by the photoreceptor sensitivity curve and the illuminant spectrum, resulting in the quantum catch for each photoreceptor type. The quantum catch was analyzed under two complementary models: *chromaticity diagrams* and *chromatic distance*. The chromatic distance model considered 10 different foraging situations. The chromaticity diagrams suggest that most of the plant items measured would be detected by all phenotypes. The species *Miconia burchelli*, *M. ferruginata*, *M. albicans* and *Sp.1* are exceptions, with targets represented within leaves. The chromatic distances support the chromaticity diagram findings, where the same species have distances below the detectable threshold in several situations. The immature fruit of

Schefflera macrocarpa also had values below threshold. Despite the small differences in detection capacity within phenotypes, the same species detected by trichromats were also detected by dichromats. For gum providing trees, the chromaticity diagrams showed differences between gouged-tree leaves and ungouged-tree leaves especially in luminance sub-channel for *S. macrocarpa*, for all phenotypes. According to the chromatic distance model, the separation of leaves from gouged and ungauged trees were under the threshold value for a detectable difference. This work suggests that the colour vision phenotype has little influence on the foraging activities by *Callithrix penicillata*, which failed to show constant trichromatic or dichromatic advantages in the detection of fruits within these plant species in two different light conditions. Considering that dichromats may have other advantages, such as detection of predators and cryptic food items, these phenotypes might be advantageous after all.

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| 1 – Introdução | |
| 1.1 – A Física da Visão | 01 |
| 1.2 – Visão | 02 |
| 1.3 – Visão de cores | 04 |
| 1.3.1 – Genética | 07 |
| 1.3.2 – Substrato Neural | 10 |
| 1.3.3 – Evolução e Vantagens Diferenciais da Visão de Cores | 16 |
| 1.4 – Espécie Estudada | 20 |
| 2 – Relevância | 24 |
| 3 – Objetivos | 25 |
| 4 – Métodos | |
| 4.1 – Área de Estudo | 26 |
| 4.2 – Espectrometria | 26 |
| 4.2.1 – Frutos | 27 |
| 4.2.2 – Sementes | 29 |
| 4.2.3 – Botões Florais | 29 |
| 4.2.4 – Árvores de Goma | 29 |
| 4.3 – Modelos Matemáticos | 30 |
| 4.3.1 – Diagramas de Cromaticidade | 32 |
| 4.3.2 – Distâncias Cromáticas | 33 |
| 5 – Resultados | |
| 5.1 – Diagramas de Cromaticidade | 37 |
| 5.1.1 – Frutos, Sementes e Botões Florais | 37 |
| 5.1.2 – Árvores de Goma | 66 |
| 5.2 – Distâncias Cromáticas | 74 |
| 5.2.1 – Frutos, Sementes e Botões Florais | 74 |
| 5.2.2 – Árvores de goma | 77 |

| | |
|--|-----|
| 6 – Discussão | |
| 6.1 – Diagramas de Cromaticidade | 78 |
| 6.2 – Distâncias Cromáticas | 79 |
| 6.3 – Vantagens Diferenciais dos Fenótipos | 80 |
| 6.3.1 – Frutos, Sementes e Botões Florais | 80 |
| 6.3.2 – Árvores de Goma | 82 |
| 6.4 – Condições de Iluminação | 85 |
| 6.5 – Itens Medidos | 86 |
| 6.6 – Considerações Acerca do Polimorfismo | 90 |
| 6.7 – Considerações Adicionais | 92 |
| 6.7.1 – Manutenção do Polimorfismo | 92 |
| 6.7.2 – Tamanho dos Frutos | 93 |
| 7 – Conclusões | 94 |
| 8 – Referências | 95 |
| 9 – Anexos | 102 |

SUMÁRIO DE FIGURAS

| | |
|-----------------|----|
| Figura 1 | 06 |
| Figura 2 | 10 |
| Figura 3 | 12 |
| Figura 4 | 15 |
| Figura 5 | 26 |
| Figura 6 | 31 |
| Figura 7 | 38 |
| Figura 8 | 40 |
| Figura 9 | 42 |
| Figura 10 | 44 |
| Figura 11 | 46 |
| Figura 12 | 49 |
| Figura 13 | 51 |
| Figura 14 | 53 |
| Figura 15 | 56 |
| Figura 16 | 58 |
| Figura 17 | 60 |
| Figura 18 | 62 |
| Figura 19 | 64 |
| Figura 20 | 67 |
| Figura 21 | 68 |
| Figura 22 | 71 |
| Figura 23 | 72 |
| Figura 24 | 76 |
| Figura 25 | 84 |

SUMÁRIO DE TABELAS

| | |
|------------------|----|
| Tabela I | 28 |
| Tabela II | 74 |
| Tabela III | 82 |

1 - INTRODUÇÃO

1.1 – A Física da Visão

Há 2300 anos, o filósofo e matemático grego, Euclides, utilizando-se dos conhecimentos de que a luz viajava em linha reta, definiu a visão como um cone de raios que saía dos olhos e se encontrava com os objetos. O tamanho destes objetos era definido pelo ângulo no vértice do cone. Da mesma maneira, Ptolomeu postulou que a cor apenas seria vista se a luz cooperasse com a visão [Wade, 1998].

Atualmente, a compreensão dos processos envolvidos na visão avançou sensivelmente em relação à época de Euclides e Ptolomeu. Hoje podemos afirmar que a formação de imagens depende de três fatores básicos: uma fonte de luz (*e.g.* Sol, lâmpada), uma superfície refletora (*e.g.* objetos, pessoas, paisagens) e um sistema visual.

As fontes de luz¹ emitem um espectro amplo de radiações eletromagnéticas que podem ser categorizadas de acordo com o comprimento de suas ondas (λ). A luz possui uma característica particular de se comportar tanto como raio, onda, ou como uma espécie de fluxo de pequenos ‘pacotes’ de energia indivisíveis ou *quantum*. Quando tratamos de luz, esses *quanta* são conhecidos como fótons. Comprimentos de onda curtos possuem fótons mais energéticos que comprimentos de onda longos, mas o fluxo quântico em comprimentos de onda longos é maior. No entanto, fotorreceptores obedecem ao princípio da univariância [Mollon, 1989], ou seja, respondem ao fluxo e não à energia do fóton. Como o fluxo quântico pode variar em decorrência de variação do comprimento de onda, da intensidade do sinal ou de ambos, os fotorreceptores são individualmente incapazes de discriminação cromática [Schnapf & Schneeweis, 2000; Stockman & Sharpe, 2000].

¹ N.A. Neste trabalho, *fonte de luz* será tratado como sinônimo de *iluminante*. É um aspecto meramente conceitual, não acarretando mudança na condução do trabalho.

Assim, um espectro pode ser definido como a distribuição do número de fótons de cada comprimento de onda atingindo uma determinada área por segundo. O espectro do iluminante pode ser medido de várias formas. As duas principais são a irradiância e a radiância. Irradiância é o fluxo quântico por unidade de área vindo de todas as direções, enquanto a radiância é o fluxo por unidade de área vindo de uma fonte pontual [Endler, 1990]. Em situações naturais, a medida utilizada deve ser a irradiância (*e.g.* a luz incidindo em um fruto provém de todas as direções e não apenas da fonte luminosa).

Entretanto, o que vemos é apenas uma parte deste espectro eletromagnético. Para primatas, a porção visível do espectro (*i.e.* luz visível) tem radiação eletromagnética com comprimento de onda entre 400 nm e 700 nm (*i.e.* violeta ao vermelho extremo) aproximadamente [Tové, 1996; Palmer, 1999; Land & Nilsson, 2002].

A interação da luz com uma superfície acontece de três maneiras: reflexão, absorção e transmissão (*i.e.* passar através). Essas três modalidades de interação são complementares, somando sempre 100% do fluxo recebido. Por esse motivo, essas características são medidas de forma relativa à fonte, sendo a *refletância*, *absorbância* e *transmitância* os equivalentes relativos [Fairchild, 1997]. Cada superfície apresenta características próprias que determinam quais comprimentos de onda serão refletidos, absorvidos ou transmitidos. A cor de uma superfície, portanto, é resultado da interação entre suas características espectrais e o espectro do iluminante (formando o “espectro de estímulo” [Sumner & Mollon, 2000a]), e a capacidade do sistema visual de interpretar essas informações.

1.2 - Visão

Os olhos são únicos dentre os órgãos sensoriais porque conhecemos o suficiente sobre a física e a química da visão para sermos capazes de dizer com alguma certeza o porque de

serem constituídos como o são [Land & Nilsson, 2002]. Sua função básica é receber e focar a luz visível em uma fina camada de células sensoriais receptoras especialmente adaptadas à retina, situada ao fundo do olho [Tovée, 1996], para que se formem as imagens.

Sendo assim, todas as estruturas do sistema visual evoluíram de forma a conduzir a luz incidente no olho até a retina da forma mais íntegra possível. Os primeiros obstáculos a esta condução são as lentes. A córnea, responsável por aproximadamente 70% da capacidade de focalizar a luz, possui uma estrutura fibrosa semelhante à esclera (porção branca externa do olho). No entanto, na córnea as fibras são reorganizadas de tal forma que a torna transparente [Tovée, 1996]. Logo após a córnea, se encontra a íris, um esfíncter muscular que tem a capacidade de diminuir ou aumentar a passagem da luz, controlando sua entrada de forma a permitir o máximo de passagem sem, no entanto, saturar os fotorreceptores. Seguinte à íris está o cristalino ou lente. Esta estrutura é responsável pela convergência dos 30% restantes da luz. Tem a capacidade de alterar sua dioptria por meio da contração e relaxamento dos músculos que o circundam. Além disso, a córnea e o cristalino funcionam como filtros *high-pass* (passa-alta), bloqueando comprimentos de onda abaixo de 400 nm (ultravioleta) [Sumner & Mollon, 2000a]. Os espaços intraoculares são preenchidos pelos humores aquoso e vítreo que, sob pressão, ajudam o olho a manter sua forma e suas dimensões. Ao mesmo tempo, os humores são uma alternativa transparente ao sangue, nutrindo as células que banham.

No cristalino, a luz é direcionada à retina. A retina é uma ‘película celular’ onde se encontram os fotorreceptores. Estas células podem ser de dois tipos: cones ou bastonetes. Em alguns animais os cones estão situados principalmente em uma área diferenciada da retina chamada fóvea. É uma área praticamente sem bastonetes [Tovée, 1996] e onde a concentração de cones é muito mais elevada, aumentando a acuidade visual. Sobre esta

área é projetado o foco da imagem incidente no olho. À medida que se afasta da fóvea, a concentração de cones diminui (tornando-os maiores em diâmetro e mais espaçados) e aumenta a concentração de bastonetes [para detalhes da retina do *Callithrix jacchus*, ver Wilder *et al.*, 1996]. Para chegar aos fotorreceptores, a luz precisa passar por todas as demais células da retina.

Cada fotorreceptor possui em seu interior lamelas cobertas por milhares de moléculas de fotopigmento. Cada fotopigmento é composto por uma proteína G trans-membrana (opsina) ligada covalentemente a um lipídeo (11-cis-retinal). Substituições de aminoácidos em determinados sítios da seqüência da proteína alteram as características de absorção dos pigmentos [Shyue *et al.*, 1998; Yokoyama & Radlwimmer, 1999], alterando a faixa de sensibilidade aos comprimentos de onda. A variação da sensibilidade dos pigmentos gera diferentes classes de fotorreceptores. Cada classe de fotorreceptor é sensível a diferentes comprimentos de onda.

Ao receber os fótons, a molécula de retinal se isomeriza. Cada isomerização desencadeia dentro da célula uma cascata de reações conhecida como transdução [para detalhes, Leibovic, 1990; Tovée, 1996; Ebrey & Koutalos, 2000; Lamb, 2000] Esse processo amplia o sinal elétrico da resposta dos fotorreceptores na retina, levando-o até as áreas superiores de processamento no cérebro.

1.3 – Visão de Cores

Primatas estão entre os mamíferos mais frugívoros, incluindo-se as espécies folívoras [Smith *et al.*, 2003a]. Esta informação também é válida para as espécies gomívoras como o *Callithrix penicillata* [ver Miranda & Faria, 2001; Vilela & Faria 2002]. Para a segregação dos frutos em um ambiente de vegetação uniforme os primatas se valem

principalmente de pistas visuais e olfativas. Na situação normal de forrageio, os frutos se encontram dispostos contra uma folhagem predominantemente verde e heterogênea, e muitas vezes apresentam coloração diferenciada das folhas [Sumner & Mollon, 2000a, 2000b]. Portanto, para a segregação visual, uma percepção de cores apurada seria vantajosa para a detecção de frutos à distância. Somando à simples detecção de frutos, o animal ainda deve ser capaz de determinar se o fruto está maduro ou não [Sumner & Mollon, 2000b; Smith *et al.*, 2003a]. A visão de cores pode ainda ajudar na discriminação de fatores menos diretos, como a qualidade da goma proporcionada por uma espécie vegetal. Mollon [1989] propõe que a discriminação cromática poderia ser utilizada por espécies de primatas para a determinação da disponibilidade de água sob o dossel da mata. Além das vantagens referentes à alimentação, a discriminação de cores pode ajudar um indivíduo na segregação de predadores em meio à folhagem, identificação de coespecíficos e seleção de parceiros [Waite *et al.*, 2003]. Tais capacidades podem ser fundamentais na manutenção e, possivelmente, no aumento do valor adaptativo de um indivíduo.

No entanto, a capacidade de visão de cores não se apresenta de forma homogênea entre as espécies animais. Esta é dependente da presença de diferentes classes de células fotorreceptoras (cones e bastonetes) na retina, assim como um substrato neural compatível [Jacobs, 1993; Cowey & Heywood, 1995]. O número de classes de fotorreceptores presentes na retina muitas vezes está ligado diretamente ao tipo de visão apresentada pelo animal. Ou seja, a presença de apenas uma classe de fotorreceptor representa visão monocromata (*e.g.* maioria dos cefalópodes), duas classes, visão dicromata (*e.g.* algumas formigas, baratas domésticas e alguns crustáceos), três classes, visão tricromata (*e.g.* maioria das abelhas e vespas), quatro classes, visão tetracromata (*e.g.* aves e répteis) [Kelber *et al.*, 2003], e assim por diante. Em situações fotópicas, de alta intensidade de luz,

apenas os cones estariam em funcionamento, contribuindo para a visão de cores diurna, enquanto os bastonetes permaneceriam saturados. Já em situações escotópicas, de intensidade de luz muito baixa, apenas os bastonetes teriam a capacidade de se sensibilizar à luz, conferindo visão noturna. No entanto, em situações intermediárias (mesópicas), o sistema visual poderia receber uma contribuição tanto de cones quanto de bastonetes [Kelber *et al.*, 2003]. O acréscimo de mais uma classe de fotorreceptor em atividade melhoraria a discriminação de cores. A capacidade de visão de cores encontrada em cada espécie animal pode ser representada graficamente pelas curvas de absorção dos fotorreceptores presentes na retina (Figura 1). Quando os fotorreceptores possuem pigmentos sensíveis a comprimentos de onda curtos, são chamados de **S**. Quando são sensíveis a comprimentos de onda médios ou longos, são chamados de **M** e **L**, respectivamente.

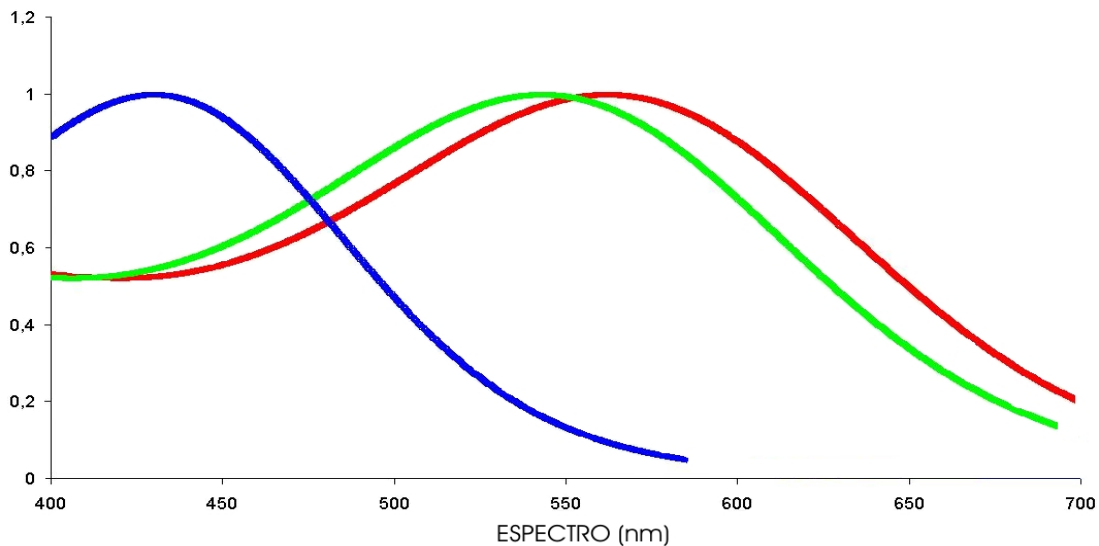


Figura 1. Representação da sensibilidade espectral de três classes de cone de um calitriquíneo tricromata. Cada curva é referente a uma classe de fotorreceptor. A crista de cada curva corresponde ao comprimento de onda de maior absorção do fotorreceptor, neste caso 433 nm (S), 543 nm (M) e 563 nm (L), respectivamente. Graficamente, a ativação dos bastonetes acrescentaria mais uma curva de sensibilidade à representação.

Apesar da grande variação entre os vertebrados, dentre os mamíferos terrestres a condição básica da visão de cores é o dicromatismo [Jacobs, 1993], inclusive entre os

representantes de hábito noturno. Diferem dessa condição alguns marsupiais [Arrese *et al.*, 2002, 2005] e primatas [Jacobs, 2002], ambos podendo apresentar condição de visão de cores tricromata. Recentemente, foi demonstrada a duplicação do gene para a opsina M/L, com possibilidade de tricromatismo em megaquirópetros [Wang *et al.*, 2004]. Em mamíferos aquáticos, Peichl e colaboradores [2001] demonstraram a ausência de cones S funcionais com conseqüente monocromatismo.

Dentre os primatas, os Catarrhini apresentam uma condição uniforme onde praticamente todos os indivíduos são tricromatas. A taxa de dicromatismo das populações no Velho Mundo é muito baixa, se aproximando de 0,5% em machos [Onishi *et al.*, 1999]. Em Platyrrhini (com exceção do gênero *Alouatta*, tricromata [Jacobs *et al.*, 1996b], e do gênero *Aotus*, monocromata [Jacobs, 1993]) a condição básica é polimórfica, onde machos são obrigatoriamente dicromatas e fêmeas podem ser dicromatas ou tricromatas [Jacobs, 1996]. De forma similar, em alguns prossímios, a presença de pigmentos M e L prediz a condição tricromata para alguns indivíduos. No entanto, estes indivíduos apresentariam discriminação cromática inferior à encontrada em outros primatas pela baixa concentração de cones e a ausência de fóvea nestes animais [Jacobs & Rowe, 2004]. Em gálagos africanos, pode ocorrer ainda o monocromatismo [Lucas *et al.*, 2003].

1.3.1 – Genética

Diferente de outros aspectos da visão que são dependentes de estímulo, a condição de visão de cores encontrada em cada espécie animal é definida geneticamente. Em mamíferos, a condição dicromata básica é estabelecida por genes presentes em dois cromossomos. No cromossomo autossômico 7 se encontra o gene que codifica a opsina sensível a comprimentos de onda curtos (S) que é monomórfico [Saito *et al.*, 2005a]. No

cromossomo sexual X, encontram-se os genes codificadores dos pigmentos sensíveis a comprimentos de onda médios e longos (M/L) [Boissinot *et al.*, 1998; Mollon, 1999].

Em humanos e outros primatas do Velho Mundo, cada cromossomo X possui dois *loci* para os genes das opsinas M/L. Essa condição permite que além da expressão da opsina sensível aos comprimentos de onda curtos (situada no cromossomo 7), dois outros genes sejam expressos. Somando-se então a expressão dos três diferentes genes obtém-se as três classes de fotorreceptores necessárias para o tricromatismo. No entanto, ainda há a possibilidade de dicromatismo. Nesta situação, para que um macho (XY) seja dicromata, é necessário que os dois *loci* de seu cromossomo sexual X sejam ocupados por genes idênticos, ou que um dos genes M/L esteja ausente. Já para que uma fêmea (XX) seja dicromata, é necessário que todos os genes nos cromossomos X sejam iguais, ou seja, todos os quatro *loci* devem estar ocupados pelo mesmo gene, ou que um par de genes homólogos esteja faltando. Essa condição leva a expressão de apenas um tipo de pigmento sensível à faixa M/L, que somada ao pigmento S gera apenas duas classes de fotorreceptores [ver Neitz & Neitz, 1998]. O resultado disso é a baixa taxa de dicromatismo em primatas do Velho Mundo, especialmente em fêmeas [Sharpe *et al.*, 2000].

Em primatas do Novo Mundo a condição genética é diferente. Ao contrário dos outros primatas, estes possuem apenas um *locus* para pigmentos visuais no cromossomo X. Tal condição gera machos obrigatoriamente dicromatas [Mollon *et al.*, 1984], pois possuem apenas um cromossomo X. A mesma situação se repete para fêmeas homozigotas, onde os dois cromossomos são iguais (*i.e.* apenas um tipo de gene M/L é expresso). Para fêmeas heterozigotas, a disponibilidade de apenas um *locus* no cromossomo X é compensada pela presença de dois cromossomos com genes diferentes. Fêmeas nessa condição apresentam visão de cores tricromata como os primatas do Velho Mundo [Mollon *et al.*, 1984].

Esta condição é confirmada pela maioria dos trabalhos sobre visão de cores em primatas neotropicais [Jacobs & Deegan II, 2005; ver Pessoa *et al.* 2005c], com duas exceções comprovadas. Uma delas é o gênero *Alouatta* que, como os primatas do Velho Mundo, apresenta dois *loci* para o gene dos pigmentos M/L no cromossomo X, possuindo visão tricromata em toda a população [Jacobs *et al.* 1996b]. A outra exceção é o gênero *Aotus*, que perdeu os cones S funcionais e a variação dos genes M/L [Jacobs, 1993]. Esta situação é semelhante à dos gálagos africanos, resultando em monocromatismo uniforme para este grupo [Lucas *et al.*, 2003].

Em Cebíneos e Calitriquíneos, duas sub-famílias de primatas do Novo Mundo, o cromossomo X tem mais um alelo para seu *locus*. Além dos dois alelos codificantes das opsinas dos pigmentos visuais (*i.e.* médio e longo), ainda existe um terceiro alelo intermediário na faixa do verde/vermelho, totalizando três alelos [Jacobs, 1993; Jacobs, 1998]. Na subfamília Callithrichinae, da qual faz parte o gênero *Callithrix*, os pigmentos presentes nos fotorreceptores têm seus picos próximos a 433 nm, 543 nm, 556 nm e 562 nm [SurrIDGE & Mundy, 2002; Rowe & Jacobs, 2004]. A presença de três alelos M/L diferentes, aliados à condição polimórfica encontrada em primatas do Novo Mundo gera um total de seis fenótipos (Figura 2). Em populações naturais, o fenótipo de maior representação é coincidentemente o fenótipo com a maior distância entre os picos [Rowe & Jacobs, 2004; SurrIDGE *et al.*, 2005].

Em trabalho recente, Jacobs e Deegan II [2005] demonstraram que animais do gênero *Callicebus* possuem mais de três alelos do gene que codifica a opsina dos pigmentos M/L. Neste trabalho, os autores demonstram a presença de cinco alelos diferentes para as opsinas dos pigmentos visuais M/L na espécie *Callicebus moloch*.

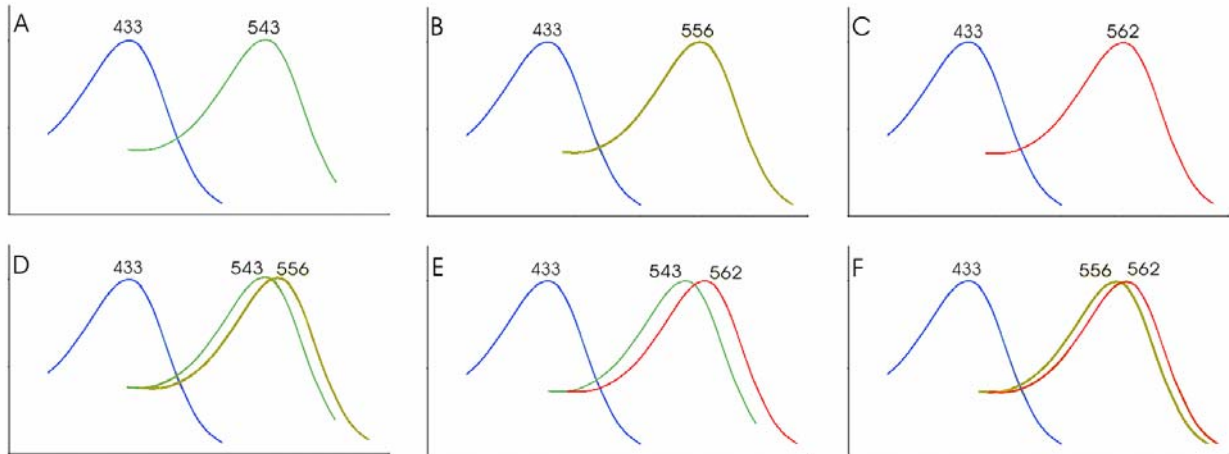


Figura 2. Representação das curvas de sensibilidade espectral dos seis possíveis fenótipos encontrados em Calitriquíneos. Machos se limitam aos fenótipos A, B e C. A, B, C, representam fenótipos dicromatas. D, E, F, representam os fenótipos tricromatas.

Apesar de vários estudos confirmarem ao longo dos anos a determinação genética da visão de cores e seus pormenores, ainda há a carência de estudos comportamentais que subsidiem estes dados. A maioria das sugestões e constatações sobre o tipo de visão de cores e sobre as sensibilidades espectrais dos fotorreceptores geralmente provê de dados microespectrofotométricos [ver Bowmaker, 1984], eletroretinográficos [ver Jacobs *et al.* 1996a] e técnicas moleculares [ver Nathans *et al.* 1986]. Em calitriquíneos, das dezessete espécies pesquisadas, apenas seis tiveram sua capacidade de visão de cores avaliada por meio de técnicas comportamentais [ver Pessoa *et al.*, 2005c], dentre elas o *Callithrix penicillata* [Pessoa *et al.*, 2005a]. O estudo do comportamento garante que todo o processamento subsequente ao estímulo na retina seja compatível com a base genética do indivíduo.

1.3.2 – Substrato Neural

Para possibilitar a visão de cores o sistema visual necessita de duas condições básicas: sensores múltiplos, cada um proporcionando um meio para a filtragem diferencial

das energias espectrais, e subsistemas comparadores moldados para produzir o contraste entre os sinais originários destes sensores [Jacobs & Rowe, 2004]. Ou seja, além das diferentes classes de fotorreceptores na retina, se faz necessário um aparato neural compatível, capaz de traduzir seus sinais em imagens [Jacobs, 1993; ver Cowey & Heywood, 1995].

Essa afirmação foi confirmada quando Jacobs e colaboradores [1999] produziram em laboratório, camundongos transgênicos com o sistema visual alterado. Ao genoma destes camundongos foi adicionado o gene codificador de um fotopigmento humano. Com essa alteração o animal passou de sua condição básica dicromática para a condição de tricromata. A funcionalidade da nova classe de fotorreceptores foi comprovada por testes eletroretinográficos, demonstrando a alteração significativa de sua capacidade visual. No entanto, nos testes comportamentais subseqüentes, os animais transgênicos falharam em demonstrar uma detecção de cores mais apurada, não diferindo dos animais controle.

Resultados como esses reforçam a idéia sobre a necessidade de um substrato neural condizente com seus sensores para uma atuação ótima. É possível que, em algumas situações naturais, tal condição se repita. Conseqüentemente, com a realização de testes comportamentais, talvez nem o tipo de visão proposta para uma espécie, tampouco a sensibilidade dos fotorreceptores se confirmem.

Os fotorreceptores são apenas o primeiro contato do cérebro com a luz. São eles que transformam os fótons em sinais químicos e elétricos para transmiti-los às células subseqüentes (Figura 3). Essas células são neurônios e devem ser consideradas integrantes do cérebro [Fairchild, 1998]. Após a recepção do fóton e da transdução do sinal nos fotorreceptores, este é passado às células bipolares e às células ganglionares que formam o nervo óptico.

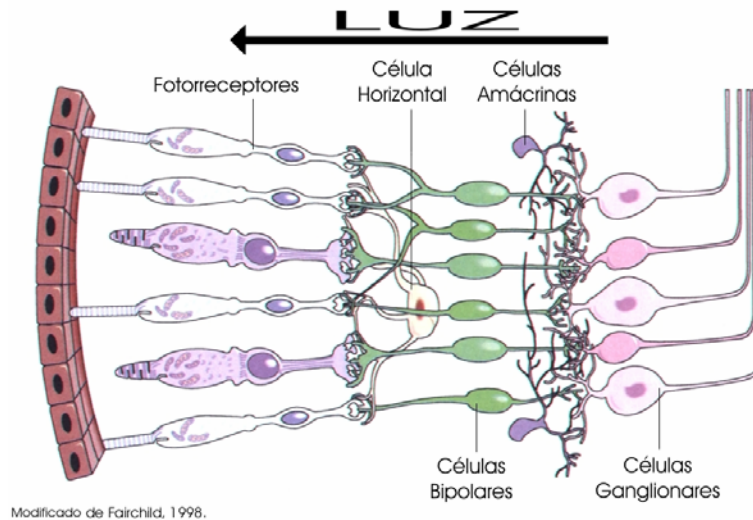


Figura 3. Representação esquemática da organização celular na retina.

A complexidade da construção do sinal no nervo óptico, entretanto, é muito maior. Cada fotorreceptor pode fazer suas sinapses com várias células bipolares, que por sua vez podem fazer sinapses com diversas células ganglionares. Além disso, as células horizontais conectam fotorreceptores, principalmente cones [ver Dacey & Lee, 2000; Wässle, 2000], e células bipolares lateralmente, assim como as células amácrinas também conectam as células bipolares e ganglionares lateralmente. Para se ter uma idéia da complexidade do circuito formado basta imaginar que cada sinapse é capaz de realizar uma operação matemática (adição, subtração, multiplicação e divisão) onde o sinal mais simples é sempre comparado e combinado [Fairchild, 1998]. Essas operações são resultado da liberação de um neurotransmissor excitatório ou inibitório em cada sinapse. Glutamato e Acetilcolina atuam, predominantemente, em sinapses excitatórias enquanto GABA e Glicina atuam em sinapses inibitórias [Leibovic, 1990].

Todo este processamento é necessário para que a informação de aproximadamente 125 milhões de fotorreceptores seja repassada às áreas superiores por apenas um milhão de fibras do nervo óptico (*i.e.* células ganglionares) [Leibovic, 1990; Tovée, 1996]. Isso

poderia sugerir uma perda de sinal. No entanto, isso é compensado pelas interações entre neurônios, além da grande quantidade de sinapses feitas por cada célula [Leibovic, 1990]. Na fóvea onde a acuidade visual é prioritária, essa convergência entre o número de fotorreceptores e células ganglionares é bem menor chegando a uma ganglionar para cada fotorreceptor [Tovée, 1996].

Além das diferentes classes de fotorreceptores presentes na retina, o tipo de informação levada às áreas superiores também vai depender das células bipolares e ganglionares às quais os cones estão ligados. As células bipolares de primatas podem ser divididas em dois grupos: bipolares difusas, ou simplesmente bipolares, e bipolares anãs. As células bipolares difusas fazem sinapses com diversos fotorreceptores, enquanto as bipolares anãs possuem uma via mais privativa, se ligando a apenas um fotorreceptor [Dacey & Lee, 2000].

No Núcleo Geniculado Lateral (NGL) (Figura 4A) se inserem os axônios de parte das células ganglionares, onde se mantém a mesma organização topográfica encontrada na retina. Estes axônios formam as vias magnocelular, parvocelular e koniocelular (ainda pouco conhecida). O canal ou via magnocelular (*i.e.* canal **M**) inicia-se em células ganglionares de grande porte que constituem cerca de 10% do total de células ganglionares [Tovée, 1996; Callaway, 2005]. Estas células não são sensíveis a sinais de cor, codificando informações como movimento, profundidade [Kandell, 2000] e possivelmente luminância [Eskew *et al.*, 2000]. O canal ou via parvocelular (*i.e.* canal **P**) é composto por 80% das células ganglionares da retina. Essas células têm seu campo dendrítico cerca de três vezes menor que o das células do canal magnocelular [Tovée, 1996]. Suas células ganglionares podem ser divididas em dois grupos principais: ganglionar biestratificada pequena e ganglionar anã [ver Yamada *et al.*, 1996].

Nestes dois tipos de células se iniciam dois subsistemas da visão de cores (Figura 4B). São chamados sistemas de oponência, pois comparam sinais vindos de diferentes classes de fotorreceptores e os transmitem de forma excitatória (ON) ou inibitória (OFF).

As células ganglionares biestratificadas fazem parte do subsistema primitivo (filogeneticamente mais antigo) de oponência de cores do qual também fazem parte as células bipolares S. As ganglionares biestratificadas são células que recebem basicamente um sinal S-ON (*i.e.* azul-excitatório) e transmitem um sinal S-ON / M/L-OFF (*i.e.* azul-excitatório/amarelo-inibitório) [Dacey & Lee, 2000; Dacey & Packer, 2003]. Essas células provavelmente emitem seus neurônios aos espaços interlaminares koniocelulares do NGL [Callaway, 2005] e posteriormente às camadas 2/3 do córtex visual primário (V1). Assim, esse subsistema funciona a partir da comparação da captação quântica dos cones S com a captação dos cones M/L. O subsistema primitivo é comum aos primatas do Velho Mundo e alguns mamíferos, sendo dicromatas ou tricromatas. Esse subsistema tem uma resposta basicamente cromática, com papel pequeno na detecção de bordas e detalhes espaciais [Mollon, 1989].

O segundo subsistema de oponência é mais recente e se desenvolveu sobreposto ao primitivo (porém independentemente) a partir da duplicação do gene M/L. Esse subsistema pode ter utilizado a via pré-existente de análise espacial, composta pelas células bipolares anãs e pelas ganglionares anãs [Mollon, 1999], resultando em um sistema de alta resolução espacial [Silveira *et al.* 1998]. Atua de forma semelhante ao sistema primitivo, entretanto, comparando a captação quântica dos cones M com a captação dos cones L (*i.e.* M-ON / L-OFF ou M-OFF / L-ON). Por este motivo, estão presentes apenas nos sistemas tricromatas de visão. O aparecimento deste subsistema deve ter resultado em mudanças significativas

no esquema da retina e em desenvolvimento cortical para lidar com essa informação [Lee, 2004].

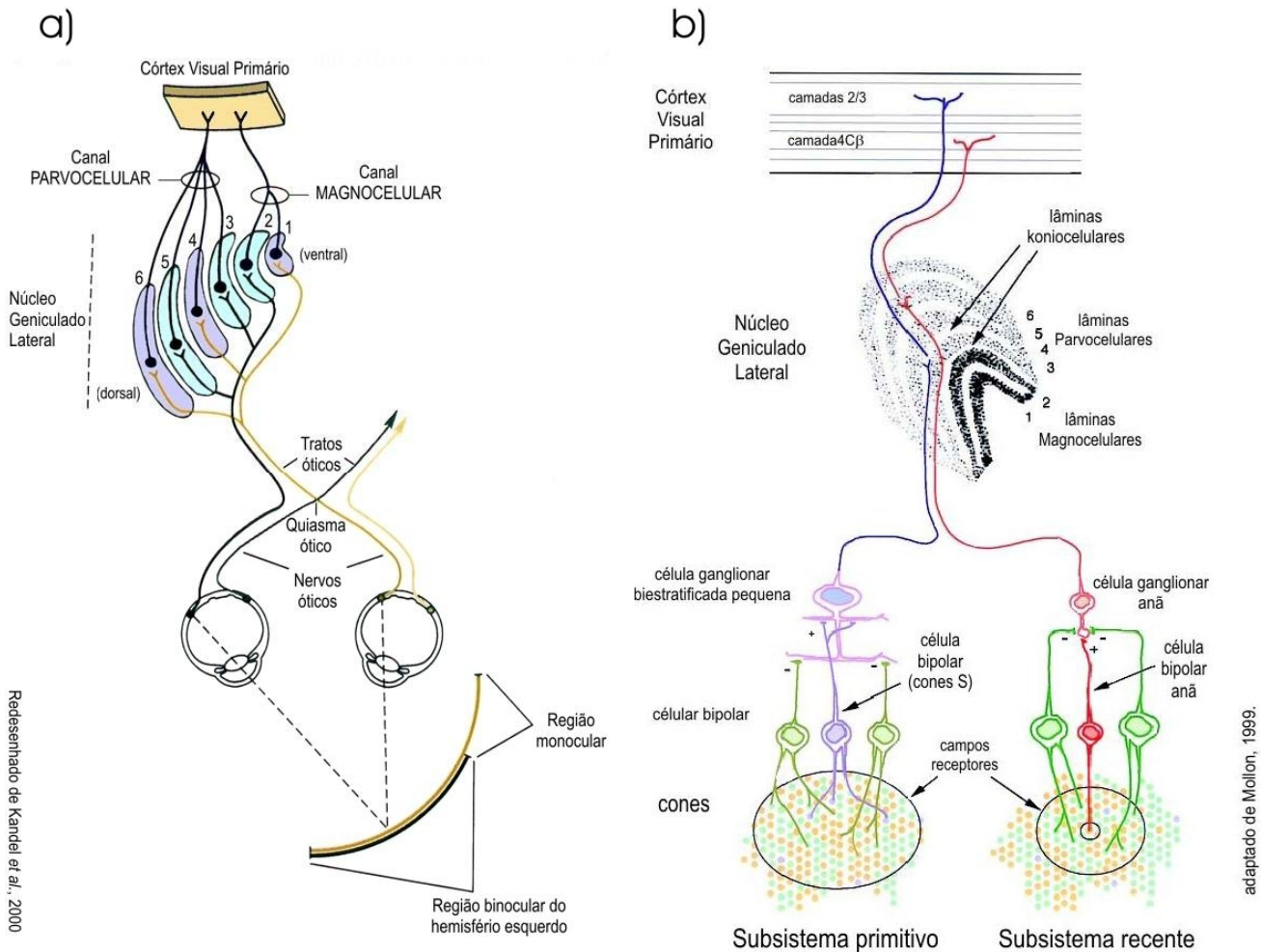


Figura 4. A) Inserção das fibras do nervo óptico no Núcleo Geniculado Lateral (NGL). As camadas 1 e 2 formam o canal magnocelular enquanto as camadas 3 a 6 formam o canal parvocelular. B) Axônios das células ganglionares constituintes do canal parvocelular. Representação dos subsistemas primitivo e recente de visão de cores em primatas.

