

Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós Graduação em Biologia Animal



Análise da percepção de cores em macaco da noite (*Aotus* spp) e humanos: uma abordagem comportamental sob diferentes condições luminosas

Renata Bezerra Duarte Migliolo

2012

Análise da percepção de cores em macaco da noite (*Aotus* spp) e humanos: uma abordagem comportamental sob diferentes condições luminosas

Renata Bezerra Duarte Migliolo

Dissertação apresentada como requisito para a obtenção do Grau de Mestre em Biologia Animal pelo Programa de Pós Graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília.

Orientador: Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa

Brasília/2012

*Dedico este trabalho a minha mãe, ao meu marido e a minha  
pequena Dafne...*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao meu orientador Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa que possibilitou a realização deste trabalho e me deu a oportunidade de conhecer e me apaixonar pela beleza da visão de cores. Agradeço acima de tudo pela confiança, paciência e incentivo constante, até mesmo quando tudo parecia estar errado. A você, o meu eterno e singelo obrigado.

Agradeço ao meu co-orientador Prof. Dr. Daniel Marques de Almeida Pessoa pela idéia do projeto, dicas, pelo olhar crítico que tanto contribuiu para a realização deste trabalho.

À Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Belmira Lara da Silveira Andrade da Costa e ao Prof<sup>o</sup> Dr. Luiz de Gonzaga Gawryszewski pela excelente contribuição no meu projeto de qualificação.

Ao Prof.Dr. Carlos Alberto Bezerra Tomaz por todos os ensinamentos, pela contagiante dedicação e inspiração profissional. Obrigada pelas críticas e sugestões ao meu projeto.

À Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Marília Barros e ao grupo de pesquisa em Neuropsicofarmacologia/FS por ter me acolhido ainda durante o mestrado e por todos os questionamentos e sugestões durante a minha apresentação.

À Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Maria Clotilde Henriques Tavares pela agradável companhia, pelo exemplo admirável de humildade e pela importante contribuição na minha banca.

Aos professores do Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, em especial à atual coordenadora, a Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Carolina Madeira Lucci e às secretárias Daniele e Ana Paula pelo empenho e atenção prestada.

À Comissão Organizadora e à banca avaliadora do Simpósio em Biologia Animal pelas oportunidades e todo aprendizado.

À Universidade de Brasília, ao departamento de Ciências Fisiológicas e ao Laboratório de Neurociências e Comportamento pelo espaço físico utilizado na realização deste trabalho.

À Capes e ao CNPq pelo apoio financeiro.

Ao meu marido Ludovico Migliolo, por ter compartilhado comigo cada momento e por está ao meu lado sempre. Obrigado pelo eterno bom humor, pelos conselhos, pelo exemplo profissional e pela calma durante toda esta trajetória. "Te admiro, Te adoro! Te amo!"

À minha pequena e adorada Dafne Duarte Migliolo, pelo amor incondicional e dispensável de explicações.

Agradeço a Deus por ter me dado força frente às adversidades.

À minha mãe Lúcia Bezerra Varela por todos os ensinamentos e investimento. A saudade me deixa mais forte, amo você!

Ao meu pai Mauro Bezerra Duarte (*in memoriam*) e a minha avó Maria Varela (*in memoriam*) que acompanham de tão longe e de tão perto cada etapa da minha vida.

À minha irmã Raissa Bezerra Duarte, pelo companheirismo e boas conversas.

À minha tia Salete Varela, por toda dedicação, investimento e carinho; e a minha querida sogra Elisabete Fioravanti, pelo incentivo e apoio.

À minhas queridas estagiárias: Natália Gonczarowska, Luana Camargo, Flávia Santos e Christiana Coelho, que compartilharam comigo cada incerteza, cada problema e por fim toda a conquista. Agradeço imensamente a dedicação.

A todos os outros ex-estagiários que também contribuíram com a empolgante confecção dos quadradinhos ou na coleta de dados: Allan Paulo, Pedro Arthur, Luis Guilherme, Lucas Casarini, Ana Carla Camargo, Melissa Merlone, Thalita Siqueira, Marina Almeida e Mariana Rizério.

Aos meus sujeitos experimentais que tiveram uma participação ímpar nos meus dados: Kate, Jack, Sun, Sayid, Shannon, Cris e Álex. O meu profundo respeito e carinho a minha equipe “*Lost*”. E a todos acromatas, dicromatas e tricromatas que participaram desde o piloto até a coleta definitiva dos dados, com muita paciência e bom humor.

Às minhas colegas Simone Kichel e Olga Barbosa que encheram de cores um mundo fisiologicamente preto e branco.

Agradeço especialmente à Rosângela Rodrigues pela amizade, apoio constante e por todos os segredos e risadas compartilhadas. Não menos importantes agradeço com carinho ao Eduardo Gutierrez, Ana Garcia, Rafael Maior, Patrícia Saletti e Danilo Teixeira que me incentivaram nas horas difíceis, ouviram minhas inúmeras reclamações e por fim dividiram comigo bons e divertidos momentos.

Aos meus outros colegas do laboratório que me fizeram companhia durante o mestrado: Carlos Uribe (obrigada acima de tudo pelo auxílio estatístico e coleguismo), Flávia Belham, Eldianne Lima e aos antigos membros que de alguma forma contribuíram e vivenciaram um pouco do meu trabalho: Tiago Altavini, Carolina Carrijo, Carol Lins, Josué Anderson, Maya Maia, Camilla Aleixo, Bruna Côrtes, Rafael Pupe e principalmente à Laís Moreira.

Ao Luís Muehlmann, pela importantíssima contribuição na análise estatística dos dados e tamanha simpatia.

Ao Jardim Zoológico de Brasília por ter concebido os animais e o espaço físico para realização deste trabalho, em especial àquela que realmente acompanharam de perto cada etapa e contribuíram de forma especial para

minha coleta de dados: aos tratadores que faziam das minhas madrugadas momentos divertidos - Cristina, Arthur Nogueira, Damião, Flávio, Íris e Marcos; aos eletricitas - Gaúcho e Sr. Miguel; e ao marceneiro Sr. Iran.

À Maria Marta Mariano, técnica do laboratório, a quem adotei como minha “mãe brasiliense”. Obrigada pela amizade, pelos almoços, pelos momentos tão divertidamente compartilhados.

À Regina Messere Romancini, que foi a primeira a abraçar comigo a idéia de estudar a visão do macaco da noite. Apesar dos poucos momentos, foi ali que tudo começou.

Agradeço imensamente ao Fábio Freitag (UFRN), por tantos emails compartilhados, pelas conversas e pelas dicas na confecção e execução de todo o projeto.

Agradeço ainda ao meu amigo norte-riograndense Cleanto Fernandes (UFRN) pelo incentivo virtual, pela troca de conhecimentos neurocientíficos e acima de tudo pela amizade.

Aos meus amigos “gaúchos” Priscila Rodrigues, Mel Rodrigues e Vitor Horn pela amizade eterna, conselhos e momentos tão divertidos. Sem vocês, Brasília não teria tanta graça.

*“Que os vossos esforços desafiem as impossibilidades...”.*  
*Charles Chaplin*

## RESUMO

Na retina de mamíferos há duas classes de fotorreceptores com diferentes sensibilidades espectrais que possibilitam a visão de cores. Os cones são ativos em condições fotópicas (i.e. em altas intensidades luminosas) e os bastonetes são especializados na visão escotópica (i.e. em baixa intensidade luminosa). Estudos psicofísicos demonstram que sob condições de luz intermediária (mesópica) existe a possibilidade de comparação entre sinais de cones e bastonetes influenciando a percepção de cores. Assim, um estudo comportamental, realizado em animais com diferentes tipos de percepção de cores (acromatas, dicromatas e tricromatas) e sob diferentes faixas de luminosidade, permitiria o entendimento das possíveis estratégias perceptuais empregadas na discriminação de cores e na utilização da luz ambiente. Primatas do Velho Mundo, incluindo humanos, apresentam visão tricromática, enquanto a maioria dos primatas do Novo Mundo apresenta um polimorfismo visual. Uma das exceções é o macaco da noite (*Aotus spp*) que possui apenas um tipo de cone funcional, sendo, portanto, acromata. Embora a grande maioria dos humanos seja tricromata, há ocorrência de dicromatismo (daltonismo) e, em uma frequência muito baixa, casos de acromatismo. Com isso, o objetivo deste trabalho foi Investigar a percepção de cores, sob diferentes condições luminosas, em duas espécies de primatas: macaco da noite (*Aotus spp*) e humanos (*Homo sapiens sapiens*). Para a realização do experimento foram utilizados 2 animais do gênero *Aotus* e 68 indivíduos humanos. Os humanos foram divididos em três categorias visuais: acromatas (5), dicromatas (23) e tricromatas (40). O estudo utilizou um protocolo experimental envolvendo a discriminação de alvos coloridos sob um fundo emborrachado verde, sob três faixas de intensidade luminosa (118,2; 25,8 e 3,5 lux). Com base nos parâmetros analisados, macacos da noite não priorizaram pistas de cor para captura dos itens alimentares, se comportando como acromatas na discriminação dos alvos coloridos. Humanos acromatas apresentaram um baixo desempenho na discriminação dos alvos, dicromatas exibiram maior dificuldade para identificar itens na faixa vermelho-verde e tricromatas foram menos eficientes na detecção de alvos verdes. Sob condições mesópicas, não foi constatado melhoria perceptual decorrente da



participação dos bastonetes em ambos os grupos. Em conclusão, a aplicação do presente protocolo permitiu demonstrar as diferentes estratégias empregadas por primatas na segregação de estímulos coloridos e na utilização de luz do ambiente.

Palavras- chave: percepção de cores, *Aotus*, humanos, condição luminosa

## ABSTRACT

In the mammalian retina there are two types of photoreceptors with different spectral sensitivities that allow color vision. The cones are active in photopic conditions (i.e. high light intensities) and the rods are specialized in scotopic vision (i.e. low light intensity). Psychophysical studies have shown that under conditions of intermediate light intensity (mesopic conditions) color perception may change due to a comparison of signals from rods and cones. . Therefore, a behavioral study conducted in animals with different color perception types (acromats, dichromats and trichromats) and under diverse lighting conditions would allow the understanding of possible perceptual strategies for color discrimination and employment for ambient light. Old World primates, including humans, exhibit trichromatic vision whereas most New World primates show a visual polymorphism. One exception is the owl monkey (*Aotus* spp) which has only a single type of functional cone and thus lacks the capacity for colour vision. Although the majority of humans are trichromat, some individuals exhibit dichromatism (daltonism) and, in a far lesser extent, achromatism. Thus, this study aimed to investigate the color vision perception under different lighting conditions in two primate species: the owl monkey (*Aotus* spp) and human (*Homo sapiens sapiens*). For this purpose were used two animals of the genus *Aotus* and 68 human subjects. Humans were divided into three visual categories: monochromats (5), dichromats (23) and trichromats (40). This study used an experimental paradigm involving the discrimination of colored targets on a green background under three levels of light intensity (118.2, 25.8 and 3.5 lux). The results showed that the owl monkey did not use color cues to capture food items, behaving as monochromat in the discrimination of colored targets. Humans monochromats performed poorly in the identification of targets, dichromats achievement reduced when stimuli were red-green and trichromatic were less efficient in detecting green targets. Under mesopic conditions, monkeys and humans didn't show enhancement of color perception as a behavioral evidence of rod intrusion. In conclusion, this protocol allowed to demonstrate the different strategies employed by primates in the segregation of colored stimuli and in the use of ambient light.