Como citado anteriormente, as células anãs fazem sinapses com apenas um cone. Assim, o sistema de oponência –ON / -OFF atua entre este cone e os que o circundam. Como o subsistema primitivo, este funciona comparando a captação quântica de dois grupos de fotorreceptores, no caso, os cones M e L. Os axônios das ganglionares anãs se inserem nas camadas parvocelulares do NGL. As eferências no NGL deste subsistema

seguem para a subcamada 4C β do córtex visual primário (V1) [Mollon, 1999; Callaway, 2005]. Uma vez que apenas indivíduos tricromatas possuem estas duas classes de fotorreceptores, este é um subsistema exclusivo dos primatas do Velho Mundo e de algumas fêmeas do Novo Mundo [Mollon, 1999].

A área visual primária, que recebe as eferências do NGL, apresenta organização retinotópica (*i.e.* cada ponto da retina tem um ponto correspondente na área V1), com ênfase na representação da fóvea. Em *Callithrix* sp., os 5° centrais da retina representam cerca de 38% de V1 [Fritsches & Rosa, 1996]. Após chegarem às camadas da área V1, as fibras são direcionadas à área V2 ou V2 e V5 (com a qual V1 tem um rico padrão de conexão [Pessoa *et al.*, 1992]) pelo canal magnocelular.

A descoberta de novos sistemas de oponência e de células ganglionares, antes inacessíveis devido a sua baixa densidade espacial, indica que o conhecimento dos circuitos de codificação de cor ainda é incompleto [Dacey & Packer, 2003]. Além disso, as áreas visuais no córtex vêm demonstrando mais plasticidade que se esperava. Funções atribuídas especificamente a determinadas áreas, hoje são sabidamente desempenhadas por um conjunto de áreas interligadas. Segundo Walsh [1999], talvez nossos modelos atuais de percepção de cores devam ser considerados desenhos ainda a serem coloridos.

1.3.3 – Evolução e Vantagens Diferenciais da Visão de Cores

Infere-se que a visão de cores tenha se desenvolvido nos primeiros vertebrados, entre 700 e 400 milhões de anos atrás (M.A.A.), onde os fotorreceptores seriam células não especializadas semelhantes aos cones [Collin & Trezise, 2004]. Alguns dados sugerem ainda, haver tetracromatismo há, pelo menos, 540 milhões de anos (M.A.) [Vorobyev, 2004].

Uma das hipóteses é de que a linhagem que originou os mamíferos perdeu dois destes pigmentos durante estes 540 M.A.. Tal característica teria se mantido, gerando a condição básica da dicromacia nos mamíferos. Durante esse tempo, teria havido ainda a duplicação dos genes do pigmento por duas vezes, uma delas em primatas [Vorobyev, 2004], possibilitando o tricromatismo. Devido às diferentes condições de visão de cores em primatas do Velho Mundo (*i.e.* tricromatas uniformes) e do Novo Mundo (*i.e.* polimórficos), é provável que essa duplicação tenha ocorrido após a separação destes dois grupos. A separação provavelmente ocorreu há, aproximadamente, 40 M.A. [Hunt *et al.* 1995; Jacobs & Rowe, 2004]. O ancestral dos primatas teria vivido na África entre 40 e 55 M.A. [Kremers *et al.*, 2000].

A hipótese mais popular acerca da evolução da visão de cores, possivelmente seja a de que esta teria evoluído como uma adaptação ao forrageio de objetos coloridos [Vorobyev, 2004]. A pressão que teria moldado o desenvolvimento da visão de cores foi, provavelmente, a necessidade de distinguir objetos muito parecidos em forma e tamanho, mas que diferissem em cor [ver Wallace, 1878 *apud* Kevan *et al.*, 2001]. Isto é, em uma situação onde um fruto maduro deve ser diferenciado de outro, com estágio de maturação um pouco menos avançado, informações como textura, brilho e cheiro, podem não ser suficientes para a discriminação. Assim, a visão de cores teria ganhado importância sobre outros sentidos como a olfação. Em trabalho recente, Gilad e colaboradores [2004] demonstraram uma fiel relação inversa entre a presença de tricromatismo e a olfação. Notavelmente, o gênero *Alouatta* foi o único grupo entre os primatas do Novo Mundo a ter seu potencial olfativo diminuído, se assemelhando aos catarrinos.

No entanto, o consenso sobre quais itens alimentares teriam servido de molde ao sistema visual está longe de ser alcançado. Para Dominy & Lucas [2001], o tricromatismo

teria surgido devido às pressões seletivas da folivoria. Neste caso, indivíduos tricromatas teriam vantagens em detectar ramos mais jovens e tenros de coloração avermelhada dentre a folhagem madura e verde. Essa hipótese também é apoiada por Stoner e colaboradores [2005] que não conseguiram demonstrar vantagens de qualquer fenótipo em duas populações de platirrinos no forrageamento de frutos. Nesse trabalho, foi demonstrado que grande parte dos frutos presentes na dieta de *Ateles geoffroyi* são detectados por todos os fenótipos. Em contrapartida, Mollon [1989], Regan *et al.* [1998, 2001] e Sumner e Mollon [2000a] afirmam que seria a frugivoria a responsável pela evolução da condição tricromática. Segundo Mollon [1989], primatas que vivem em nichos muito diferentes, têm colorações de pelo e tamanho diferenciados, possuem em comum, sua alimentação altamente frugívora. Assim, indivíduos tricromatas estariam em vantagem na discriminação de frutos maduros e alaranjados [Caine & Mundy, 2000; Sumner & Mollon, 2000b; Pessoa *et al.*, 2003; Pessoa *et al.*, 2005a, 2005b] contra a folhagem verde [Sumner & Mollon, 2000a]. Nesta situação, indivíduos dicromatas estariam em desvantagem óbvia. Além disso, indivíduos dicromatas têm dificuldades de notar variações na coloração da pele em decorrência do aumento ou diminuição do fluxo sanguíneo, fortes indicadores de saúde e estado emocional [Vorobyev, 2004], assim como variações de cor alaranjadas na pelagem de coespecíficos [Sumner & Mollon, 2003]. No trabalho de Waitt e colaboradores [2003], fotos de machos da espécie *Macaca mulatta* foram manipuladas e apresentadas às fêmeas da espécie. As fêmeas gastaram mais tempo explorando as fotos nas quais o macho apresentava coloração do rosto mais avermelhada. Os autores alegam que a escolha de um rosto mais avermelhado poderia significar a escolha de um macho com maiores níveis de testosterona, o que significaria um macho mais apto com conseqüente vantagem reprodutiva às fêmeas.

Neste caso, as vantagens do tricromata se baseariam na ocorrência de confusão espectral em indivíduos dicromatas, principalmente na faixa do verde/vermelho. De fato, Caine & Mundy [2000] demonstraram que indivíduos de *Callithrix geoffroyi* em cativeiro apresentaram diferenças no forrageio de alvos alaranjados. Indivíduos dicromatas e tricromatas tiveram desempenhos significativamente diferentes a distâncias de 6 metros. Em Smith *et al.* (2003a), indivíduos tricromatas também apresentaram pequena vantagem sobre indivíduos dicromatas em tarefa de forrageio. No entanto, a hipótese de que fêmeas tricromatas poderiam estar liderando os grupos na procura por alimento não foi confirmada [Dominy *et al.*, 2003a; Smith *et al.*, 2003b].

Em contrapartida, o sucesso evolutivo dos mamíferos dicromatas mostra que essa condição é suficiente para o cumprimento de diversas tarefas em uma grande variedade de habitats [Vorobyev, 2004]. Além disso, existem evidências de que indivíduos dicromatas possam apresentar vantagens em relação aos tricromatas, possuindo a capacidade de quebra de camuflagem gerada por cor [Morgan *et al.*, 1992]. Recentemente, Saito e colaboradores [2005b] demonstraram, pela primeira vez, que primatas não-humanos dicromatas também apresentam essa característica. Nesta situação, a discriminação de um alvo se daria principalmente pela diferença de brilho e não de cor (*i.e.* discriminação de um fruto verde com a mesma cor das folhas, mas com brilho diferente). Isto porque a ausência do canal parvocelular em dicromatas pode ter possibilitado o maior desenvolvimento do canal magnocelular. Assim, é possível que indivíduos dicromatas tenham uma maior capacidade de detectar alvos camuflados (*e.g.* predadores, insetos e frutos crípticos) quando comparados aos tricromatas. Isto poderia explicar a maior propensão de machos de *Callithrix spp.* em desempenhar comportamentos de vigilância dentro do grupo [Box, 1997]. De fato, Caine e colaboradores [2003] demonstraram vantagem significativa de

dicromatas sobre tricromatas em atividade de forrageio cativo. Entretanto, um estudo falhou na tentativa de evidenciar a vantagem do dicromata em tarefa de discriminação de insetos tanto em campo como em cativeiro [Smith *et al.*, 2003a]. Contrariando Mollon [1989] e Silveira e colaboradores [1998], Vorobyev [2004] alega que indivíduos dicromatas poderiam apresentar uma melhor resolução espacial por se basear em apenas um tipo de cone.

Indivíduos dicromatas ainda poderiam se beneficiar de um processo conhecido como *interação de campo estendido* (ICE) [Nagy, 1980] onde o estímulo, sendo grande, é projetado fora dos limites da fóvea, área de maior acuidade visual em primatas. Esta situação envolveria no processo de percepção de cores, uma maior quantidade de cones S [ver De Valois *et al.*, 2000] situados na borda da fóvea. Em diversos relatos pessoais de humanos dicromatas, o tamanho avantajado do estímulo ajudaria na sua discriminação. No entanto, esta vantagem estaria limitada a condições de boa luminosidade. Vorobyev [2004] alega que em condições escotópicas, os níveis de luz com comprimentos de onda curtos são muito baixos, praticamente não ativando os cones S e impossibilitando a visão de cores aos dicromatas. Gomes e colaboradores [2005], investigaram a ICE em macacos-prego (*Cebus apella*), utilizando um paradigma comportamental de aprendizagem discriminativa. Este estudo não confirmou a presença de tal fenômeno para a espécie, pois os indivíduos obtiveram o mesmo desempenho com estímulos pequenos e grandes mesmo em condições de alta luminosidade.

1.4 – Espécie Estudada

A fauna primatológica do Planalto Central Brasileiro se resume a três espécies: *Callithrix penicillata*, *Cebus libidinosus* e *Alouatta caraya* [Vilela, 2003]. Dentre elas,

apenas o *C. penicillata* é encontrado a grandes distâncias das Matas de Galeria, em formas fitofisionômicas mais típicas do Cerrado (i.e. Cerrado *strictu sensu* e Cerradão) [Miranda, 1997].

O *C. penicillata* (Geoffroy, 1812) é um primata do Novo Mundo pertencente à família Cebidae. O gênero *Callithrix* junto com o gênero *Mico* e o gênero *Cebuella*, fazem parte de um grupo taxonômico de primatas Neotropicais chamados na língua inglesa de *marmosets* (sem nome específico na língua portuguesa). Anteriormente, os três gêneros eram considerados parte do gênero *Callithrix*, mas a proximidade filogenética proposta entre os animais amazônicos provocou a separação dos ramos atlântico (atual *Callithrix*) e amazônico (atuais *Cebuella* e *Mico*). Para adequar a taxonomia à divisão, foi sugerida a criação do gênero *Mico*, compreendendo 14 espécies. Desta maneira, o gênero *Callithrix* passou a compreender seis espécies [para revisão taxonômica, ver Rylands *et al.*, 2000]. O gênero está bem distribuído geograficamente, ocupando biomas distintos como Cerrado, Mata Atlântica, Caatinga e Restingas. Dentre as espécies do gênero, o *Callithrix jacchus* (sagüi-comum) é o mais estudado.

Apesar de ser encontrado também em algumas fitofisionomias de transição, o *C. penicillata* é um animal típico de Cerrado. Tem pelagem de coloração acinzentada, com marcações escuras. Possui uma mancha branca na parte anterior de sua cabeça sobre os olhos, conferindo-lhe o nome popular de *mico-estrela*, podendo ser chamado também de *sagüi-do-Cerrado* ou *sagüí* (no inglês: Cerrado's marmoset ou black-tufted-ear marmoset). Estão frequentemente em contato com seres humanos [Boere *et al.*, 2000], sendo ágeis, curiosos e possuindo padrões comportamentais complexos [Faria, 1989] como aprendizado social e capacidade de imitação [Caldwell & Whiten, 2004]. As espécies *C. penicillata* e *C.*

jacchus, são muito semelhantes morfológicamente, sendo diferenciadas principalmente pela cor dos tufo de pelos nas orelhas (*i.e.* pretos e brancos, respectivamente).

A espécie possui corpo pequeno medindo aproximadamente 60 cm (25 cm do pescoço à cauda), pesando entre 300 g e 450 g [Stevenson & Rylands, 1988] e apresenta garras em todos os dedos exceto o *hallux* [Sussman & Kinzey, 1984]. É sexualmente monomórfico quanto aos padrões morfológicos, hematológicos, termais e fisiológicos [Boere *et al.*, 2005]. Vivem em grupos de até 15 indivíduos e apresentam reprodução cooperativa (*i.e.* indivíduos não reprodutivos apresentam gastos energéticos no cuidado de filhotes), sendo que fêmeas de hierarquia inferior possuem seus ciclos estrais fisiologicamente inibidos [Rylands, 1996]. Os filhotes nascem de partos gemelares após uma gestação de 150 dias, pesando cerca de 30 g cada um [Stevenson & Rylands, 1988].

A espécie é considerada exudativora-insetívora [Stevenson & Rylands, 1988], pois apresenta boa parte de sua dieta voltada ao consumo de goma vegetal. A goma é fonte de carboidratos [Rylands, 1996; Vilela & Faria, 2002] e água e é imprescindível para o equilíbrio do aporte de fósforo, proveniente do consumo de insetos, sendo uma das principais fontes alimentares da espécie na estação seca [Stevenson & Rylands, 1988]. Indivíduos de *C. penicillata* possuem a dentição anterior-inferior modificada [ver Sussman & Kinzey, 1984] capaz de escarificar a casca das árvores (*i.e.* fazer pequenos buracos de onde brota a goma). Além da goma, estes animais passam boa parte do dia forrageando por insetos na vegetação arbórea e rasteira. A espécie em questão também apresenta uma grande ingestão de frutos [Miranda & Faria, 2001; Vilela & Faria, 2002].

Por se reproduzir facilmente em cativeiro e ser de pequeno porte, a espécie *C. jacchus* é a espécie de primata mais utilizada em estudos médicos [Boere *et al.*, 2005]. Em

contrapartida, estudos envolvendo o *C. penicillata* ainda são escassos [Pessoa *et al.*, 1992; Barros *et al.*, 2004a, 2004b; Mello *et al.*, 2005; Pessoa *et al.*, 2005a].

Da mesma forma, estudos da visão no gênero são raros. O conhecimento se baseia em trabalhos como o de Pessoa e colaboradores [1992] que determinaram o tamanho relativo de áreas visuais corticais para o *C. penicillata*, demonstrando similaridades entre os gêneros *Callithrix*, *Cebus* e *Macaca*. Da mesma forma, Wilder e colaboradores [1996] demonstraram quantitativamente em *C. jacchus*, que sagüis possuem a mesma base neural que os catarrinos para uma visão de alta resolução espacial.

Em relação à visão de cores, sabe-se que o *C. penicillata* obedece ao polimorfismo sugerido para platirrinos [para revisão, Pessoa *et al.*, 2005a]. Neste estudo comportamental realizado em cativeiro, Pessoa e colaboradores [2005a] mostraram a presença de polimorfismo no *C. penicillata* através de um teste de discriminação de cores, onde machos foram incapazes de diferenciar alvos verdes de alvos laranjas. Entretanto, algumas fêmeas (possivelmente heterozigotas) foram capazes de realizar a tarefa com alto grau de acerto. Assim como os outros membros da sub-família Callithrichinae [Jacobs, 1998; SurrIDGE & Mundy, 2002; Rowe & Jacobs, 2004], o *C. penicillata* provavelmente possui cones com picos próximos de 433 nm, 543 nm, 556 nm e 562 nm.

2 – RELEVÂNCIA

Apesar de haver diversos trabalhos sobre a ecologia alimentar de primatas, o critério adotado pelos animais para a escolha das fontes alimentares ainda é um fator pouco conhecido. Somente alguns estudos pontuais têm caracterizado ou categorizado a coloração de frutos consumidos por primatas [Regan *et al.*, 1998, 2001; Sumner & Mollon, 2000b; Dominy *et al.*, 2003b], generalizando as colorações para grandes grupos (*e.g.* Novo Mundo e Velho Mundo). Conseqüentemente, estes estudos nem sempre levam em consideração as espécies animais consumidoras e sua ecologia.

Com o desenvolvimento e o estabelecimento de novas metodologias, as predições sobre as capacidades de visão de cores dos animais estão cada vez mais precisas. A utilização da fotometria aliada a modelos matemáticos se tornou uma ferramenta importante para tais estudos. Ela possibilita a investigação da cor das fontes alimentares, pelagem e quaisquer outros itens e sua relação com a visão dos animais em um leque de opções quase infinito.

Por se tratar de uma espécie de hábitos alimentares tão peculiares (ver Pessoa *et al.*, 2005a), a investigação da relação existente entre *C. penicillata* e seus itens alimentares traz uma contribuição singular ao conhecimento da visão de cores, da ecologia alimentar e das dinâmicas sociais da espécie em questão. Além disso, a condição polimórfica da espécie constitui um excelente modelo para o estudo das vantagens diferenciais da visão de cores [Buchanan-Smith, 2005; Pessoa *et al.*, 2005c; Saito *et al.*, 2005a].

Este trabalho faz parte de uma iniciativa pioneira, sendo, até o presente momento, o primeiro com uma espécie de primata em ambiente de savana e o segundo com este teor a ser realizado no Brasil [ver Araújo, 2005].

3 – OBJETIVOS

3.1 - Objetivos Gerais

- Investigar a coloração das fontes alimentares de origem vegetal do sagüi-do-Cerrado;
- Avaliar as possíveis vantagens diferenciais na detecção de alvos naturais por indivíduos dicromatas e tricromatas de *Callithrix penicillata*.

3.2 - Objetivos Específicos

- Determinar as características espectrais de frutos e folhas e relacioná-las à sensibilidade de cada fenótipo de visão de cores em *C. penicillata* e às teorias vigentes sobre a evolução da visão de cores;
- Comparar a coloração dos frutos com a coloração da folhagem circundante, avaliando seu grau de conspicuidade;
- Comparar a coloração das folhas de árvores escarificadas com a coloração de folhas de árvores não-escarificadas, relacionando uma possível escolha da árvore de goma à coloração da folha.

4 – MÉTODOS

4.1 – Área de Estudo

A coleta de dados foi feita na Fazenda Água Limpa – FAL ($15^{\circ}56'23''S$, $047^{\circ}56'21''W$) da Universidade de Brasília e no Jardim Botânico de Brasília – JBB ($15^{\circ}52'28''S$, $047^{\circ}50'28''W$), duas áreas de proteção ambiental do Distrito Federal, Brasil. A área utilizada no JBB é freqüentada por três grupos de *C. penicillata*. Todas as medidas de árvores escarificadas e não-escarificadas foram feitas nesta área.



Figura 5. Imagem aérea da entrada do JBB. Os pontos vermelhos representam a localização de algumas árvores de goma que tiveram suas folhas medidas. (imagem adaptada de Google Earth).

4.2 – Espectrometria

As medidas de refletância foram feitas com a utilização de um cabo de fibra óptica (R400-7-UV-VIS) ligado a um espectrofotômetro portátil Ocean Optics, modelo USB2000

(UV/VIS), conectado a um *notebook*. A fibra óptica foi disposta em um ângulo de 90° em relação à superfície do fruto [Macedonia *et al.*, 2003] e a aproximadamente um centímetro de distância. A calibração foi feita utilizando-se um padrão de Spectralon® (reflexão > 98% do espectro) para o claro, e a oclusão total da fibra para o escuro. O programa utilizado foi o OOIBASE32© (ver. 1.0.3.0, Ocean Optics). As medidas foram feitas entre 400 nm e 700 nm em intervalos de $\approx 0,35$ nm.

Todas as medidas foram feitas em campo, utilizando iluminante natural. As medidas foram realizadas apenas em condições de iluminação uniforme (*i.e.* céu sem nuvens ou nublado uniforme). Todos os espécimes foram medidos assim que coletados.

O iluminante utilizado para os cálculos foi cedido por Araújo [2005]. Essa condição se fez possível pela semelhança encontrada entre curvas espectrais de iluminantes [Endler, 1993]. Tal semelhança se baseia no fato de todos os locais estarem iluminados pela mesma fonte de luz e todas as folhas verdes refletirem comprimentos de onda semelhantes devido à presença de um mesmo pigmento (*i.e.* clorofila). Além disso, a variação entre espectros naturais tem pouca influência no resultado final dos cálculos [Sumner & Mollon, 2000a; Osorio *et al.*, 2004].

4.2.1 – Frutos

Foram obtidos espectros de refletância de frutos maduros de 10 espécies presentes na área de vida dos animais (Tabela I). Cada espécie teve 10 frutos medidos e cada fruto teve sua superfície medida em quatro pontos distintos em seu equador. Foram obtidos ainda espectros da porção adaxial (*i.e.* superior) e da porção abaxial (*i.e.* inferior) de folhas maduras que se encontravam próximas aos frutos. A espécie *S. macrocarpa* também teve frutos imaturos medidos devido à grande disponibilidade destes ao longo do tempo.

Tabela 1. Lista de espécies que tiveram seus frutos ou botões florais medidos.

Espécies Estudadas (frutos, sementes e botões)

| <u>Espécie</u> | <u>Família</u> | <u>Nome Popular</u> | <u>Consumo</u> | <u>Referência</u> |
|---|-----------------------|----------------------------|-----------------------|---|
| <i>Brosimum gaudichaudii</i> | Moraceae | Mama-cadela | sim | Miranda & Faria [2001]; Vilela & Faria [2002] |
| <i>Miconia albicans</i> | Melastomataceae | Pixirica | sim | Miranda & Faria [2001]; Vilela & Faria [2002] |
| <i>Miconia ferruginata</i> | Melastomataceae | “ | sim | Miranda & Faria [2001]; Vilela & Faria [2002] |
| <i>Miconia fallax</i> | Melastomataceae | “ | possível | - |
| <i>Miconia burchelli</i> | Melastomataceae | “ | possível | - |
| <i>Miconia pepericarpa</i> | Melastomataceae | “ | sim | Decanini, D.P. [com. pess.] |
| <i>Miconia cuspidata</i> | Melastomataceae | “ | possível | - |
| <i>Schefflera macrocarpa</i> | Araliaceae | Mandiocão | sim | Miranda & Faria [2001] |
| <i>Virola sebifera</i> (fruto e semente) | Miristicaceae | Bicuíba | possível | - |
| sp. 1 | - | - | pouco provável | - |
| <i>Caryocar brasiliense</i> (botão floral) | Caryocaceae | <i>Pequi</i> | sim | Silva, I.O. [com. pess.] |

Dentre os frutos, apenas uma espécie (sp. 1) apresenta pequeno potencial de consumo pelo *C. penicillata*, sendo impalatável a humanos e possivelmente tóxica. Este fruto, por ser bicolor, teve apenas a porção superior medida. Por ser uma espécie arbustiva, é pouco provável que seus frutos sejam vistos por baixo.

4.2.2 – Sementes

Foram obtidos espectros de refletância de 10 sementes da espécie *Virola sebifera*. A decisão de medida desta espécie foi baseada na característica do fruto de se abrir em determinado ponto de maturação. Esta abertura expõe a semente única, podendo ser o critério de seleção no consumo da espécie.

4.2.3 – Botões Florais

Foram obtidos espectros de refletância de 10 botões florais da espécie *Caryocar brasiliense*. Também foram tomadas medidas da superfície adaxial e medidas da superfície abaxial de suas folhas. O procedimento adotado foi o mesmo para os frutos. A decisão desta medida foi baseada no avistamento de consumo do botão [I.O. Silva, com. pess., 09/2005].

4.2.4 – Árvores de Goma

Foram obtidos espectros de refletância das faces adaxial e abaxial das folhas de 40 indivíduos escarificados das espécies *Vochysia thyrsoidea* e *Schefflera macrocarpa*. O mesmo procedimento foi adotado para outros 40 indivíduos não-escarificados destas espécies.

A escolha das espécies foi baseada nos trabalhos de Miranda & Faria [2001] e Vilela & Faria [2002], representando mais de 80% do consumo de goma pelo *C. penicillata* no Distrito Federal.

Apenas indivíduos com mais de uma escarificação ativa, ou seja, exudando goma, foram escolhidos. A circunferência à altura do peito (CAP) mínima, encontrada nas

espécies fornecedoras de goma, foi de 18,0 cm para *S. macrocarpa* e 25,5 cm para *V. thyrsoidea*.

4.3 – Modelos Matemáticos

Para cada grupo de medidas foi tirada uma média, resultando em um espectro de refletância único para cada tipo de medida (e.g. mama-cadela/fruto, *Miconia albicans*/folha adaxial, *Schefflera macrocarpa* - escarificada/folha abaxial, etc). Estes espectros foram analisados em dois modelos matemáticos distintos e complementares. Ambas as análises matemáticas são baseadas na captação quântica dos fotorreceptores. Para isso, é necessário que se faça a transformação do espectro de refletância dos objetos em espectro de estímulo, multiplicando-se o espectro de refletância pelo espectro da fonte de luz. Além disso, o espectro de estímulo deve ser multiplicado pelas curvas de sensibilidade dos fotorreceptores. Uma vez que os fotorreceptores possuem diferentes sensibilidades aos comprimentos de onda, cada um fornecerá valores diferentes para cada comprimento de onda (Figura 6).

O cálculo da captação quântica é simplificado pela fórmula [para detalhes, ver Endler, 1990]:

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

onde: Q_i é a captação quântica do cone i ; λ é o comprimento de onda; $R_i(\lambda)$ é a curva de sensibilidade do cone; $S(\lambda)$ é o espectro de refletância do objeto; $I(\lambda)$ é o espectro do iluminante; $\lambda_{\min} = 399,78$ nm e $\lambda_{\max} = 700,01$ nm.

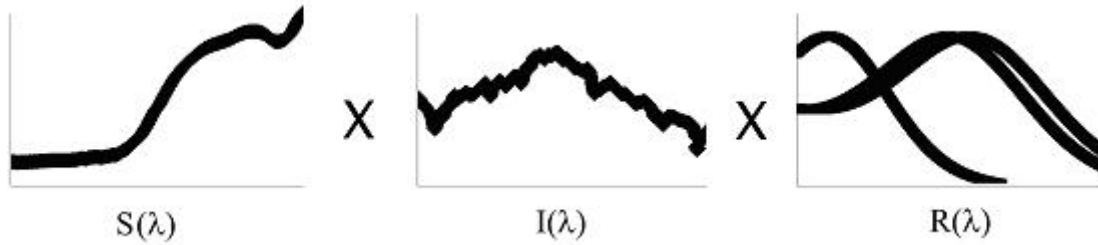


Figura 6. Exemplo de cálculo da captação quântica nos fotorreceptores. $R(\lambda)$ representa a curva de refletância espectral do fruto maduro de *Brosimum gaudichaudii*. $I(\lambda)$ é o espectro do iluminante; $S(\lambda)$ é a curva de sensibilidade dos cones;

Para espécies que não tiveram as curvas de sensibilidades de seus cones medidas em experimentos eletrofisiológicos é necessário que se faça uma dedução das mesmas para cada cone. Isto é feito a partir do pico destas curvas por meio da fórmula [Baylor *et al.* 1987]:

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

onde: S_i é a sensibilidade do cone i para cada λ ; a_n representa os valores de n de 0 a 6 ($a_0 = -5,2734$, $a_1 = -87,403$, $a_2 = 1228,4$, $a_3 = -3346,3$, $a_4 = 5070,3$, $a_5 = 30881$ e $a_6 = -31607$); λ_{\max} é pico de sensibilidade do cone i em μm ; λ representa os comprimentos de onda da curva do fotorreceptor.

No entanto, a fórmula anterior é relativa a uma fina camada da retina. Portanto, a curva de sensibilidade deve ser ajustada para a retina, considerando-se a densidade ótica dos fotorreceptores, estimada em 0,3. Apesar deste valor ser variável, sua alteração pouco influencia nos cálculos [Sumner & Mollon, 2000a]. Este procedimento visa fornecer valores mais reais aos cálculos. Assim, a sensibilidade dos cones na retina é dada pela fórmula:

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

Além da densidade dos cones, o cristalino e a mácula (*i.e.* área pigmentada da retina) também influenciam na sensibilidade dos fotorreceptores. No entanto, ambos funcionam como filtros passa-alta, filtrando comprimentos de onda abaixo de 400nm [Sumner & Mollon, 2000a]. Desta maneira, sua influência sobre a sensibilidade dos fotorreceptores foi ignorada.

Os picos de sensibilidade M/L utilizados nos cálculos foram 543 nm, 556 nm e 562 nm respectivos aos valores para a sub-família Callithrichinae [Jacobs, 1998; Rowe & Jacobs, 2004]. Em relação aos cones S, Travis e colaboradores [1988], estimaram por microespectrofotometria a sensibilidade dos cones S em 423 nm, enquanto Hunt e colaboradores [1995] estimaram por dados moleculares a sensibilidade deste cone em torno de 430nm. Para o presente estudo, o valor do pico S foi definido em 430 nm [Hunt *et al.*, 1995]. Como os valores foram definidos por diferentes métodos, é provável que o valor real esteja situado entre os valores acima citados. Entretanto, Jacobs [com. pess. 10/2005] alega que variações entre 423 nm e 433 nm praticamente não alteram os resultados finais, ficando a escolha a cargo do autor.

4.3.1 – Diagramas de Cromaticidade

Este modelo foi descrito para humanos tricromatas por MacLeod & Boyton [1979], sendo um gráfico tridimensional, representado em duas dimensões. Ou seja, a representação se dá em dois gráficos que compartilham uma dimensão. Cada dimensão representa um canal de oponência das vias cerebrais da visão. Assim, uma das dimensões é representada pela captação quântica no subcanal primitivo, outra pela captação no subcanal recente e a

terceira pela captação no canal de luminância. Portanto, cada espectro (*i.e.* objeto) tem uma representação neste diagrama e, conseqüentemente, três coordenadas.

Para tricromatas, as dimensões são graficamente representadas por: $Q_S/(Q_L + Q_M)$; $Q_L/(Q_L + Q_M)$ e $Q_L + Q_M$, oponência azul-amarelo, oponência verde-vermelho e luminância, respectivamente. Para dicromatas, possuidores apenas do sub-canal azul-amarelo e de luminância, as dimensões são representadas por: $Q_S/(Q_L + Q_M)$ e Q_L . Assim, os diagramas de indivíduos dicromatas possuem apenas duas dimensões, sendo representados apenas por um gráfico. O valor de S é de 430 (nm). Os valores de L e M variam de acordo com as combinações possíveis entre 543, 556 e 562 (nm).

As espécies estudadas tiveram seus frutos, botões florais ou sementes (*i.e.* alvos) plotados nestes gráficos juntamente com as superfícies adaxial e abaxial de suas folhas (*i.e. background*), totalizando seis gráficos para tricromatas e três gráficos para dicromatas para cada espécie vegetal. Neste modelo, pontos que se sobrepõe nos gráficos são possivelmente crípticos (*e.g.* cores semelhantes) entre si e não detectáveis. Da mesma forma, pontos que sejam distantes entre si são conspícuos e provavelmente detectáveis. Ou seja, se a representação de um fruto se encontra em meio às representações das folhas, ele pode ser considerado críptico para o sub-canal em questão. Da mesma forma, se a representação do fruto se encontrar separada das representações das folhas, este pode ser considerado conspícuo. Este modelo é qualitativo e conseqüentemente subjetivo. Por esse motivo, o segundo modelo, descrito a seguir, foi adotado como complemento.

4.3.2 – Distâncias Cromáticas

Ao contrário do modelo anterior, este modelo tem caráter quantitativo. Ele se baseia em valores que representam as distâncias entre dois pontos em um espaço cromático. Além

disso, este modelo não leva em consideração a informação acromática do espectro (*i.e.* luminância) e está baseado na atuação conjunta dos fotorreceptores e não em canais de oponência [Osorio *et al.*, 2004]. Os níveis de performance neste modelo são limitados pelo ruído nos fotorreceptores e não pelos canais de oponência [Vorobyev & Osorio, 1998; Kelber *et al.*, 2003].

O ruído nos fotorreceptores é dependente da intensidade de luz [Osorio *et al.*, 2004]. Portanto, intensidades baixas e altas afetam os fotorreceptores de maneiras distintas. Em condições naturais de mata, geralmente a condição de luz encontrada é intermediária [Osorio *et al.*, 2004]. Em vegetações savânicas onde as árvores são espaçadas, a visualização de um fruto pode ocorrer sob condições de iluminação extremamente forte, onde o ruído é proporcional à intensidade do sinal. Animais como o *C. penicillata* muitas vezes são encontrados em matas de galeria onde a iluminação pode diminuir consideravelmente. Nessas condições, a origem do ruído é basicamente a variação na captação quântica.

Os valores resultantes da aplicação deste modelo são expressos em JNDs. Sua sigla vem do inglês *just noticeable difference*, significando que essa unidade se baseia na menor diferença que pode ser detectada pelo sistema. Sendo assim, 1 JND é o menor valor (*i.e.* limiar) onde a performance de um observador pode detectar um alvo contra um *background* [Riba-Hernadéz *et al.*, 2005]. As distâncias cromáticas para dicromatas e tricromatas são calculadas 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: ΔS é a distância em JND entre o par de cores; $f_i = \ln Q_i$; e Δf_i é a diferença entre alvo e folhas. 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 ω_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.

Seguindo este modelo, foram medidas, para todos os fenótipos, as distâncias cromáticas nas seguintes situações:

- a) Alvos e a média das folhas/adaxial da mesma espécie, em condição de luminosidade intermediária;
- b) Alvos e a média das folhas/adaxial da mesma espécie, em condição de alta luminosidade;
- c) Alvos e a média das folhas/abaxial da mesma espécie, em condição de luminosidade intermediária;
- d) Alvos e a média das folhas/abaxial da mesma espécie, em condição de alta luminosidade;
- e) Alvos e a média da folhagem/adaxial de todas as espécies, em condição de luminosidade intermediária;
- f) Alvos e a média da folhagem/adaxial de todas as espécies, em condição de alta luminosidade;
- g) Alvos e a média da folhagem/abaxial de todas as espécies, em condição de luminosidade intermediária;
- h) Alvos e a média da folhagem/abaxial de todas as espécies, em condição de alta luminosidade;

- i) Alvos e média da folhagem total (adaxial + abaxial) de todas as espécies, em condição de luminosidade intermediária;
- j) Alvos e a média da folhagem total (adaxial + abaxial) de todas as espécies, em condição de alta luminosidade;

Para árvores fornecedoras de goma foram medidas as distâncias cromáticas entre a média das folhas de indivíduos escarificados e a média das folhas de indivíduos não-escarificados em condição de iluminação alta e intermediária.

De forma a categorizar as distâncias obtidas nos cálculos, para este estudo foram considerados: *não-detectáveis*, distâncias entre alvos e folhas inferiores a 1 JND; *pouco detectáveis*, distâncias entre 1 e 1,5 JNDs; *detectáveis*, distâncias entre 1,5 e 2 JNDs; *muito detectáveis*, distâncias entre 2 e 4 JNDs; *extremamente detectáveis*, distâncias acima de 4 JNDs.

5 – RESULTADOS

Foram obtidos 536 espectros de refletância dentre frutos, sementes e botões florais das espécies listadas. Para folhas, foi obtido um total de 288 medidas para todas as espécies. Destas, metade representa a porção adaxial das folhas e metade representa a porção abaxial. As espécies medidas possuem diferentes épocas de frutificação, garantindo representatividade na dieta dos animais ao longo do ano.