Keywords: color perception, *Aotus*, humans, lighting conditions

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Circuitos neurais dos bastonetes na retina de mamíferos.....	20
Figura 2. Macaco da noite ( <i>Aotus</i> spp).....	26
Figura 3. Espectro de reflectância dos estímulos.....	43
Figura 4. Vista parcial do compartimento de teste .....	44
Figura 5. Etapas experimentais.....	47
Figura 6. Somatório do Tempo de forrageamento em segundos nas três condições luminosas obtida por macaco da noite .....	51
Figura 7. Média do número de alvos capturados nas três condições luminosas obtida por macaco da noite .....	53
Figura 8. Média do número de alvos capturados por minuto de forrageio, nas três condições luminosas, obtida por macaco da noite .....	55
Figura 9. Média do número de alvos capturados por minuto de forrageio, nas quatro etapas experimentais obtida conjuntamente por macaco da noite.....	56
Figura 10. Média da frequência de cheirar por minuto do tempo de forrageio nas três condições luminosas, obtida por macaco da noite .....	58
Figura 11. Média do Total de alvos discriminados nas três condições luminosas obtida para os indivíduos acromatas .....	59
Figura 12. Média do Total de alvos discriminados nas três condições luminosas obtida para os indivíduos dicromatas .....	60
Figura 13. Média do Total de alvos discriminados nas três condições luminosas obtida para os indivíduos tricromatas .....	61
Figura 14. Média do número de alvos discriminados nas quatro etapas experimentais obtida para os indivíduos acromatas.....	62
Figura 15. Média do número de alvos discriminados nas quatro etapas experimentais obtida para os indivíduos dicromatas .....	63
Figura 16. Média do número de alvos discriminados nas quatro etapas experimentais obtida para os indivíduos tricromatas.....	64
Figura 17. Média comparativa do número de alvos discriminados nas quatro etapas experimentais entre as categorias visuais .....	65
Figura 18. Principais frutos consumidos pelo macaco da noite .....	71

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Descrição dos sujeitos experimentais .....	37
Tabela 2. Descrição dos indivíduos acromatas .....	40
Tabela 3. Colorações utilizadas para pintura do alvo alimentar .....	41
Tabela 4. Colorações utilizadas para pintura dos elementos de fundo .....	42
Tabela 5. Faixas de Intensidade Luminosa .....	48

## **LISTA DE ABREVIATURAS**

M: Via magnocelular

P: Via Parvocelular

K: Via Koniocelular

CIE: Comissão Internacional de Iluminação

## SUMÁRIO

<b>1.0 INTRODUÇÃO</b> .....	16
1.1. Fisiologia da Visão .....	16
1.2 Visão de Cores.....	16
1.2.1 Processo Biológico .....	16
1.2.2 Importância .....	17
1.2.3 Canais de Cores .....	18
1.2.4 Interação cone-bastonete .....	18
1.2.5 Faixas de Intensidade Luminosa .....	20
1.3 Visão de Cores em Primatas.....	21
1.3.1 Primatas não-humanos.....	21
1.3.1.1 O macaco da noite: <i>Aotus</i> .....	22
1.3.2 Primatas Humanos .....	26
1.4 Aspectos ecológicos da Visão de Cores .....	28
1.4.1 Estratégias de Forrageamento e Visão de Cores .....	28
1.4.2 Utilização de sinais olfativos na atividade de forrageamento.....	31
1.4.3 Influência da intensidade luminosa no forrageio de primatas .....	32
<b>2.0 JUSTIFICATIVA</b> .....	34
<b>3.0 OBJETIVOS</b> .....	35
3.1. Objetivo Geral .....	35
3.2 Objetivos Específicos.....	35
<b>4.0 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	36
4.1. Aspectos Éticos.....	36
4.2 Local de Estudo .....	36
4.3 Sujeitos Experimentais.....	36
4.3.1 Macaco da Noite .....	36
4.3.2 Humanos .....	37
4.4 Estímulos .....	38
4.5 Ambiente .....	43
4.5.1 Recinto experimental: Macaco da Noite .....	43
4.5.2 Sala experimental: Humanos.....	44
4.6 Procedimento experimental.....	45

4.6.1 Macaco da Noite .....	45
4.6.2 Humanos .....	46
4.7 Análise dos Dados .....	48
4.7.1 Macaco da Noite .....	48
4.7.2 Humanos .....	49
<b>5.0 RESULTADOS</b> .....	<b>50</b>
5.1. Macaco da Noite .....	50
5.1.1 Tempo de Forrageamento .....	50
5.1.2 Número de alvos capturados .....	52
5.1.3 Eficiência de Forrageamento .....	54
5.1.4 Escolha baseada no brilho.....	56
5.1.5 Frequência de <i>sniffing</i> .....	57
5.2. Humanos .....	59
5.2.1 Total de alvos discriminados.....	59
5.2.1.1 Acromatas.....	59
5.2.1.2 Dicromatas.....	60
5.2.1.3 Tricromatas .....	60
5.2.2 Escolha baseada no brilho.....	61
5.2.2.1 Acromatas.....	61
5.2.2.2 Dicromatas.....	62
5.2.2.3 Tricromatas.....	63
5.2.3 Diferença entre as categorias visuais .....	64
<b>6.0 DISCUSSÃO</b> .....	<b>66</b>
6.1. Macaco da Noite .....	66
6.1.1 Tempo de Forrageamento .....	66
6.1.2 Número de alvos capturados.....	67
6.1.3 Eficiência de Forrageamento .....	68
6.1.3.1 Aspectos ecológicos da atividade de forrageamento .....	68
6.1.3.2 Influência da intensidade luminosa sob a eficiência de forrageamento .....	71
6.1.4 Escolha baseada no brilho.....	73

6.1.5	Frequência de <i>sniffing</i> .....	75
6.1.6	Aspectos gerais da visão de cores em macaco da noite .....	77
6.2.	Humanos .....	79
6.2.1	Total de alvos discriminados.....	79
6.2.1.1	Acromatas.....	79
6.2.1.2	Dicromatas .....	80
6.2.1.3	Tricromatas.....	80
6.2.2	Influência da intensidade luminosa sobre a segregação de texturas camufladas .....	81
6.2.2.1	Interação cone-bastonete entre as categorias visuais.....	81
6.2.3	Diferenças de desempenho entre as categorias visuais: Total de alvos discriminados e intensidade luminosa .....	84
6.2.4	Escolha baseada no brilho.....	87
6.3.	Aspectos comparativos entre macaco da noite e humanos .....	88
<b>7.0</b>	<b>CONCLUSÕES</b> .....	<b>89</b>
<b>8.0</b>	<b>LIMITAÇÕES METODOLÓGICAS E PERSPECTIVAS FUTURAS</b> .....	<b>91</b>
<b>9.0</b>	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>93</b>
Anexo I	– Documento de aprovação do Comitê de Ética Animal .....	113
Anexo II	– Documento de aprovação do Comitê de Ética Humano .....	114
Anexo III	– Questionário de Avaliação .....	115
Anexo IV	– Leitura das Instruções .....	116



## **1.0 INTRODUÇÃO**

### **1.1 Fisiologia da Visão**

Ao longo do desenvolvimento, os seres vivos adquiriram a capacidade de responder adequadamente às mudanças impostas pelo seu ambiente natural. A evolução do sistema sensorial foi direcionada no sentido de tornar capaz a recepção de estímulos, interpretação e reação do organismo. A visão é uma das mais importantes funções na sobrevivência de um indivíduo, auxiliando em numerosos comportamentos tais como forrageio, predação e escolha de parceiro (Zhao *et al.*, 2009).

Em mamíferos, o olho é o órgão responsável pela captação do estímulo luminoso e pela conversão seletiva do estímulo em impulsos elétricos a serem decodificados pelo sistema nervoso. Estruturalmente o olho contém células fotorreceptoras, chamadas de cones e bastonetes, que estão situadas na retina, especializadas em transformar o sinal luminoso em linguagem neuronal.

Os cones estão concentrados na fóvea, sendo responsáveis pela percepção de detalhes espaciais e são especializados para visão diurna em alta intensidade luminosa (fotópica). Podem ser de três tipos: cones S – que absorvem comprimentos de onda curtos na região azul-violeta do espectro visível; cones M – que absorvem comprimentos de onda médios na região verde; e cones L – que absorvem comprimentos de onda longos na região amarelo-vermelho (Bowmaker *et al.*, 1991; Sumner e Mollon, 2003). Quanto aos bastonetes, eles estão ausentes na fóvea, apresentam uma alta sensibilidade à luz, baixa resolução temporal e são especializados para a visão noturna (escotópica).

A presença dessas células fotorreceptoras com diferentes sensibilidades espectrais, associada a mecanismos neurais específicos, propiciam ao animal a visão de cores (Dacey, 2000; SurrIDGE *et al.*, 2003).

### **1.2 Visão de Cores**

#### **1.2.1 Processo Biológico**

O processo biológico que resulta em visão de cor é iniciado por comparações de sinais neurais de diferentes classes de fotorreceptores que

contém fotopigmentos espectralmente distintos (Jacobs *et al.*, 1996). Então, a visão de cores exige pelo menos dois tipos diferentes de fotopigmentos nos cones da retina, que resultem em duas curvas de absorção de luz, para que o sistema nervoso possa então compará-las e processá-las (Gegenfurtner, 2003).

Classicamente, há uma relação entre o número dos tipos de cones e a capacidade de visão de cor. Quando duas populações estão ativas ao mesmo tempo, elas produzem uma visão dicromática e três tipos de cones é a base da visão tricromática (Jacobs *et al.*, 1993). A presença de uma única classe de cones confere ao indivíduo a visão monocromata.

A cor depende de três atributos básicos: o brilho, a saturação e a matiz. O brilho qualifica as cores do claro ao escuro. Em condições de iluminação variável, não é confiável porque depende da distribuição espectral do iluminante (Mollon, 1989). A saturação também varia dependendo do ângulo entre a superfície refletora, o iluminante e o observador (Zaidi, 2001), caracterizando a cor do estado acromático – tons de cinza – ao saturado. Enquanto a matiz, fornece o atributo perceptual da cor (ex. azul, vermelho, verde), permanecendo invariável quando o brilho e a saturação mudam (Wyszecki e Stiles, 1982; Pokorny *et al.*, 1991).

### **1.2.2 Importância da Visão de Cores**

A visão de cor é uma capacidade comportamental que permite aos animais discriminarem variações na composição espectral da luz, independentemente das variações na intensidade (Jacobs *et al.*, 1993; Jacobs e Rowe, 2004; Kelber e Roth, 2006).

Um grande número de animais usa a cor para detectar, discriminar e reconhecer objetos tais como fontes de alimento (por exemplo, flores ou frutas), escolha de parceiros (como é o caso de borboletas e pássaros), delimitação de territórios (Kelber e Roth, 2006) e detecção de potenciais predadores (Caine, 2002; Smith *et al.*, 2004).

Experimentos psicofísicos têm demonstrado que, somada à informação de luminância, a cor fornece o reconhecimento rápido e uma melhor memorização de objetos (Gegenfurtner e Rieger, 2000; Wichmann *et al.*, 2002),

além de que ajuda na detecção de objetos que estão em meio a um fundo variável, como frutos entre folhas orientadas aleatoriamente (Mollon, 1989).

### **1.2.3 Canais de cor**

A retina de vertebrados contém uma diversidade de tipos celulares neurais onde múltiplas representações paralelas do mundo visual emergem (Dacey, 1996). Dentre os tipos celulares, as células ganglionares recebem sinais oriundos dos cones e bastonetes, via circuitaria retiana, dando origem às vias paralelas que transmitem os sinais para o cérebro.

Há três grandes grupos distintos de células, que formam três vias morfológica e funcionalmente diferentes: a via magnocelular (M), a via parvocelular (P) e a via koniocelular (K) (Lee *et al.*, 1997; Silveira *et al.*, 2004), que apresentam uma organização centro-periferia antagônica (Wiesel e Hubel, 1966).

A via M recebe a soma dos canais dos sinais de cones M e L (Dacey, 1996) formando a base do canal de luminância (L + M) (Gegenfurtner, 2003), estando envolvida na percepção dos sinais acromáticos. As duas outras vias elaboram os sinais cromáticos na retina dos primatas. A via P envolve a diferenciação entre os sinais provenientes dos cones L e M (L – M), formando a base para o canal de otonância vermelho-verde (Dacey, 1996). Enquanto que a via K envolve a diferenciação entre o sinal do cone S com a soma dos sinais dos cones M e L [S – (L+M)], formando a base do canal de otonância azul-amarelo (Dacey e Lee, 1994; Dacey, 1996; Gegenfurtner, 2003).