Para espécies fornecedoras de goma, foram obtidos 200 espectros de folhas de 20 indivíduos de *S. macrocarpa* e 200 espectros de folhas de 20 indivíduos de *V. thyrsoidea*. Destas, metade eram medidas de indivíduos escarificados e metade de indivíduos não-escarificados.

5.1 – Diagramas de Cromaticidade

5.1.1 – Frutos, Sementes e Botões Florais

As medidas dos espectros de refletância dos frutos, sementes e botões foram representados em três diagramas para dicromatas e seis para tricromatas para cada espécie. A Figura 7 exemplifica a organização básica dos diagramas. Como a variação entre os picos de absorção dos fotorreceptores varia pouco entre os diferentes fenótipos, a posição das espécies também não varia muito entre os diagramas.

Todos os diagramas da espécie *Schefflera macrocarpa* (Figura 8) apresentam distanciamento entre frutos e folhas (adaxial, abaxial e folhagem de todas as espécies) no eixo azul/amarelo (Q_S/Q_M+Q_L ou Q_S/Q_L), assim como no eixo de luminância (Q_M+Q_L ou Q_L). Nesta situação, estes frutos seriam visíveis a todos os fenótipos. No eixo verde/vermelho (Q_L/Q_M+Q_L) (*i.e.* tricromata), os frutos se encontram separados das

folhas/adaxial, mas em sobreposição às folhas/abaxial nos fenótipos 543/556 nm e 543/562 nm. No fenótipo 556/562 nm, apesar de não haver sobreposição entre folha/adaxial e frutos, a proximidade entre eles é bem maior, provavelmente tornando-os crípticos para este fenótipo.

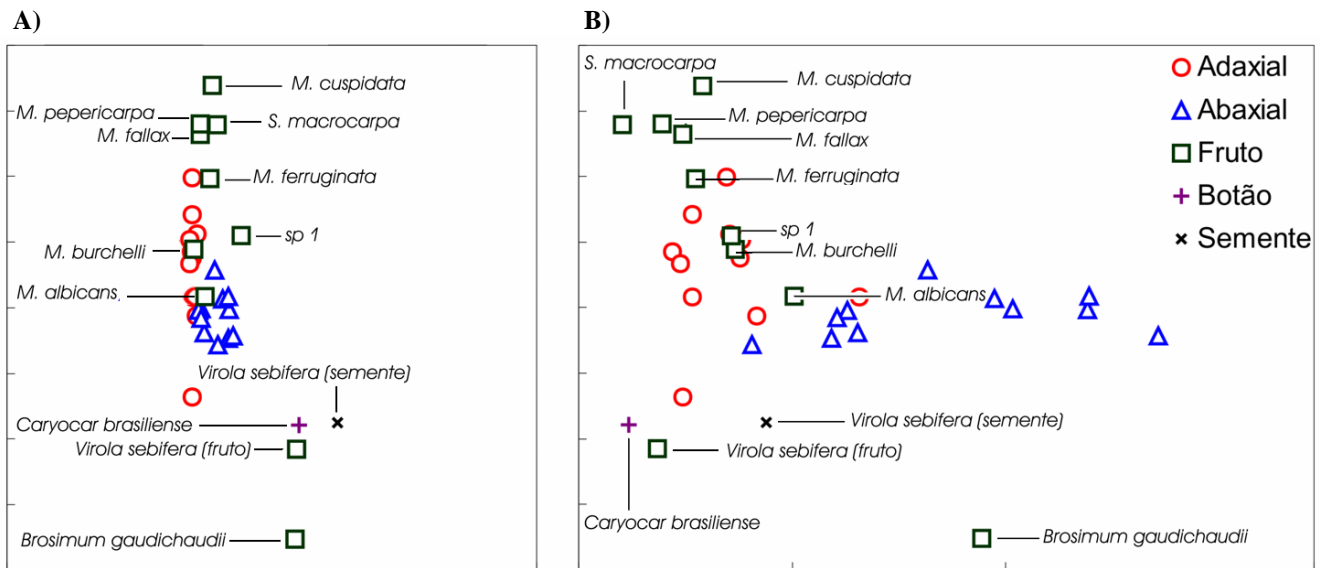


Figura 7. Modelo para os diagramas de A) cromaticidade e B) cromaticidade-luminância com especificação das espécies de frutos, semente e botão. Adaxial se refere à superfície superior das folhas. Abaxial se refere à superfície inferior. O eixo Y corresponde ao sub-canal azul/amarelo, enquanto o eixo X corresponde ao sub-canal verde/vermelho em tricromatas em “A”), e ao sub-canal de luminância em dicromatas e tricromatas em “B”).

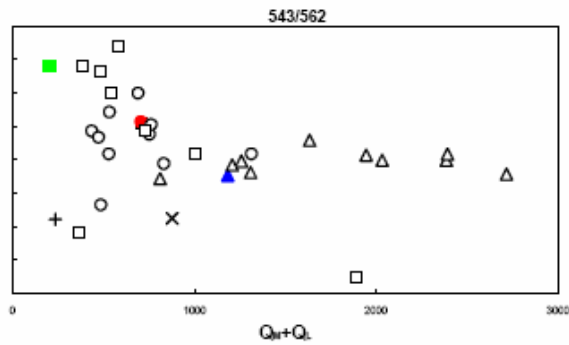
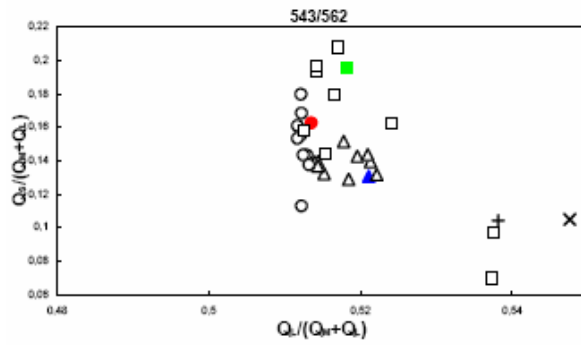
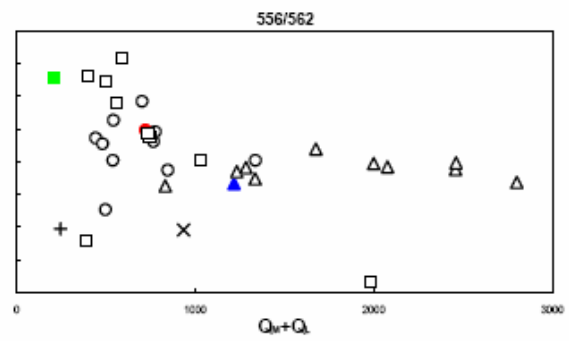
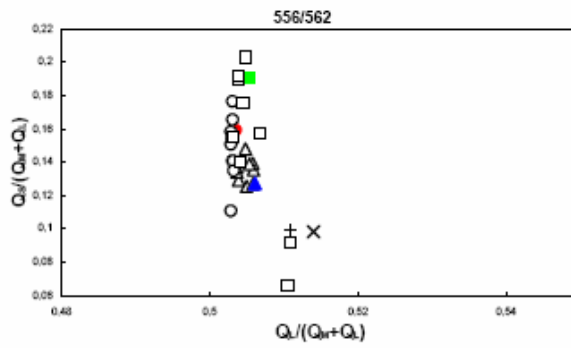
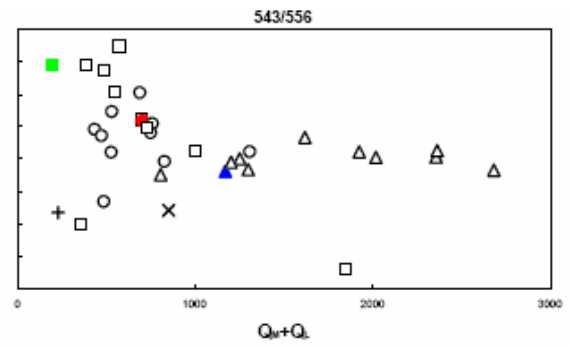
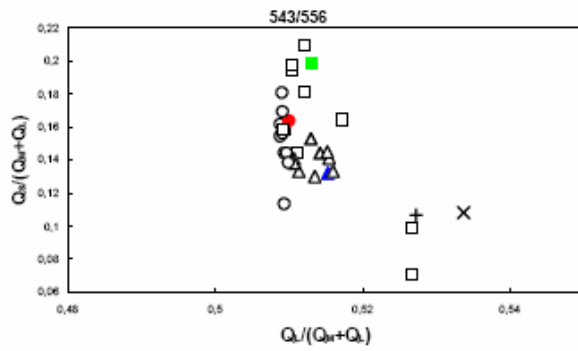
Na espécie *Miconia cuspidata* (Figura 9), os diagramas apresentam distanciamento entre frutos e folhas (adaxial, abaxial e folhagem total), principalmente no eixo azul/amarelo (Q_S/Q_M+Q_L ou Q_S/Q_L) de todos os fenótipos, possibilitando sua detecção por este sub-canal. No eixo de luminância (Q_M+Q_L ou Q_L), frutos e folhas/adaxial estão praticamente sobrepostos, enquanto as folhas/abaxial desta espécie apresentaram os maiores valores de luminância. Assim, a única situação em que os frutos estariam visíveis por luminância seria contra as folhas/abaxial. Para os fenótipos 543/556 nm e 543/562 nm, o eixo verde/vermelho (Q_L/Q_M+Q_L) apresenta separação entre folhas/adaxial e frutos,

especialmente para o fenótipo 543/562 nm que apresenta o maior distanciamento, tornando os frutos possivelmente conspícuos, principalmente para estes fenótipos.

Os diagramas de cromaticidade-luminância da espécie *Miconia pepericarpa* (Figura 10) se apresentam de forma semelhante aos diagramas de *M. cuspidata*, indicando a possível detecção dos frutos principalmente pelo sub-canal azul/amarelo (Q_S/Q_M+Q_L ou Q_S/Q_L). Nos diagramas de cromaticidade, todos os fenótipos apresentam uma proximidade grande entre os frutos folhas/adaxial, folhas/abaxial e folhagem total no eixo verde/vermelho (Q_L/Q_M+Q_L), tornando os frutos provavelmente crípticos neste sub-canal, com possível exceção do fenótipo 543/562 nm.

Assim como as espécies acima, os diagramas da espécie *Miconia fallax* (Figura 11) também demonstram separação entre frutos e folhas no eixo azul/amarelo (Q_S/Q_M+Q_L ou Q_S/Q_L), implicando uma possível conspícuidade dos frutos por este sub-canal em todos os fenótipos. No eixo de luminância (Q_M+Q_L ou Q_L), todos os fenótipos apresentam separação entre frutos, folhas/adaxial e folhas/abaxial. No entanto, a luminância dos frutos de *M. fallax* se sobrepõe às luminâncias da superfície adaxial das folhas de outras espécies como *M. albicans* e sp.1. Para o sub-canal verde/vermelho (Q_L/Q_M+Q_L), a espécie se encontra em situação muito semelhante à *M. pepericarpa*, diferindo apenas no maior distanciamento entre frutos e folhas/abaxial. Da mesma forma, o fenótipo com maior distância entre alvo e folhas é o 543/562 nm.

Schefflera macrocarpa



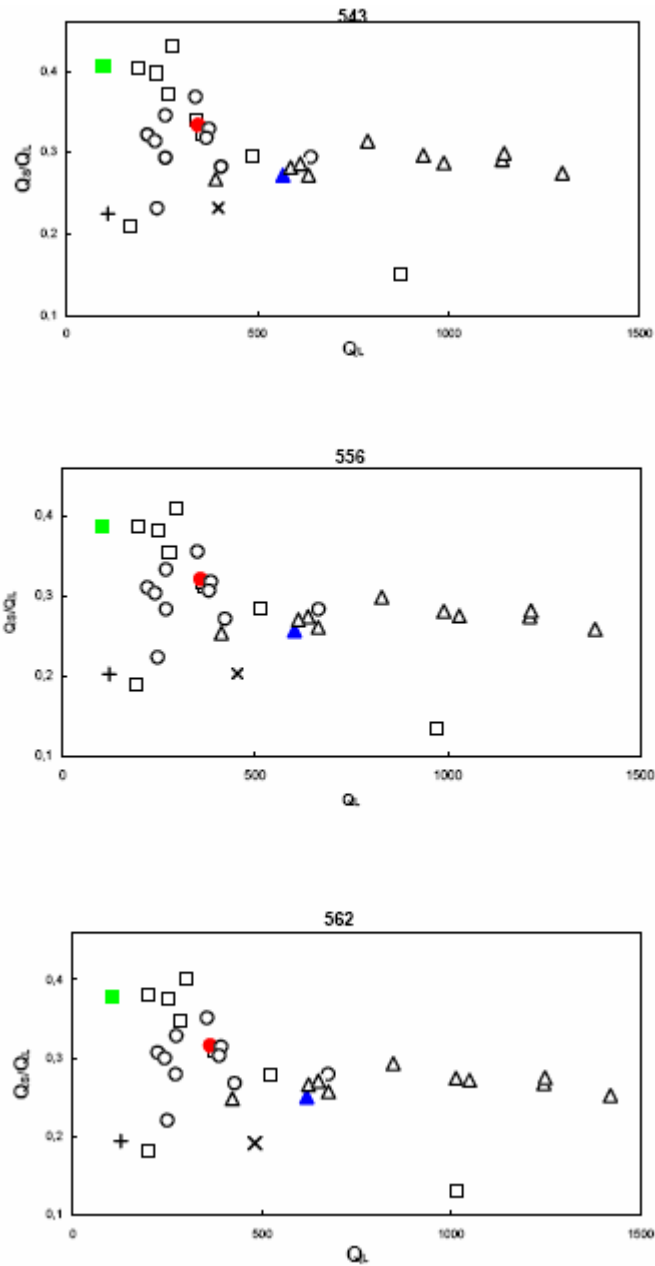
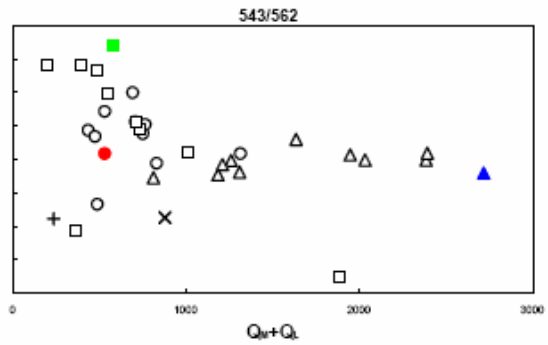
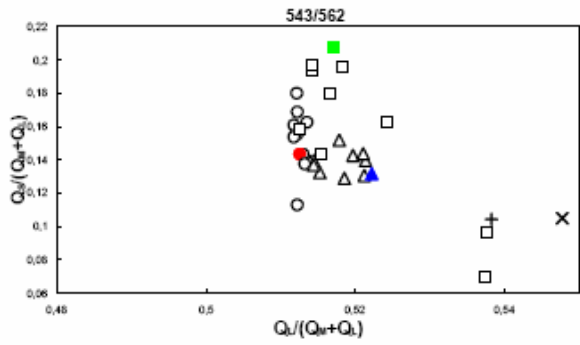
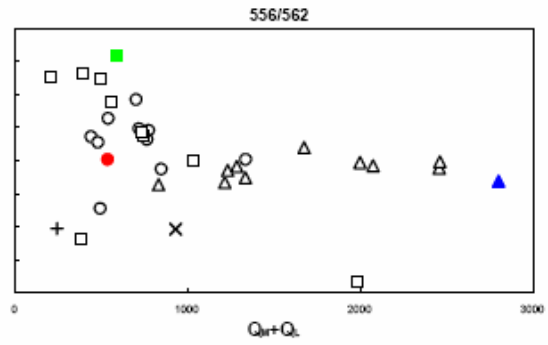
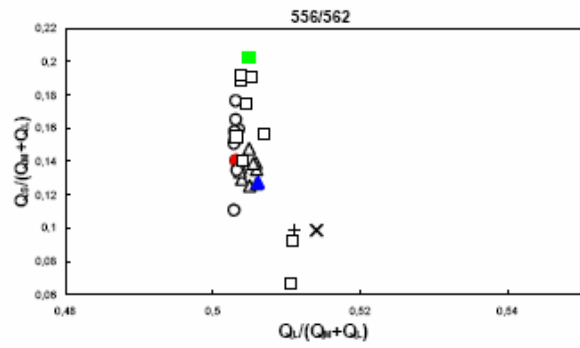
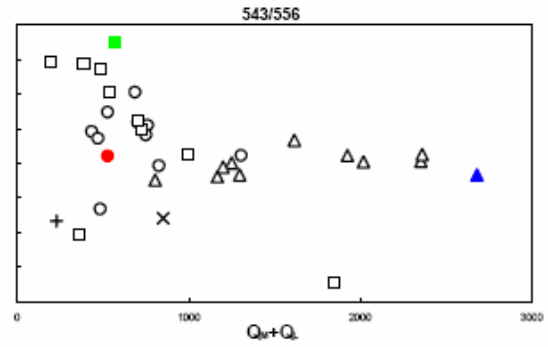
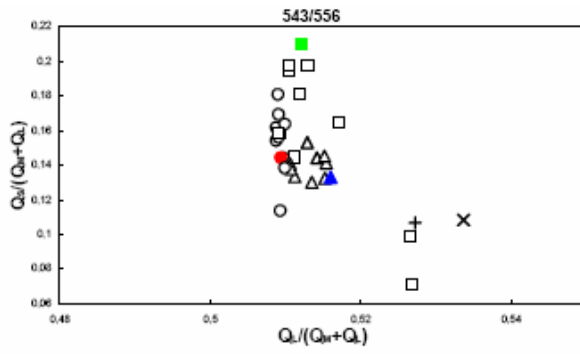


Figura 8. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Schefflera macrocarpa*. Na página anterior estão representados fenótipos tricromatas identificados pelos picos de absorção dos cones. Acima são representados os fenótipos dicromatas, identificados da mesma maneira. Valores acima dos diagramas indicam o fenótipo correspondente. Frutos estão representados por quadrados, folhas adaxial por círculos e folhas abaxial por triângulos. Botões florais estão representados por +, enquanto sementes, por x. A espécie representada está destacada em verde (fruto), vermelho (folha adaxial) e azul (folha abaxial).

Miconia cuspidata



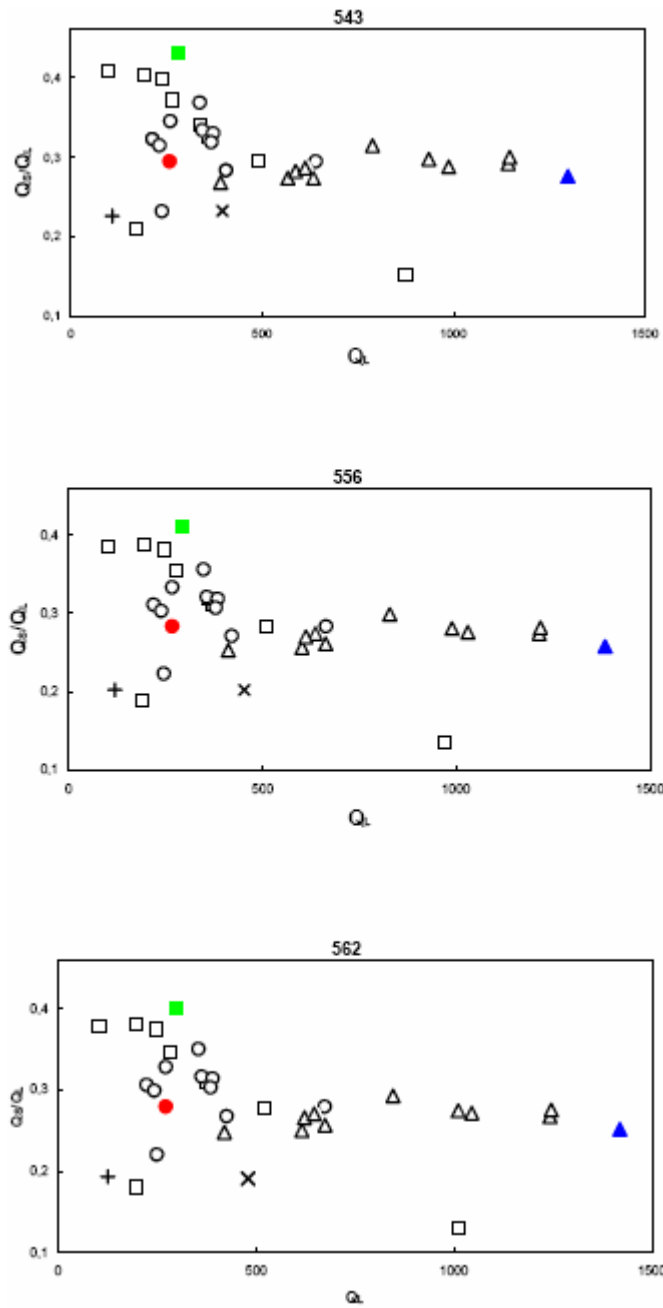
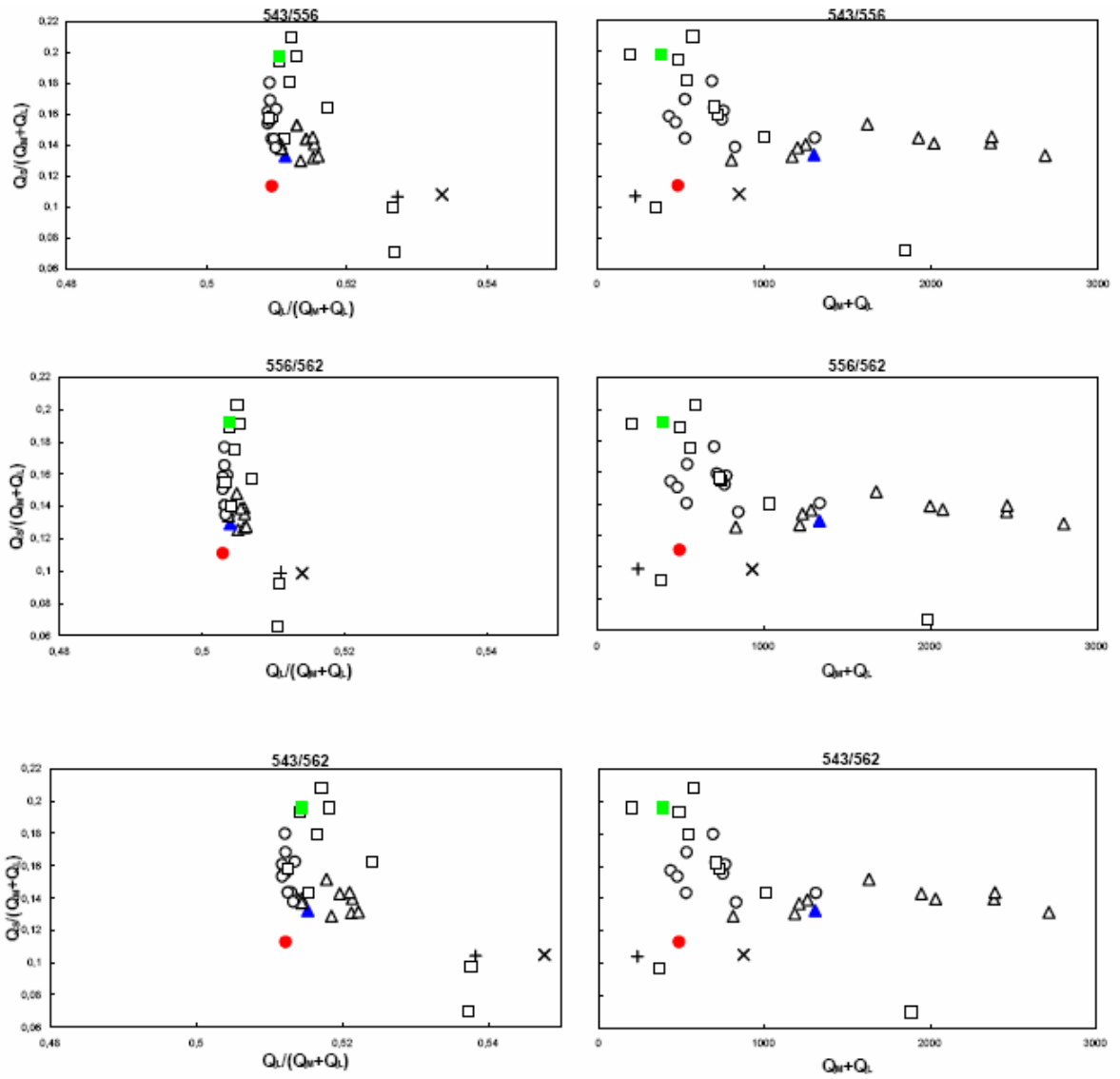


Figura 9. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Miconia cuspidata*. Demais considerações, semelhante à figura 8.

Miconia pepericarpa



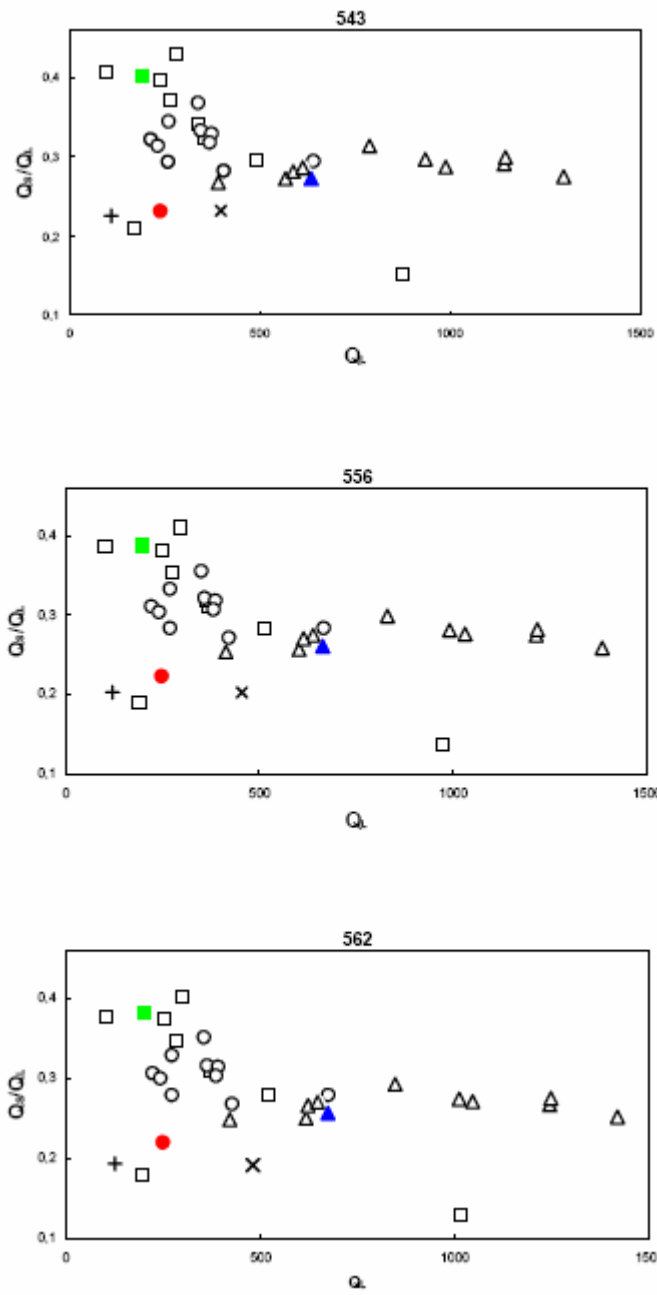
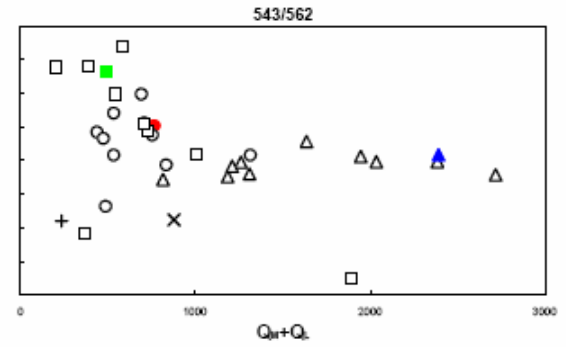
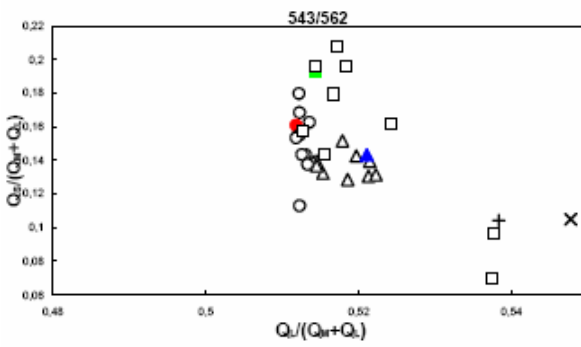
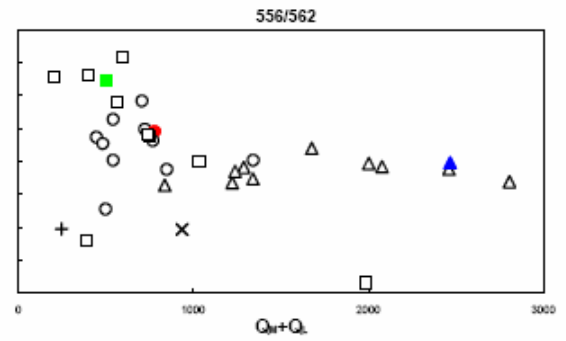
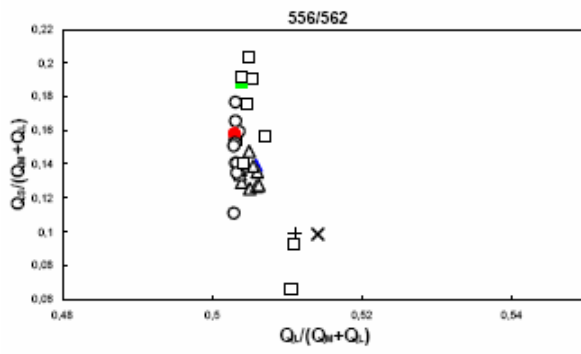
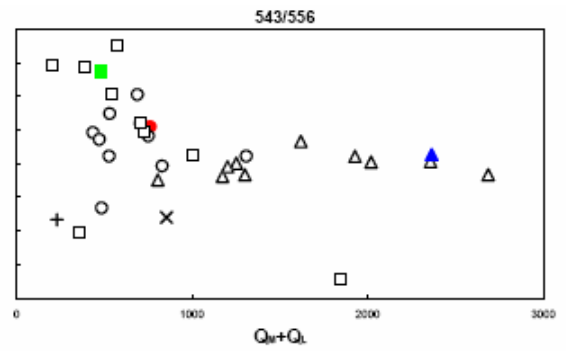
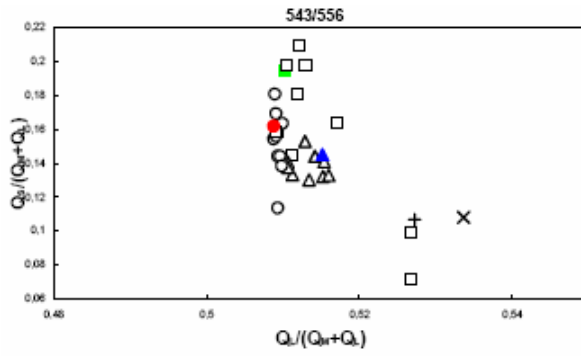


Figura 10. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Miconia pepericarpa*. Demais considerações, semelhante à figura 8.

Miconia fallax



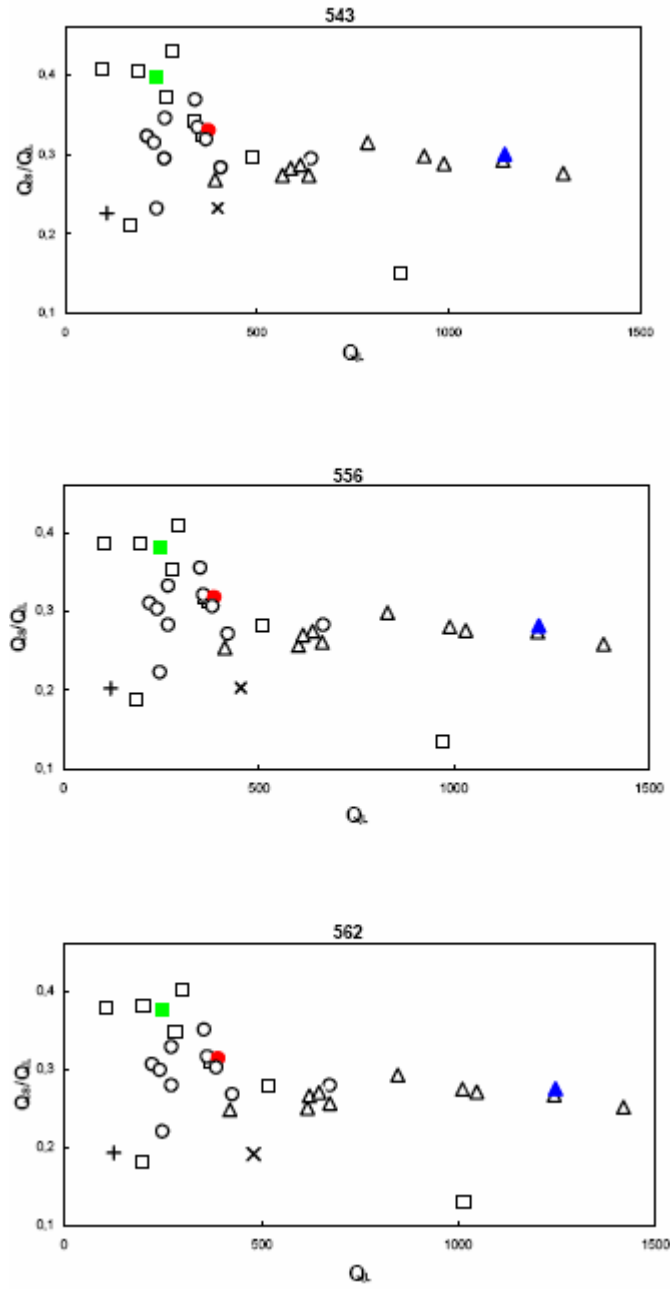


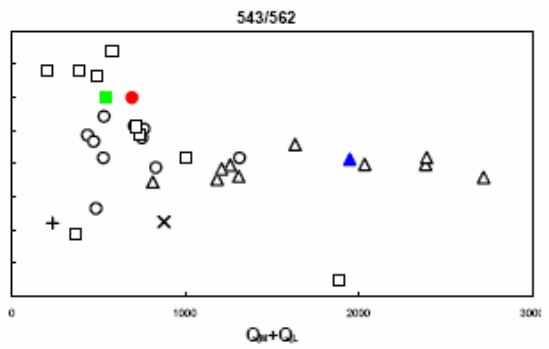
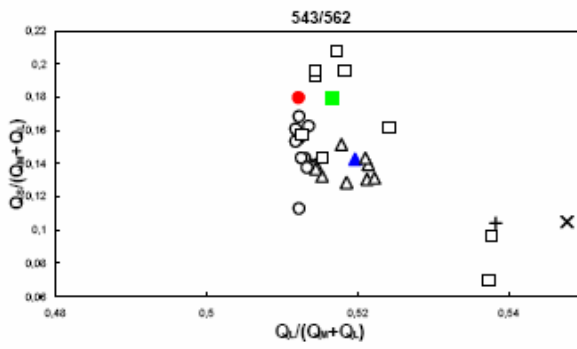
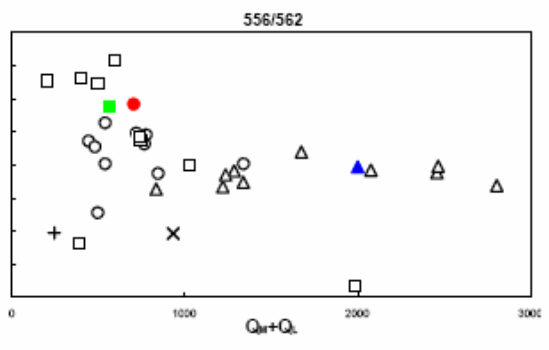
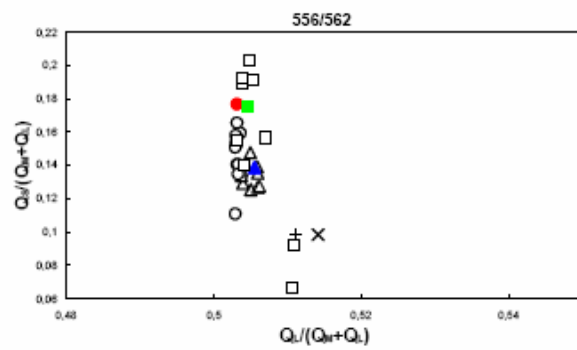
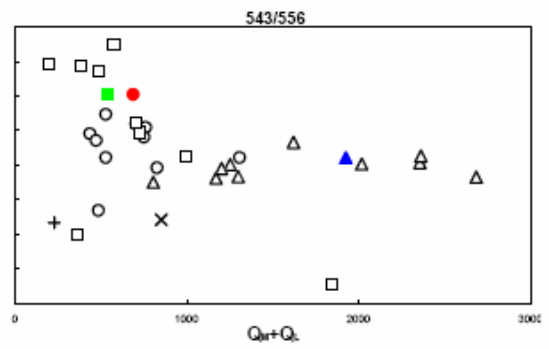
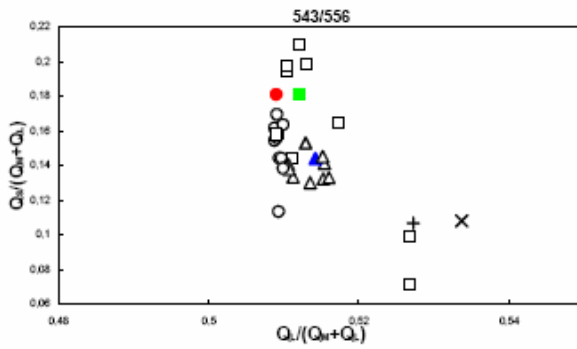
Figura 11. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Miconia fallax*. Demais considerações, semelhante à figura 8.

Ao contrário dos diagramas descritos anteriormente, os diagramas de cromaticidade-luminância da espécie *Miconia ferruginata* (Figura 12) apresentam sobreposição entre frutos e folhas/adaxial no eixo azul/amarelo (Q_S/Q_{M+Q_L} ou Q_S/Q_L), tornando o fruto críptico por este critério. Em relação às folhas/abaxial, há separação neste eixo, no entanto menor que nas espécies anteriores. No eixo de luminância (Q_{M+Q_L} ou Q_L), frutos e folhas/adaxial estão próximos, sendo o fruto considerado conspícuo apenas em relação às folhas/abaxial. No eixo verde/vermelho (Q_L/Q_{M+Q_L}) ocorre sobreposição entre fruto e folhas (adaxial, abaxial e folhagem total) apenas no fenótipo 556/562 nm. Para os demais fenótipos, os frutos seriam conspícuos quando comparados com as folhas de sua espécie.

Para a sp. 1 (Figura 13) o fruto se encontra imerso na representação da folhagem total nos eixos azul/amarelo (Q_S/Q_{M+Q_L} ou Q_S/Q_L) e de luminância (Q_{M+Q_L} ou Q_L), apesar de uma pequena separação de suas folhas no sub-canal de luminância. Isto torna o fruto possivelmente conspícuo neste último critério. No sub-canal azul/amarelo, ocorre sobreposição entre folha/adaxial e fruto para os fenótipos 556/562 nm, 556 nm e 562 nm. No eixo verde/vermelho (Q_L/Q_{M+Q_L}) os frutos se apresentam distantes das folhas para os três fenótipos, com menor separação no fenótipo 556/562 nm. Para os outros dois fenótipos, os frutos podem ser considerados claramente conspícuos.

A espécie *Miconia burchelli* (Figura 14) tem seus frutos representados sobrepostos às folhas/adaxial e imersos na folhagem total em todos os diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância, tipificando um fruto críptico. As exceções são as folhas/abaxial que apresentam distanciamento nos eixos de luminância (Q_{M+Q_L} ou Q_L) e verde/vermelho (Q_L/Q_{M+Q_L}), possivelmente possibilitando a detecção e uma pequena separação no eixo azul/amarelo (Q_S/Q_{M+Q_L} ou Q_S/Q_L).

Miconia ferruginata



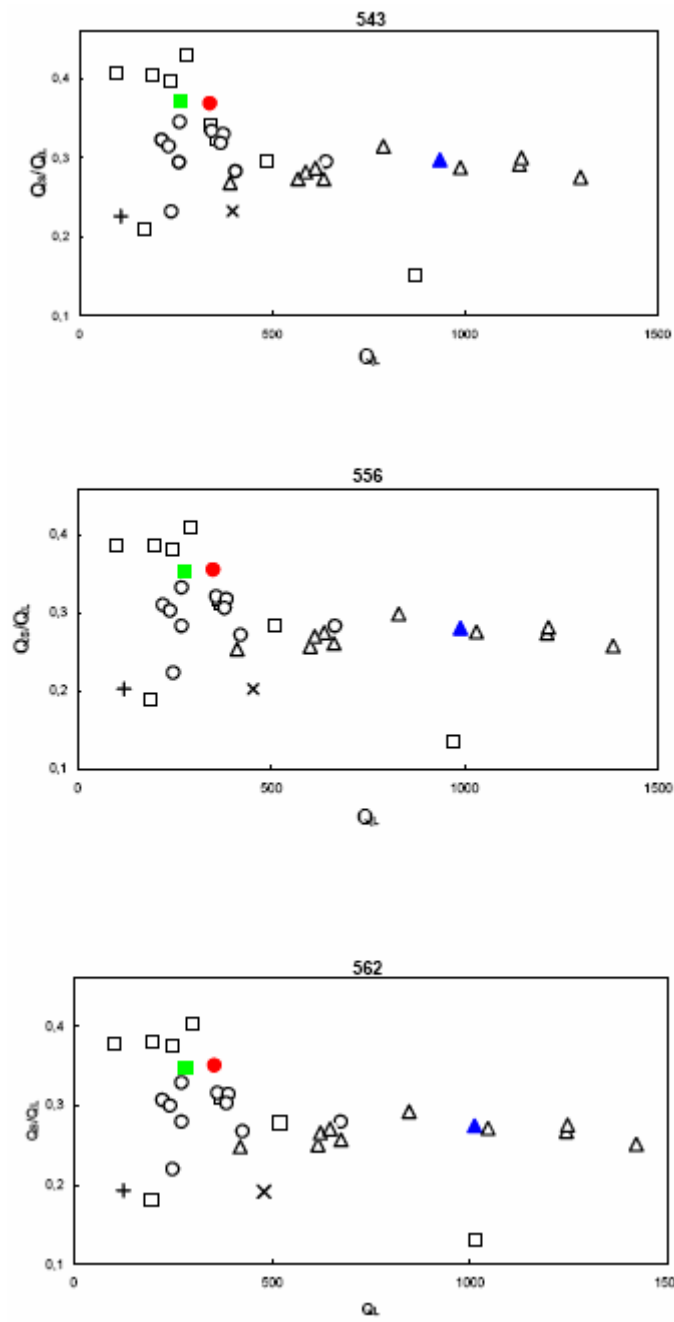
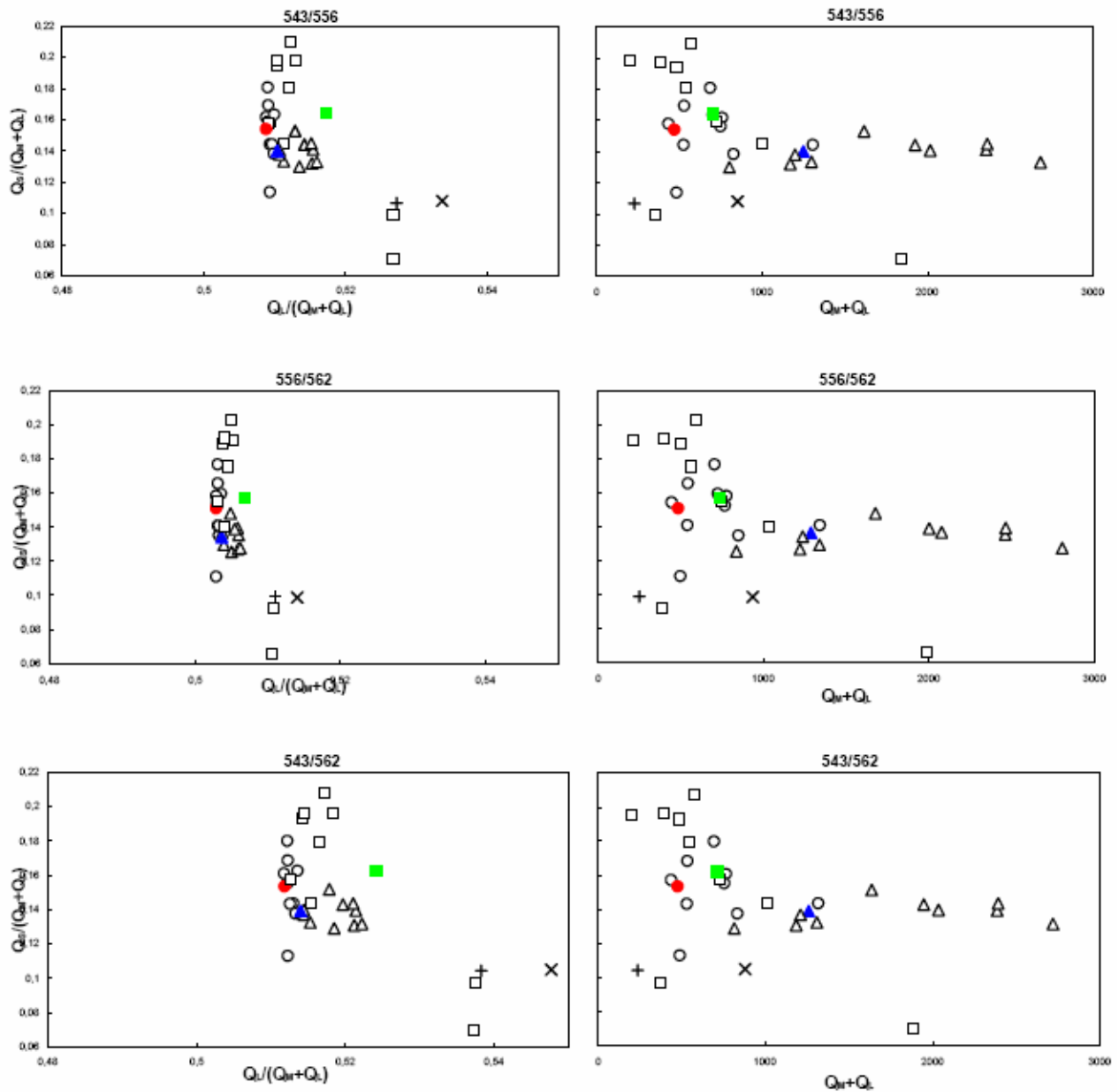


Figura 12. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Miconia ferruginata*. Demais considerações, semelhante à figura 8.

sp.1



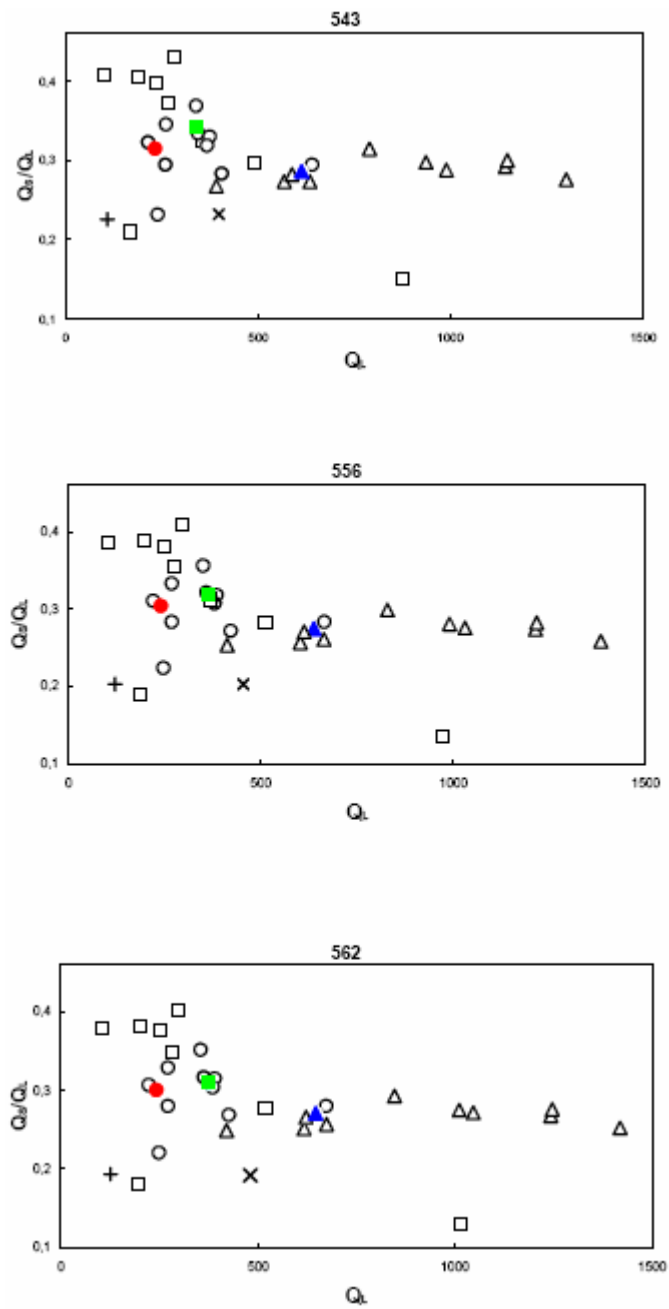
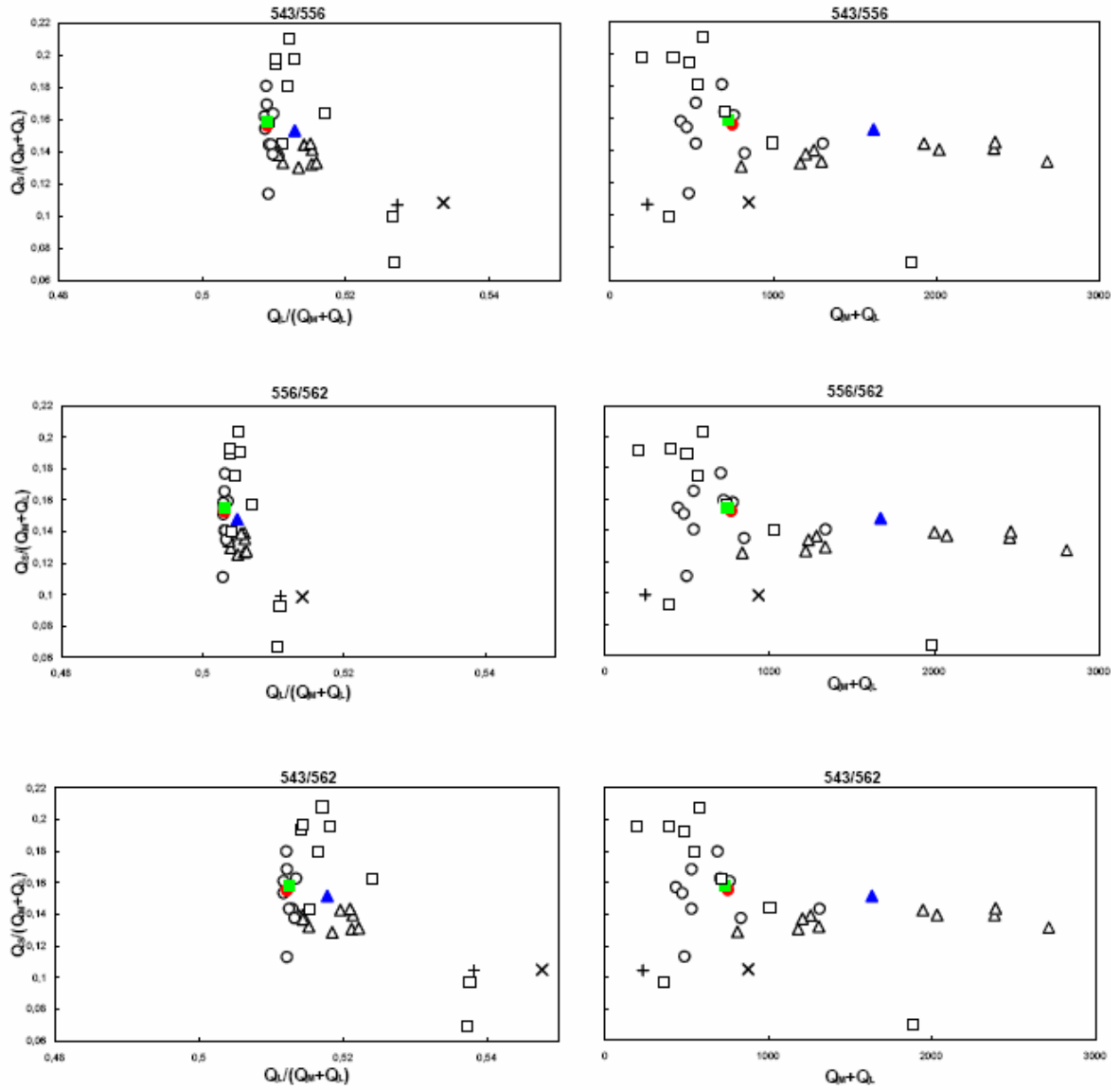


Figura 13. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a *Sp.1*. Demais considerações, semelhante à figura 8.

Miconia burchelli



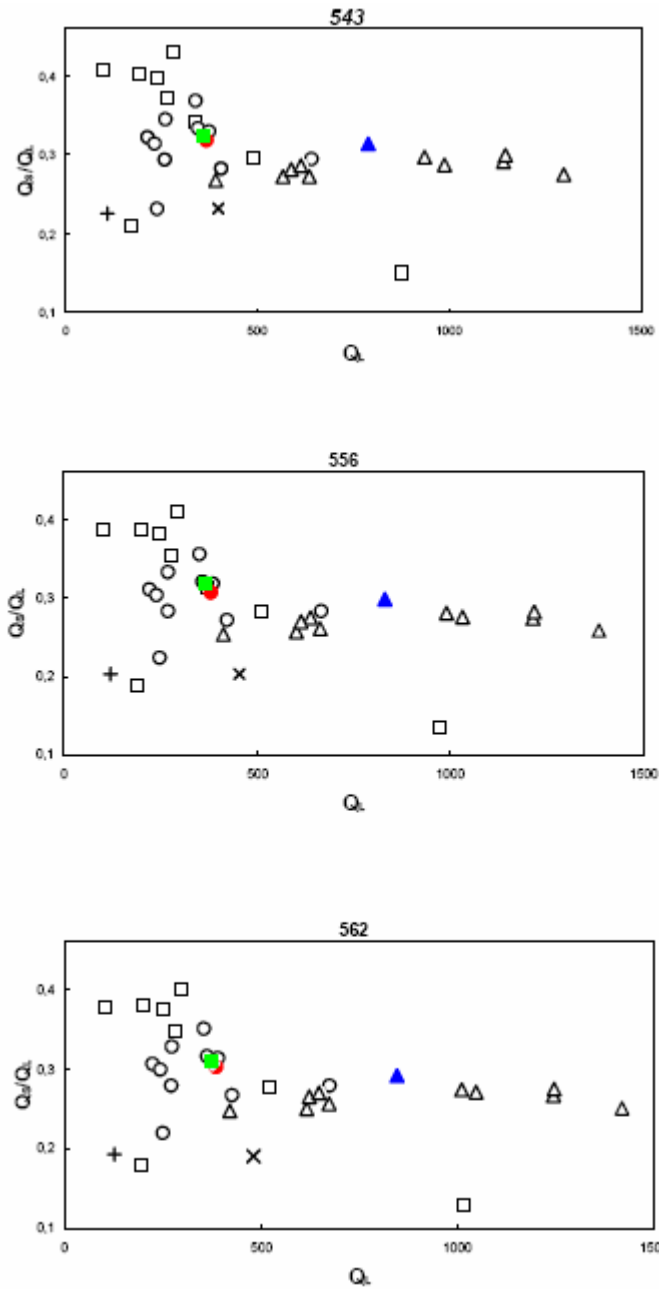


Figura 14. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Miconia burchelli*. Demais considerações, semelhante à figura 8.

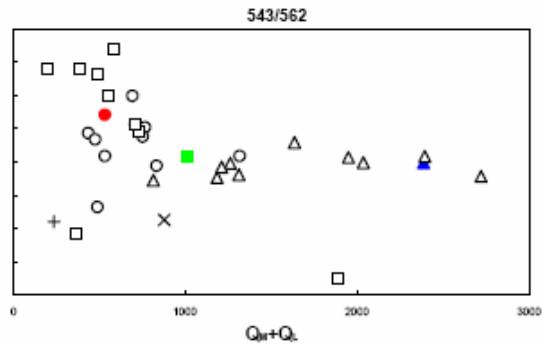
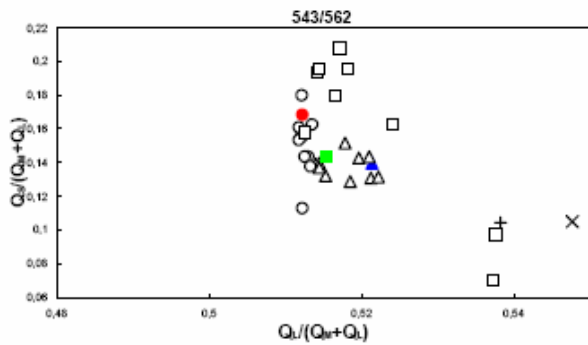
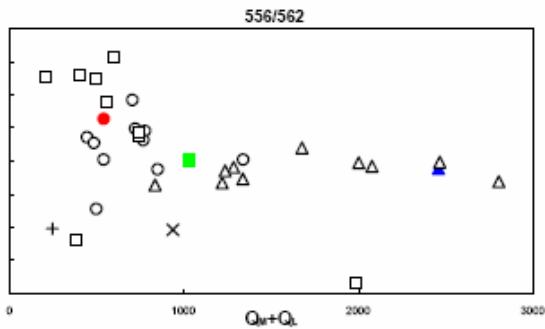
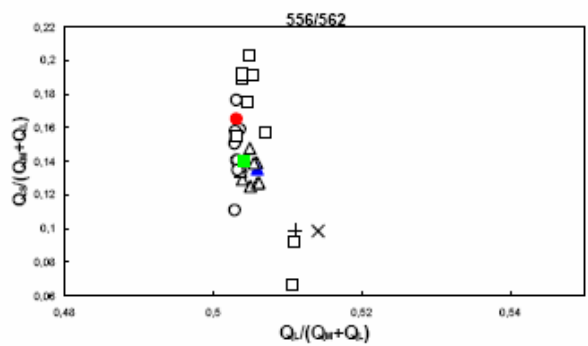
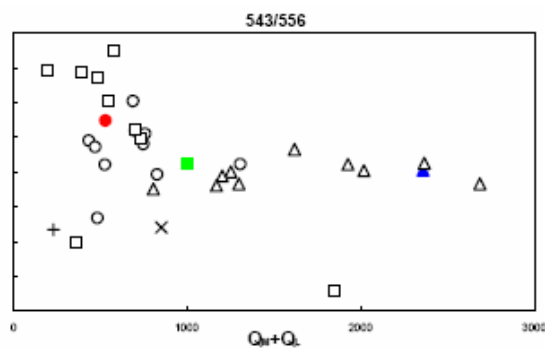
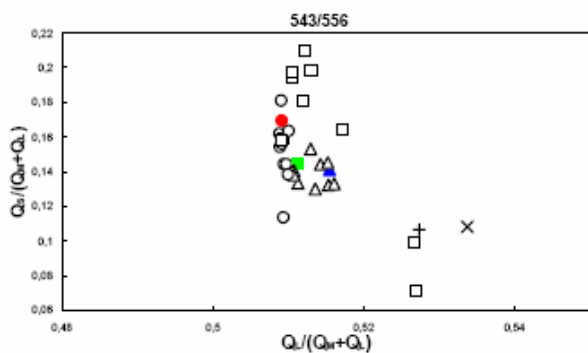
Nos diagramas da espécie *Miconia albicans* (Figura 15), os frutos se encontram separados das folhas/adaxial da espécie no eixo azul/amarelo (Q_S/Q_{M+Q_L} ou Q_S/Q_L) e das folhas nos eixos azul/amarelo e de luminância (Q_{M+Q_L} ou Q_L), tornando-se possivelmente conspícuos a todos os fenótipos. No eixo verde/vermelho (Q_L/Q_{M+Q_L}) há pouca separação entre frutos e folhas/adaxial e folhagem total. O fenótipo 543/562 nm apresenta a maior distância entre alvo e folhas, sendo possivelmente o único fenótipo ao qual os frutos se tornam conspícuos.

A espécie *Virola sebifera* (Figuras 16 e 17) apresenta frutos e sementes separados de suas folhas e da folhagem total nos eixos azul/amarelo ($Q_S/(Q_{M+Q_L}$ ou Q_S/Q_L) e de luminância (Q_{M+Q_L} ou Q_L). O fruto possui distância menor que a semente em relação às folhas/adaxial no sub-canal de luminância, mas não ocorre sobreposição. A semente não apresenta diferença do fruto nos sub-canais azul/amarelo e verde/vermelho. No sub-canal verde/vermelho (Q_L/Q_{M+Q_L}), a separação entre fruto ou semente e as folhas (adaxial, abaxial e folhagem total) é grande para todos os fenótipos, sendo menor no fenótipo 556/562 nm. Nesta situação, semente ou fruto seriam conspícuos por qualquer sub-canal.

A espécie *Brosimum gaudichaudii* (Figura 18) também apresenta grande separação entre fruto e todos os outros pontos dos diagramas no eixo azul/amarelo (Q_S/Q_{M+Q_L} ou Q_S/Q_L). A espécie possui o alvo e a folha/adaxial com maiores luminâncias medidas, onde o fruto praticamente se iguala com suas folhas/abaxial, principalmente no fenótipo 562 nm. No eixo verde/vermelho (Q_L/Q_{M+Q_L}), se sobrepõe ao fruto de *V. sebifera* e ao botão de *C. brasiliense*. Os frutos são possivelmente conspícuos a todos os fenótipos.

A distribuição dos botões de *Caryocar brasiliense* (Figura 19) é semelhante às duas espécies acima, sendo separados das folhas (adaxial, abaxial e folhagem de todas as espécies) em todos os eixos. Seriam, portanto, conspícuos a todos os fenótipos.

Miconia albicans



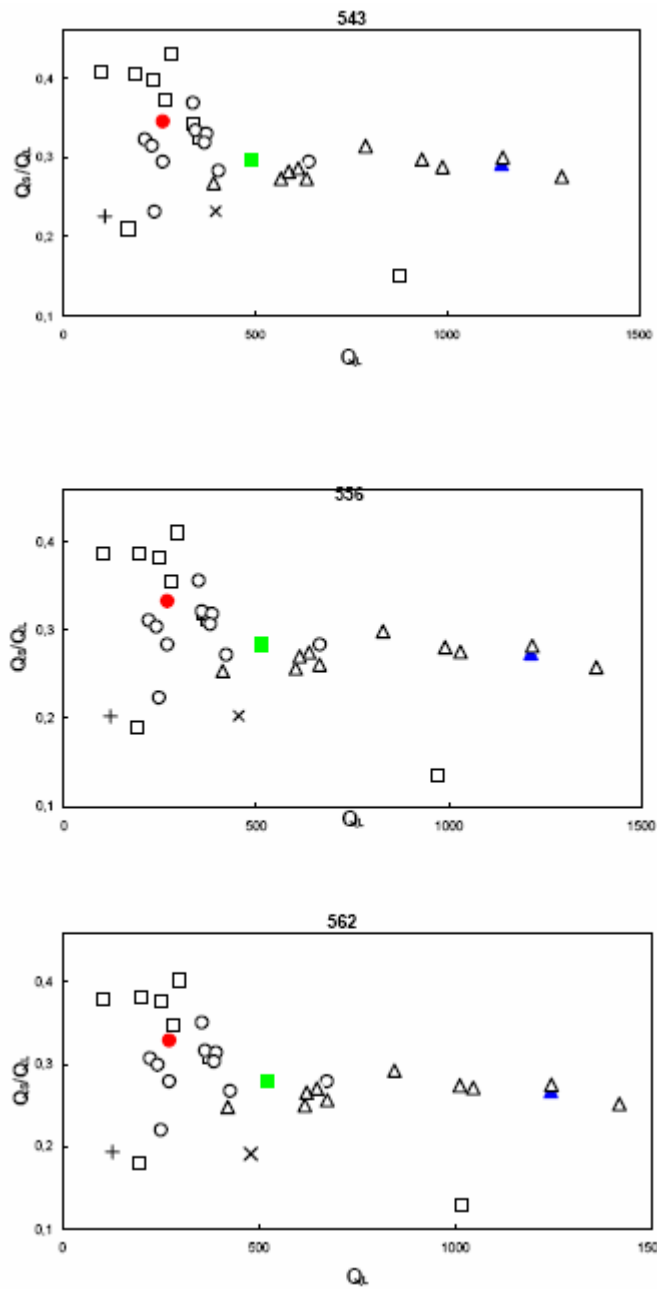
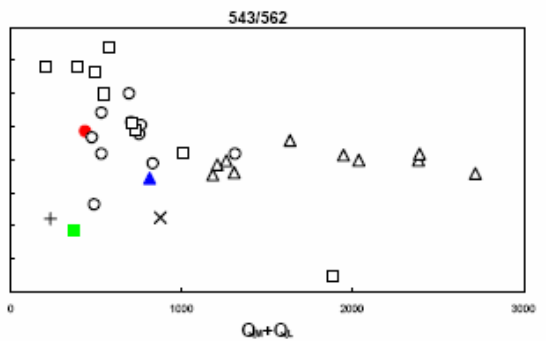
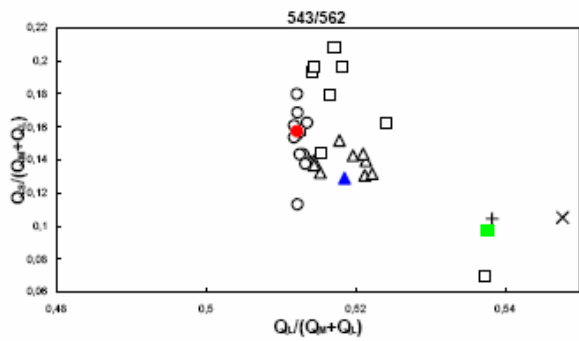
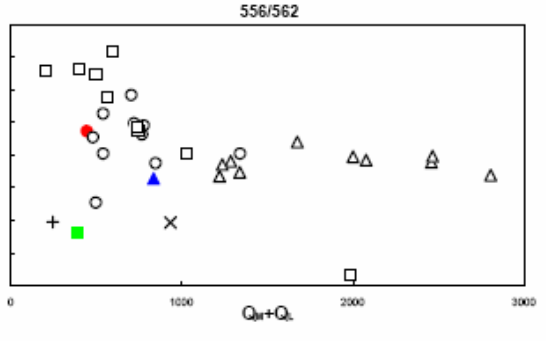
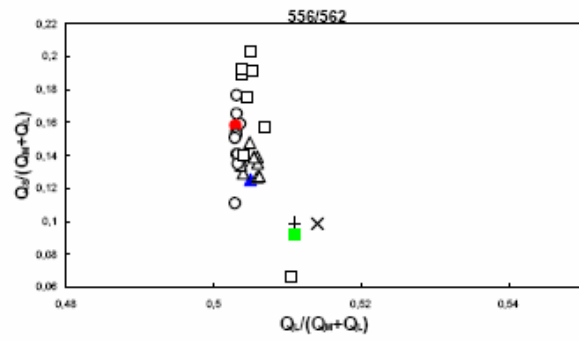
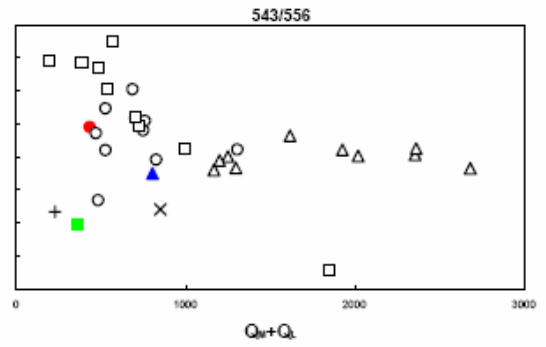
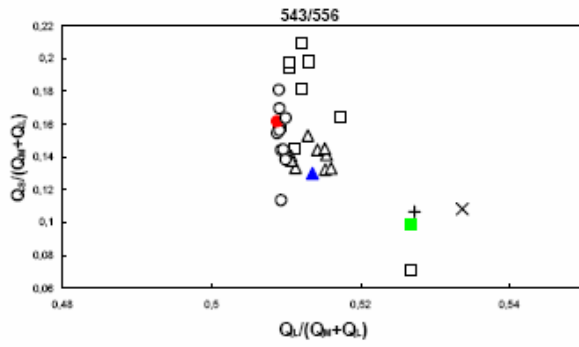


Figura 15. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Miconia albicans*. Demais considerações, semelhante à figura 8.

Viola sebifera (Fruto)



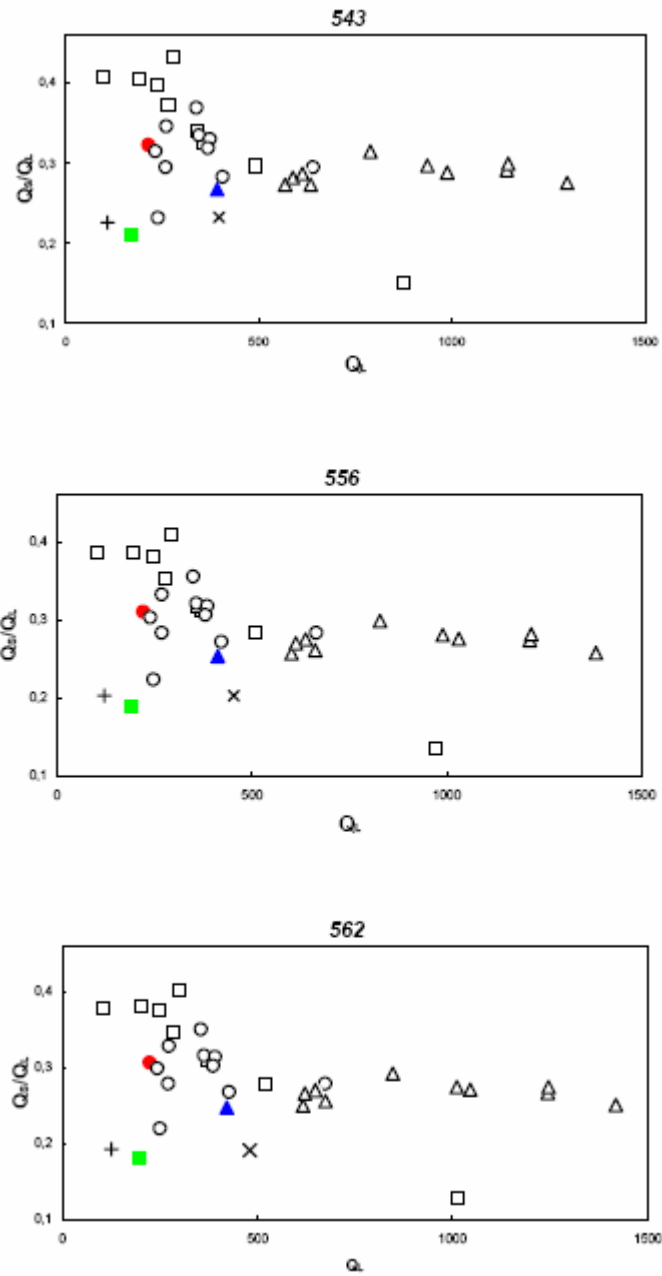
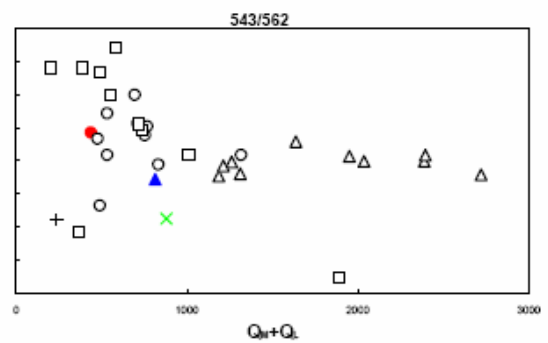
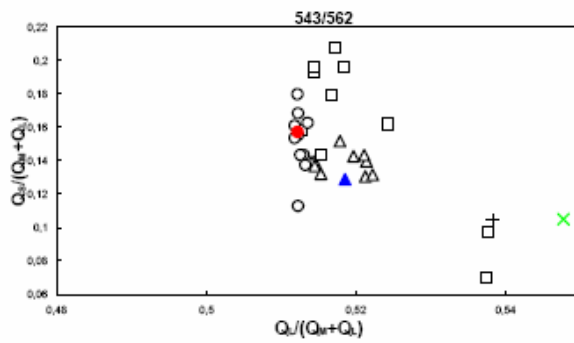
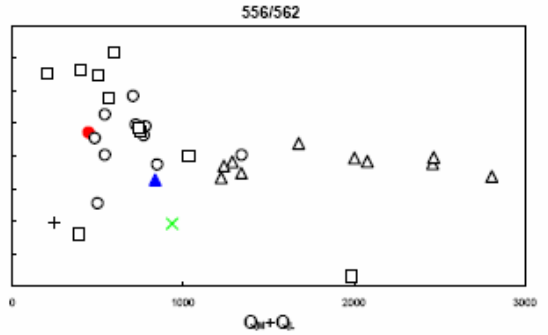
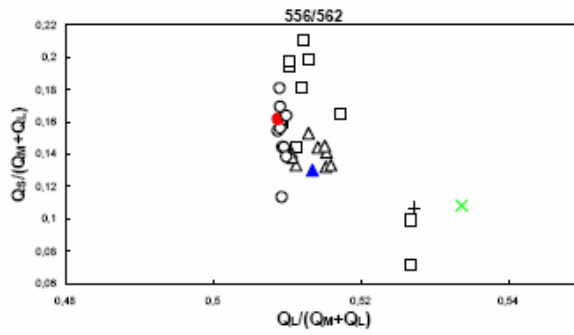
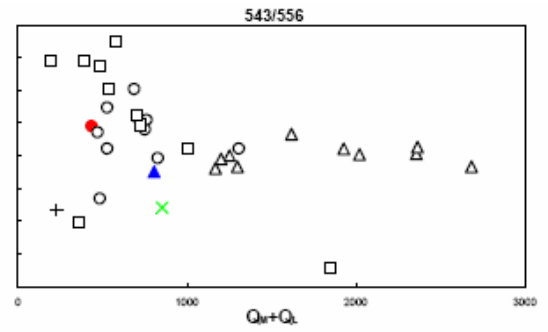
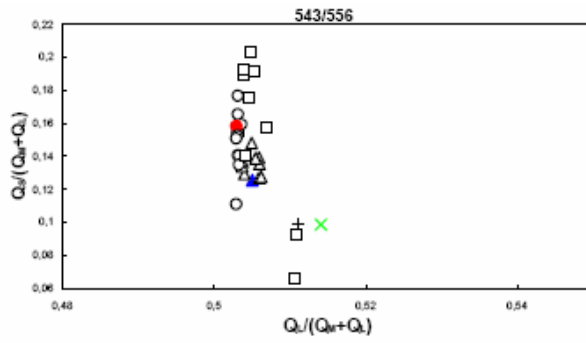


Figura 16. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Virola sebifera* (fruto). Demais considerações, semelhante à figura 8.