### **1.2.4 Interação cone-bastonete**

Embora na visão clássica, cones sejam responsáveis pela visão fotópica e bastonetes pela visão escotópica, vários estudos demonstram que sob condições mesópicas, isto é, condições de intensidade luminosa intermediária, tanto cones quanto bastonetes contribuem para visão de cor (McCann e Benton, 1969; Ambler e Proctor, 1976; Reitner *et al.*, 1991; Wyszecki e Stiles, 2000; Kelber e Roth, 2006; Cao *et al.*, 2008a; Cao *et al.*, 2008b; Shepherd e Wyatt, 2008; Field *et al.*, 2009).

Essa interação dos bastonetes na via de cores pode ser atribuída à eficiência do sistema visual em convergir sinais de cones e bastonetes, do olho ao cérebro, ao longo da mesma via (Daw *et al.*, 1990), ou seja, os bastonetes não possuem uma via exclusiva e em alguns estágios do processamento visual na retina, o sistema visual deve lidar simultaneamente com os sinais de cones e bastonetes (literatura revisada por Sun *et al.*, 2001).

Evidências anatômicas e fisiológicas demonstram múltiplas vias nos circuitos neurais dos bastonetes. A primeira rota é atribuída às sinapses entre bastonetes, células bipolar bastonete ON (*rod bipolar on*), células amácrinas II e célula bipolar-cone ON e OFF (*cone bipolar*). Sugere-se que essa via é responsável pela visão dos bastonetes em baixos níveis de luz e pela transmissão de sinais lentos. A segunda via transmite informações via junção comunicante (*gap junction*) cone-bastonete e célula bipolar-cone ON/OFF e, hipoteticamente, media à visão em níveis mesópicos e escotópicos e transmite sinais rápidos (Daw *et al.*, 1990; Sharpe, *et al.*, 1999; Wässle, 2004) (Figura 1).

Quando cones e bastonetes estão ativos a níveis mesópicos, tem sido demonstrado que a ativação dos bastonetes altera os três atributos da percepção de cores, i.e. a matiz, a saturação e o brilho (Ikeda e Shimozono, 1981; Benimoff *et al.*, 1982; Stabell e Stabell, 1975; Buck *et al.*, 1998; Nerger *et al.*, 2003). Em alguns animais de hábitos noturnos, mecanismos distintos como a interação oponente entre bastonetes e cones (Powers e Easter, 1978; Kelber e Roth, 2006), sensibilidade de cones em condições de baixa intensidade (Roth e Kelber, 2004) e bastonetes com diferentes sensibilidades espectrais (King, *et al.*, 1993; Kelber e Roth, 2006) possibilitam a sensibilidade espectral à noite.

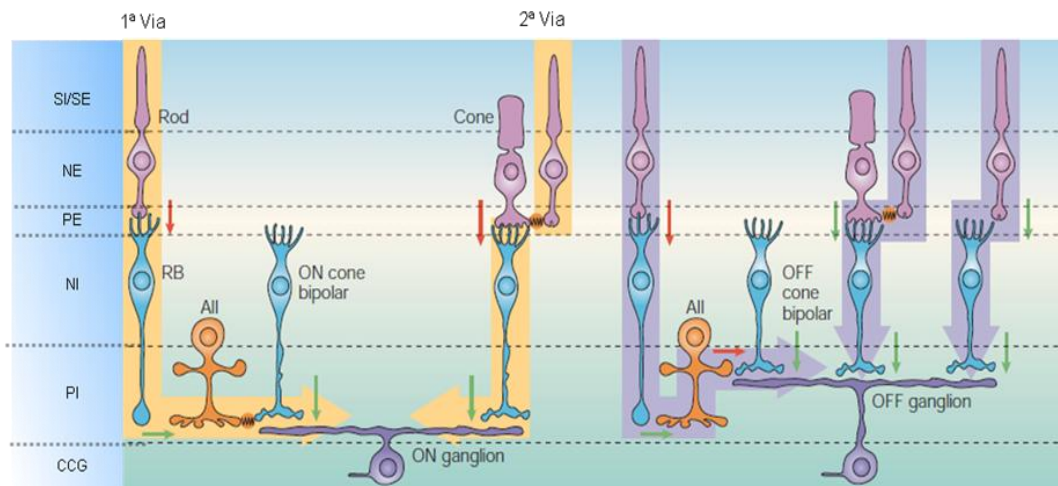


Figura 1. Circuitos Neurais dos bastonetes na retina de mamífero. Os neurônios apresentam uma distribuição laminar: SI/SE: Segmento interno e externo dos cones e bastonetes; NE: Camada Nuclear Externa; PE: Camada Plexiforme Externa; NI: Camada Nuclear Interna; PI: Camada Plexiforme Interna, CCG: Camada de Células Ganglionares (Adaptado de Wässle, 2004).

### 1.2.5 Faixas de Intensidade Luminosa

Os animais têm evoluído órgãos sensoriais para detectar e medir mudanças no ambiente (Manning e Brainard, 2009). Exemplo disto é a grande habilidade do sistema visual, capaz de processar informação sob uma ampla faixa de intensidade luminosa, da ofuscante luz do dia até a iluminação das estrelas à noite (Billino *et al.*, 2008).

A sensibilidade espectral do olho é diferente a diferentes níveis de luz (Várady e Brodgi, 2006), resultando em mudanças no desempenho visual no processamento de diferentes comprimentos de onda.

Em 1823, Jan Evangelista Purkinje (Purkinje, 1823) descreveu uma mudança na sua percepção de brilho relativo à coloração das flores azuis e vermelhas sob iluminação ambiente e que tendia a diminuir ao anoitecer. Esta experiência caracteriza uma mudança na sensibilidade espectral da retina duplex humana, causada pela transição da visão de cones para visão de bastonetes. Esta transição através da participação de cones e bastonetes em intensidade de luz intermediária é comumente chamada de mudança de Purkinje (Freyssinier *et al.*, 2006).

Em 1924, a Comissão Internacional de Iluminação (CIE) desenvolveu um sistema de fotometria padrão que definiu a função espectral de eficiência luminosa humana. Este sistema é aplicado ao nível de intensidade luminosa

alto, em que o sistema de cone na retina opera para gerar sinais visuais, caracterizando a fase fotópica. Um novo sistema foi desenvolvido em 1951 pela CIE, a fim de definir níveis de luz extremamente baixos da resposta espectral do sistema de bastonetes que difere totalmente do sistema de cones, determinando-se a visão escotópica.

A faixa mesópica é freqüentemente limitada por níveis de luz correspondendo a luminância entre aproximadamente 0,001 e 3  $\text{cd/m}^2$  (Wyszecki e Stiles, 1982; CIE, 1989; Rea, 2000), Entretanto, nenhum sistema fotométrico oficial tem sido desenvolvido para níveis de intensidade moderada na faixa mesópica devido à natureza complexa de mudança da função visual com os níveis de luminância (Sagawa, 2006). Embora a percepção de brilho seja um critério importante para o sistema visual na discriminação de luz do ambiente sob esta faixa de intensidade luminosa, outros critérios visuais, tais como acuidade visual ou tempo de reação, são importantes na fase mesópica (Sagawa, 2006; Rea *et al.*, 2004). Entre 3 e  $10^{-3}$   $\text{cd/m}^2$  gradualmente perde-se a visão de cor e a acuidade visual é prejudicada (Szalmas *et al.*, 2006).

Não é fácil predizer o teste comportamental e a faixa de luminosidade onde a visão de cor é utilizada por uma dada espécie (Land e Osório, 2003), o que acaba prejudicando os resultados de estudos comportamentais que envolvem diferentes intensidades luminosas.

### **1.3 Visão de Cores em Primatas**

#### **1.3.1 Primatas não-humanos**

Em comparação a outros mamíferos, os primatas em geral são animais de orientação essencialmente visual. A visão é a sua principal modalidade sensorial o que se reflete na complexidade de seu sistema visual e na porção de córtex cerebral destinado à análise da informação visual (Tovée, 2008).

O dicromatismo é a condição encontrada na maioria dos mamíferos (Jacobs *et al.* 1993), porém, entre os mamíferos placentários, a tricromacia aparece entre primatas (Jacobs *et al.* 1993; Arrese *et al.* 2002; SurrIDGE *et al.* 2003). No entanto, os antropóides, que compreendem os catarrinos (homens e macacos do Velho Mundo) e os platirinos (macacos do Novo Mundo) têm uma

maior variedade de fenótipos para visão de cor do que qualquer outro grupo de mamíferos (Dos Santos *et al.*, 2005).

Os macacos do Velho Mundo apresentam uma visão tricromática (Kremers *et al.*, 1999), caracterizada pela ocorrência de um tricromatismo uniforme, em que machos e fêmeas possuem três tipos de cones na retina: S, L e M. Em contrapartida, a maioria dos primatas do Novo Mundo apresenta um polimorfismo visual, em que há um único gene M/L situado no cromossomo X, detentor de dois, três ou até mesmo cinco alelos (Jacobs 2002, 2007, 2009), além do gene autossômico S, localizado no cromossomo 7. Por estar localizado no cromossomo sexual, o gene M/L possibilita que as fêmeas heterozigotas sejam tricromatas, enquanto fêmeas homozigotas e machos são dicromatas (Jacobs *et al.*, 2007).

Apesar da predominância desse polimorfismo visual entre os macacos do Novo Mundo, alguns estudos demonstram duas exceções a esse sistema: os gêneros *Alouatta* (bugio) e *Aotus* (macaco da noite). O *Alouatta* (*A. caraya* e *A. seniculus*) apresenta um tricromatismo uniforme, semelhante aos catarrinos (Jacobs *et al.*, 1996; Kainz *et al.*, 1998; Araujo *et al.*, 2008).

#### **1.3.3.1 O macaco da noite: *Aotus***

O macaco da noite (Figura 2) é o único antropóide noturno vivo e acredita-se que seu hábito noturno foi secundariamente adquirido e que seu ancestral era de fato diurno (Martin, 1990). Então, possivelmente, o *Aotus* é representante de uma espécie em transição de um estilo de vida diurno a um estilo de vida noturno. Na verdade, o arranjo dos genes, pigmentos e visão de cor o faz único entre os primatas (Jacobs *et al.*, 1993).

Taxonomicamente, o macaco da noite pode ser classificado como representante da classe Mammalia, ordem Primates, subordem Haplorrhini, infraordem Simiiformes, família Aotidae e do gênero *Aotus*.

Ocorrem no norte da Argentina, na Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Panamá, Paraguai, Peru e Venezuela, representando a mais ampla distribuição entre primatas da América do Sul (Elliot *et al.*, 1976; Ayres e Deutsch, 1982; Dixon, 1983; Ford, 1994). Todas as espécies brasileiras de macaco da noite ocorrem na Floresta Amazônica.

Dentre suas características morfológicas gerais, são animais pequenos, de cor geral castanha, com castanho-acinzentado nas laterais do corpo e castanho-avermelhado por todo o dorso, apresentando uma pelagem curta. Possui o ventre laranja-brilhante e uma faixa castanho-acinzentada no pescoço que separa a coloração do abdômen daquela do queixo. Faixas laterais negras da face são curtas e estreitas. A coloração da pelagem é um dos padrões utilizados para divisão das espécies e subespécies que compõem o gênero *Aotus*. Os macacos da noite adultos pesam entre 700 e 1200g (Smith e Jungers, 1997). O comprimento total da cabeça e corpo é de 300 a 420 mm e o da cauda, de 250 a 440mm (Rowe, 1996). Não apresentam dimorfismo sexual visível em relação ao seu tamanho ou a sua conformação geral (Ford, 1994).

Em vida livre, os macacos da noite vivem em grupos sociais formados por dois a cinco indivíduos com um adulto de cada sexo (casal monogâmico) e de jovens de várias idades (Wright, 1989; 1994; Fernández-Duque *et al.*, 2001). Em condições naturais, os indivíduos do gênero *Aotus* produzem um filhote por gestação. Quando atingem a maturidade sexual, os jovens se dispersam do seu grupo natal em busca de novos parceiros e visando formar seu próprio grupo. Tanto macho quanto fêmea deixam seu grupo entre dois e três anos de idade e vivem sozinhos até encontrar um parceiro e se estabelecer em um novo território (Fernandez-Duque e Huntington, 2002).