Viola sebifera (semente)



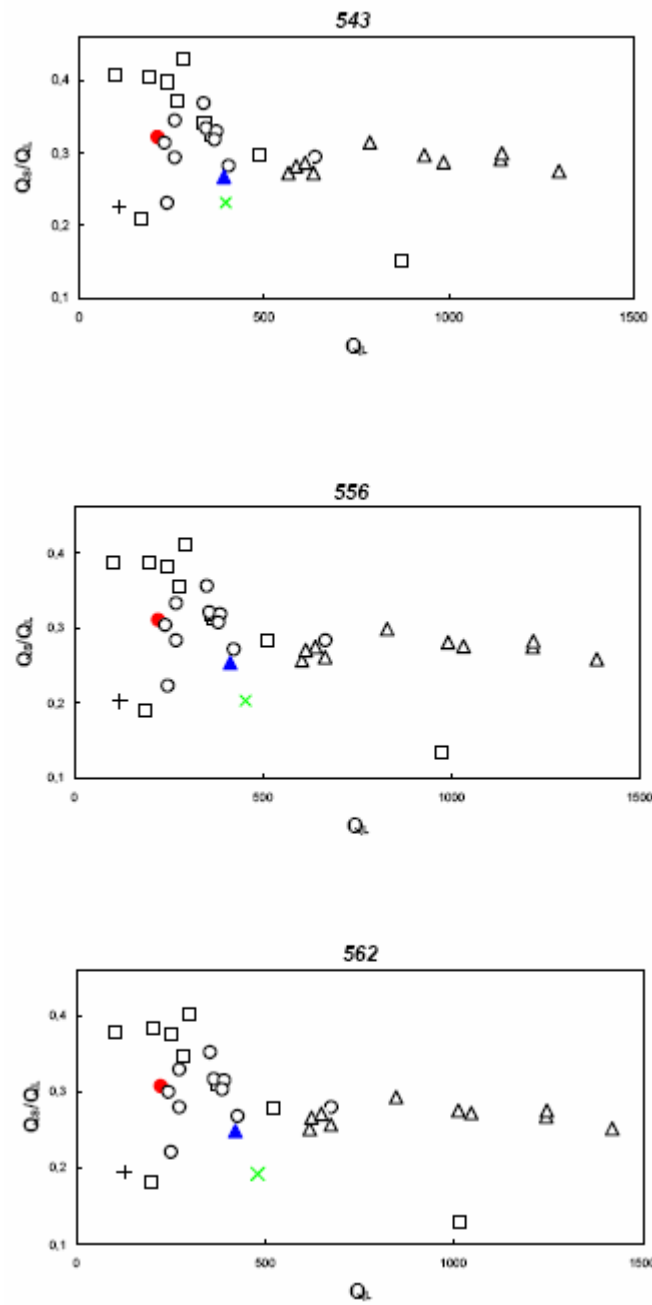
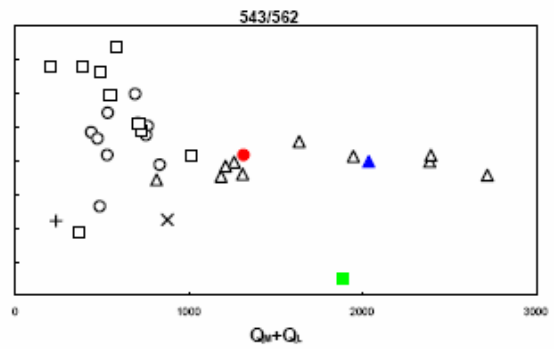
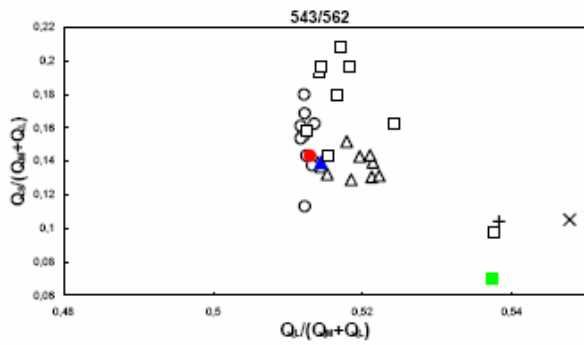
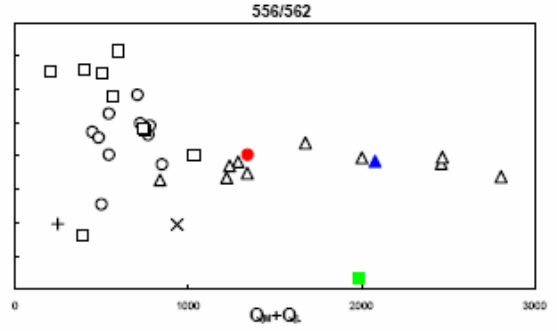
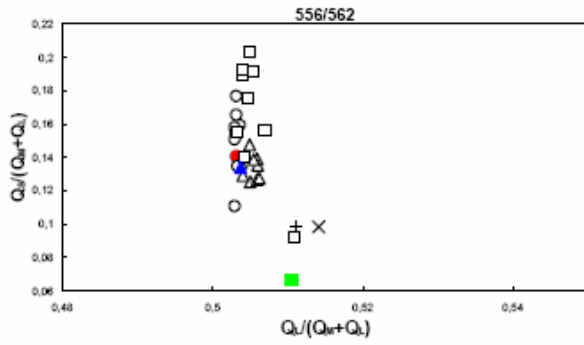
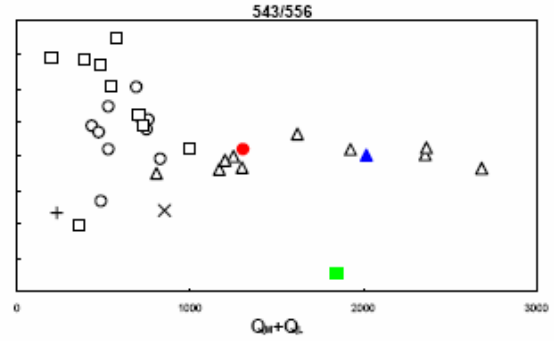
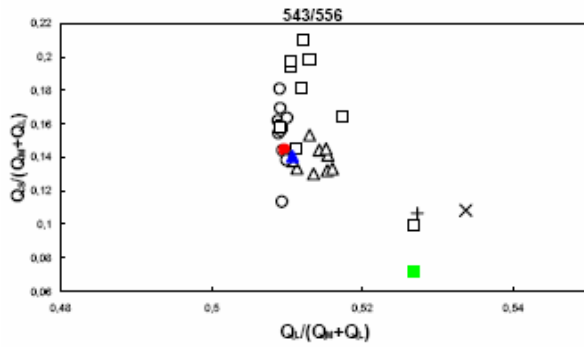


Figura 17. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Virola sebifera* (semente). Demais considerações, semelhante à figura 8.

Brosimum gaudichaudii



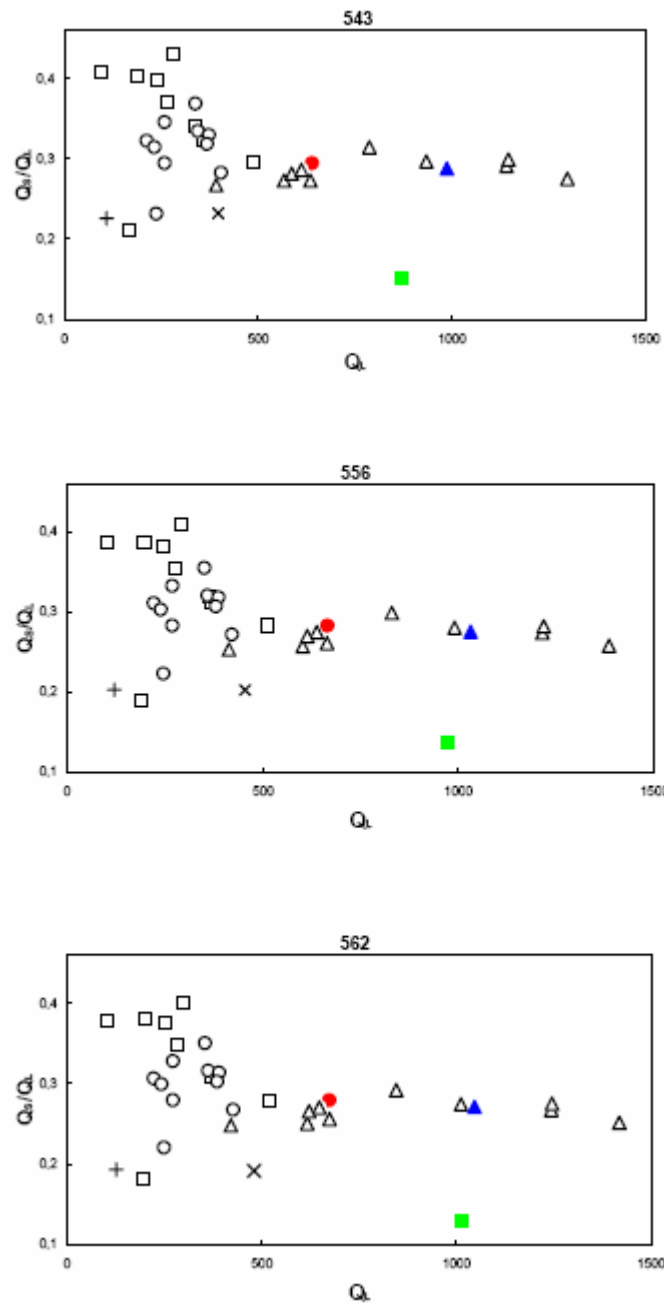
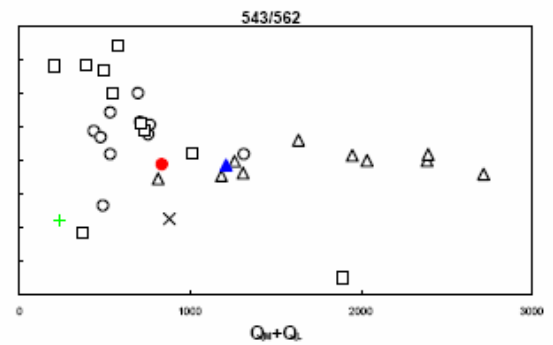
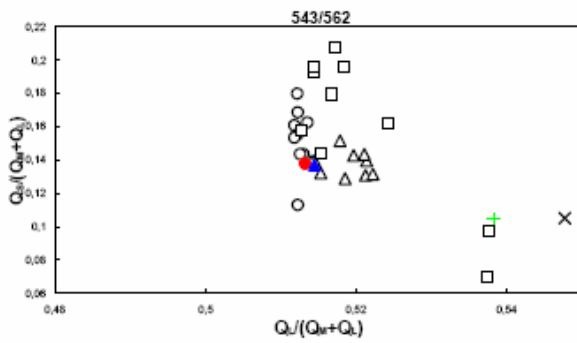
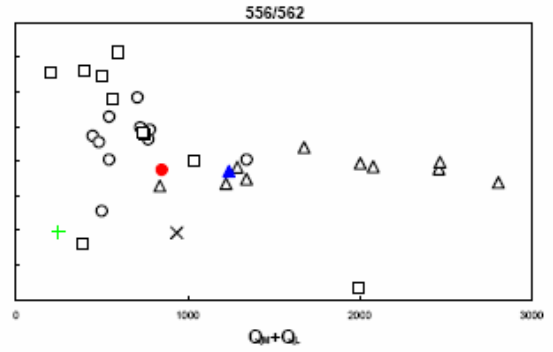
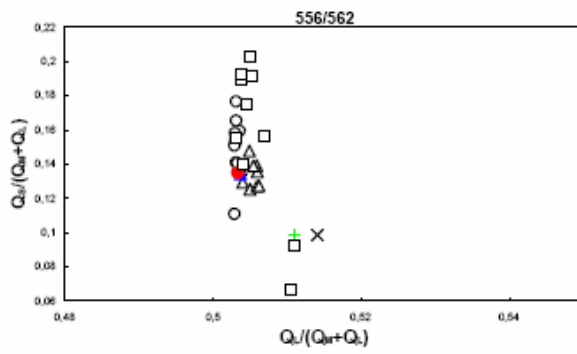
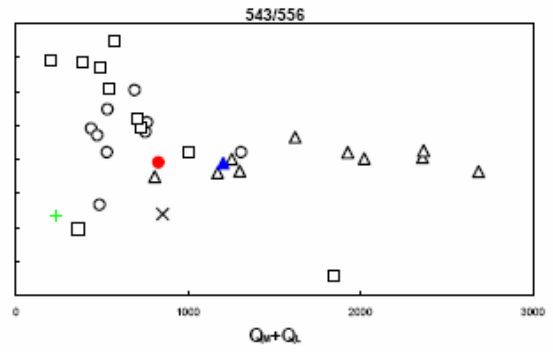
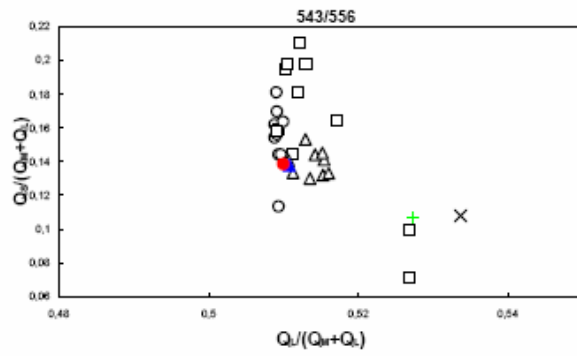


Figura 18. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Brosimum gaudichaudii*. Demais considerações, semelhante à figura 8.

Caryocar brasiliense



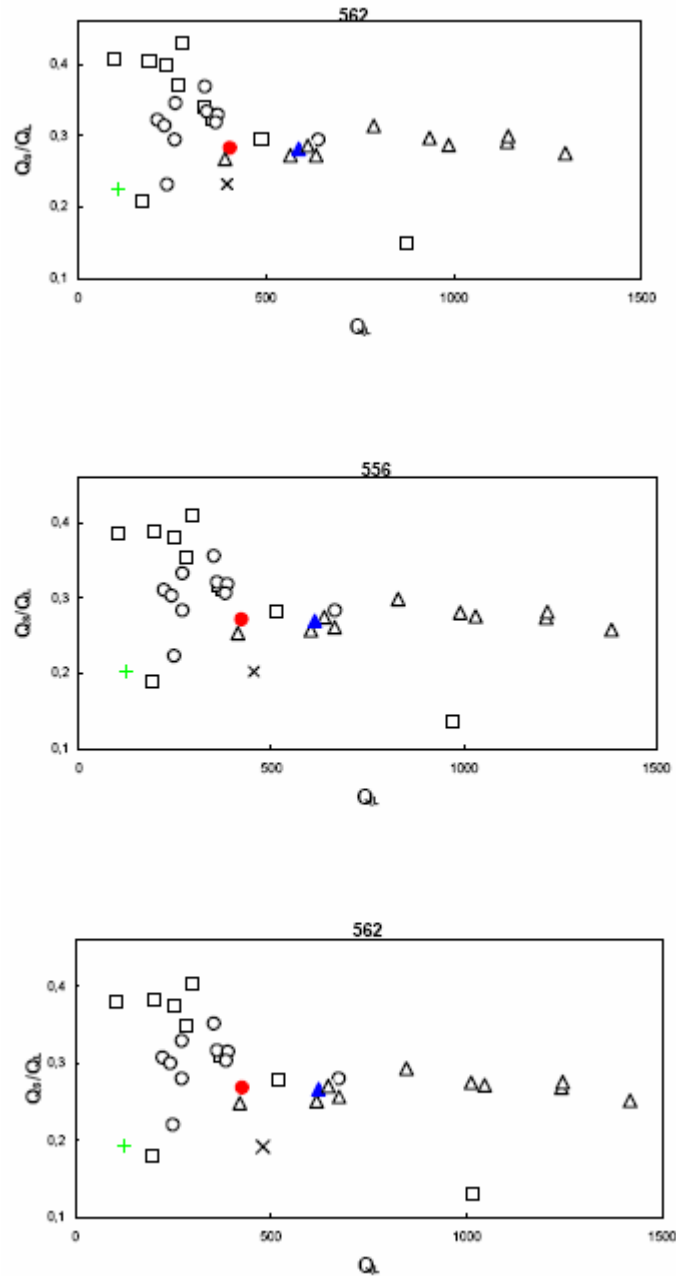


Figura 19. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância para a espécie *Caryocar brasiliense*. Demais considerações, semelhante à figura 8.

5.1.2 – Árvores de Goma

As folhas de árvores escarificadas e não-escarificadas também estão representadas em diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância, para dicromatas e tricromatas. As Figuras 20 e 21 representam a espécie *Schefflera macrocarpa* enquanto as Figuras 22 e 23 representam a espécie *Vochysia thyrsoidea*.

5.1.2.1 – *Schefflera macrocarpa*

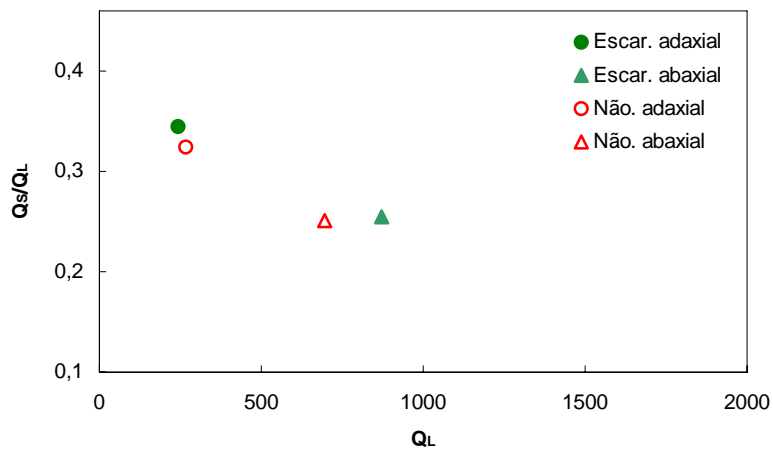
Nos diagramas de dicromatas (Figura 20), a média da coloração das 100 folhas de 10 indivíduos escarificados apresentou diferença, embora pequena, da mesma média para indivíduos não-escarificados. A diferença é semelhante para todos os fenótipos.

As superfícies adaxiais apresentaram um pequeno distanciamento no eixo azul/amarelo (Q_S/Q_L). No eixo de luminância (Q_L), as folhas/adaxial de árvores não-escarificadas apresentaram luminância pouco maior que as de árvores escarificadas, estando praticamente sobrepostas, dificultando a diferenciação por meio deste canal.

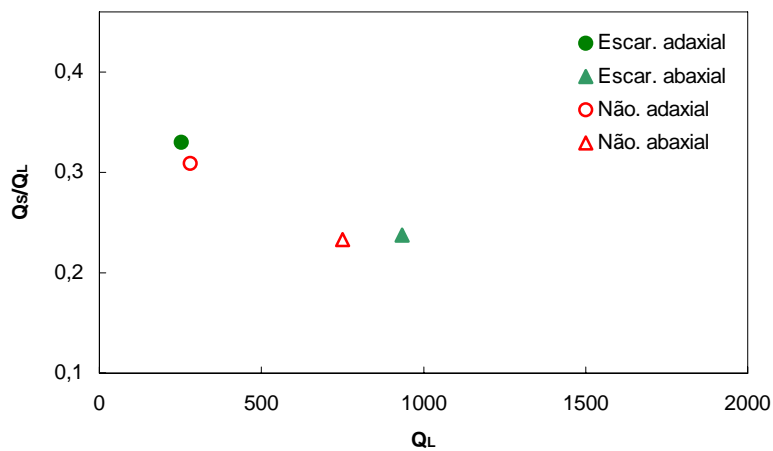
As superfícies abaxiais apresentaram distâncias bem maiores nos diagramas no eixo de luminância. Tal distância é provavelmente suficiente para que indivíduos dicromatas detectem a diferença entre escarificadas e não-escarificadas. No eixo azul/amarelo, ocorreu sobreposição em todos os fenótipos, impossibilitando detecção por este eixo.

Para indivíduos tricromatas (Figura 21), há um distanciamento menor no eixo azul/amarelo (Q_S/Q_M+Q_L). Uma vez que este sub-canal seria menos sensível em tricromatas, a detecção da diferença se torna improvável. No eixo de luminância (Q_M+Q_L), o distanciamento é semelhante ao encontrado para indivíduos dicromatas, talvez possibilitando a discriminação das superfícies abaxiais das folhas. O eixo verde/vermelho (Q_L/Q_M+Q_L) não traz informações adicionais.

A)



B)



C)

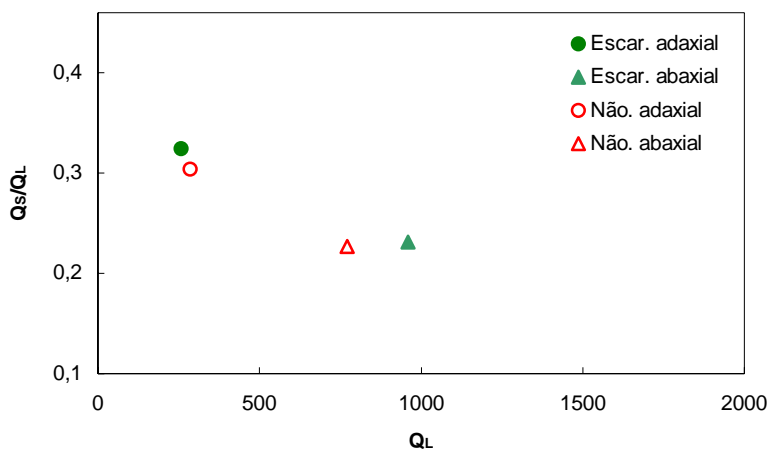
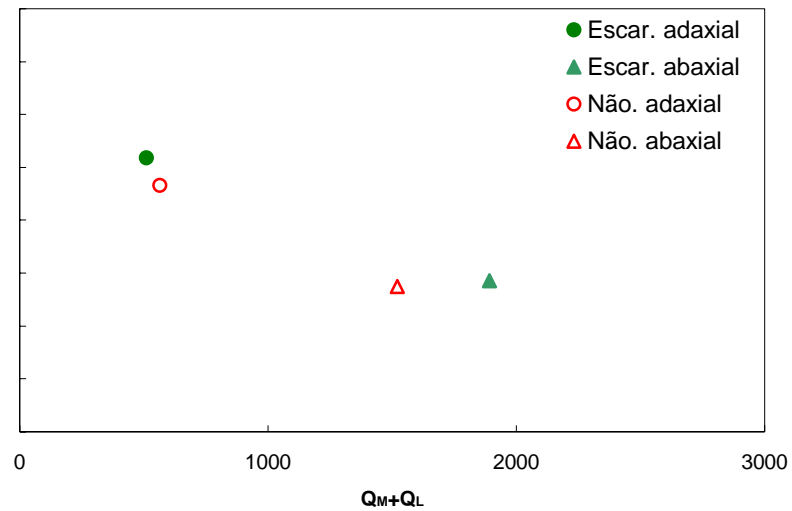
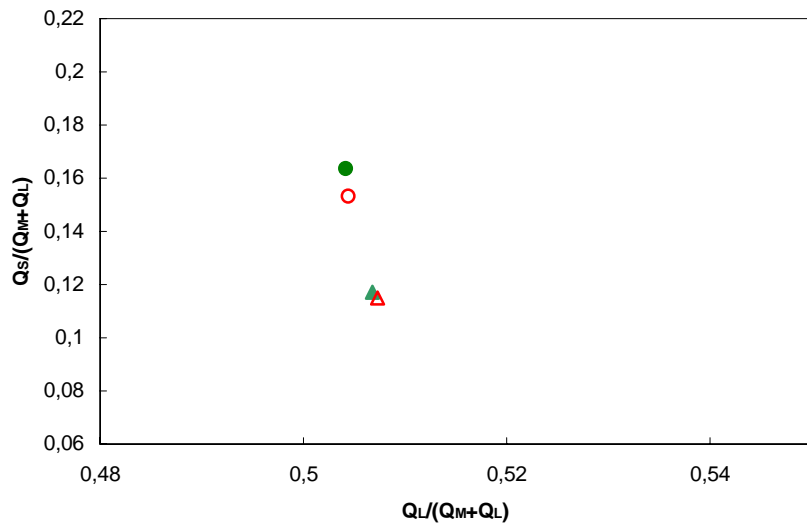
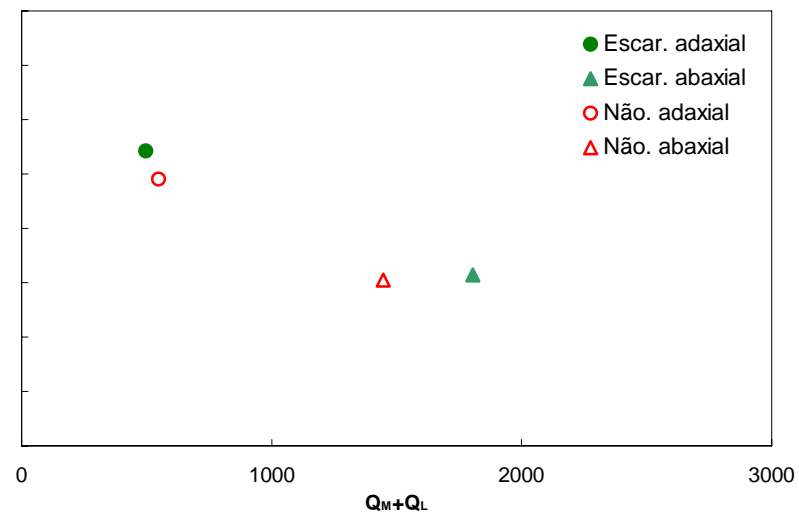
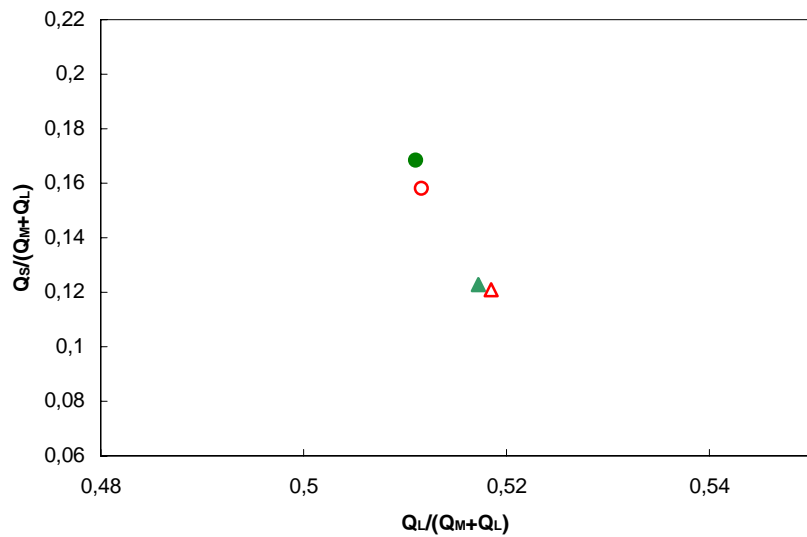


Figura 20. Diagramas de cromaticidade-luminância para folhas da espécie *Schefflera macrocarpa* de indivíduos escarificados e não-escarificados. Fenótipos: A) 543 nm, B) 556 nm e C) 562 nm. Símbolos fechados representam indivíduos escarificados. Símbolos abertos representam indivíduos não-escarificados.

A)



B)



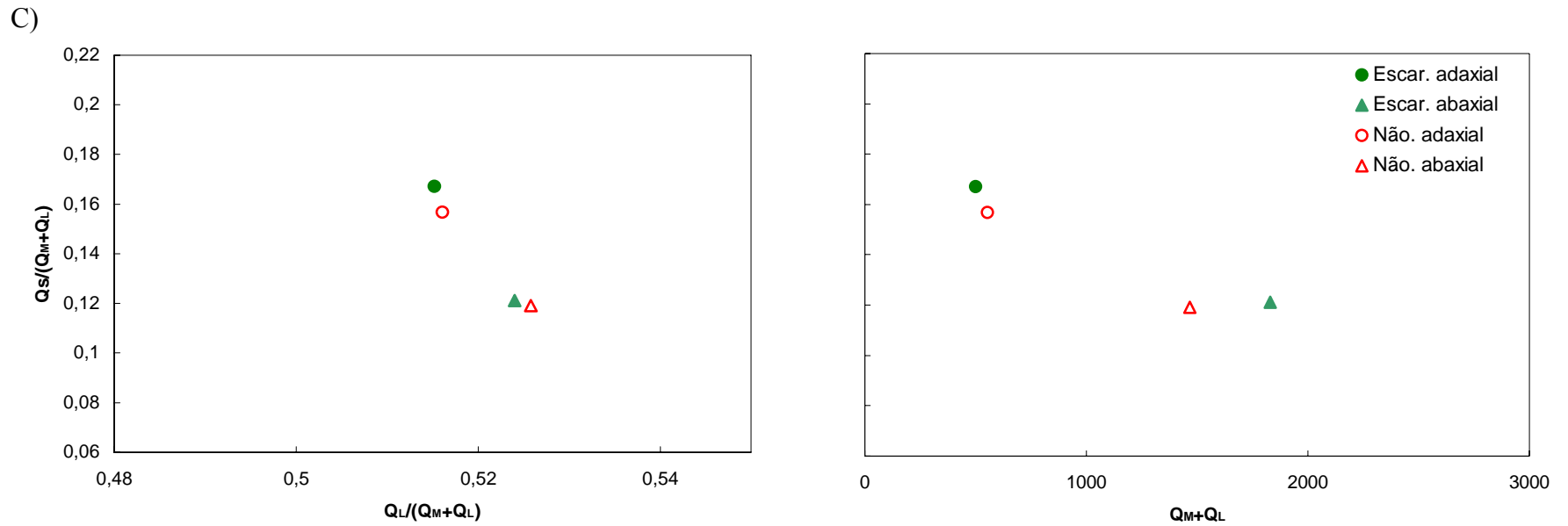


Figura 21. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância das folhas de indivíduos da espécie *Schefflera macrocarpa* escarificados e não-escarificados. Fenótipos: A) 543-556 nm, B) 556-562 nm e C) 543-562 nm. Símbolos fechados representam indivíduos escarificados. Símbolos abertos representam indivíduos não-escarificados.

5.1.2.2 – *Vochysia thyrsoidea*

Em nenhum dos nove diagramas feitos para esta espécie (Figuras 22 e 23) houve diferença considerável entre as folhas de indivíduos escarificados e não-escarificados. A afirmação vale tanto para a superfície adaxial quanto para a superfície abaxial. Em todos os gráficos houve sobreposição dos pontos, indicando a impossibilidade de detecção das diferenças de coloração das folhas para os seis fenótipos de visão de cores presentes na espécie *C. penicillata*.

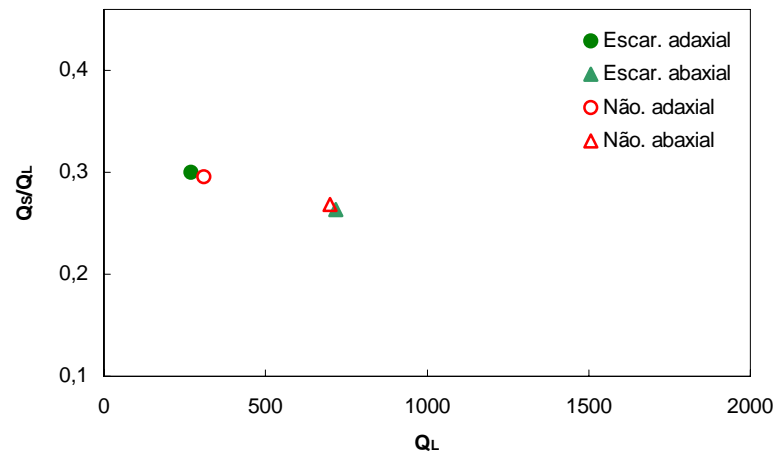
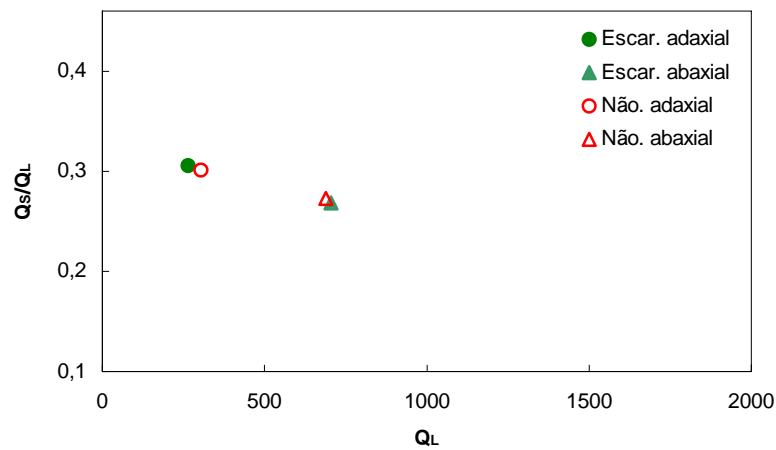
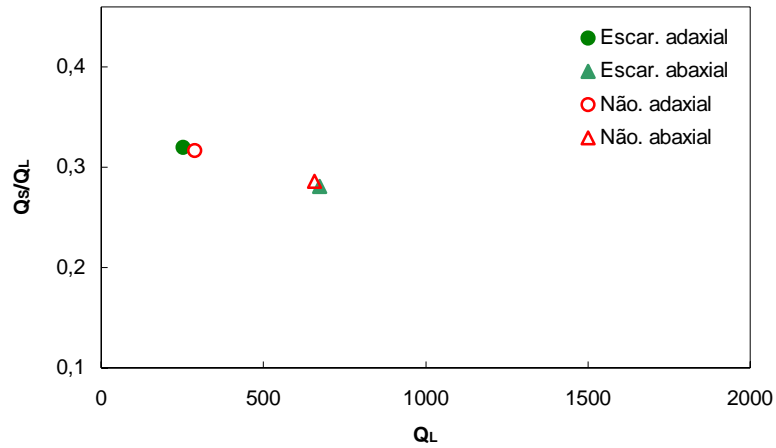
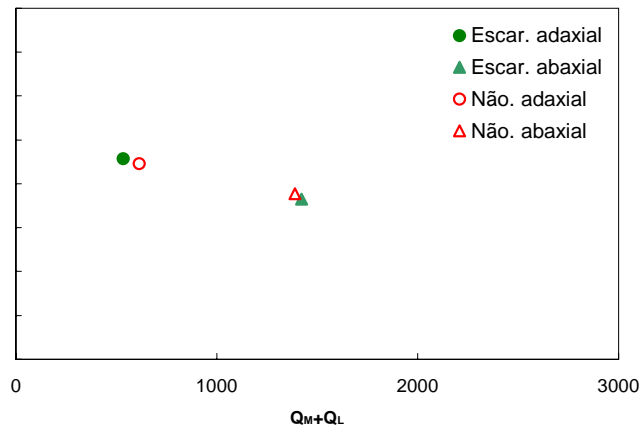
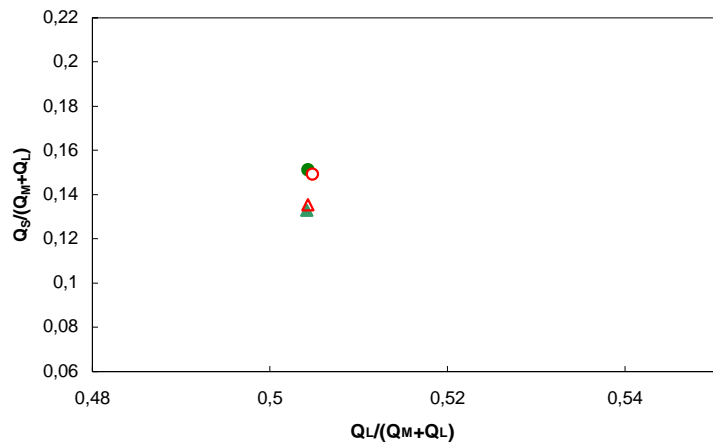
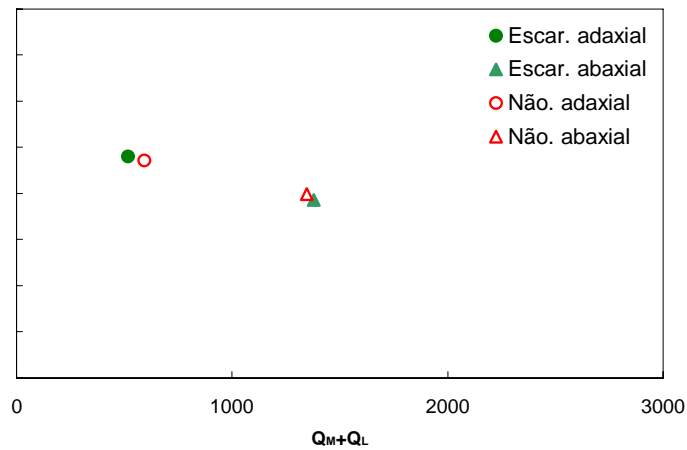
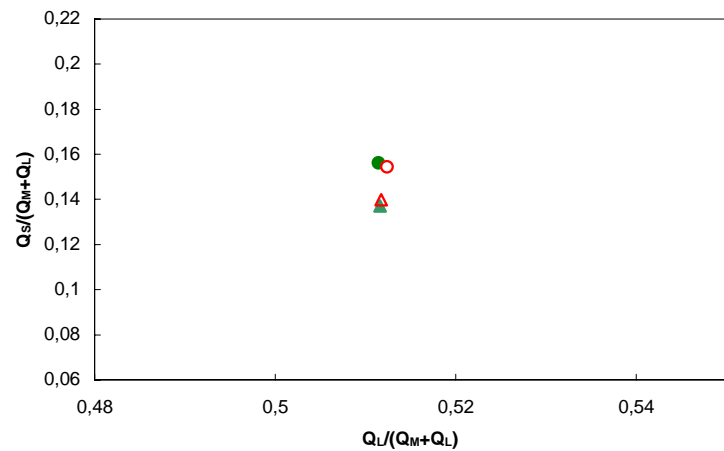


Figura 22. Diagramas de cromaticidade-luminância para folhas da espécie *Vochysia thyrsoidea* de indivíduos escarificados e não-escarificados. De cima para baixo, fenótipos 543 nm, 556 nm e 562 nm. Símbolos fechados representam indivíduos escarificados. Símbolos abertos representam indivíduos não-escarificados.