A dieta do macaco da noite é composta de folhas (Ganzhorn e Wright, 1994; Wright, 1985; Arditi, 1992; Giménez e Fernandez-Duque, 2003), insetos (Arditi, 1992; Giménez e Fernandez-Duque, 2003; Moynihan, 1964; Puertas *et al.*, 1992; Wright, 1985), flores (Ganzhorn e Wright, 1994; Giménez e Fernandez-Duque, 2003; Wright, 1985), porém eles são primariamente frugívoros.

Adotar um sistema de comportamento noturno pode parecer desvantajoso ao macaco da noite, principalmente por ele ser um primata que tem uma dependência elevada na visão. Os seguintes argumentos apóiam esta inferência: o alimento é mais difícil de encontrar durante a noite, incluindo insetos, carcaça de animais e frutas; a locomoção através do dossel das árvores é significativamente mais perigosa em baixa iluminação; diferenças nas



condições ambientais, tais como temperaturas mais baixas, diferenças nas umidades, competidores (Wright, 1989).

Apesar desses obstáculos, baseada em sua ampla distribuição geográfica, o *Aotus* foi bem sucedido na exploração do seu nicho ecológico. Realmente, algumas vantagens no forrageio são evidentes para esta espécie noturna e geneticamente monocromática. Embora os macacos da noite usem recursos similares aos outros primatas, eles não competem pelo acesso ao recurso devido às suas escolhas alternativas. Além disso, os competidores noturnos não-primatas são geralmente de pequeno porte (como morcegos) ou forrageiam sozinhos ou em pares, não sendo uma fonte significativa de competição (Wright, 1989). Os macacos da noite ainda são mais rápidos na localização e na detecção do movimento dos objetos a baixos níveis de iluminação e têm uma melhor definição espacial a níveis baixos de luz do que outros primatas, o que os ajuda a capturar insetos e se mover através do habitat arbóreo (Wright, 1994). O risco de predação também diminui, já que os potenciais predadores do *Aotus* são as aves de rapina e, com exceção da coruja, são de hábito diurno.

Embora a maioria das espécies do gênero *Aotus* seja considerada estritamente noturna, alguns estudos demonstraram a presença de atividade catemeral (atividade expressa durante o dia e durante a noite) na espécie *Aotus azarai*, encontrada no Chaco Paraguai e Argentino (Fernandez-Duque, 2003; Fernandez-Duque e Erkert, 2006; Wright, 1994). Apesar da expressão deste padrão catemeral, não foi demonstrado nenhuma relação paralela entre o estilo de vida fótico e a capacidade de visão de cor nesta espécie, apresentando o mesmo padrão morfológico e ausência de um cone S funcional (Levenson et al., 2007).

O *Aotus*, no curto período de sua evolução (Steiper e Ruvolo, 2003), parece ter desenvolvido uma série de características que aperfeiçoam a sua visão noturna. Diferente de um antropóide diurno, o macaco da noite tem uma fovea rudimentar, poucos cones e mais bastonetes (Ogden, 1975; Silveira, et al., 2001; Finlay et al., 2008), nenhum cone S funcional, apenas um único tipo de cone M/L (Wikler e Rakic, 1990; Jacobs et al., 1993; Jacobs et al., 1996) e ausência do tapetum (Heesy e Ross, 2001). O tamanho aumentado do olho

com uma pupila bem dilatada associado a uma grande população de bastonetes na parte central da retina fornece a este táxon ferramentas visuais para o seu sucesso sob condições luminosas baixas (Levenson *et al.*, 2007).

É importante ressaltar que a retina do *Aotus* não possui nenhuma região livre de bastonetes (Finlay *et al.*, 2008), inclusive na região da fóvea, um padrão similar é encontrado em outros primatas noturnos (Wikler e Rakic, 1990). Quanto ao padrão de opsinas, o *Aotus* apresenta um gene de opsina vermelho-verde extra ligado ao cromossomo Y (Kawamura *et al.*, 2002), o que o diferencia, embora ainda não tenha sido esclarecido a funcionalidade deste gene, de todos os outros mamíferos, que possuem os genes de opsina ligados exclusivamente ao cromossomo X. Além do mais, apresenta uma área retiniana 50 % maior quando comparada a um primata diurno e um número reduzido de células ganglionares (Finlay *et al.*, 2008).

Células ganglionares biestratificadas pequenas não tem sido encontradas na retina do *Aotus* (Yamada *et al.*, 2001), embora tenham sido identificadas células M e P similares aos dos primatas diurnos, porém maiores e com grandes campos dendríticos (Silveira *et al.*, 1994; Silveira *et al.*, 2004). Ainda com base na organização da retina, Ogden e colaboradores (1974), utilizando o método de Golgi para marcar neurônios retinianos, descrevem apenas uma única classe de células horizontais na retina do macaco da noite. Em um estudo mais recente, fundamentado em técnica de imunofluorescência, Dos Santos e colaboradores (2005) identificaram células horizontais H1 e H3 na retina do *Aotus*.

O macaco da noite tem um núcleo geniculado lateral bem desenvolvido com um padrão laminar simples, consistindo de duas camadas de células parvocelulares, duas camadas de células magnocelulares e três camadas koniocelulares bem desenvolvidas (Xu *et al.*, 2001). O córtex visual é plano, em comparação aos seus parentes diurnos (Kaas e Collin, 2004), e há uma super representação da retina central no córtex estriado (Silveira *et al.*, 1993). Além do que, falta uma projeção direta da via P do geniculado à área 4A no córtex (Kaas *et al.*, 1977), o que o diferencia ainda mais dos outros antropóides diurnos.

Os estudos sobre a visão de cores no *Aotus*, embora fundamentados em uma metodologia variada, são controversos. Jacobs (1977), por meio de experimentos comportamentais, forneceu evidências de que o macaco da noite (*Aotus trivirgatus*) poderia ser classificado como um tricromata protanômalo (deficiência no cone sensível ao vermelho). Porém, em um trabalho mais recente, por meio de experimentos eletrofisiológicos, comportamentais e análise de genética molecular, Jacobs e colaboradores (1993) chegaram à conclusão de que o *Aotus* não possuía a opsina S funcional e apenas um único tipo de cone M/L, caracterizando assim uma visão de cores monocromática. As diferentes percepções de cores obtidas (tricromatismo ou monocromatismo) podem ter sido decorrentes dos diversos ambientes luminosos utilizados nos dois estudos: escotópico (intensidade baixa) e fotópico (intensidade alta) (Jacobs, 1977; Jacobs *et al.*, 1993).

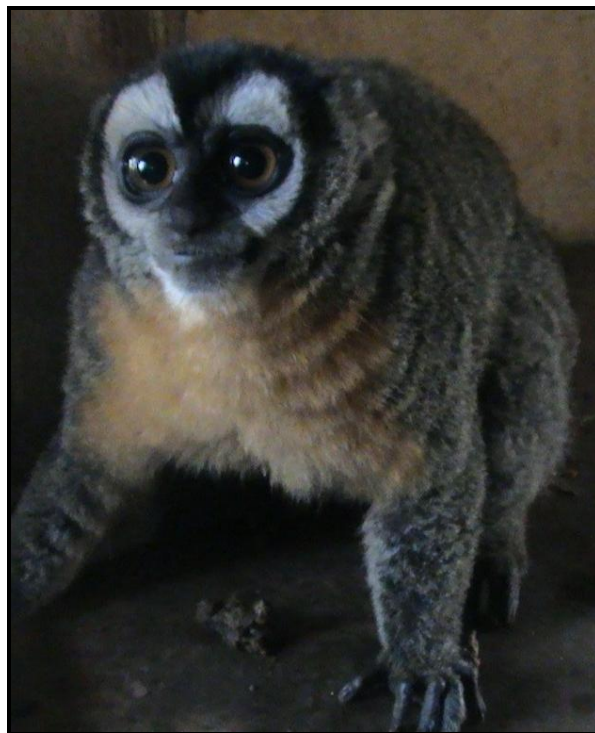


Figura 2. Macaco da noite (*Aotus* spp). Foto: Renata Duarte

### **1.3.2 Primatas Humanos**

Similarmente aos macacos do Velho Mundo, a tricromacia uniforme é predominante em humanos, devido à presença das três classes de cones (S,L e M) (Nathans, 1999). Variações na sequência de aminoácidos nas opsinas

dos cones são responsáveis pela diferença espectral entre os fotopigmentos e estas alterações gênicas são a base para deficiências herdáveis de visão de cor (Nathans *et al.*, 1986).

Os genes para pigmentos L e M estão localizados muito próximos no cromossomo X e exibem 98% de similaridade (Nathans *et al.*, 1986; Neitz e Neitz, 2000) e como resultado genes híbridos ou quiméricos são gerados (Neitz e Neitz, 2000). Esse dimorfismo dos aminoácidos que ocorre em humanos é semelhante ao responsável pela visão em cores polimórfica em primatas do Novo Mundo (Rowe, 2002).

Deficiências hereditárias na visão de cor podem ser explicadas pelo rearranjo gênico que surge através de recombinações homólogas únicas entre fêmeas durante a meiose (Nathans *et al.*, 1986). Tais deficiências, denominadas como discromatopsias congênitas ou daltonismo, podem ser caracterizadas pela presença de apenas bastonetes ou uma classe de cone (Acromatopsia ou Monocromacia); presença de apenas duas classes de cones (Dicromacia); e um possível deslocamento da curva de absorvância de um fotorreceptor (Tricromacia Anômala).

A acromatopsia refere-se a um grupo de desordens retinianas congênitas em que há uma ausência ou escassez no funcionamento dos cones (Michaelides *et al.*, 2004; Pokorny *et al.*, 1979). Dentre os diversos tipos, a acromatopsia completa tem sido ligada a numerosas mutações nos genes que codificam proteínas que participam do processo de fototransdução (Carroll *et al.*, 2008) e que são normalmente expressos nos três tipos de cones (Kohl *et al.*, 2005; Thiadens *et al.*, 2010). É também chamada de monocromatismo de bastonete, sendo uma desordem rara (aproximadamente 1 em 30.000) e uma condição recessiva autossômica tipicamente caracterizada pela falta de discriminação de cor, fotofobia, acuidade visual reduzida, nistagmo visual e cones não detectáveis na eletroretinografia (Hess *et al.*, 1990; Pokorny *et al.*, 1979), além da constrição pupilar, paradoxalmente no escuro (Hansen, 1990).

Outro tipo raro é a monocromacia de cones para o azul, caracterizada pela condição em que bastonetes e cones S tem sensibilidade normal, mas os cones M e L não são funcionais (Haegerstrom-Portnoy e Verdon, 1999). É uma condição ligada ao X que exhibe características similares da acromatopsia

autossômica, mas com severidade reduzida (Francois *et al.*, 1966). Os indivíduos podem apresentar deficiência na visão de cor no eixo vermelho-verde (Waalder, 1968) ou azul-amarelo (Kalmus, 1965). Indivíduos com alterações nos genes para opsinas L ou M são denominados protan e deutan, respectivamente. Em um tipo mais raro, o tritan, o gene afetado é autossômico, que codifica a opsina S (Stockman e Sharpe, 2000).

Por volta de 8% dos homens da população apresentam deficiência vermelho-verde. Dois por cento são dicromatas, podendo ser protanopos (ausência do pigmento L) ou deuteranopos (ausência do pigmento M) e apresenta vários graus de severidade (leve, moderado e severo). Os tricromatas anômalos compõem aproximadamente 6% a 7% dos homens da população, sendo denominados protanômalos (deficiência no cone L) ou deuteranômalos (deficiência no cone M). A deficiência no tipo de visão Tritan é rara em comparação ao defeito visual vermelho-verde, apresentando um padrão hereditário dominante autossômico (Kalmus, 1965), causado pela mutação no gene de opsina S devido à substituição na cadeia de aminoácidos.

#### **1.4 Aspectos ecológicos da Visão de Cores**

##### **1.4.1 Estratégias de Forrageamento e visão de cor**

O conjunto de estratégias utilizadas por um indivíduo para obtenção do seu recurso recebe o nome de forrageamento. Cada espécie desenvolve estratégias específicas que favorecem tal comportamento (Pough *et al.*, 2008).

Muito se especula sobre a evolução da visão de cores e sobre as inúmeras vantagens e desvantagens de cada padrão visual relacionada às práticas de forrageio. Duas vertentes ecológicas buscam explicar as pressões seletivas que culminaram com tal evolução na visão de cores de primatas. Alguns estudos sugerem que a capacidade de distinguir o alimento de um fundo de folhas maduras em primatas pode ter sido um fator crucial para evolução da visão de cor neste táxon (Lucas *et al.*, 1998; Regan *et al.*, 1998; Sumner e Mollon, 2000; Riba-Hernández *et al.*, 2004).

A dependência por um hábito frugívoro motiva a realização de estudos da visão de cores nos platirrinos (Rosenberger, 1992), uma vez que a vertente mais clássica sustenta que a tricromacia poderia ter evoluído para rápida

identificação de frutos não-verdes contra um fundo de folhagem madura (Regan *et al.*, 1998; Dominy e Lucas, 2001; Riba-Hernández *et al.*, 2004). A mudança de cor durante o amadurecimento do fruto, do verde ao amarelo, laranja ou vermelho, correlaciona-se com mudanças no conteúdo de glicose, e, deste modo, adverte diretamente o valor nutricional daquele fruto ao animal que percebe gradientes de cor (Schaefer *et al.*, 2004; Riba-Hernández *et al.*, 2005).

A discriminação de cores em um ambiente onde há variações luminosas e sazonais e a detecção de um fruto maduro envolto em uma folhagem verde que varia aleatoriamente de brilho constitui uma situação de difícil realização para um dicromata (Regan *et al.*, 1998). Desta forma, admite-se que há uma aparente vantagem adaptativa da visão tricromata sobre a dicromata na discriminação de frutos maduros sobre a folhagem. É evidente que tricromatas possuem uma maior facilidade na detecção de itens alimentares na faixa do vermelho/amarelo, contra um fundo de folhagem verde (Caine *et al.*, 2003), assim como na discriminação entre superfícies laranja e verdes (Gomes *et al.*, 2002; Pessoa *et al.*, 2003). Entretanto, a tricromacia não é limitada aos frugívoros (Leonhardt *et al.*, 2008).

A segunda vertente sugere que o tricromatismo tenha evoluído apenas quando os catarrinos passaram a se alimentar de folhas, com a função primária de segregação de folhas novas entre as folhas maduras (Lucas, 2000; Dominy e Lucas, 2001; Dominy, 2004). As folhas jovens são menos inflexíveis, ricas em proteínas, desprovidas de compostos secundários e contêm menos repelentes, tais como alcalóides. São geralmente vermelhas e por isso mais conspícuas para tricromatas (Lucas *et al.* 1998; Dominy e Lucas 2001; Milton, 1979; Glander, 1981; Dominy *et al.*, 2003), enquanto que as folhas maduras apresentam coloração verde, são ricas em carboidratos e compostos secundários (Lucas *et al.* 1998; Dominy e Lucas 2001). Como suporte para esta hipótese, vale ressaltar que o único gênero de primata do Novo Mundo considerado folívoro é tricromata (Jacobs *et al.*, 1996; Kainz *et al.*, 1998; Araújo *et al.*, 2008).

O ponto comum entre as duas vertentes é o papel central do forrageamento na evolução da visão de cor em primatas. A variação na

habilidade para detectar alimentos sob certas condições poderia ser mediada pela diferença entre os sistemas sensoriais e ser expressa comportamentalmente como parte da atividade de forrageio de uma determinada espécie (Leonhardt *et al.*, 2008). A tricromacia pode não ser benéfica em algumas circunstâncias, mas pouca atenção tem sido dada às suas potenciais desvantagens (Caine *et al.*, 2003).

Alguns estudos demonstram que dicromatas são mais capazes de detectar itens crípticos, tais como insetos (Melin *et al.*, 2007), figos e palmas (Dominy *et al.*, 2003; Lucas *et al.*, 2003) ou predadores crípticos (Caine, 2002; Smith *et al.*, 2004). A dicromacia pode auxiliar também no aumento da taxa de consumo de frutos crípticos (Caine *et al.*, 2003). Alguns frutos de cor marrom, roxo, preto e verdes são importantes na dieta de alguns primatas (Smith *et al.*, 2003) e não são detectados pelo sistema oponente vermelho-verde. Além do mais, sob certas condições camufladas ou foliares, dicromatas tem um melhor desempenho do que tricromatas (Morgan *et al.*, 1992; Smith *et al.*, 2003; Saito *et al.*, 2005). Sob condições camufladas, dicromatas parecem ser mais eficientes na captura de itens verdes do que tricromatas (Leonhardt *et al.*, 2008). Em linha com este argumento, Saito e colaboradores (2005) demonstraram que *Cebus* dicromatas, indivíduos do gênero *Macaca* e chimpanzés protanômalos são mais capazes de discriminar estímulos camuflados com cores do que sujeitos tricromatas.

Entre humanos, foi sugerido que indivíduos com discromatopsias conseguiam perceber alvos camuflados que não eram vistos por tricromatas normais, tanto na camuflagem militar (Reit, 1979), quanto na camuflagem natural (Kalmus, 1965; Ford, 1967). Foi proposto que tal vantagem ajudava a manter o polimorfismo da visão em cores na população humana (Ford, 1967; Adam, 1969). Esse fenômeno pode ser demonstrado pela observação das pranchas de Ishihara (Pokorny *et al.*, 1979), em que tricromatas não conseguem discriminar alguns números devido à forte organização perceptual, provocada pelas variações no eixo vermelho-verde (Mollon, 1989). Portanto, é notório que dicromatas e tricromatas tenham desenvolvido ao longo do tempo diferentes estratégias (Leonhardt *et al.*, 2008) para solucionar problemas na visão de cor.

#### **1.4.2 Utilização de sinais olfativos na atividade de forrageamento**

Durante a atividade de forrageamento, os primatas tendem a responder a sucessivos estímulos de diferentes modalidades sensoriais. Além da visão, eles utilizam outras pistas sensoriais na detecção de alimento (Dominy, 2004).

Estudos recentes demonstram a importância da olfação entre primatas (Laska *et al.*, 2000; Dominy *et al.*, 2001; Hiramatsu *et al.*, 2009), cuja percepção olfativa está envolvida em uma ampla variedade de comportamentos tais como forrageio de alimento e comunicação (Kappeler, 1984; Campbell, 2000; Di Fiore *et al.*, 2006; Heymann, 2006; Matsumoto-Oda *et al.*, 2007). Informações relacionadas à identidade, condição reprodutiva e estado social podem ser transmitidas através de sinais olfativos (Epple e Moulton, 1978; Zeller, 1987; Ueno, 1994a, Ueno, 1994b).

Dependendo do horário do dia, os primatas podem utilizar diferentes estratégias para obtenção do recurso alimentar. O forrageio à noite difere do forrageio durante o dia em termos de disponibilidade de luz e pistas de cor, da presença de sombra e de movimentos diferentes de moléculas odoríferas em resposta a mudanças nas condições de temperatura do ar e umidade (Charles-Dominique, 1977; Martin, 1990; Vickers, 2000).

Pistas visuais para discriminar diferenças na matiz de frutos maduros e a detecção de presas distantes são mais salientes durante o dia. Entretanto, a olfação pode ser mais confiável durante a noite, predominando durante o forrageio de prosímios noturnos (Charles-Dominique, 1977). Muitas espécies noturnas apresentam estruturas anatômicas bem desenvolvidas associadas com o sentido de cheiro, tais como a presença de bulbos olfatórios e órgão vomeronasal; em contrapartida, apresentam baixa acuidade visual e pobre discriminação de cor (Fleage, 1999; Jacobs, 1999; Martin, 1990; Stephan *et al.*, 1981).

Os argumentos anteriores indicam que as espécies noturnas exibem um melhor desempenho de forrageamento com relação à utilização de pistas de cheiro do que as espécies diurnas. Neste sentido, um estudo realizado por Garber e colaboradores (1993) demonstrou que a espécie *Aotus nancymai* utilizou mais pistas odoríferas para escolher um recipiente com reforço alimentar do que forrageadores diurnos (*Cebus apella*, *Saimiri boliviensis*



*peruviansis*, *Callithrix jacchus* e *Callithrix penicilatta*), embora similaridades entre espécies diurnas e noturnas também tenham sido evidenciadas (Bicca-Marques e Garber, 2004).

A maioria dos experimentos comportamentais de olfação, relacionada ao alimento, envolve a habilidade de discriminação de odores (Hudson *et al.*, 1992; Laska e Hudson, 1993a; 1993b; Ueno, 1994a; Ueno, 1994b; Drapier *et al.*, 2003) e demonstra que primatas tem um alto desenvolvimento da sensibilidade olfativa para avaliar alimentos novos, enquanto que optam pelo uso de pistas visuais para consumo de alimentos familiares (Laska *et al.*, 2000; 2007).

Primatas freqüentemente cheiram frutas em seu ambiente natural para inspecionar a qualidade antes de ingeri-las (Kappeler, 1984; van Roosmalen, 1985). Macaco-aranha, por exemplo, inspeciona o fruto pelo cheiro ou consome um pequeno pedaço dele, quando as propriedades externas do fruto (como a cor) não dão uma resposta confiável quanto ao estado de maturação (van Roosmalen, 1985; Dominy *et al.*, 2001). Similarmente, Kappeler (1984) descreveu em gibão que esta espécie examina o alimento (por cheiro ou gosto) antes de ser ingerido. Chimpanzés também inspecionam individualmente o item alimentar pela visão, toque ou cheiro (Wrangham, 1977). Ademais, indivíduos do gênero *Aotus* e da espécie *Cebus apella* costumam cheirar o alimento antes de comê-lo (Wright, 1985; Ueno, 1994; Drapier *et al.*, 2003).

#### **1.4.3 Influência da intensidade luminosa no forrageio de primatas**

Uma vez que animais vivem em ambientes com diversas intensidades de luz, existe uma forte associação entre o tipo de pigmento visual que um animal possui e o ambiente em que ele vive (Yokoyama, 2008).

Acredita-se que animais, principalmente primatas, utilizem a luz para maximizar sua capacidade de visão de cor durante a atividade de forrageamento, já que o espectro de luz do ambiente afeta tanto a cor do item alimentar como o contraste com o fundo visual onde o alimento está inserido (Yamashita *et al.*, 2005). Assim, Caine e colaboradores (2010) demonstraram que indivíduos da espécie *Callithrix geoffroyi* exibem uma vantagem de forrageamento em baixos níveis de intensidade luminosa. Tal influência é

corroborada por um estudo realizado em *Cebus capucinus*, em que dicromatas apresentam uma eficiência de forrageio de insetos maior do que os tricromatas, na sombra, mas não no sol (Melin *et al.*, 2007).

Modelos teóricos sugerem que a vantagem da tricromacia sobre a dicromacia deveria aumentar em baixos níveis de luz, devido à baixa absorção fóptica pelo mecanismo do cone S (Osorio *et al.*, 2004). Entretanto, há poucos trabalhos empíricos que abordem o efeito diferencial da intensidade de luz na habilidade de forrageio. Um estudo realizado em humanos dicromatas demonstra que eles apresentam uma visão escotópica melhor, quando comparada aos tricromatas normais (Verhulst e Maes, 1998).

Embora vários estudos demonstrem diferentes estratégias e as vantagens e desvantagens de cada padrão entre espécies dicromatas e tricromatas, não há na literatura relatos que demonstrem eficiência de forrageio ou de discriminação de alvos camuflados em acromatas, correlacionando-a aos diferentes tipos de percepção de cor.

## **2.0 JUSTIFICATIVA**

Há vários estudos na literatura que demonstram as diferenças perceptuais entre diferentes fenótipos de visão de cor quando submetidos a tarefas visuais de discriminação. Contudo, pouca atenção tem sido dada à influência da intensidade luminosa na segregação de estímulos.