A)



B)



C)

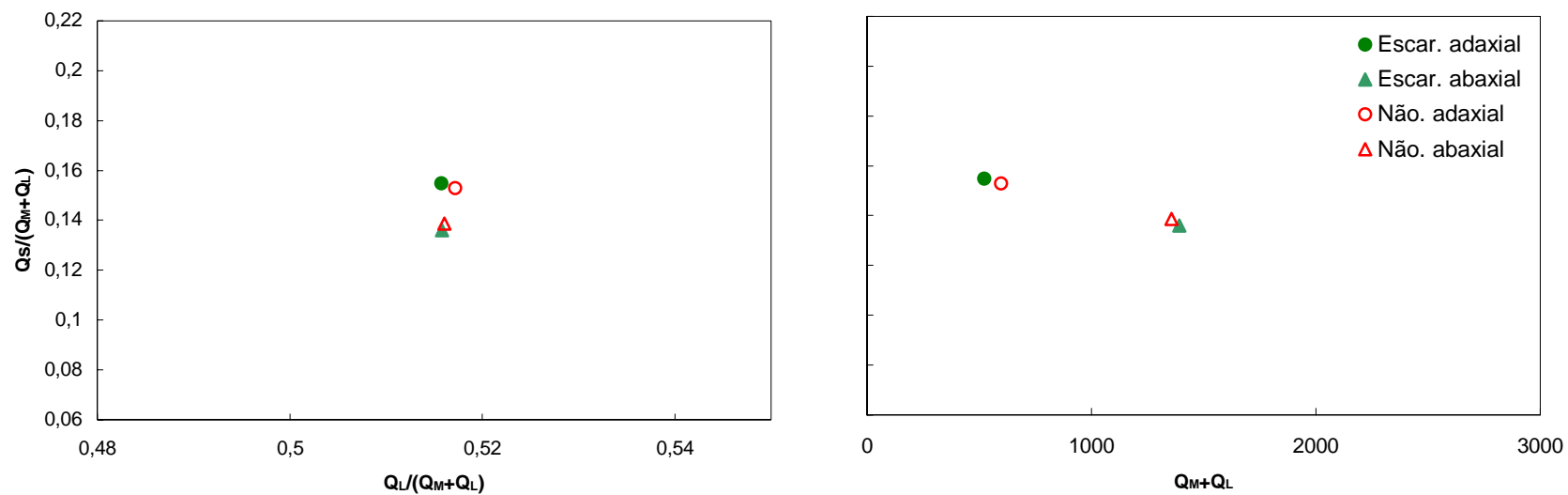


Figura 23. Diagramas de cromaticidade e cromaticidade-luminância das folhas de indivíduos da espécie *Vochysia thyrsoidea* escarificados e não-escarificados. Fenótipos: A) 543-556 nm, B) 556-562 nm e C) 543-562 nm. Símbolos fechados representam indivíduos escarificados. Símbolos abertos representam indivíduos não-escarificados.

5.2 – Distâncias Cromáticas

5.2.1 – Frutos, Sementes e Botões Florais

Todas as 11 espécies apresentaram distâncias entre alvos e folhas superiores a 1 JND em pelo menos duas situações (ver métodos) para todos os fenótipos. Destas, seis espécies tiveram seus alvos considerados não-detectáveis em alguma situação, apresentadas na Tabela II.

Tabela II. Alvos que não atingiram o limiar de 1 JND, por espécie.

| <u>Espécie</u> | <u>Situação</u> | <u>JND_{máx}*</u> | <u>Fenótipos**</u> | |
|---|----------------------------------|--------------------------------|---|---|
| <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | Folhas/adaxial (ilum.inter.) | 0,99 | <u>556</u> , 562 | |
| <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto imaturo) | Folhas/adaxial (ilum.alta) | 0,96 | 543, <u>556</u> | |
| | Folhas/adaxial (ilum.inter) | 0,51 0,83 | 543/556, 556/562, <u>543/562</u> <u>562</u> | |
| | Folhas/abaxial (ilum.inter.) | 0,85 | <u>543/556</u> , 556/562, 543/562 | |
| | Folhagem/adaxial (ilum.alta) | 0,57 0,31 | <u>556/562</u> <u>543</u> , 556, 562 | |
| | Folhagem/adaxial (ilum.inter) | 0,62 0,22 | 543/556, 556/562, <u>543/562</u> 543, 556, <u>562</u> | |
| | Folhagem/abaxial (ilum.inter) | 0,96 0,95 | <u>543/556</u> , 543/562 <u>543</u> , 556, 562 | |
| | Folhagem total (ilum.alta) | 0,60 0,82 | <u>556/562</u> <u>543</u> , 556, 562 | |
| | Folhagem total (ilum.inter) | 0,65 0,59 | 543/556, 556/562, <u>543/562</u> <u>543</u> , 556, 562 | |
| | <i>Miconia albicans</i> | Folhas/abaxial (ilum.alta) | 0,91 0,48 | 543/556, <u>556/562</u> , 543/562 543, 556, <u>562</u> |
| | | Folhas/abaxial (ilum.inter) | 0,49 0,41 | 543/556, 556/562, <u>543/562</u> 543, 556, <u>562</u> |
| Folhagem/adaxial (ilum.alta) | | 0,76 0,71 | 543/556, 556/562, <u>543/562</u> 543, 556, <u>562</u> | |
| Folhagem/adaxial (ilum.inter) | | 0,63 | 543/556, <u>556/562</u> , 543/562 | |

| | | | |
|----------------------------|----------------------------------|--------------|--|
| | | 0,61 | 543, 556, <u>562</u> |
| | Folhagem/abaxial (ilum.alta) | 0,63 0,56 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> 543, 556, <u>562</u> |
| | Folhagem/abaxial (ilum.inter) | 0,50 0,49 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> 543, 556, <u>562</u> |
| | Folhagem total (ilum.alta) | 0,07 0,07 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> 543, 556, <u>562</u> |
| | Folhagem total (ilum.inter) | 0,06 0,06 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> 543, 556, <u>562</u> |
| <i>Miconia ferruginata</i> | Folhas/adaxial (ilum.alta) | 0,62 0,12 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> 543, 556, <u>562</u> |
| | Folhas/adaxial (ilum.inter.) | 0,20 0,08 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> 543, 556, <u>562</u> |
| <i>Miconia burchelli</i> | Folhas/adaxial (ilum.alta) | 0,21 0,21 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> <u>543, 556, 562</u> |
| | Folhas/adaxial (ilum.inter) | 0,17 0,16 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> <u>543, 556, 562</u> |
| | Folhas/abaxial (ilum.alta) | 0,88 0,61 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> 543, 556, <u>562</u> |
| | Folhas/abaxial (ilum.inter) | 0,49 0,47 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> 543, 556, <u>562</u> |
| | Folhagem/adaxial (ilum.alta) | 0,53 0,53 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> <u>543, 556, 562</u> |
| | Folhagem/adaxial (ilum.inter) | 0,43 0,40 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> <u>543, 556, 562</u> |
| | Folhagem total (ilum.inter) | 0,90 0,89 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> 543, 556, <u>562</u> |
| sp. 1 | Folhas/adaxial (ilum.alta) | 0,74 0,99 | <u>556/562</u> <u>543, 556, 562</u> |
| | Folhas/adaxial (ilum.inter) | 0,85 0,74 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> <u>543, 556, 562</u> |
| | Folhagem/adaxial (ilum.alta) | 0,85 0,76 | <u>556/562</u> <u>556, 562</u> |
| | Folhagem/adaxial (ilum.alta) | 0,93 0,86 | <u>543/556, 556/562, 543/562</u> <u>543, 556, 562</u> |
| | Folhagem total (ilum.inter) | 0,92 | <u>562</u> |

* Maior valor entre os fenótipos. ** Sublinhado está o fenótipo ao qual corresponde o valor máximo em JND.
(ilum.inter) = iluminação intermediária; (ilum.alta) = iluminação alta

Todos os fenótipos apresentaram distâncias cromáticas superiores aos demais fenótipos em alguma situação. No entanto, a frequência desta vantagem, indicada pelos cálculos das distâncias, diferiu sensivelmente dentre os fenótipos dicromatas e dentre os fenótipos tricromatas. A frequência com que cada fenótipo apresentou distâncias cromáticas maiores que os demais fenótipos, está representada na Figura 24.

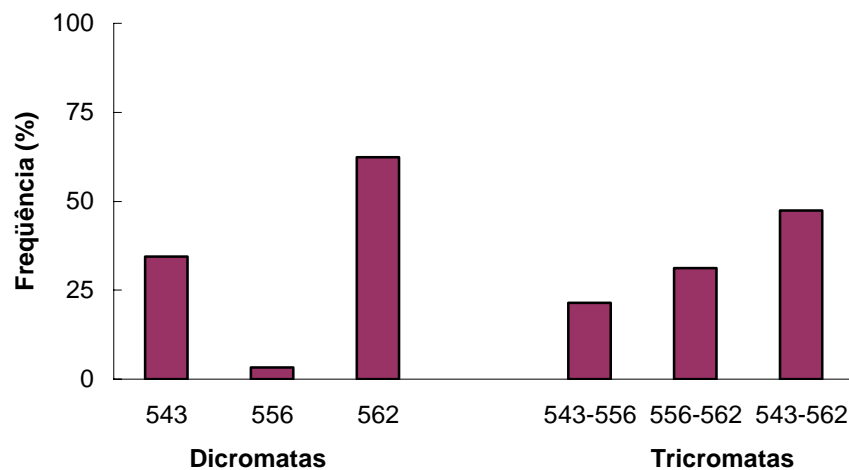


Figura 24. Frequência dos fenótipos apresentando maior distância entre alvos e folhas.

Dentre os fenótipos dicromatas, o fenótipo com maiores distâncias cromáticas entre alvos e folhas foi o 562 nm. Entre dicromatas, este fenótipo apresenta a maior distância entre o pico S e o pico L. O fenótipo 562 nm obteve maior distância cromática dentre os demais fenótipos em 62,4% das vezes. Destas, em 32% as distâncias essa diferença superou 1 JND (para detalhes, ver anexos 3 a 22). O segundo fenótipo dicromata a apresentar

maiores distâncias entre alvos e folhas foi o fenótipo 543 nm, o que ocorreu 34,4% das vezes. Por último, o fenótipo 556 nm apresentou maiores distâncias entre alvos e folhas em apenas 3,2% das situações.

Dentre tricromatas, o fenótipo que apresentou maiores distâncias cromáticas entre alvos e folhas foi o fenótipo 543-562 nm, com 47,4%. Coincidentemente, esse também é o fenótipo que apresenta as maiores distâncias entre os picos M e L. Contrastando com este resultado, o fenótipo a apresentar a segunda porcentagem mais alta foi o 556-562 nm (31,1%), fenótipo com a menor separação entre os picos M e L. Tal vantagem aparece principalmente quando os alvos são comparados à superfície inferior das folhas. Há vantagem também quando são incluídos alvos que refletem comprimentos de onda mais longos, sob iluminação intermediária. O fenótipo 543-556 nm aparece com vantagem em 21,4% das situações.

5.2.2 – Árvores de Goma

Todas as distâncias cromáticas calculadas entre as folhas de árvores de goma escarificadas e não-escarificadas apresentaram valores inferiores a 1 JND. Sendo assim, as diferenças entre a coloração das folhas não facilitaria a diferenciação pelos indivíduos de *C. penicillata*.

A maior distância cromática entre folhas de árvores escarificadas e não-escarificadas obtida ocorreu na espécie *Schefflera macrocarpa*. O valor foi de 0,80 JND comparando-se as folhas/adaxial para o fenótipo dicromata 562 nm em situação de iluminação alta.

Para a espécie *Vochysia thyrsoidea*, a maior distância entre as folhas de indivíduos escarificados e não-escarificados foi de 0,23 JND, comparando-se as folhas/abaxial, para o fenótipo tricromata 543/562 nm em situação de iluminação intermediária (ver anexo 29).

6 – DISCUSSÃO

6.1 – Diagramas de Cromaticidade

As representações das superfícies adaxiais das folhas nos diagramas estão de acordo com outros trabalhos realizados [Regan, 1998, 2001; Araújo, 2005; Stoner *et al.*, 2005], demonstrando a coerência dos métodos empregados nas medidas e cálculos deste estudo. Já as superfícies abaxiais, mesmo seguindo a tendência de apresentarem maiores luminâncias (*i.e.* $Q_M + Q_L$ ou Q_L), possuem características diferentes das apresentadas em outros estudos [Sumner & Mollon, 2000b; Araújo, 2005]. As espécies vegetais estudadas são típicas de Cerrado onde a umidade relativa do ar pode chegar a valores inferiores a 10% em alguns meses do ano. Desta forma, boa parte das espécies apresenta suas folhas e ramos jovens recobertos por pêlos. Estas estruturas têm a capacidade de diminuir a perda de água, reduzindo a evapo-transpiração. Na superfície superior das folhas, a pilosidade não é suficiente para alterar significativamente os espectros de reflexão. Já na superfície inferior, a concentração dos pêlos é bem maior, conferindo uma coloração esbranquiçada à folha. Esta característica resulta no aumento da reflexão da luz e conseqüente aumento do sinal de luminância. Assim, é característica das superfícies inferiores destas folhas possuírem altos valores de luminância, ou brilho. Além disso, nas superfícies abaxiais destas espécies pode ser constatada grande reflexão de comprimentos de onda mais longos. Este resultado contrasta com os obtidos em espécies que não apresentam pelos, onde a principal diferença

entre as superfícies adaxial e abaxial é o sinal de brilho (*i.e.* maior na superfície abaxial) [ver Araújo, 2005] e não o espectro de cor em si.

6.2 – Distâncias Cromáticas

Ao contrário do que ocorre nos diagramas de cromaticidade, o cálculo das distâncias cromáticas desconsidera a luminância. Assim, de acordo com o descrito acima, nas espécies de mata as distâncias entre alvos e folhas não variam ao considerarmos superfície adaxial ou a superfície abaxial, pois apenas o sinal de luminância varia entre essas superfícies. O mesmo não acontece para espécies de Cerrado, uma vez que nestas ocorre variação cromática entre as duas superfícies. Isso torna importante a comparação entre alvos e a superfície abaxial das folhas, uma possível estratégia de forrageio entre os animais no Cerrado.

Em relação aos cálculos das distâncias cromáticas, estes corroboram em grande parte os resultados dos diagramas de cromaticidade. De forma geral, todas as representações de alvos que se encontraram imersas entre as representações de folhas nos diagramas tiveram distâncias cromáticas menores que 1 JND em alguma situação. Como citado acima, este modelo não leva em consideração os sinais acromáticos ou de luminância. Por isso, seus resultados não podem ser comparados com o sub-canal de luminância dos diagramas. Entretanto, o sinal de luminância pode ser uma pista utilizada por indivíduos dicromatas na discriminação de alvos contra a folhagem. Mollon [1989] e Vorobyev [2004] alegam que os alvos em matas geralmente se encontram sob a sombra das folhas. Nesta situação, um mosaico de diferentes luminâncias se formaria, diminuindo a importância desta informação na discriminação de alvos. Contudo, no Cerrado tal situação pode não se confirmar. Com árvores mais baixas e espaçadas, a iluminação se torna mais

homogênea e a informação sobre luminância mais importante. Isso vale principalmente para as espécies fornecedoras de goma aqui estudadas. Estas são, geralmente, mais altas que as demais, se destacando em meio à vegetação.

Para as espécies fornecedoras de goma, o modelo das distâncias cromáticas não evidenciou valores que indicassem a diferenciação entre folhas de árvores escarificadas e não escarificadas nas duas espécies estudadas. Entretanto, assim como nos diagramas, a comparação entre folhas/adaxial da espécie *S. macrocarpa* apresentou as maiores separações em iluminação alta e em iluminação intermediária. A correlação entre diagramas de cromaticidade e distâncias cromáticas também se sustenta na espécie *V. thyrsoidea*. Assim como nos diagramas, as distâncias cromáticas não indicaram detecção da diferença de coloração entre as folhas.

6.3 – Vantagens Diferenciais dos Fenótipos

6.3.1 – Frutos, Sementes e Botões Florais

Nos diagramas de cromaticidade só há diferença clara entre fenótipos quando comparamos o sub-canal verde/vermelho (Q_L/Q_M+Q_L). Neste eixo, o fenótipo tricromata de maior separação entre picos M/L (543-562 nm) apresenta o maior distanciamento entre pontos para todas as espécies. A separação entre pontos representa maior potencial de discriminação. Já o fenótipo tricromata de menor separação entre os picos M/L (556-562 nm) mostrou distanciamento reduzido entre alvos e folhas nos diagramas de cromaticidade. O fenótipo 556-562 nm também apresentou a menor excitação geral no eixo verde/vermelho. Ou seja, todos os pontos de seus diagramas apresentaram valores menores em relação aos mesmos pontos dos outros dois fenótipos.

Apesar das diferenças entre os fenótipos nas distâncias de alvos e folhas, apenas diferenças maiores que 1 JND podem ser consideradas supralimiarias entre dois fenótipos [Riba-Hernandéz *et al.*, 2004]. Ou seja, para que haja vantagem efetiva na detecção de um alvo, a diferença entre dois fenótipos para as distâncias de alvos e folhas devem ser maiores que 1 JND. Como citado acima, apenas o fenótipo dicromata 562 nm obteve tal desempenho sobre os outros fenótipos.

Segundo Surridge e colaboradores [2005], é esperado que fenótipos visuais com maiores vantagens de discriminação sejam mais freqüentes dentro de uma população. Da mesma forma, é esperada uma correlação entre esta vantagem dos alelos e sua freqüência dentro da população.

Em estudo de genética molecular, Surridge & Mundy [2002] sugeriram as freqüências alélicas para o gênero *Callithrix*. Nesse estudo, os autores determinaram as freqüências alélicas de 17% (543 nm), 67%, (556 nm) e 17% (562 nm) (*sic*) para a espécie *C. jacchus* e 20% (543 nm), 60%, (556 nm) e de 20% (562 nm) para a espécie *C. geoffroyi*. No entanto, foram analisados apenas nove cromossomos de animais cativos. Em estudo recente [Surridge *et al.*, 2005], o autor e colaboradores apresentam freqüências diferentes para o mesmo gênero, baseando-se em 25 cromossomos. As freqüências alélicas apresentadas por Surridge e colaboradores [2005] estão em conformidade com as freqüências com que estes alelos apresentariam alguma vantagem de detecção de alvos neste estudo (Tabela III).

Tabela III. Comparação entre frequência de alelos na sub-família Callithrichinae e frequência com que o fenótipo contendo o alelo em questão apresentou maiores distâncias cromáticas.

| Alelo (nm) | Frequência do alelo (%) | Frequência da maior distância (%) |
|---------------|----------------------------|--------------------------------------|
| 543 | 36,6*/39,0 ⁺ | 34,4 |
| 556 | 19,7*/17,0 ⁺ | 14,8 |
| 562 | 43,6*/44,0 ⁺ | 50,8 |

* Rowe & Jacobs, 2004. + SurrIDGE *et al.*, 2005.

Apesar de alguns fenótipos apresentarem maiores distâncias entre alvos e folhas que outros, as espécies crípticas ou conspícuas foram as mesmas para dicromatas e tricromatas em qualquer situação de discriminação (*i.e.* iluminação e *background* considerados). Este dado está de acordo com estudos anteriores como o de Riba-Hernández e colaboradores [2004] e o de Stoner e colaboradores [2005] nos quais, tanto os fenótipos dicromatas, quanto os tricromatas da espécie *Ateles geoffroyi* discriminariam os frutos forrageados pela espécie de forma muito semelhante. Além disso, por diversas vezes neste estudo, os fenótipos dicromatas superaram as distâncias cromáticas de um dos fenótipos tricromatas para a mesma espécie nas mesmas condições de iluminação e *background*. Isto reforça o equilíbrio sugerido no desempenho de forrageio destes alvos entre os fenótipos polimórficos do *C. penicillata* para as espécies vegetais em questão.

6.3.2 – Árvores de Goma

Árvores de goma desempenham papel importante no ciclo de vida de espécies como o *C. penicillata* e o *C. jacchus*, espécies altamente gomívoras. A ingestão da goma pode

fornecer ao animal itens vitais como água, açúcares, pequenas porções de proteína, cálcio, magnésio e potássio [Stevenson & Rylands, 1988], importantes principalmente quando há escassez de frutos.

Neste trabalho, árvores de goma apresentaram pouca variação na coloração de suas folhas quando comparados indivíduos escarificados e não-escarificados. Contudo, a diferença de luminância apresentada nos diagramas de cromaticidade pode indicar uma possível estratégia de identificação destas árvores. Ou seja, a diferença de luminância poderia ser o critério utilizado pelo sagüi para avaliar a qualidade da goma naquela árvore. Isto explicaria o fato de serem encontradas árvores completamente escarificadas ao lado de co-específicas sem qualquer indício do consumo de goma [Stevenson & Rylands, 1988]. Outro indicativo seria a disponibilidade de água no solo [Mollon, 1989] e, conseqüentemente, a porcentagem de água constituindo a goma.

Em relação às distâncias cromáticas, a variação entre fenótipos é pequena. A maior distância cromática foi obtida pelo fenótipo dicromata 562 nm para a espécie *S. macrocarpa*. Esta distância cromática foi pouco maior que a encontrada para tricromatas. Em geral, o fenótipo que apresentou as menores distâncias cromáticas para folhas de árvores de goma, foi o fenótipo dicromata 543 nm. Apesar de todas as distâncias estarem abaixo do limiar de detecção de 1 JND, é possível que variações metodológicas, como a alteração da curva do iluminante, possam evidenciar valores acima deste limiar para esta espécie vegetal. Aliado ao sinal de luminância, esta poderia ser uma pista visual forte para a escolha da árvore de goma.

Contudo, é possível que as pistas visuais que poderiam auxiliar na escolha da árvore de goma atuem principalmente para as primeiras escarificações, ou seja, na busca de novos recursos. Em árvores que já fornecem goma, as escarificações se tornam fortes sinais

visuais. Em segundo lugar, indivíduos de *C. penicillata* urinam com certa frequência dentro das escarificações [Stevenson & Rylands, 1988], o que deve gerar uma pista olfativa significativa. Além disso, as árvores de goma podem ser exploradas por longos períodos. É esperado que, depois de determinado tempo, as pistas visuais não sejam utilizadas como recurso primário na localização de fontes alimentares. Nesta situação, os animais se valeriam principalmente de informações codificadas em um mapa mental de sua área de vida.

Em espécies como *S. macrocarpa*, quando a escarificação ocorre de forma distribuída ao longo do caule, é provável que o prejuízo físico para a planta seja compensado pela vantagem da dispersão de suas sementes. Entretanto, podem ser encontradas árvores mortas com marcas de escarificação. A Figura 25 apresenta um indivíduo de *Vochysia thyrsoidea* escarificado por *C. penicillata*. Neste caso, o princípio de anelamento provavelmente afeta a saúde da planta e altera a coloração de suas folhas.



Figura 25. Princípio de anelamento em *Vochysia thyrsoidea* por *Callithrix penicillata*.

Portanto, as variações de luminância encontradas nas folhas também poderiam refletir o grau da agressão infringida pelo sagüi-do-Cerrado sobre a planta. A coloração diferenciada indicaria ao animal que aquela árvore estaria debilitada, possivelmente oferecendo goma de qualidade mais baixa que as demais.

6.4 – Condição de Iluminação

Segundo Vorobyev [2004], fenótipos tricromatas deveriam se mostrar superiores aos fenótipos dicromatas em situações de discriminação de cores em condições de baixa luminosidade. Recentemente, Yamashita e colaboradores [2005], demonstraram que espécies tricromatas geralmente forrageiam em condições de iluminação mais baixas. Entretanto, no mesmo trabalho, foi demonstrado que machos dicromatas de espécies polimórficas forragearam em condições de iluminação inferiores às utilizadas por fêmeas tricromatas.

Em geral, para a espécie *C. penicillata*, fenótipos tricromatas apresentaram distâncias cromáticas mais semelhantes que fenótipos dicromatas, quando comparadas as duas condições de iluminação (alta e intermediária). Ou seja, a redução da capacidade de discriminação de alvos, provocada pela diminuição da luminosidade, é maior para fenótipos dicromatas que para fenótipos tricromatas. Nesta situação, seria esperado que indivíduos dicromatas de *C. penicillata* buscassem por alimento em condição de iluminação superior aos indivíduos tricromatas.

Contrariando esta suposição, frutos da espécie *Miconia cuspidata* e frutos e sementes da espécie *Virola sebifera* apresentaram distâncias cromáticas mais similares nas duas condições de iluminação para fenótipos dicromatas. Sendo assim, a capacidade de discriminação de cada fenótipo seria uma relação entre a condição de iluminação utilizada e

o espectro de refletância do alvo, ambos direcionando a atividade de forrageio de cada indivíduo.

Para a superfície abaxial das folhas das espécies fornecedoras de goma, a condição de iluminação intermediária apresentou distâncias um pouco maiores que a situação de iluminação alta para todos os fenótipos. Entretanto, o fenótipo dicromata (562 nm) que apresentou a maior distância entre as folhas escarificadas e não-escarificadas para a espécie *S. macrocarpa* não repetiu seu desempenho em condição de iluminação intermediária. Nesta condição, os fenótipos tricromatas superaram todos os fenótipos dicromatas, como esperado.

6.5 – Itens Medidos

Recentemente, parece ter havido um consenso de que discussões sobre a visão de cores dos animais não podem avançar sem que se conheça melhor a ecologia alimentar das espécies estudadas. A partir deste preceito, alguns pesquisadores vêm reunindo informações da literatura, o que tem ajudado a categorizar as colorações de itens alimentares que constituem a dieta das espécies. É o caso de Pessoa e colaboradores [2005a] que categorizaram a coloração de frutos consumidos pelo sagüi-do-Cerrado, onde aproximadamente 43% dos frutos consumidos pela espécie possuem coloração escura (*e.g.* pretos ou roxos). No presente estudo, coloração semelhante foi encontrada nas espécies *Schefflera macrocarpa*, *Miconia burchelli*, *M. ferruginata*, *M. fallax* e *M. pepericarpa*, todas podendo ser detectadas sob alguma situação de forrageio. As espécies acima são caracterizadas por frutos relativamente doces ao paladar humano, com exceção da espécie *S. macrocarpa*. Em contraste, esta espécie pode apresentar grande quantidade de seiva no fruto, podendo ocorrer gotejamento. Nos diagramas de cromaticidade, todas estas espécies

apresentaram altos valores de excitação dos cones S em relação aos cones M/L. No entanto, para Osorio e colaboradores [2004], tais frutos muitas vezes nem são abordados em análises de cor, pois seriam detectados por seu brilho e não sua cromaticidade. No entanto, as limitações do olho humano podem terminar por nos privar da detecção de eventuais padrões que possam servir de referência a um sistema visual com sensibilidade diferenciada.

Em contrapartida, a detecção de alvos laranja e vermelhos contra a folhagem verde é geralmente relacionada às vantagens de detecção dos fenótipos tricromatas e ocupa parcela de aproximadamente 36% da alimentação de frutos por *C. penicillata* [Pessoa *et al.*, 2005a]. Contudo, tanto diagramas de cromaticidade quanto o cálculo das distâncias cromáticas demonstraram conspicuidade do fruto de *Brosimum gaudichaudii* para todos os fenótipos, em todas as situações. A forte excitação dos cones M/L garantiu um alto sinal de luminância, assim como grande separação no eixo azul/amarelo pela baixa excitação dos cones S. Assim, o estímulo que supostamente daria vantagem aos fenótipos tricromatas, separou-se tanto das folhas em cromaticidade e luminância que pode ser detectado por qualquer fenótipo. Além disso, frutos verdes de *Brosimum gaudichaudii* também podem ser consumidos por *C. penicillata* [D.P. Decanini, com.pes., 11/2005].

Em situação semelhante estão os frutos (marrons) e sementes (vermelhas) da espécie *Virola sebifera* e os botões florais avermelhados de *Caryocar brasiliense*. Apesar de não se distanciarem das folhas nos eixos de luminância dos diagramas de cromaticidade, o eixo azul/amarelo possui distanciamento suficiente para a detecção por qualquer fenótipo, além de distanciamento no eixo verde/vermelho. A detecção é confirmada pelas distâncias cromáticas. Apesar de não haver relatos de consumo de *V. sebifera* pelo sagüi, existe o

potencial de consumo, uma vez que a espécie faz parte da dieta de outros primatas [ver Riba-Hernandéz *et al.*, 2004].

Em condição oposta, estão os frutos de *Miconia albicans*, considerados crípticos por sua coloração verde. Segundo Pessoa e colaboradores [2005a], frutos com essa coloração fariam parte de 21% da alimentação da espécie. Apesar de estarem localizados em meio às representações de folhas nos diagramas, quando comparada às folhas, a coloração dos frutos apresenta diferença acima do limiar de detecção para todos os fenótipos de visão de cores do sagüi.

A sp.1, única espécie potencialmente tóxica aos sagüis, foi considerada críptica tanto nos diagramas de cromaticidade, como no cálculo das distâncias cromáticas em diversas situações de forrageio. Apesar de possuir uma superfície aparentemente vermelha, a excitação dos cones foi muito semelhante à excitação resultante das folhas. No entanto, a cripticidade de espécies tóxicas pode ser desvantajosa aos animais. Recentemente, Riba-Hernandéz e colaboradores [2005] relacionaram a coloração avermelhada dos frutos com o teor de glicose dos mesmos. Em consequência, Stoner e colaboradores [2005] argumentaram que a espécie folívora-frugívora *Alouatta palliata* utilizaria sua visão tricromata uniforme para evitar frutos com altas concentrações de glicose, potencialmente prejudiciais ao trato digestivo da espécie.

Além disso, Dominy e colaboradores [2003a], em seu estudo sobre figos e frutos de palmeiras, relacionaram o tipo de visão de cores e alimentos-chave (*i.e.* sustentam populações frugívoras durante períodos cruciais [Power *et al.*, 1996 *apud* Dominy *et al.* 2003b]). Para os autores, em regiões onde houvesse predominância do polimorfismo visual, alimentos-chave seriam possivelmente crípticos. Seus resultados corroboraram em grande

parte sua hipótese, apresentando correlação entre o tipo de visão de cores predominante e a cripticidade dos alimentos-chave.

A hipótese de Dominy e colaboradores [2003a] aborda a condição do *C. penicillata* de forma intrigante. Segundo a hipótese, por ser polimórfica, esta espécie tenderia a se basear em alimentos-chave crípticos. O Cerrado, hábitat do *C. penicillata*, se encontra sob um regime de chuva particular que pode ser descrito basicamente por *inverno seco* e *verão chuvoso*. Na região, durante o inverno, ocorre um longo período de estresse hídrico para as espécies e conseqüente ausência de frutos em grande parte das espécies vegetais. Neste tempo, o sagüi baseia sua alimentação em dois grupos de alimentos-chave: insetos e exsudatos vegetais. Estes últimos podem responder por mais de 70% da dieta [Miranda e Faria, 2001]. Coincidentemente, ambos podem ser considerados crípticos.

Dessa forma, as folhas das espécies fornecedoras de goma estariam entre os alvos mais crípticos a serem detectados, caso a cor seja o critério adotado. Mesmo não havendo diferenças cromáticas entre as folhas de árvores escarificadas e não-escarificadas, este estudo demonstrou que estas variam em luminância. Contudo, apesar deste critério também ser utilizado na discriminação de alvos pela visão, a variação do iluminante pode dificultar esta atividade. Em ambientes de mata, o mosaico de iluminações desiguais, causado pelas sombras de folhas, pode ser suficiente para camuflar as pistas de luminância do alvo [Mollon, 1989; Vorobyev, 2004].

Em contrapartida, as espécies *S. macrocarpa* e *V. thyrsoidea*, medidas neste estudo, têm a característica comum de serem espécies que atingem médias e grandes alturas, diversas vezes destacando-se do resto da vegetação. Por este motivo, o sombreamento de suas folhas por outras espécies vegetais é bastante reduzido. Assim, estas árvores, por

serem mais altas, ainda possibilitariam a comparação, quando mais de uma estivesse visível, entre suas folhagens e a de suas co-específicas pelos indivíduos de *C. penicillata*.

6.6 – Considerações Acerca do Polimorfismo

As hipóteses acerca da evolução do tricromatismo geralmente se basearam nas possíveis vantagens de fenótipos tricromatas sobre fenótipos dicromatas no forrageio de itens alimentares alaranjados ou vermelhos, tais como frutos ou folhas jovens, dispostos contra a folhagem verde.

Em consonância com esta hipótese, Smith e colaboradores [2003b] evidenciaram que um grupo de *Saguinus mystax* era liderado, mais vezes que o esperado, por uma fêmea tricromata antes de entrarem em uma árvore frutífera. Em trabalho realizado em cativeiro, Caine & Mundy [2000] mostraram que indivíduos tricromatas possuíam vantagens no forrageio de alvos laranja contra um *background* verde. Foi demonstrado que indivíduos tricromatas da espécie *Callithrix geoffroyi* detectaram 20,3% mais alvos laranjas que alvos verdes a longa distância (*i.e.* 6 m), enquanto dicromatas acharam a mesma porcentagem de alvos laranjas e verdes. Em estudo subsequente, Caine e colaboradores [2003] confirmaram a vantagem dos tricromatas no forrageio de alvos laranja em relação aos alvos verdes, embora evidenciando suas desvantagens em relação a situações onde o alvo é camuflado por ruído cromático. Tais estudos apresentaram evidências das vantagens de fenótipos tricromatas no forrageio de alvos alaranjados sobre fundos verdes.

Contudo, com base em dados da literatura, sugere-se que estes frutos conspícuos ao olho tricromata respondem somente por uma pequena porção da dieta destas espécies. Em uma compilação envolvendo 43 espécies de primatas, Dominy [2003 *apud* Dominy *et al.*, 2003b] revelou que apenas 17-24% dos frutos ingeridos possuiriam colorações laranja ou

vermelha, enquanto a porcentagem de frutos verdes fica em torno de 30-65%. Este valor é condizente com o trabalho de Araújo [2005], onde 56,5% dos frutos forrageados por *Saimiri sciureus* foram considerados crípticos. Em *C. penicillata*, a porcentagem de frutos laranjas e vermelhos corresponde a 36% [Pessoa *et al.*, 2005a]. Tais observações sugerem que o valor atribuído à detecção de alvos laranjas e vermelhos foi superestimado [Dominy *et al.*, 2003b].

Os resultados do presente estudo mostram que tanto dicromatas quanto tricromatas apresentaram habilidades semelhantes na detecção de frutos, sementes e botões florais, constituintes ou não de suas dietas. Além disso, vantagens na discriminação de alvos se alternaram entre estes fenótipos. Estes resultados estão de acordo com os resultados de Stoner e colaboradores [2005], onde a maioria dos frutos ingeridos por *Ateles geoffroyi* pôde ser detectada por todos os fenótipos presentes na população. Riba-Hernández e colaboradores apresentaram resultados semelhantes, onde 95-97% dos frutos detectados por tricromatas também são detectados por dicromatas. Ainda, Sumner & Mollon [2000b] demonstraram que indivíduos dicromatas seriam capazes de discriminar os estágios de maturação de frutos africanos, apesar da vantagem proporcionada pela adição do sub-canal verde/vermelho.

Neste quadro, os fenótipos dicromatas do *C. penicillata* além de serem aptos na busca por alimento, ainda possuem provável vantagem na detecção de predadores, alvos crípticos e de alimentos camuflados por cor [Caine *et al.*, 2003], como os insetos. Além disso, apesar das distâncias cromáticas para árvores de goma ficarem abaixo do limiar de detecção, há diferença no sinal de luminância. Este sinal seria mais facilmente discriminado por fenótipos dicromatas devido ao maior desenvolvimento ontogenético do canal magnocelular.

Conseqüente às possíveis vantagens de dicromatas sobre tricromatas e a vantagem significativa do fenótipo 562 nm sobre os demais fenótipos dicromatas, o valor adaptativo de cada fenótipo seria afetado de acordo com sua frequência na população. Ou seja, a presença em maior número de fenótipos dicromatas na população deve orientar a busca por fontes de alimento, levando ao consumo de alimentos visíveis a estes fenótipos. Este fato justificaria a presença significativa de frutos crípticos na dieta destas espécies. Assim, a seleção dependente de frequência seria o principal mecanismo atuando sobre esta população. Este mecanismo governa muitos outros polimorfismos e é presente em virtualmente toda seleção que atua em populações naturais [Futuyma, 2002].

6.7 – Considerações Adicionais

6.7.1 – Manutenção do Polimorfismo

A avaliação da evolução da visão de cores geralmente utiliza critérios limitados. Assim, a adição de outras variáveis poderia mudar o foco sobre a importância da visão de cores. Um exemplo é a correlação da cor do fruto com seu teor de açúcar [Riba-Hernández *et al.*, 2005]. Nesta situação, a simples detecção dos frutos não é suficiente. A ingestão de frutos que tenham valores calóricos mais expressivos passa a ser diferencial quanto ao valor adaptativo do animal. Desta forma, a manutenção do polimorfismo aconteceria pela clara vantagem do heterozigoto em obter alimentos de maior qualidade.

Na situação natural, a condição mais provável é a atuação dinâmica dos mecanismos seletivos entre as espécies. Assim, o polimorfismo representaria um balanço entre as vantagens de indivíduos dicromatas em detectar alimentos-chave (e predadores) crípticos e a confiança da detecção de alvos vermelhos (de maior qualidade, porém disponíveis em menor quantidade) contra a folhagem verde por indivíduos tricromatas [Dominy *et al.*,

2003b]. Sobre os tricromatas recairia, então, a tarefa de localizar a parcela de alvos laranjas e vermelhos, que, apesar de pequena, poderia garantir alimentos com melhor conteúdo nutricional.

6.7.2 – Tamanho dos Frutos

As diferenças de cor são certamente as pistas mais imediatas a serem percebidas quando um alimento é forrageado, pois podem indicar à distância se o fruto está maduro ou não [Sumner & Mollon, 2000b] ou se o fruto possui, por exemplo, valor energético significativo [Riba-Hernandéz *et al.*, 2005]. No entanto, para qualquer diferença de cor ou luminância, frutos maiores serão mais facilmente vistos. Assim, para que frutos menores fossem melhor avistados, estes necessitariam de maiores diferenças cromáticas em relação às suas folhas [Sumner & Mollon, 2000b].

Dentre as espécies estudadas por Sumner & Mollon [2000b], as que possuíam frutos menores muitas vezes se apresentavam em cachos. Isto também acontece na espécie *S. macrocarpa*, onde os pequenos frutos formam cachos de mais de 20 cm de diâmetro. Neste estudo, as outras espécies que dispõem frutos em cachos apresentam a maturação dos frutos de forma não-sincrônica. Isto é, apenas um ou poucos frutos estão maduros em cada cacho, portanto, reduzindo o tamanho do alvo às dimensões do próprio fruto. A presença de alvos maiores poderia beneficiar dicromatas por meio do fenômeno da interação de campo estendido, onde estímulos maiores ativariam fotorreceptores externos à fóvea. Isto poderia aumentar a capacidade de discriminação de cores. Contudo, este fenômeno ainda não foi demonstrado em primatas não-humanos [Gomes *et al.*, 2005].

7 - CONCLUSÕES

Este estudo evidenciou pequenas diferenças na capacidade de detecção de alvos entre os seis fenótipos encontrados em calitriquíneos. Tais diferenças se apresentaram tanto para espécies fornecedoras de frutos quanto de goma. Entretanto, estas diferenças não são suficientes para determinar vantagens no forrageio destas espécies vegetais, quando comparamos dicromatas e tricromatas. Estes resultados sugerem que indivíduos dicromatas da espécie *C. penicillata* estariam aptos ao forrageio destes itens alimentares. Além disso, apresentariam possíveis vantagens na detecção dos alimentos-chave para a espécie.

Em razão da similaridade na detecção de alvos alimentares por indivíduos de *C. penicillata* e das possíveis vantagens dos dicromatas sobre tricromatas em outros aspectos como detecção de alvos crípticos, o polimorfismo na espécie seria mantido por seleção dependente de frequência. No entanto, para a determinação mais precisa dos mecanismos envolvidos na evolução da visão de cores e na manutenção do polimorfismo, estudos complementares são necessários. O conhecimento de aspectos como: a determinação da composição nutricional dos alimentos relacionada à coloração, mecanismos envolvidos na escolha de árvores de goma, detecção de predadores e detecção de coespecíficos são vitais para o entendimento da ecologia e da manutenção da visão de cores no *Callithrix penicillata*.

8 – REFERÊNCIAS

- Araújo, M.F.P. 2005.** Avaliação da Importância da Visão de Cores na Detecção de Itens Forrageados Pelo Macaco de Cheiro (*Saimiri sciureus*). Dissertação de Mestrado em Ciências da Saúde – UnB. Brasília, DF.
- Arrese, C.A., Hart, N.S., Thomas, N., Beazley, L.D., Shand, J. 2002.** Trichromacy in Australian Marsupials. *Current Biology* 12:657-660.
- Arrese, C.A., Oddy, A.Y., Runham, P.B., Hart, N.S., Shand, J., Hunt, D.M., Beazley, L.D. 2005.** Cone Topography and Spectral Sensitivity in Two Potentially Trichromatic Marsupials, The Quokka (*Setonix brachyurus*) and Quenda (*Isoodon obesulus*). *Proceedings of Biological Sciences*. 22:791-796.
- Barros, M., Alencar, C., Tomaz, C. 2004a.** Differences in Aerial and Terrestrial Visual Scanning in Captive Black-Tufted-Ear Marmosets (*Callithrix penicillata*) Exposed to a Novel Environment. *Folia Primatologica*. 75:85-92.
- Barros, M., de Souza Silva, M.A., Huston, J.P., Tomaz, C. 2004b.** Multibehavioral Analysis of Fear and Anxiety Before, During, and After Experimentally Induced Predatory Stress in *Callithrix penicillata*. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*. 78:357-67.
- Baylor, D.A., Nunn, B.J., Schnapf, J.L. 1987.** Spectral Sensitivity of Cones of The Monkey *Macaca fascicularis*. *Journal of Physiology*. 390:145-160.
- Boere, V., Pinheiro, E.C., Silva, I.O., Paludo, G.R., Canale, G., Pianta, T., Welker, A., Rocha-de-Moura, R.C. 2005.** Comparison Between Sex and Age Class on Some Physiological, Thermal, and Hematological Indices of the Cerrado's Marmoset (*Callithrix penicillata*). *Journal of Medical Primatology*. 34:156-162.
- Boere, V., Tillman, L., Resende, M.C., Tomaz, C. 2000.** Uso do Espaço e Comportamento Social em Saguês do Cerrado (*Callithrix penicillata*) Selvagens no Centro de Primatologia da Universidade de Brasília. In *A Primatologia no Brasil – 7*. 35-48 SBPr, João Pessoa, Brasil.
- Boissinot, S., Tan, Y., Shyue, S.K., Schneider, H., Sampaio, I., Neiswanger, K., Hewett-Emmet, D., Li, W.H. 1998.** Origins and Antiquity of X-linked Triallelic Color Vision Systems in New World Monkeys. *Proceedings of The National Academy of Science USA*. 95: 13749-13754
- Bowmaker, J.K. 1984.** Microspectrophotometry of Vertebrates Photoreceptors. A Brief Review. *Vision Research*. 24:1641-1650.
- Box, H.O. 1997.** Foraging Strategies Among Male and Female Marmosets and Tamarins (Callitrichidae): New Perspectives in an Underexplored Area. *Folia Primatologica* 68:296–306.
- Buchanan-Smith, H.M. 2005.** Recent Advances in Color Vision Research. *American Journal of Primatology*. 67:393-398.
- Caine, N.G., Mundy, N.I. 2000.** Demonstration of a Foraging Advantage for Trichromatic Marmosets (*Callithrix geoffroyi*) Dependent on Food Color. *Proceedings of the Royal Society of London* 267:439–444.
- Caine, N.G., Surridge, A. K., Mundy, N.I. 2003.** Dichromatic and Trichromatic *Callithrix geoffroyi* Differ in Relative Foraging Ability for Red-Green Color Camouflaged and Non-Camouflaged Food. *International Journal of Primatology*. 6:1163-1175.
- Caldwell, C.A., Whiten, A. 2004.** Testing for Social Learning and Imitation in Common Marmosets, *Callithrix jacchus*, using an artificial fruit. *Animal Cognition*. 7:77-85.

- Callaway, E.M. 2005.** Structure and Function of Parallel Pathways in the Primate Early Visual System. *The Journal of Physiology*. 556:13-19
- Collin, S.P., Trezise, A.E.O. 2004.** The Origins of Colour Vision in Vertebrates. *Clinical and Experimental Optometry*. 87:217-223.
- Cowey, A., Heywood, C.A. 1995.** There's More to Colour Than Meets the Eye. *Behavioral Brain Research*. 71:89-100.
- Dacey, D.M., Lee, B.B. 2000.** Functional Architecture of Cone Signal Pathways in The Primate Retina. In Gegenfurtner, K.R., Sharpe, L.T.. 2000. Color Vision: From Genes to Perception. 492p. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Dacey, D.M., Packer, O.S. 2003.** Color Coding in the Primate Retina: Diverse Cell Types and Cone-Specific Circuitry. *Current Opinion in Neurobiology*. 13:421-427.
- De Valois, R.L., De Valois, K.K., Mahon, L.R. 2000.** Contribution of S Opponent Cells to Color Appearance. *Proceedings of the National Academy of Science* 97:512-517.
- Dominy, N.J., Garber, P.A., Bicca-Marques, C., Azevedo-Lopes, M.A.O. 2003a.** Do Female Tamarins Use Visual Cues to Detect Fruit Rewards More Successfully Than Do Males? *Animal Behaviour*. 66:829-837.
- Dominy, N.J., Lucas, P.W. 2001.** Ecological Importance of Trichromatic Vision in Primates. *Nature*. 410:363-366.
- Dominy, N.J., Svenning, J.C., Li, W.H. 2003b.** Historical Contingency in The Evolution of Primate Color Vision. *Journal of Human Evolution*. 44:25-45.
- Ebrey, T., Koutalos, Y. 2000.** Vertebrate Photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research*. 20:49-94.
- Endler, J. A. 1990.** On The Measurement and Classification of Colour in Studies of Animal Colour Patterns. *Biological Journal of The Linnean Society*. 41:315-352.
- Endler, J.A. 1993.** The Color of Light in Forests and Its Implications. *Ecological Monographs*. 63:1-27.
- Eskey Jr, R.T., Mclellan, J.S., Giulianini, F. 2000.** Chromatic Detection and Discrimination. In Gegenfurtner, K.R., Sharpe, L.T.. 2000. Color Vision: From Genes to Perception. 492p. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Fairchild, M.D. 1998.** Color Appearance Models. 417p. Addison-Wesley, USA.
- Faria, D.S. 1989.** O Estudo de Campo do Mico-Estrela (*Callithrix penicilata*) do Planalto Central Brasileiro. In Etologia de Animais e Homens, Ades, C. (org). Edusp/Edicom. SP, Brasil.
- Fritsches, K.A., Rosa, M.G. 1996.** Visuotopic Organisation of Striate Cortex in The Marmoset Monkey (*Callithrix jacchus*). *Journal of Comparative Neurology*. 372:264-282.
- Futuyma, D.J. 2002.** Biologia Evolutiva. 631p. FUNPEC editora. SP, Brasil.
- Gilad, Y., Wiebe, V., Przeworski, M., Lancet, D., Pääbo, S. 2004.** Loss of Olfactory Receptor Genes Coincides With the Acquisition of Full Trichromatic Vision in Primates. *Plos Biology*. 2:120-125.
- Gomes, U.R., Pessoa, D.M., Sukanuma, E., Tomaz, C., Pessoa, V.F. 2005.** Influence of Stimuli Size on Color Discrimination in Capuchin Monkeys. *American Journal of Primatology*. 67:437-446.

- Hunt, D.M., Cowing, J.A., Patel, R., Appukuttan, B., Bowmaker, J.K., Mollon, J.D. 1995.** Sequence and Evolution of The Blue Cone Pigment Gene in Old and New World Primates. *Genomics*. 27:535-538.
- Jacobs, G.H., Deegan II, J.F. 2005.** Polymorphic New World Monkeys With More Than Three M/L Cone Types. *Journal of the Optical Society of América*. 22:2072-2080.
- Jacobs, G.H., Fenwick, J.C., Calderone, J.B., Deeb, S.S. 1999.** Human Cone Pigment Expressed in Transgenic Mice Yields Altered Vision. *The Journal of Neuroscience*. 19:3258-3265.
- Jacobs, G.H., Neitz, J., Krogh, K. 1996a.** Electroretinogram Flicker Photometry and Its Applications. *Journal of The Optical Society of America A*. 13:641-648.
- Jacobs, G. H., Neitz, M., J. F. Deegan II, and J. Neitz. 1996b.** Trichromatic Colour Vision in New World Monkeys. *Nature* 382:156–158.
- Jacobs, G.H., Rowe, M.P. 2004.** Evolution of the Vertebrate Colour Vision. *Clinical and Experimental Optometry*. 87:206-216.
- Jacobs, G.H. 1993.** The Distribution and Nature of Color Vision Among the Mammals. *Biological Reviews*. 68:413–471.
- Jacobs, G.H. 1996.** Primate Photopigments and Primate Color Vision. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 93:577–581.
- Jacobs, GH. 1998.** A Perspective on Color Vision in Platyrrhine Monkeys. *Vision Research*. 38:3307-3313.
- Jacobs, G.H. 2002.** Progress Toward Understanding the Evolution of Primate color vision. *Evolutionary Anthropology* 1:132-135.
- Kandel, E.R., Schwartz, J.H., Jessel, T.M. 2000.** Principles of Neural Science. 1414p. *McGraw-Hill*, USA.
- Kelber, A., Vorobyev, M., Osório, D. 2003.** Animal Colour Vision – Behavioral Tests and Physiological Concepts. *Biological Reviews*. 78:81-118.
- Kevan, P.G., Chittka, L., Dyer, A.G. 2001.** Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds. *The Journal of Experimental Biology*. 204:2571-2580.
- Kremers, J., Silveira, L.C.L., Yamada, E.S., Lee, B.B. 2000.** The Ecology and Evolution of Primate Color Vision. In Gegenfurtner, K.R., Sharpe, L.T.. 2000. Color Vision: From Genes to Perception. 492p. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Lamb, T. 2000.** Photopigments and The Biophysics of Transduction in Cone Photopigments. In Gegenfurtner, K.R., Sharpe, L.T.. 2000. Color Vision: From Genes to Perception. 492p. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Land, M.F., Nilsson, D.E. 2002.** Animal Eyes. 221p. *Oxford University Press*, UK.
- Lee, B.B. 2004.** Paths to Color in the Retina. *Clinical and Experimental Optometry*. 87:239-248.
- Leibovic, K.N. 1990.** Science of Vision. 487p. *Springer*.
- Lucas, P.W., Dominy, N.J., Riba-Hernandez, P., Stoner, K.E., Yamashita, N., Loría-Calderón, E., Petersen-Pereira, W., Rojas-Durán, Y., Salas-Pena, R., Solís-Madrigal, S., Osório, D., Darvell, B.W. 2003.** Evolution and Function of Routine Trichromatic Vision in Primates. *Evolution*. 57:2636-2643.

- Macedonia, J.M., Echternacht, A.C., Walguarnery, J.W. 2003.** Color Variation, Habitat Light and Background Contrast in *Anolis carolinensis* along a Geographical Transect in Florida. *Journal of Herpetology*. 37(3):467-478.
- McLeod, D.I.A., Boyton, R.M. 1979.** Chromaticity Diagram Showing Cone Excitation by Stimuli of Equal Luminance. *Journal of The Optical Society of America*. 69:1183-1186.
- Mello, E.L., Maior R.S., Carey, R.J., Huston, J.P., Tomaz, C., Muller, C.P. 2005.** Serotonin1A-receptor antagonism blocks psychostimulant properties of diethylpropion in marmosets (*Callithrix penicillata*). *European Journal of Pharmacology*. 511:43-52.
- Miranda, G.H.B., Faria D.S. 2001.** Ecological Aspects of Black-Pinelled Marmoset (*Callithrix penicillata*) in The Cerradão and Dense Cerrado of The Brazilian Central Plateau. *Brazilian Journal of Biology*. 61(3):397-404.
- Mollon, J.D., Bowmaker, J.K., Jacobs, G.H. 1984.** Variations of Color Vision in a New World Primate Can be Explained by Polymorphism of Retinal Photopigments. *Proceedings of Royal Society of London B*. 222:373-399.
- Mollon, J.D. 1989.** “Tho’ she knew in that place where they grew...”. *Journal of Experimental Biology*. 146:24-38
- Mollon, J.D. 1999.** Color Vision: Opsins and Options. *Proceedings of The National Academy of Science*. 97:4743-4745.
- Morgan, M.J. Adam, A. Mollon, J.D. 1992.** Dichromats Detect Colour-Camouflaged Objects That Are Not Detected by Trichromats. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 248:291-295
- Nagy, A.L. 1980.** Large-Field Substitution Rayleigh Matches of Dichromats. *Journal of the Optical Society of America*. 70:778-784.
- Nathans, J., Thomas, D., Hogness, D.S. 1986.** Molecular Genetics of Human Color Vision – The Genes Encoding Blue, Green and Red Pigments. *Science*. 232:193-202.
- Neitz, M., & Neitz, J. 1998.** Molecular Genetics and The Biological Basis of Color Vision. in Backhaus, W.G.K., Kliegl, R., Werner, J.S. Color Vision: Perspectives From Different Disciplines. 343p. Walter de Gruyter, Germany.
- Onishi, A., Koike, S., Ida, M., Imai, H., Shichida, Y., Takenaka, O., Hanazawa, A., Konatsu, H., Mikami, A., Goto, S., Suryobroto, B., Kitahara, K., Yamamori, T. 1999.** Dichromatism in Macaque Monkeys. *Nature*. 402:139-140.
- Osorio, D., Smith, A.C., Vorobyev, M., Buchanan-Smith, H.M. 2004.** Detection of Fruit and The Selection of Primate Visual Pigments For Color Vision. *The American Naturalist*. 164:696-708.
- Palmer, S.E. 1999.** Vision Science: Photons to Phenomenology. 810p. *The MIT Press*, USA.
- Peichl, L., Behrmann, G., Kröger, R.H.H. 2001.** For Whales and Seals the Ocean is Not Blue: a Visual Pigment Loss in Marine Mammals. *European Journal of Neuroscience*. 13:1520-1528.
- Pessoa, D.M.A., Araujo, M.F.P., Tomaz, C., Pessoa, V.F. 2003.** Color Discrimination Learning in Black-Handed Tamarin (*Saguinus midas niger*). *Primates* 44:413-418.
- Pessoa, D.M.A., Cunha, J.F., Tomaz, C., Pessoa, V.F. 2005a.** Colour discrimination in the black-tufted-ear marmoset (*Callithrix penicillata*): ecological implications. *Folia Primatologica* 76:125-134.

- Pessoa, D.M.A., Perini, E.S., Carvalho, L.S., Tomaz, C., Pessoa, V.F. 2005b.** Color Vision in *Leontopithecus chrysomelas*: a Behavioral Study. *International Journal of Primatology*. 26:147-158.
- Pessoa, D.M.A., Tomaz, C., Pessoa, V.F. 2005c.** Color Vision in Marmosets and Tamarins: a Behavioral Evidence. *American Journal of Primatology*. 67:1-9.
- Pessoa, V.F., Abrahão, J.C.H., Pacheco, R.A., Pereira, L.C.M., Magalhães-Castro, B., Saraiva, P.E.S. 1992.** Relative Sizes of Cortical Visual Áreas in Marmosets – Functional and Phylogenetic Implications. *Experimental Brain Research*. 88:459-462.
- Regan, B.C., Julliot, C., Simmen, B., Vienot, F., Charles-Dominique, P., Mollon, J.D. 1998.** Frugivory and Colour Vision in *Alouatta seniculus*, a Trichromatic Platyrrhine Monkey. *Vision Research*. 38:3321-3327.
- Regan, B.C., Julliot, C., Simmen, B., Vienot, F., Charles-Dominique, P., Mollon, J.D. 2001.** Fruits, Foliage and The Evolution of Primate Colour Vision. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London*. 356:229-283.
- Riba-Hernandéz, P., Stoner, K.E., Lucas, P.W. 2005.** Sugar Concentration of Fruits and Their Detection Via Color in The Central American Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology*. 67:1-13.
- Riba-Hernandéz, P., Stoner, K.E., Osorio, D. 2004.** Effect of Polymorphic Colour Vision For Fruit Detection in The Spider Monkey *Ateles geoffroyi*, and Its Implications For The Maintenance of Polymorphic Colour Vision in Platyrrhine Monkeys. *The Journal of Experimental Biology*. 207:2465-2470.
- Rowe, M.P., Jacobs, G.H. 2004.** Cone Pigment Polymorphism in New World Monkeys: Are All Pigments Created Equal? *Visual Neuroscience* 21:217-222.
- Rylands, A.B. 1996.** Habitat and Evolution of Social and Reproductive Behavior in Callitrichidae. *American Journal of Primatology*. 38:5-18.
- Rylands, A.B., Schneider, H., Langgth, A., Mittermeier, R.A., Groves, C.P., Rodriguez-Luna, E. 2000.** An Assessment of The Diversity of New World Primates. *Neotropical Primates*. 8:61-93.
- Saito, A., Kawamura, S., Mikami, A., Ueno, Y., Hiramatsu, C., Koida, K., Fujita, K., Kuroshima, H., Hasegawa, T. 2005a.** Demonstration of a Genotype-Phenotype Correlation in The Polymorphic Color Vision of a Non-Callitrichine New World Monkey, Capuchin (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*. 67:471-485.
- Saito, A., Mikami, A., Kawamura, S., Ueno, Y., Hiramatsu, C., Widayani, K.A., Suryobroto, B., Teramoto, M., Mori, Y., Nagano, K., Fujita, K., Kuroshima, H., Hasegawa, T. 2005b.** Advantage of Dichromats Over Thricromats in Discrimination of Color-Camouflaged Stimuli in Nonhuman Primates. *American Journal of Primatology*. 67:425-436.
- Schnapf, J.L., Schneeweis, D.M. 2000.** Electrophysiology of Cone Photoreceptors in The Primate Retina. *In* Gegenfurtner, K.R., Sharpe, L.T.. 2000. Color Vision: From Genes to Perception. 492p. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Sharpe, L.T., Stockman, A., Jägle, H., Nathans, J. 2000.** Opsin Genes, Cone Photopigments, Color Vision and Color Blindness. *In* Gegenfurtner, K.R., Sharpe, L.T.. 2000. Color Vision: From Genes to Perception. 492p. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Shyue, S.K., Boissinot, S., Schneider, H., Sampaio, I., Schneider, M.P., Abee, C.R., Williams, L., Hewett-Emmet, D. Sperling, H.G., Cowing, J.A., Dulai, K.S., Hunt, D.M., Li, W.H. 1998.**

Molecular Genetics of Spectral Tuning in New World Monkey Color Vision. *Journal of Molecular Evolution*, 46:697-702

- Silveira, L.C. Lee, B.B., Yamada, E.S., Kremers, J., Hunt, D. 1998.** Post-Receptor Mechanisms of Colour Vision in New World Primates. *Vision Research*. 38:3329-3337
- Smith, A.C., Buchanan-Smith, H.M., Surridge, A.K., Osorio, D., Mundy, N. 2003a.** The Effect of Colour Vision Status on The Detection and Selection of Fruits by Tamarins (*Saguinus* spp.). *The Journal of Experimental Biology*. 206:3159-3165.
- Smith, A.C., Buchanan-Smith, H.M., Surridge, A.K., Mundy, N.I. 2003b.** Leaders of Progressions in Wild Mixed-Species Troops of Saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and Mustached Tamarins (*S. mystax*), With Emphasis on Color Vision and Sex. *American Journal of Primatology*. 61:145-157.
- Stevenson, M.F., Rylands, A.B. 1988.** The Marmosets, Genus *Callithrix*. In Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Coimbra-Filho, A.F., Fonseca, G.A.B. (eds). *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*. Washington, WWF. Vol 2.
- Stockman, A., Sharpe, L.T. 2000.** Cone Spectral Sensitivities and Color Matching. In Gegenfurtner, K.R., Sharpe, L.T.. 2000. *Color Vision: From Genes to Perception*. 492p. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Stoner, K.E., Riba-Hernández, P., Lucas, P.W. 2005.** Comparative Use of Color Vision for Frugivory by Sympatric Species of Platyrrhines. *American Journal of Primatology*. 67:399-409.
- Sumner, P., Mollon, J.D. 2000a.** Catarrhine Photopigments are Optimized for Detecting Targets Against a Foliage Background. *The Journal of Experimental Biology*. 203:1963-1986.
- Sumner, P., Mollon, J.D. 2000b.** Chromaticity As a Sign of Ripeness in Fruits Taken by Primates. *The Journal of Experimental Biology*. 203: 1987-2000.
- Sumner, P., Mollon, J.D. 2003.** Colors of Primate Pelage and Skin: Objective Assessment of Conspicuousness. *American Journal of Primatology*. 59:67-91.
- Surridge, A.K., Mundy, N.I. 2002.** Trans-specific Evolution of Opsin Alleles and the Maintenance of Trichromatic Color Vision in Callitrichine Primates. *Molecular Ecology* 11:2157-2169.
- Surridge, A.K., Suárez, S.S., Buchanan-Smith, H.M., Smith, A.C., Mundy, N.I. 2005.** Color Vision Pigment Frequencies in Wild Tamarins (*Saguinus* spp.). *American Journal of Primatology*. 67:463-470.
- Sussman, R.W., Kinzey, W.G. 1984.** The Ecological Role of Callitrichidae: a review. *American Journal of Physical Anthropology*. 64:419-449.
- Tovée, M.J. 1996.** An Introduction To The Visual System. 218p. *Cambridge University Press*, UK.
- Travis, D.S., Bowmaker, J.K., Mollon, J.D. 1988.** Polymorphism of Visual Pigments in a Callitrichid Monkey. *Vision Research*. 28:481-490.
- Vilela, S.L., Faria, D.S. 2002.** Dieta de *Callithrix penicillata* (PRIMATES, Callitrichidae) em Áreas de Cerrado no Distrito Federal, Brasil. *Neotropical Primates*. 10:17-20 .
- Vilela, S.L. 2003.** Simpatria de *Alouatta caraya*, *Cebus apella* e *Callithrix penicillata* em Matas de Galeria do Distrito Federal. *Tese de Doutorado*, Brasília, DF.

- Vorobyev, M., Osorio, D. 1998.** Receptor Noise as a Determinant of Colour Thresholds. *Proceedings of The Royal Society of London.* 265:351-358.
- Vorobyev, M. 2004.** Ecology and Evolution of Primate Colour Vision. *Clinical and Experimental Optometry.* 87:230-238.
- Wade, N.J. 1998.** A Natural History of Vision. *MIT Press.* Cambridge, UK.
- Waitt, C., Little, A.C., Wolfensohn, S., Honess, P., Brown, A.P., Buchanan-Smith, H.M., Perret, D.I. 2003.** Evidence From Rhesus Macaques Suggests That Male Coloration Plays a Role in Female Primate Mate Choice. *Proceedings of The Royal Society of London – Biological Sciences.* 270:144-146.
- Walsh, V. 1999.** How Does The Cortex Construct Color? *Proceedings of The National Academy of Science.* 96:13594-13596.
- Wang, D., Oakley, T., Mower, J., Shimmin, L.C., Yim, S., Honeycutt, R.L., Tsao, H., Li, W.H. 2004.** Molecular Evolution of Bats Color Vision Genes. *Molecular Biology and Evolution.* 21:295-302.
- Wässle, H. 2000.** Parallel Pathways From The Outer to The Inner Retina in Primates. In Gegenfurtner, K.R., Sharpe, L.T.. 2000. Color Vision: From Genes to Perception. 492p. *Cambridge University Press.* Cambridge, UK.
- Wilder, H.D., Grünert, U., Lee, B.B., Martin, P.R. 1996.** Topography of Ganglion Cells and Photoreceptors in The Retina of a New World Monkey: The Marmoset *Callithrix jacchus*. *Visual Neuroscience.* 13:335-352.
- Yamada, E.S., Silveira, L.C., Gomes, F.L., Lee, B.B. 1996.** The Retinal Ganglion Cell Classes of New World Primates. *Revista Brasileira de Biologia.* 2:381-396.
- Yamashita, N., Stoner, K.E., Riba-Hernandéz, P., Dominy, N.J. 2005.** Light Levels Used During Feeding by Primate Species With Different Color Vision Phenotypes. *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 58:618-629.
- Yokoyama, S., Radlwimmer, F.B. 1999.** The Molecular Genetics of Red and Green Color Vision in Mammals. *Genetics* 153:919-932

9 – ANEXOS

Anexo I. Espécies fornecedoras de goma e néctar à dieta do *C. penicillata*.

| Miranda & Faria [2001] | Vilela & Faria [2002] |
|--|--|
| <p>Vochysiaceae</p> <p><i>Vochysia thyrsoidea</i>* <i>Qualea grandiflora</i>* <i>Qualea parviflora</i>* <i>Qualea multiflora</i>* <i>Vochysia rufa</i>* <i>Vochysia elliptica</i>*</p> <p>Araliaceae</p> <p><i>Schefflera macrocarpa</i>*</p> <p>Leguminosae</p> <p><i>Sclerolobium paniculatum</i>* <i>Enterolobium ellipticum</i>* <i>Hymenaea stignocarpa</i>* <i>Inga sp</i>*</p> <p>Caryocaraceae</p> <p><i>Caryocar brasiliense</i>*</p> <p>Styracaceae</p> <p><i>Styrax ferrugineus</i>*</p> | <p>Vochysiaceae</p> <p><i>Vochysia thyrsoidea</i>* <i>Vochysia rufa</i>* <i>Vochysia elliptica</i>* <i>Qualea grandiflora</i>* <i>Qualea parviflora</i>* <i>Qualea multiflora</i>*</p> <p>Araliaceae</p> <p><i>Schefflera macrocarpa</i>*</p> <p>Leguminosae</p> <p><i>Sclerolobium paniculatum</i>* <i>Enterolobium ellipticum</i>* <i>Hymenaea stignocarpa</i>* <i>Inga sp</i>*</p> <p>Caryocaraceae</p> <p><i>Caryocar brasiliense</i> +</p> <p>Styracaceae</p> <p><i>Styrax ferrugineus</i> +</p> |

* Fruto
+ Néctar

Anexo 2. Espécies fornecedoras de frutos à dieta do *C. penicillata*.

| Miranda & Faria [2001] | Vilela & Faria [2002] |
|--|--|
| <p>Melastomataceae <i>Miconia albicans</i> <i>Miconia ferruginata</i></p> | <p>Melastomataceae <i>Miconia albicans</i> <i>Miconia ferruginata</i></p> |
| <p>Moraceae <i>Brosimum gaudichaudii</i></p> | <p>Moraceae <i>Brosimum gaudichaudii</i></p> |
| <p>Rubiaceae <i>Alibertia concolor</i></p> | <p>Rubiaceae <i>Alibertia concolor</i></p> |
| <p>Annonaceae <i>Duguetia furfuraceae</i></p> | |
| <p>Dichapetalaceae <i>Tapura amazônica</i></p> | |
| <p>Araliaceae <i>Schefflera macrocarpa</i></p> | |
| <p>Leguminosae <i>Inga</i> sp.</p> | |
| <p>Nyctaginaceae <i>Guapira gracilifolia</i></p> | |
| <p>Simaroubaceae <i>Simarouba versicolor</i></p> | |
| <p>Myrtaceae <i>Blepharocalix salicifolius</i> <i>Siphoneugena densiflora</i> <i>Syzygium jambolana</i>*</p> | <p>Myrtaceae <i>Syzygium jambolana</i>*</p> |

* espécie exótica

Anexo 3. Níveis de detecção entre alvos e folhas (adaxial) da própria espécie em luminosidade alta para fenótipos dicromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|-------------------------------|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Viola sebifera</i> (fruto e semente) | (543), (556), (562+) |
| | <i>Miconia cuspidata</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543), (556), (562+) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543), (556), (562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543), (556), (562+) |
| | <i>M. albicans</i> | (562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>M. albicans</i> | (543), (556) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>M. ferruginata</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543), (556), (562) |
| | sp.1 | (543), (556), (562) |
| | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543), (556) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 4. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (adaxial) em luminosidade alta para fenótipos dicromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|-----------------------------|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (543), (556), (562+) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (556), (562+) |
| | <i>Miconia cuspidata</i> | (543) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543), (556), (562+) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (556), (562+) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543) , (556), (562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543) |
| | <i>M. ferruginata</i> | (543) , (556), (562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543) , (556), (562) |
| | <i>M. cuspidata</i> | (556), (562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543) , (556), (562) |
| | <i>C. brasiliense</i> | (543) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | - | - |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | sp. 1 | (543) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543) , (556), (562) |
| | <i>M. albicans</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543) , (556), (562) |
| | sp. 1 | (556), (562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 5. Níveis de detecção entre alvos e folhas (adaxial) da própria espécie em luminosidade intermediária para fenótipos dicromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|-------------------------------|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Viola sebifera</i> (semente) | (562 +) |
| | <i>Miconia pepericarpa</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543), (556), (562 +) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>V. sebifera</i> (fruto) | (543), (556), (562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543), (556) |
| | <i>M. cuspidata</i> | (543), (556), (562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>M. albicans</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543) |
| | <i>M. fallax</i> | (556), (562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543), (556), (562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto maduro) | (556), (562) |
| | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543), (556), (562) |
| | <i>M. ferruginata</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543), (556), (562) |
| | sp.1 | (543), (556), (562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 6. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (adaxial) em luminosidade intermediária para fenótipos dicromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|--|--|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543), (556), (562+) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) <i>V. sebifera</i> (semente) <i>Miconia fallax</i> <i>M. cuspidata</i> | (543), (556), (562) (543), (556), (562+) (543) , (556) (543) , (556), (562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>M. ferruginata</i> <i>M. fallax</i> <i>M. pepericarpa</i> <i>Caryocar brasiliense</i> | (543) (562) (543) , (556), (562) (556), (562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) <i>M. ferruginata</i> <i>C. brasiliense</i> | (543) , (556), (562) (556), (562) (543) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) <i>M. albicans</i> <i>M. burchelli</i> sp.1 | (543) , (556), (562) (543), (556), (562) (543), (556), (562) (543) , (556), (562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 7. Níveis de detecção entre alvos e folhas (abaxial) da própria espécie em luminosidade alta para fenótipos dicromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|-----------------------------|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543), (556), (562) |
| | <i>Miconia cuspidata</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543), (556), (562+) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (543), (556), (562+) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (556), (562+) |
| | <i>M. ferruginata</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543), (556), (562) |
| | sp.1 | (543) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543), (556), (562+) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543) , (556), (562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543) |
| | sp.1 | (556), (562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | - | - |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>M. albicans</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543), (556), (562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 8. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (abaxial) em luminosidade alta para fenótipos dicromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|-----------------------------|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543), (556) , (562) |
| | <i>Virola sebifera</i> (Fruto) | (556), (562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (562+) |
| | <i>Miconia fallax</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. cuspidata</i> | (543), (556) , (562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543), (556), (562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>V. sebifera</i> (Fruto) | (543) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543), (556) |
| | <i>M. ferruginata</i> | (543), (556), (562) |
| | sp.1 | (543) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543), (556), (562+) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543), (556), (562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | sp.1 | (556), (562) |
| | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543) , (556), (562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>M. albicans</i> | (543), (556), (562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 9. Níveis de detecção entre alvos e folhas (abaxial) da própria espécie em luminosidade intermediária para fenótipos dicromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|-------------------------------|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Miconia cuspidata</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543), (556), (562+) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543), (556), (562) |
| | <i>Virola sebifera</i> (semente) | (562+) |
| | <i>M. ferruginata</i> | (562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543), (556), (562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>V. sebifera</i> (semente) | (556) |
| | <i>M. ferruginata</i> | (543), (556) |
| | sp.1 | (543) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543), (556), (562) |
| | <i>V. sebifera</i> (fruto) | (543) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543) |
| | sp.1 | (556), (562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (556), (562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>M. albicans</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>C. brasiliense</i> | (543) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 10. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (abaxial) em luminosidade intermediária para fenótipos dicromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|-----------------------------|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543), (556), (562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (556), (562) |
| | <i>Miconia ferruginata</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. cuspidata</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543), (556), (562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543), (556) , (562) |
| | <i>V. sebifera</i> (fruto) | (543), (556) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543) |
| | sp.1 | (543) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>M. burchelli</i> | (543), (556), (562) |
| | sp.1 | (556), (562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543), (556), (562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543) , (556), (562) |
| | <i>M. albicans</i> | (543), (556), (562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Anexo II. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (adaxial + abaxial) em luminosidade alta para fenótipos dicromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|-------------------------------|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (543), (556), (562+) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (556), (562+) |
| | <i>Miconia cuspidata</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543), (556), (562+) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (556), (562+) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543), (556), (562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543) |
| | <i>M. ferruginata</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543), (556), (562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543), (556), (562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>C. brasiliense</i> | (543) |
| | sp. 1 | (543) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>M. burchelli</i> | (543), (556), (562) |
| | sp.1 | (556), (562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543), (556), (562) |
| | <i>M. albicans</i> | (543), (556), (562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 12. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (adaxial + abaxial) em luminosidade intermediária para fenótipos dicromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|--|---|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543), (556), (562+) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) <i>V. sebifera</i> (semente) <i>M. fallax</i> <i>M. cuspidata</i> <i>M. pepericarpa</i> | (556), (562) (543), (556), (562+) (543), (556), (562) (543) , (556), (562) (543), (556), (562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) <i>V. sebifera</i> (fruto) <i>M. ferruginata</i> <i>Caryocar brasiliense</i> | (543) , (556), (562) (543) (543) , (556), (562) (556), (562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | sp. 1 <i>C. brasiliense</i> | (543) , (556) (543) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) <i>M. albicans</i> <i>M. burchelli</i> sp. 1 | (543) , (556), (562) (543), (556), (562) (543), (556), (562) (562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 13. Níveis de detecção entre alvos e folhas (adaxial) da própria espécie em luminosidade alta para fenótipos tricromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|--|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543-556), (556-562), (543-562+) |
| | <i>Miconia cuspidata</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543-556), (543-562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. albicans</i> | (556-562) , (543-562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (556-562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-562) |
| | <i>M. albicans</i> | (543-556) |
| | sp. 1 | (543-562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-556), (556-562) |
| | sp. 1 | (543-556) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>M. ferruginata</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | sp. 1 | (556-562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 14. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (adaxial) em luminosidade alta para fenótipos tricromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|--|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543-556), (556-562), (543-562+) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Miconia ferruginata</i> | (556-562), (543-562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>M. cuspidata</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-562) |
| | sp. 1 | (543-562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-556) |
| | sp. 1 | (543-556) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (556-562) |
| | <i>M. albicans</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | sp. 1 | (556-562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 15. Níveis de detecção entre alvos e folhas (adaxial) da própria espécie em luminosidade intermediária para fenótipos tricromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|--|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Miconia pepericarpa</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (semente) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. cuspidata</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>V. sebifera</i> (fruto) | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>M. albicans</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543-562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>C. brasiliense</i> | (543-556), (556-562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. ferruginata</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | sp. 1 | (543-556), (556-562), (543-562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Anexo 16. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (adaxial) em luminosidade intermediária para fenótipos tricromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|--|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Miconia fallax</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>M. cuspidata</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543-556) , (543-562) |
| | <i>M. ferruginata</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto maduro) | (556-562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>M. albicans</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | sp. 1 | (543-556), (556-562), (543-562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Anexo 17. Níveis de detecção entre alvos e folhas (abaxial) da própria espécie em luminosidade alta para fenótipos tricromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|---|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (543-562+) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543-562+) |
| | <i>Miconia cuspidata</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543-562) |
| | <i>V. sebifera</i> (fruto) | (543-556), (556-562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543-556), (556-562) |
| | <i>M. ferruginata</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | sp. 1 | (543-556), (543-562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>C. brasiliense</i> | (543-556), (556-562) |
| | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | sp. 1 | (556-562) |
| | - | - |
| Não detectáveis < 1 JND | - | - |
| | <i>M. albicans</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 18. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (abaxial) em luminosidade alta para fenótipos tricromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|---|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543-556), (556-562), (543-562+) |
| | <i>Miconia fallax</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. cuspidata</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543-562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>M. ferruginata</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | sp. 1 | (543-556), (543-562) |
| | <i>C. brasiliense</i> | (543-556), (556-562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>M. burchelli</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | sp. 1 | (556-562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>M. albicans</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