Levando em consideração que o macaco da noite é o único primata antropóide noturno e monocromata, um estudo comportamental neste táxon, envolvendo percepção visual e associado às habilidades de forrageamento sob diferentes condições luminosas, pode trazer importantes contribuições para a compreensão das estratégias perceptuais nesta espécie, nestas condições tão particulares.

Ademais, um estudo paralelo realizado em humanos com diferentes tipos de percepção de cor pode possibilitar o entendimento das variações existentes nos parâmetros fisiológicos, assim como nas estratégias empregadas por primatas na discriminação de itens camuflados e na utilização da luz ambiente.

### **3.0 OBJETIVOS**

#### **3.1 Objetivo Geral**

- Investigar a percepção de cores, sob diferentes condições luminosas, por meio de uma abordagem comportamental de discriminação de alvos em duas espécies de primatas: macaco da noite (*Aotus* spp) e humanos (*Homo sapiens sapiens*).

#### **3.2 Objetivos específicos**

- Descrever os diferentes desempenhos obtidos pelo *Aotus* spp. e humanos tricromatas, dicromatas e acromatas em três diferentes condições de luminosidade;
- Caracterizar a percepção de cores do macaco da noite por meio de um protocolo de discriminação de estímulos coloridos;
- Comparar o perfil de atividade entre machos e fêmeas de macaco da noite na discriminação de itens alimentares;
- Analisar o emprego de pistas olfativas na discriminação de alvos durante o forrageio do macaco da noite;
- Comparar o desempenho de discriminação de alvos coloridos entre acromatas, dicromatas e tricromatas humanos;
- Discutir os resultados obtidos em ambas as espécies com os aspectos ecológicos, fisiológicos e comportamentais da visão de cores.

## **4.0 MATERIAL E MÉTODOS**

### **4.1 Aspectos éticos**

O estudo foi avaliado e aprovado pelo Comitê de Ética no Uso Animal (CEUA) do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília (UnBDOC nº 45856-a/2010) (Anexo I) e pelo Comitê de Ética em Pesquisa com Seres Humanos da Faculdade de Ciências da Saúde da Universidade de Brasília (CEP/FS) (registro 093/10) (Anexo II).

### **4.2 Local de estudo**

Este estudo abrange dois estudos realizados em espécies distintas. O estudo obtido no macaco da noite foi realizado no Jardim Zoológico de Brasília, que ocupa uma área de 139,75 hectares e está localizado na cidade de Brasília, Distrito Federal. Todos os procedimentos experimentais foram desenvolvidos no próprio recinto de moradia dos animais, no sentido de evitar ou minimizar qualquer forma de estresse ocasionado pela manipulação e pela mudança de ambiente.

O experimento realizado em humanos foi desenvolvido em uma sala fechada e isolada de iluminação externa, localizada no Laboratório de Neurociências e Comportamento, no Instituto de Ciências Biológicas/UnB.

### **4.3 Sujeitos experimentais**

#### **4.3.1 Macaco da noite**

Inicialmente foram utilizados sete indivíduos da espécie *Aotus* spp., sendo dois machos e cinco fêmeas (três filhotes e quatro indivíduos adultos jovens). Durante o desenvolvimento do projeto, os filhotes foram excluídos das análises por não se adaptarem ao aparato experimental e não demonstrarem aptidão para a realização da tarefa. Dois animais aptos ao teste vieram a óbito e os dados obtidos até então foram descartados das análises, resultando em dois indivíduos experimentais. Os animais estavam alocados em dois viveiros (Viveiro 1 e Viveiro 2), separados por famílias (tabela 1).

Tabela 1. Descrição dos sujeitos experimentais. As quatro colunas representam nome, sexo, viveiro e idade estimada respectivamente. † óbito; \* Filhotes

<b>Nome</b>	<b>Sexo</b>	<b>Viveiro</b>	<b>Idade aproximada</b>
<b>Kate</b>	Feminino	1	5 anos
<b>Jack</b>	Masculino	1	5 anos
<b>Sun*</b>	Feminino	1	7 meses
<b>Sayid†</b>	Masculino	2	7 anos
<b>Shannon†</b>	Feminino	2	8 anos
<b>Cris*</b>	Feminino	2	1 ano
<b>Álex*</b>	Feminino	2	2 meses

Com base em uma observação comportamental prévia, constatou-se que, embora esta espécie seja de hábito noturno, o ritmo de atividade/repouso dos indivíduos se encontra bastante alterado. A fase de repouso se concentra predominantemente entre 10h e 16h da tarde, devido à constante circulação de pessoas e ao horário de alimentação dos animais, que ocorre diariamente às 9h30. Com isso, todos os experimentos foram realizados pela manhã, entre 7h e 9h, antes que os animais fossem alimentados e antes da abertura do zoológico à visitação. Como a capacidade de visão de cor é uma função intrínseca do organismo e não é influenciada por alterações rítmicas, as respostas comportamentais relacionadas à percepção não sofrem interferência.

#### **4.3.2 Humanos**

Sessenta e oito pessoas participaram voluntariamente do estudo, das quais 40 eram do sexo masculino e 28 do sexo feminino. Os participantes possuíam entre 18 e 58 anos ( $28,04 \pm 10$  anos) e foram recrutados via *sites* de relacionamento e por meio de cartazes de divulgação da pesquisa, distribuídos na Universidade de Brasília. O recrutamento foi feito também com o auxílio e indicação de alguns oftalmologistas. Os indivíduos apresentavam diferentes tipos de percepção de cor, sendo divididos em três grupos (categorias visuais):

Acromatas (5 indivíduos); Dicromatas (23 indivíduos) e Tricromatas (40 indivíduos).

O número reduzido de sujeitos acromatas em comparação às outras categorias se deve à incidência bastante rara das diversas formas de acromatopsia (Gegenfurtner, 2003). A descrição dos indivíduos está apresentada na tabela 2. Entre os dicromatas, considerando os diferentes tipos de discromatopsias, 10 indivíduos se comportaram como protans e 13 como deutans.

Os critérios de exclusão, obtidos por meio de um Questionário de Avaliação (Anexo III), foram os seguintes: existência de déficit de atenção, distúrbios visuais (glaucoma ou lesão macular) ou uso de algum medicamento para pressão. É importante enfatizar que aumentos da pressão intraocular podem comprometer a capacidade da percepção de cores, particularmente no eixo azul-amarelo (Sample *et al.*, 1986; Stefan *et al.*, 2005).

#### **4.4 Estímulos**

O experimento envolveu a discriminação de alvos coloridos sob um fundo emborrachado. Para confecção dos itens a serem discriminados, foram utilizadas batatas como alvos e para os elementos de fundo foi utilizado um papel emborrachado de cor branca, o E.V.A (borracha atóxica à base de etil vinil acetato).

A escolha da batata como alvo alimentar se deu à sua fácil manipulação, coloração opaca, boa palatabilidade para o macaco da noite e autorização da Coordenação de Nutrição Animal do Jardim Zoológico de Brasília para seu uso nos experimentos. Para preparação do alvo foi desenvolvido um protocolo de coloração, descrito a seguir.

As batatas eram mantidas cruas e preparadas diariamente devido à sua rápida decomposição. Todos os dias, às 4h da manhã, eram inicialmente descascadas e cortadas em cubos medindo 1,5cm. Em seguida, eram tingidas por corante alimentar (Corante em Gel Mix®) de acordo com a coloração desejada. Três cores foram utilizadas no estudo: azul (com dois brilhos distintos, resultando em uma batata azul clara e uma batata azul escura), verde e laranja, ambos seguindo o mesmo padrão de dois brilhos. As batatas verdes

e laranjas eram mergulhadas no corante (1g de corante diluído em 40 mL de água), dentro de tubos plásticos (tubos do tipo falcon, 50mL), por três horas e mantidas em temperatura ambiente. Meia hora antes do experimento (às 6h30 da manhã) eram retiradas dos tubos e secadas em papel absorvente a fim de retirar o excesso de corante. Para obtenção de alvos verdes claros e verdes escuros foram utilizados dois corantes distintos (verde limão e verde hortelã – Corante em Gel Mix®); enquanto que para a obtenção dos alvos laranja claros e escuros, foi modificada apenas a quantidade de corante utilizada (Claros – 1g de corante laranja diluído em 40 mL de água e Escuros – 2g de corante laranja diluído em 40 mL de água). Os alvos azuis eram preparados meia hora antes do experimento. Diferentemente da descrição anterior referente à coloração das batatas laranja e verdes, as batatas azuis eram cortadas e coradas manualmente, da seguinte maneira: com auxílio de luvas plásticas e espátula, era colocado e espalhado 1g de corante nas mãos, sendo as batatas pintadas individualmente. Para obtenção de dois brilhos de azul, o mesmo corante azul foi utilizado (corante azul anil – Corante em Gel Mix®); porém para preparação dos alvos claros, utilizou-se um branco (Corante *softgel* Branco Mix®) que era misturado ao azul, resultando numa tonalidade mais clara (Tabela 2).

Os elementos de fundo foram previamente tingidos e modelados, assumindo uma forma (cubos de 1,5 cm) similar aos alvos. Foram utilizados 12 tons diferentes de verdes, com variação aleatória de brilho, que consistia na pintura de duas demãos ou três demãos (Tabela 3).

A cor desenvolvida nos alvos e no fundo teve como referência a denominação do sistema de Munsell (Munsell, *Book of Color*, 1996) por meio de um processo de comparação perceptual feita por humanos tricromatas (tabela 2 e 3) e a refletância (Figura 3) foi medida por um espectrofotômetro (USB 2000, Ocean Optics). Também foi realizado um estudo piloto aplicado em humanos com diferentes tipos de percepção de cor (acromatas, dicromatas e tricromatas), possibilitando determinar as cores dos alvos e do fundo.



Tabela 2. Descrição dos indivíduos acromatas. As cinco colunas representam respectivamente: iniciais do indivíduo, resultado obtido no Teste de Ishihara, resultado obtido no Teste de HRR, Acuidade Visual e Características visuais.

<b>Sujeitos</b>	<b>Teste de Ishihara</b>	<b>Teste de HRR</b>	<b>Acuidade Visual</b>	<b>Características Visuais</b>
S.K.	Acromatismo	Acromatismo	20/200	Nistagmo pendular e fotofobia intensa
V.K.	Acromatismo	Acromatismo	Visão subnormal	Nistagmo pendular e fotofobia intensa
I.A.	Acromatismo	Acromatismo	Visão subnormal	Nistagmo pendular e fotofobia intensa
O.B.	Acromatismo	Acromatismo	20/200	Nistagmo pendular e fotofobia intensa
I.G.	Acromatismo	Acromatismo	Visão subnormal	Nistagmo pendular e fotofobia intensa

Tabela 3. Colorações utilizadas para pintura do alvo alimentar (batata): Coloração, referência dos corantes e denominação baseada no Sistema de Munsell, respectivamente.

<b>Coloração</b>	<b>Referência</b>	<b>Denominação de Munsell</b>
Laranja Claro	Laranja Mix®	7.5YR 7/16
Laranja Escuro	Laranja Mix®	2.5YR 6/16
Verde Claro	Verde Limão Mix®	2.5GY 8/12
Verde Escuro	Verde Hortelã® Mix®	2.5G 4/8
Azul Claro	Azul anil Mix® + Branco Mix®	7.5B 4/8
Azul Escuro	Azul anil Mix®	2.5PB 3/6

Tabela 4. Colorações utilizadas para pintura dos elementos de fundo (EVA): nome das tintas, referência, número de demãos e denominação baseada no Sistema de Munsell, respectivamente.

<b>Coloração</b>	<b>Referência</b>	<b>Demão</b>	<b>Denominação de Munsell</b>
Verde Cítrico claro	Coral Dulux 70 YY 53/638	2	10Y 8/8
Verde Cítrico escuro	Coral Dulux 70 YY 53/638	4	10Y 8/10
C9738 claro	SWBC9738	1	2,5GY 8/10
C9738 escuro	SWBC9738	2	5GY 6/10
Bonsai claro	Coral Dulux 90YY 29/464	2	10Y 6/10
Bonsai escuro	Coral Dulux 90YY 29/464	6	5GY 5/6
90GY	LOC 90 GY 21/472.6678	2	2,5G 6/10
Verde Tecno claro	Coral Dulux 70 YY 39/613	2	10Y 7/8
Verde Tecno escuro	Coral Dulux 70 YY 39/613	5	10Y 6/8
SW6720	SWB6720 – Paradise	2	5GY 5/8
SW6923	SWB6923 Festival Green	2	10GY 6/10
Verde Pastel	LOC 94 YY46/629.9452 Pastel	1	2,5GY 9/6

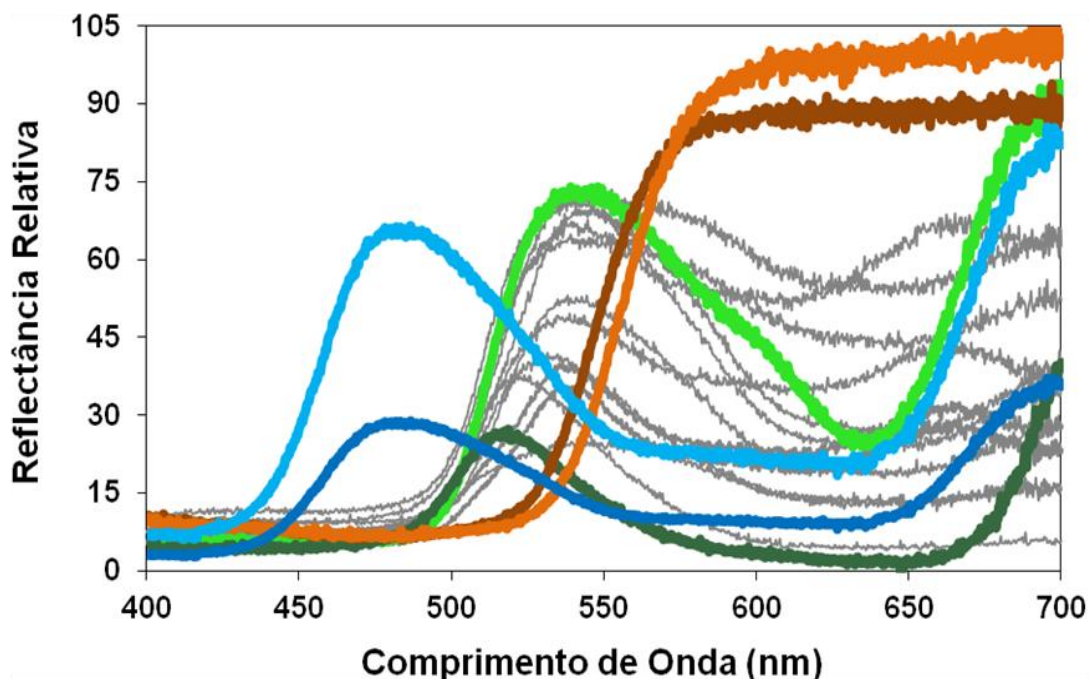


Figura 3. Espectro de reflectância dos estímulos. As linhas azuis, laranjas e verdes representam a reflectância dos alvos azuis, laranjas e verdes com dois brilhos distintos, respectivamente. As linhas cinza representam a reflectância do fundo emborrachado com 12 diferentes brilhos.

## 4.5 Ambiente

### 4.5.1 Recinto experimental: Macaco da noite

Os testes comportamentais no macaco da noite foram realizados nos viveiros onde os animais habitam. O viveiro era composto por dois compartimentos: um compartimento maior que permite a exposição dos animais ao público e um compartimento menor (1,57m x 1,14m x 1,20m; altura, largura, profundidade) onde os animais se alimentavam e se recolhiam. O compartimento menor foi utilizado para a execução do experimento (Figura 4).

Para evitar a entrada de luz solar no ambiente de teste, as duas portas de acesso do recinto foram fechadas com madeira e forradas com *blackout*. A fonte luminosa consistiu de um iluminante D65 (Iluminante padrão definido pela CIE, que emite luz branca, de composição espectral homogênea; Modelo Macbeth Spectralight III, Plenacor-SP) fixado no teto do compartimento de teste. Para regular a intensidade de luz neste compartimento, folhas de papel vegetal, que bloqueiam a luz de uma maneira homogênea foram interpostas entre a fonte luminosa e o ambiente. A intensidade de luz foi medida com um luxímetro (Lux Light Meter, TENMA 727250) e uma câmera de vídeo (Filmadora Digital

Sony Dcr-Trv120) foi instalada no interior do recinto para registrar o comportamento dos animais (Figura 4).

#### **4.5.2 Sala experimental: Humanos**

A fase experimental em humanos foi realizada em uma sala fechada e isolada de iluminação externa, em condições semelhantes às obtidas no macaco da noite. Similarmente ao aparato utilizado com os animais, um iluminante D65 foi instalado, obtendo-se a condição luminosa adequada com o auxílio de folhas de papel vegetal. Uma câmera de vídeo registrou o comportamento dos participantes. (Figura 4).

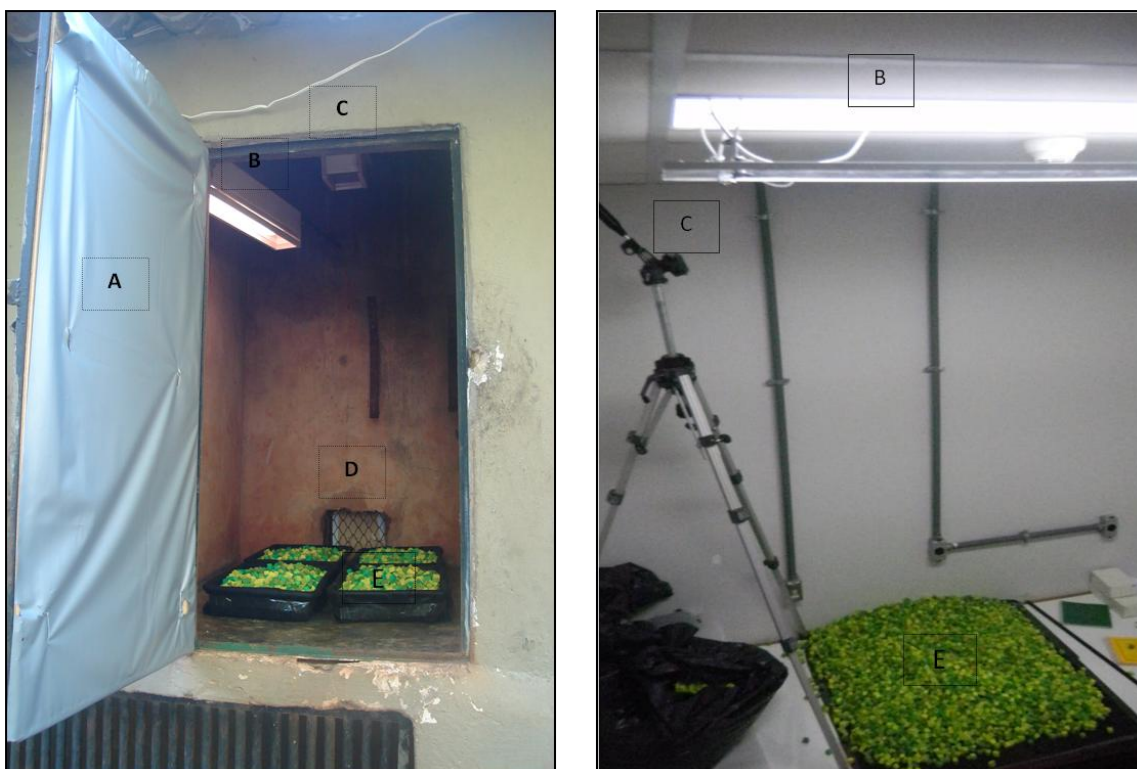


Figura 4. Vista parcial do compartimento de teste. À esquerda, recinto experimental do macaco da noite. À direita, sala experimental de humanos. (A) Porta de acesso externa fechada com madeira e forrada com blackout (viveiro animal). (B) Iluminante D65. (C) Suporte para câmera filmadora. (D) Porta de acesso para o compartimento interno fechada com madeira e forrada com blackout (viveiro animal). (E) Bandejas contendo os estímulos experimentais.

## **4.6 Procedimento experimental**

### **4.6.1 Macaco da noite**

Precedendo às sessões experimentais, foram realizadas algumas sessões de habituação, em que o animal teve o primeiro contato com a situação e aprendeu que o alvo era comestível. Os animais que demonstraram aptidão e motivação para realização da tarefa foram submetidos à primeira sessão de teste.

Cada sessão de habituação teve duração de cinco minutos e foram utilizados cinco alvos azuis escuros sob um fundo verde fixo. Esta fase durou sete dias. A fêmea se adaptou rapidamente ao desenho experimental e conseguiu aprender em dois dias (duas sessões) a buscar o alvo comestível em meio ao fundo emborrachado. O macho levou mais tempo, necessitando de sete dias (sete sessões) para aprender a tarefa.

O experimento foi composto por quatro etapas, denominadas: Etapa Controle, Etapa Azul, Etapa Verde e Etapa Laranja.

Na Etapa Controle, quatro bandejas (40x25x6cm comprimento, largura e profundidade, respectivamente) revestidas com blackout preto foram dispostas no compartimento de teste e forradas com os elementos de fundo na cor verde e seis alvos azuis foram distribuídos aleatoriamente. Os alvos azuis apresentavam um brilho maior e menor que o brilho do fundo – que é intermediário e fixo e não apresentava variação de brilho. Ao todo foram utilizados três alvos azuis claros e três alvos azuis escuros. Esta etapa tinha por objetivo determinar a utilização de pistas de brilho para identificar os alvos. (Figura 5a).

Na Etapa Azul, foram novamente utilizados seis alvos azuis sobrepostos a um fundo verde. Porém, foram usados dois tipos de azuis (claros e escuros) e doze tipos de verdes, com brilhos diferentes. Esta etapa possibilitou determinar se o animal era capaz de utilizar informações de cor, do canal azul – amarelo, para realizar a detecção (Figura 5b).

Na Etapa Verde, uma nova sessão de teste foi realizada para determinar a influência de pistas de cheiro ou outras pistas sensoriais, utilizando seis alvos verdes, com dois brilhos diferentes, contra um fundo verde, apresentando também doze brilhos aleatórios (Figura 5c).

Finalmente, na Etapa Laranja, a fim de testar a utilização de cor do canal verde-vermelho, seis alvos laranja foram colocados contra o fundo verde, ambos com brilhos aleatórios, similarmente ao que ocorre na natureza (Figura 5d).

Todas as sessões tiveram duração de 1 minuto e 30 segundos para que o animal identificasse os alvos e foram aplicadas em uma mesma semana, uma etapa por dia, sob diferentes condições luminosas: primeiramente, em condições fotópicas – alta intensidade luminosa, na semana seguinte sob condições mesópicas – condições luminosas intermediárias e posteriormente sob condições escotópicas, baixa intensidade luminosa (Tabela 3). Esse procedimento foi repetido sob diferentes condições e de forma alternada, dificultando assim o aprendizado de pistas pelo animal. Cada sessão foi repetida 11 vezes, totalizando 44 sessões por condição luminosa. A coleta de dados foi realizada no período de 8 meses (novembro de 2010 a julho de 2011).

#### **4.6.2 Humanos**

Para assegurar o tipo de visão de cores, os indivíduos foram submetidos inicialmente a dois testes pseudoisocromáticos, o teste de Ishihara e o HRR (Hardy-Rand-Rittler). Os participantes assinaram previamente um Termo de Consentimento Livre e Esclarecido e por seguinte um Questionário de Avaliação (Anexo III), este último com a finalidade de verificar algum distúrbio visual ou de aprendizagem, o que seriam considerados fatores de exclusão do estudo.

Antes de iniciar os testes, foi realizada a Leitura das Instruções (Anexo IV), que continha as informações necessárias padrões para que os indivíduos realizassem a tarefa. Cada participante foi submetido a uma tentativa treino, em que foi disponibilizado um único alvo azul escuro em meio a um fundo verde fixo, para que o indivíduo já tivesse previamente noção da tarefa. Foi disponibilizado para cada indivíduo um apontador retrátil para que eles pudessem indicar os alvos alimentares, apenas por observação visual, sendo proibido tocar no aparato.