Anexo 19. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (abaxial) em luminosidade intermediária para fenótipos tricromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|---|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>Miconia ferruginata</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>M. cuspidata</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543-562) |
| | sp.1 | (543-556), (543-562) |
| | | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543-556), (556-562) |
| | sp. 1 | (556-562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>M. albicans</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Anexo 20. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (abaxial) em luminosidade intermediária para fenótipos tricromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|--|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Miconia cuspidata</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (556-562), (543-562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Miconia ferruginata</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>V. sebifera</i> (fruto) | (543-556) |
| | sp.1 | (543-556), (556-562), (543-562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>M. burchelli</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>M. albicans</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |

Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Anexo 21. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (adaxial + abaxial) em luminosidade alta para fenótipos tricromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|---|---|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>V. sebifera</i> (semente) | (543-556), (556-562), (543-562+) |
| | <i>Miconia cuspidata</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | <i>Caryocar brasiliense</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>Miconia ferruginata</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| | <i>M. fallax</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| | <i>M. pepericarpa</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | sp.1 | (543-556), (543-562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (543-556), (543-562) |
| | <i>M. burchelli</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |
| | sp.1 | (556-562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) | (556-562) |
| | <i>M. albicans</i> | (543-556), (556-562), (543-562) |

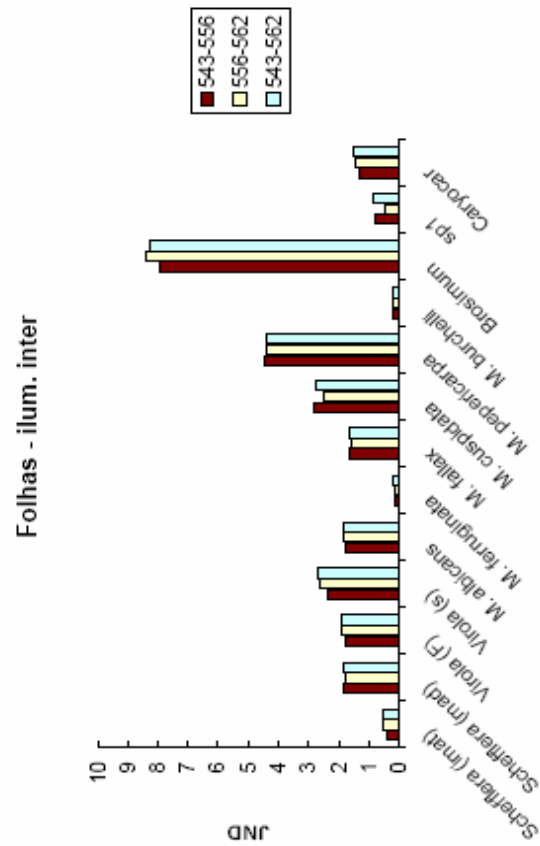
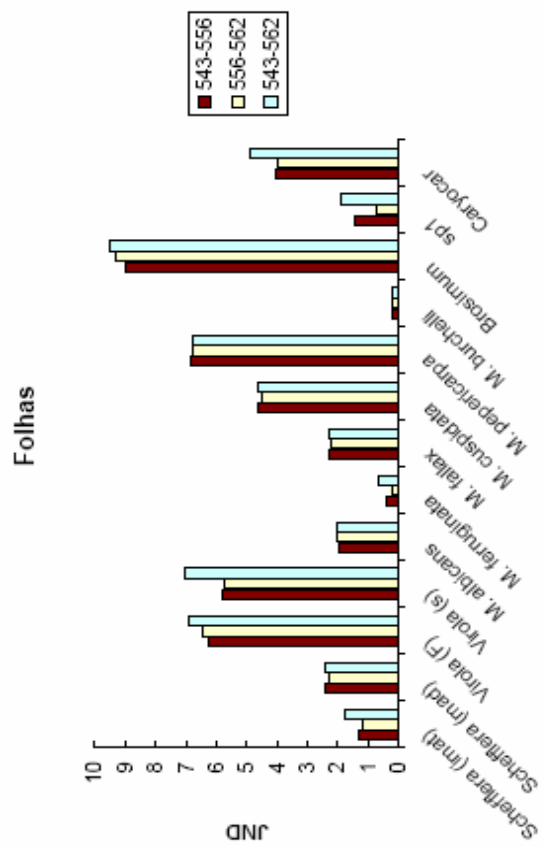
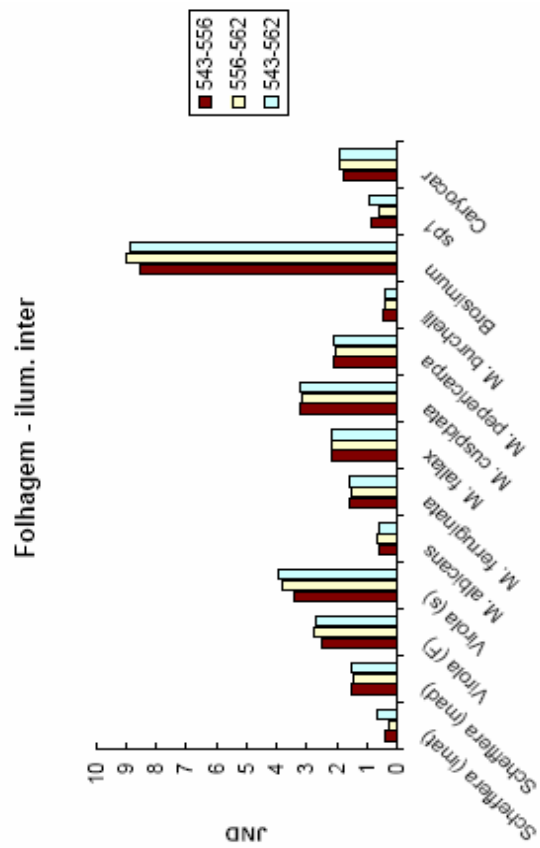
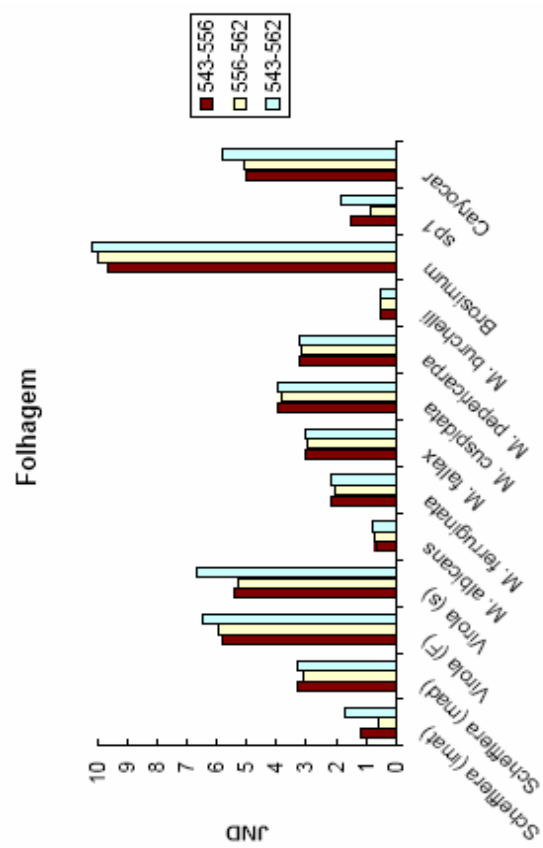
Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.

Obs2. O símbolo + foi utilizado para demonstrar fenótipos que tiveram diferenças superiores a 1JND dos outros fenótipos.

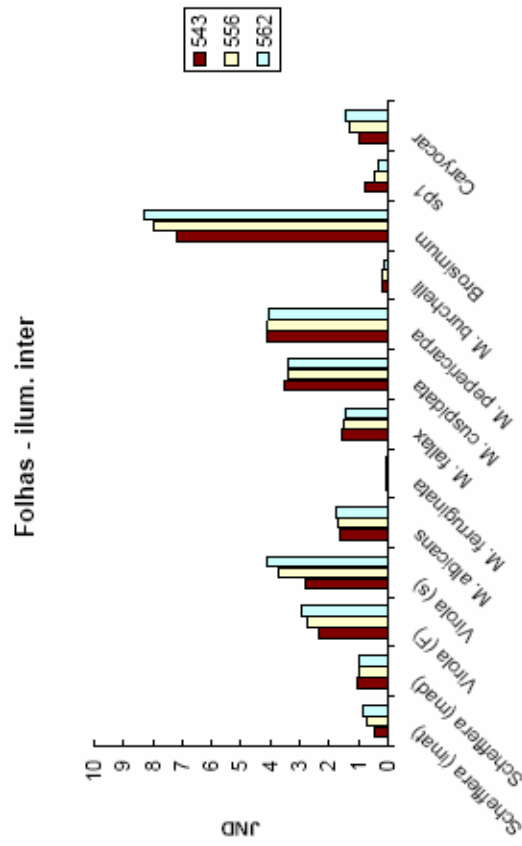
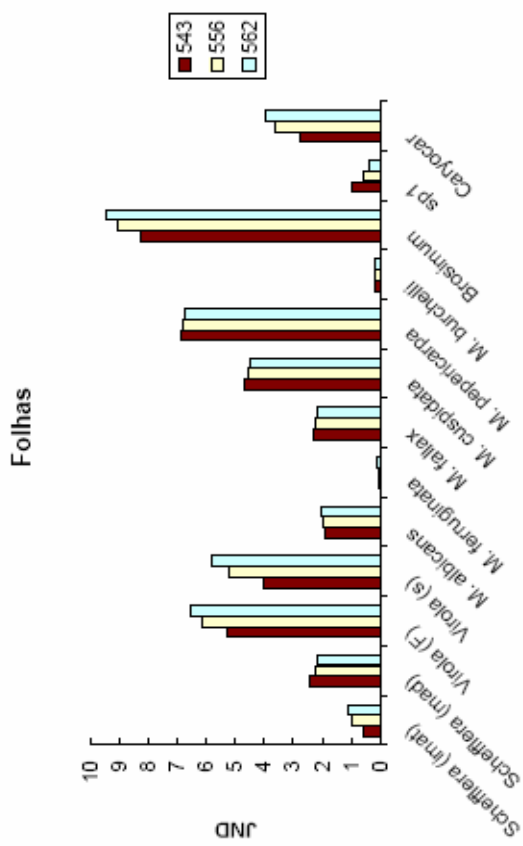
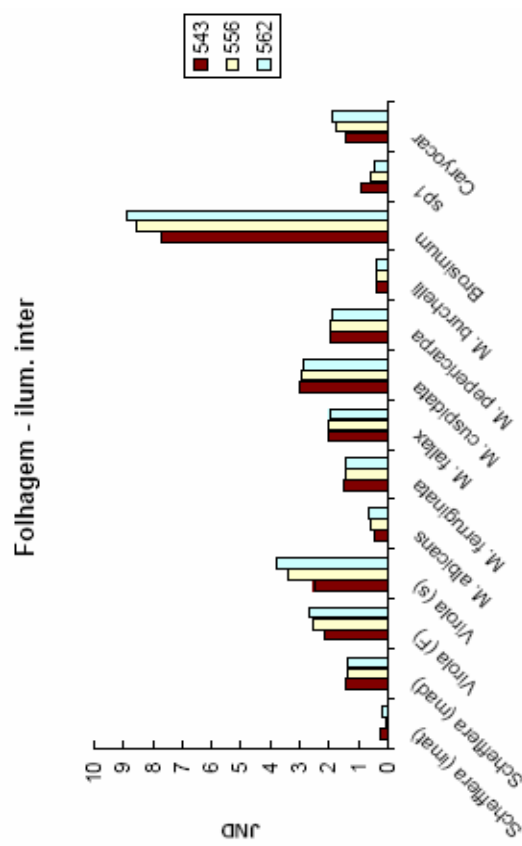
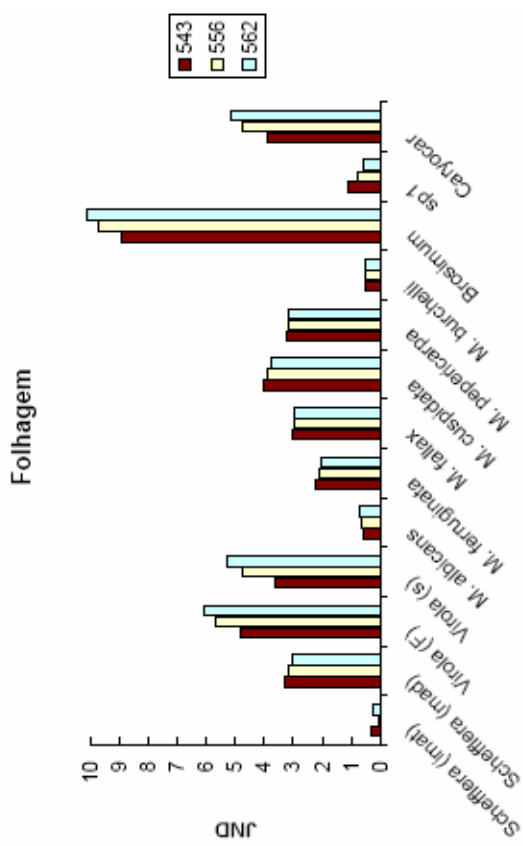
Anexo 22. Níveis de detecção entre alvos e folhagem (adaxial + abaxial) em luminosidade intermediária para fenótipos tricromatas.

| <u>Níveis de detecção</u> | <u>Espécie</u> | <u>Fenótipo</u> |
|-------------------------------------|--|--|
| Extremamente detectáveis > 4 JND | <i>Brosimum gaudichaudii</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) |
| Muito detectáveis 2 – 4 JND | <i>Virola sebifera</i> (fruto) <i>V. sebifera</i> (semente) <i>Miconia ferruginata</i> <i>M. fallax</i> <i>M. cuspidata</i> <i>M. pepericarpa</i> | (543-556), (556-562) , (543-562) (543-556), (556-562), (543-562) (543-556) (543-556), (556-562) , (543-562) (543-556) , (556-562), (543-562) (543-556), (556-562) , (543-562) |
| Detectáveis 1,5 – 2 JND | <i>Schefflera macrocarpa</i> (fruto maduro) <i>Miconia ferruginata</i> <i>Caryocar brasiliense</i> | (543-556) , (556-562), (543-562) (556-562), (543-562) (543-556), (556-562) , (543-562) |
| Pouco detectáveis 1 – 1,5 JND | sp. 1 | (543-556) , (556-562), (543-562) |
| Não detectáveis < 1 JND | <i>S. macrocarpa</i> (fruto imaturo) <i>M. albicans</i> <i>M. burchelli</i> | (543-556), (556-562), (543-562) (543-556), (556-562), (543-562) (543-556), (556-562) , (543-562) |

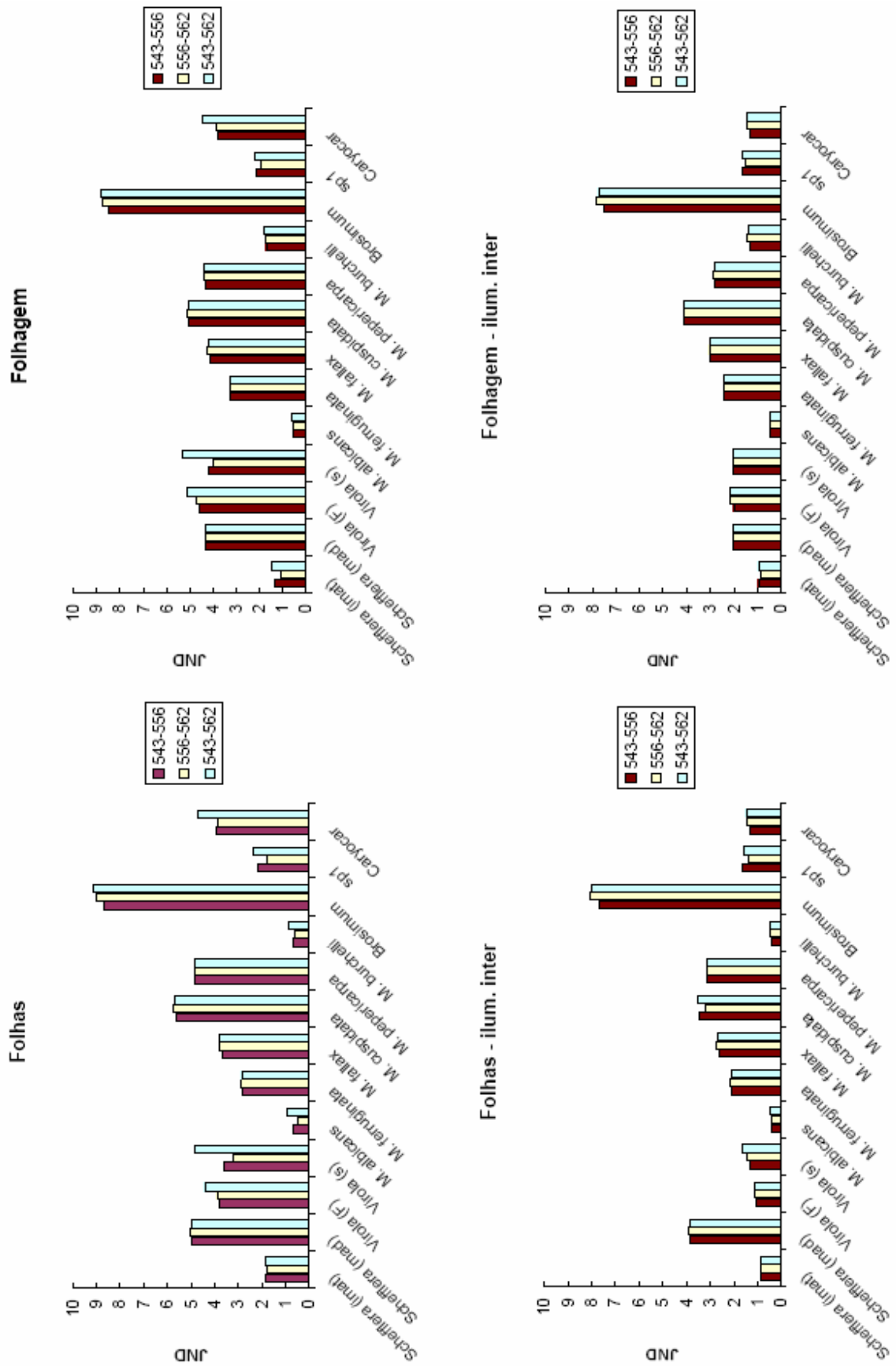
Obs1. Fenótipos que obtiveram a maior distância estão representados em negrito.



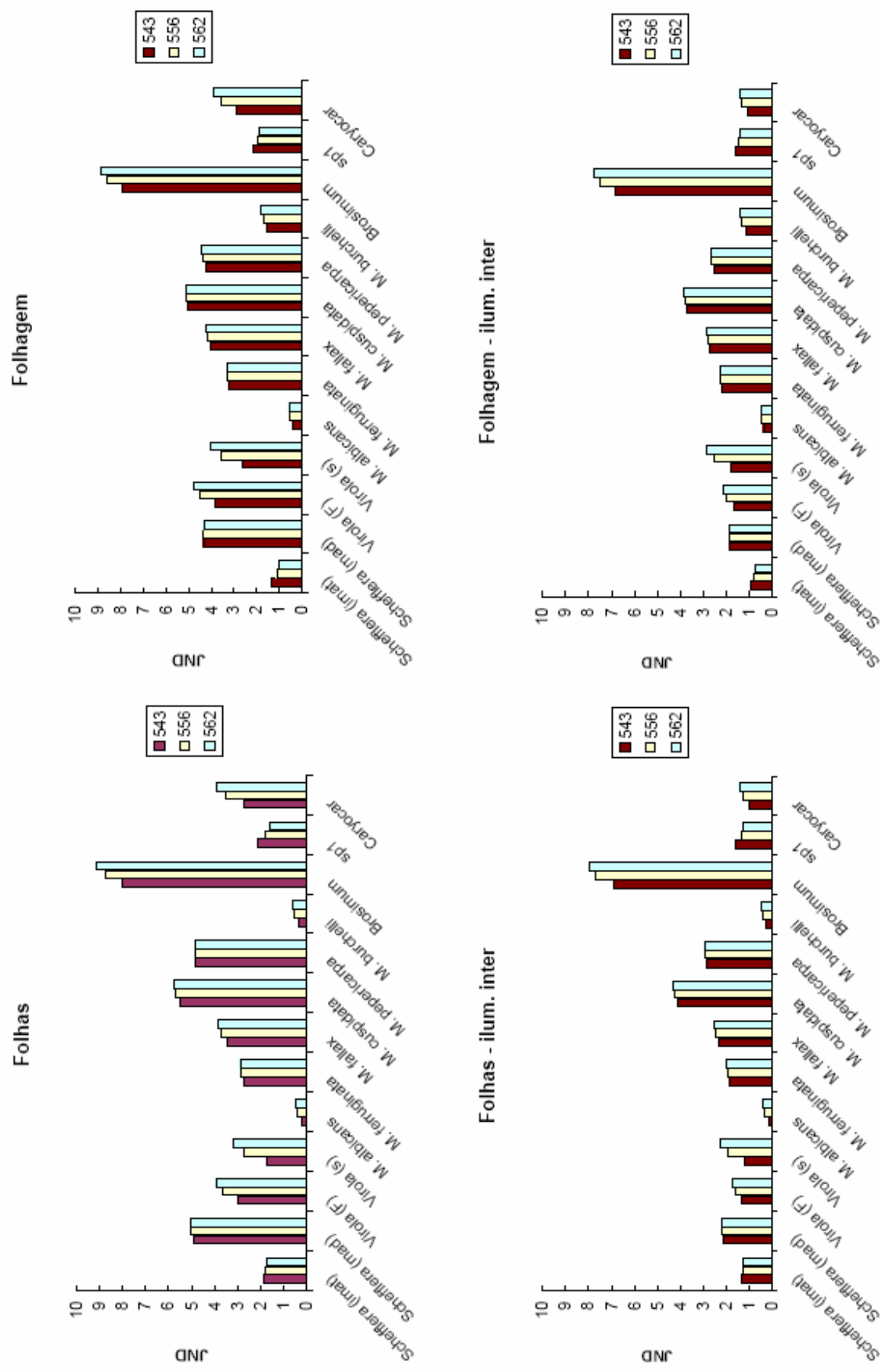
Anexo 23. Distâncias cromáticas por espécie, para fenótipos dicromatas, entre alvos e superfícies adaxiais. Valores abaixo 1 JND representam espécies não detectadas pelo fenótipo.



Anexo 24. Distâncias cromáticas por espécie, para fenótipos dicromatas, entre alvos e superfícies adaxiais. Valores abaixo de 1 JND representam espécies não detectadas pelo fenótipo.

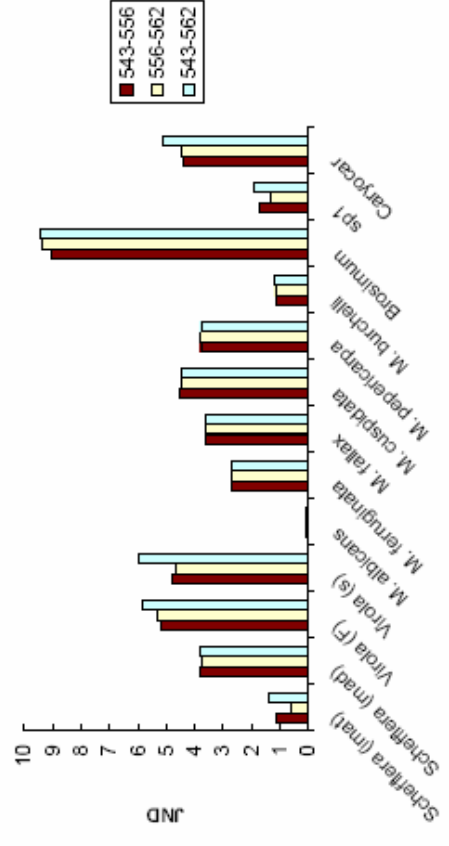


Anexo 25. Distâncias cromáticas por espécie, para fenótipos tricromatas, entre alvos e superfícies abaxiais. Valores abaixo de 1 JND representam espécies não detectadas pelo fenótipo.

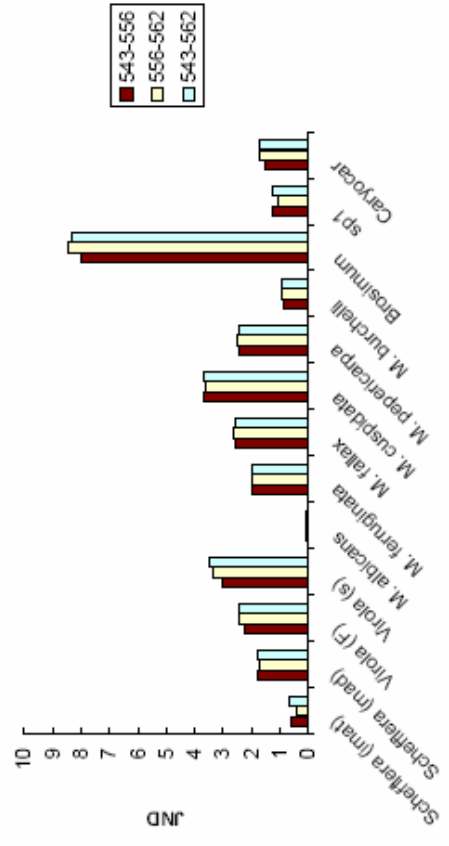


Anexo 26. Distâncias cromáticas por espécie, para fenótipos dicromatas, entre alvos e superfícies abaxiais. Valores abaixo de 1 JND representam espécies não detectadas pelo fenótipo.

Folhagem total

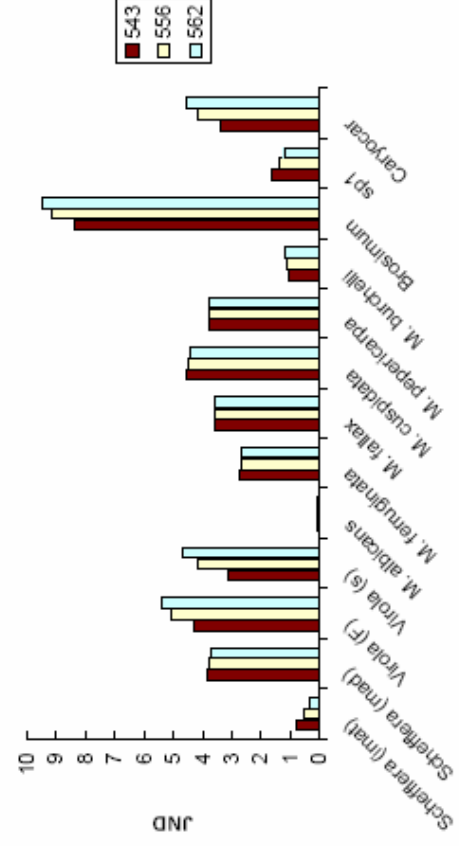


Folhagem total - ilum. inter

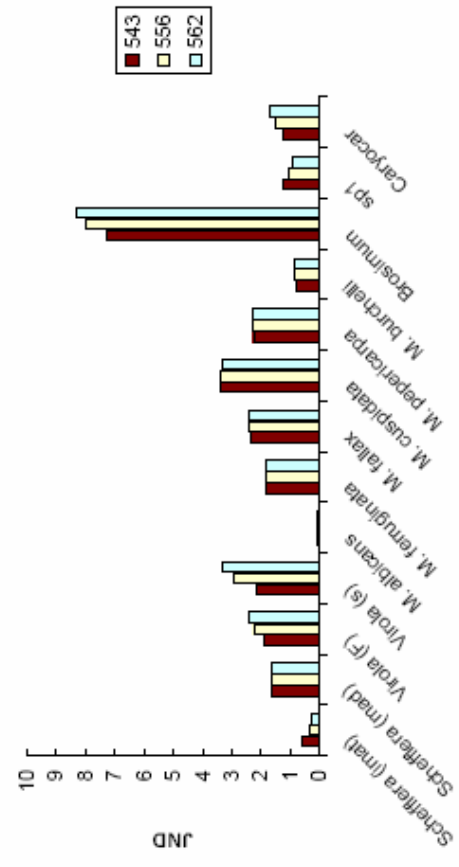


Anexo 27. Distâncias cromáticas por espécie, para fenótipos tricromatas, entre alvos e superfícies adaxial + abaxial. Valores abaixo de 1 JND representam espécies não detectadas pelo fenótipo.

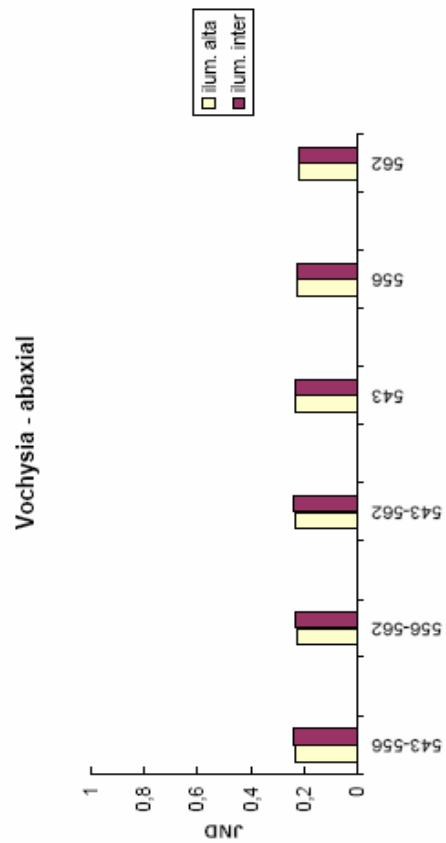
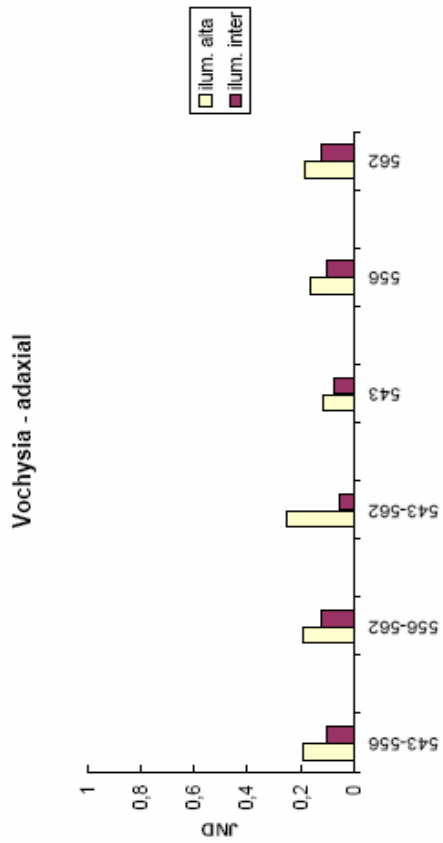
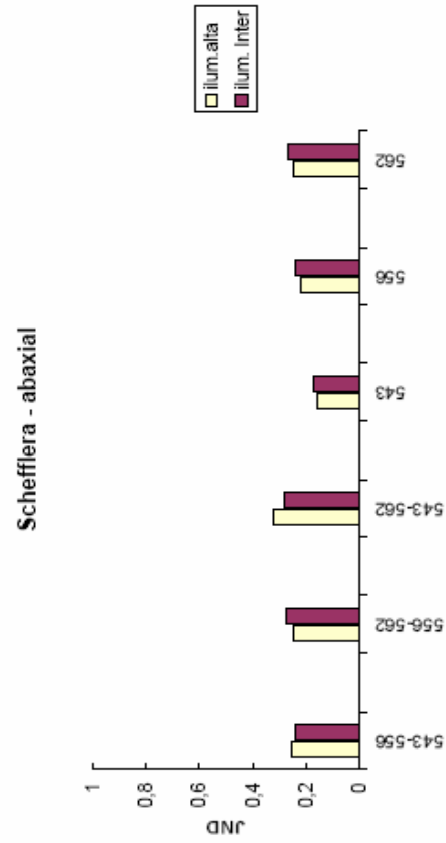
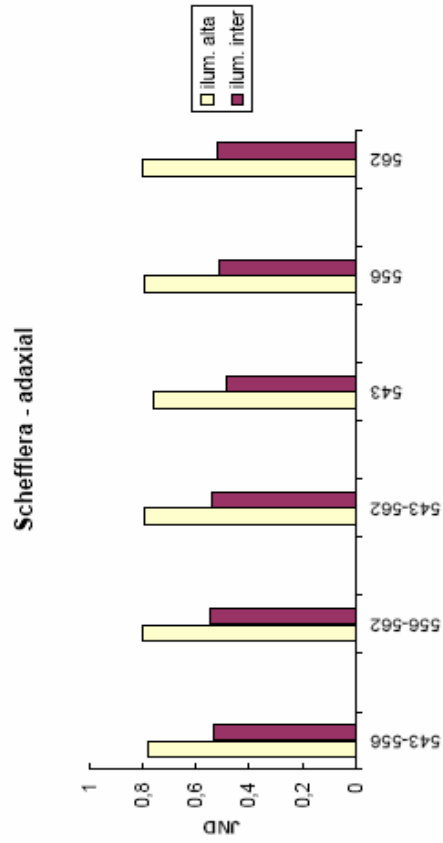
Folhagem total



Folhagem total - ilum. inter



Anexo 28. Distâncias cromáticas por espécie, para fenótipos dicromatas, entre alvos e superfícies adaxial + abaxial. Valores abaixo de 1 JND representam espécies não detectadas pelo fenótipo.



Anexo 29. Distâncias cromáticas das árvores de goma.