O experimento foi composto por cinco etapas, que seguiram o mesmo protocolo de discriminação de cor empregado no macaco da noite (Controle, Azul, Verde e Laranja) (Figura 5), porém uma quinta etapa foi utilizada em humanos, a Etapa Neutra, a fim de diminuir o nível de busca e expectativa dos participantes. Nesta etapa, não existia nenhum alvo alimentar.

Cada sessão durou 1 minuto para que cada indivíduo pudesse apontar e discriminar os alvos coloridos. Todas as etapas foram aplicadas no mesmo dia, no período da tarde e seguindo a seguinte sequência: Etapa Controle, Neutra, Azul, Verde e Laranja; e nas três condições luminosas anteriormente citadas (Tabela 3). A ordem da sequência foi fundamentada na facilidade de detecção de um indivíduo tricromata, com base no seguinte critério: facilidade de detecção de alvos (controle), etapa sem alvos (neutra), facilidade de detecção de alvos (azul), dificuldade de detecção de alvos (verde) e facilidade de detecção de alvos (laranja). Essa lógica levou em consideração diminuir a expectativa do indivíduo em detectar, sucessivamente, os alvos.

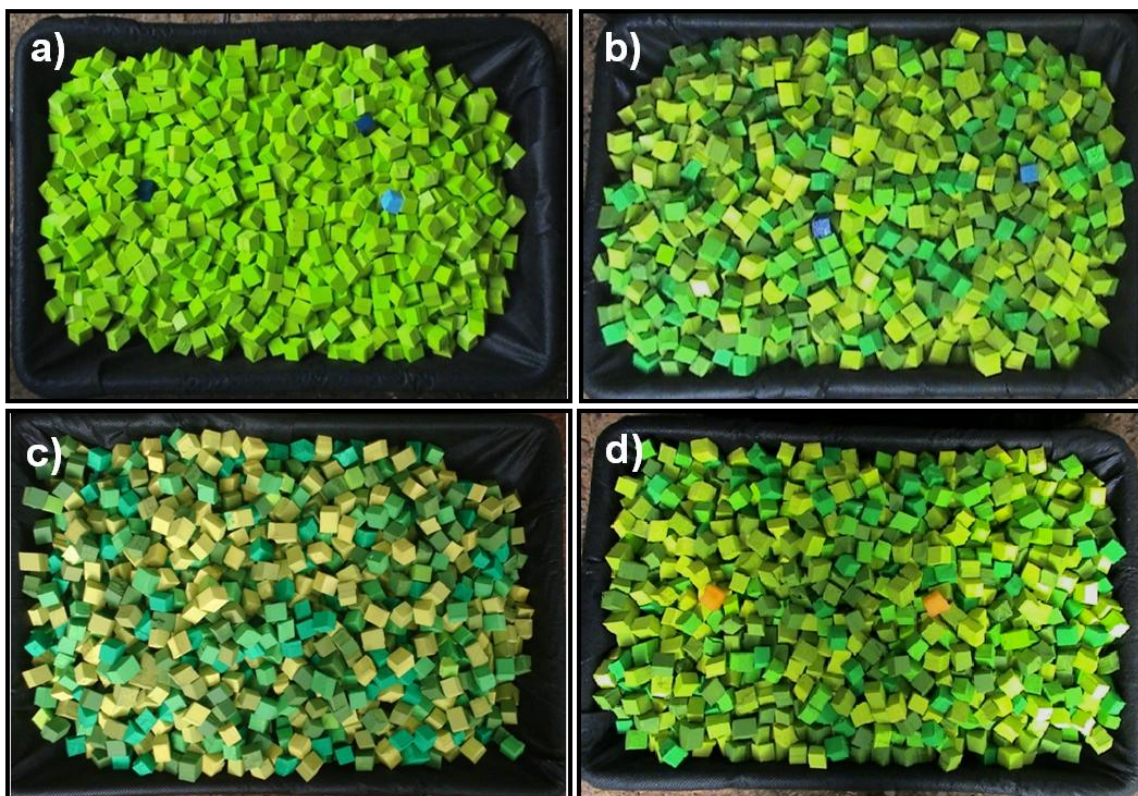


Figura 5. Etapas experimentais: a) Controle, b) Azul, c) Verde, d) Laranja.



Tabela 5. Faixas de intensidade luminosa

<b>Condições Luminosas</b>	<b>Média de Intensidade (lux)</b>
<b>Escotópica</b>	3,5 ± 1,67
<b>Mesópica</b>	25,8 ± 4,30
<b>Fotópica</b>	118,2 ± 12,99

## **4.7 Análises dos Dados**

### **4.7.1 Macaco da Noite**

O comportamento dos animais em todas as fases experimentais foi registrado e gravado com o auxílio da câmera de vídeo e posteriormente analisado pelo experimentador com base nas filmagens realizadas.

Ao final de cada sessão, foi comparado o desempenho de cada animal em cada etapa e nas diferentes condições de luminosidade pela observação de dos seguintes parâmetros: 1) *Tempo de Forrageamento* - marcação do tempo através de janelas de forrageamento, ou seja, o intervalo de tempo em segundos que o animal levava para forragear com base no tempo total da sessão; 2) *Número de alvos capturados* – total de alvos capturados por cada etapa e condição; 3) *Eficiência de Forrageamento* – razão do número de alvos capturados pelo tempo de forrageamento em minutos; 4) *Escolha baseada no brilho* – total de alvos claros e escuros capturados por minuto de forrageio; 5) *Frequência do comportamento de cheirar (frequência de sniffing)* – frequência de utilização de pistas olfativas por minuto de forrageio, em que foi observado e contado o número de vezes que o animal projetava o corpo e o nariz sobre as bandejas.

Para análise do tempo de forrageamento, número de alvos capturados, eficiência de forrageamento e frequência de *sniffing* foi utilizado uma Análise de Variância (ANOVA) de duas vias (*two-way*), utilizando como fatores “etapas” e “fases”. A escolha baseada no brilho também foi analisada dentro de cada condição luminosa utilizando novamente ANOVA *two-way*, com os fatores “etapas” e “brilho” (claro e escuro). A comparação entre as condições fotópica, mesópica e escotópica foi realizada por Anova *one-way*. Todas as análises

foram seguidas pelo pós-teste de *Bonferroni* e o nível de significância utilizado foi de  $\alpha=0,05$ .

#### **4.7.2 Humanos**

O teste realizado em humanos também foi registrado e analisado com o auxílio da câmera de vídeo. O desempenho na discriminação dos alvos de cada indivíduo foi analisado com base nos parâmetros que se seguem: 1) *Total de alvos discriminados* – número de alvos identificados em cada etapa e em cada condição luminosa; 2) *Escolha baseada no brilho* – total de alvos claros e escuros detectados; 3) *Diferenças entre as categorias visuais* – análise comparativa do número de alvos identificados por cada categoria visual.

Para análise do total de alvos discriminados dentro de cada categoria visual foi empregada ANOVA *two-way*, sendo utilizados os fatores “etapas” e “fases”. A preferência pelos alvos claros e escuros também foi analisada dentro de cada condição luminosa utilizando novamente ANOVA *two-way*, com os fatores “etapas” e “brilho” (claro e escuro). E para comparação entre as categorias visuais (acromatas, dicromatas e tricromatas) foi utilizada ANOVA *two-way* em que os fatores “etapas” e “categorias” foram usados. A comparação entre as condições fotópica, mesópica e escotópica foi realizada por Anova *one-way*. Todas as análises foram seguidas pelo pós-teste de *Bonferroni* e o nível de significância utilizado foi de  $\alpha=0,05$ . Para todas as análises estatísticas, o programa estatístico utilizado foi o Prisma (*GraphPad Prism*, Version 5.00, 2007).

## **5.0 RESULTADOS**

### **5.1 Macaco da noite**

#### **5.1.1 Tempo de forrageamento**

Os resultados obtidos quanto ao tempo de forrageamento estão representados na figura 5. Com relação à fêmea Kate, não foram observadas diferenças significativas quanto ao tempo de forrageamento entre as quatro etapas experimentais e entre as três condições luminosas (Figura 6a).

Considerando inicialmente uma análise entre as etapas experimentais, foi evidenciado para o sujeito Jack um maior tempo de forrageamento na etapa verde em comparação à etapa laranja dentro da condição fotópica ( $p < 0,01$ ).

Não foram encontradas diferenças significativas nas outras etapas. Entre as condições luminosas, foi verificado que o macho forrageou mais tempo na etapa verde fotópica em relação às condições mesópica e escotópica ( $p < 0,05$ ) (Figura 6b).

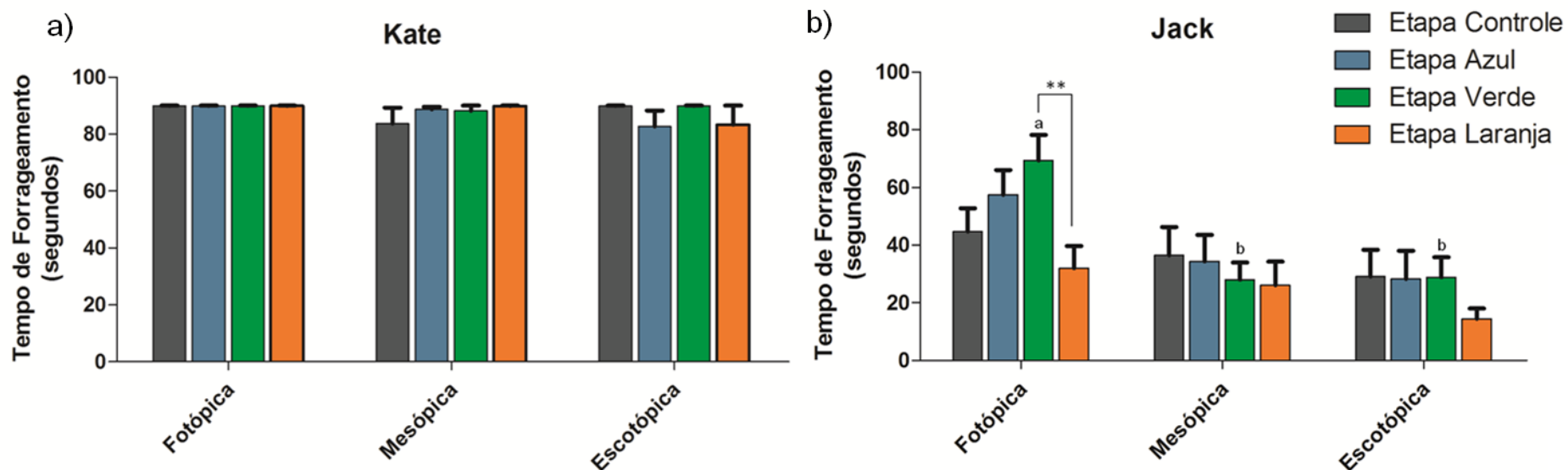


Figura 6. Somatória do Tempo de Forrageamento em segundos (sessão igual a 90s) nas três condições luminosas (Fotópica, Mesópica e Escotópica), obtidas para a fêmea Kate (a) e para o macho Jack(b). Cada coluna representa as quatro etapas experimentais (barra cinza: Etapa Controle – alvos azuis vs fundo verde fixo; barra azul: Etapa Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; barra verde: Etapa Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; barra laranja: Etapa Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório) . \*\*  $p < 0,01$  representa diferença entre as etapas; <sup>a, b</sup>  $p < 0,05$  representa diferença entre as condições luminosas em que  $a \neq b$ . As barras representam erro padrão.

### **5.1.2 Número de alvos capturados**

Ao analisar o número de alvos capturados entre as etapas experimentais, não foram observadas diferenças significativas na fêmea. No entanto, entre as condições luminosas, evidenciou-se que a Kate capturou a maior quantidade de alvos na etapa azul fotópica quando comparada à condição escotópica ( $p < 0,05$ ). Diferenças significativas não foram vistas na fase mesópica (Figura 7a).

O macho não exibiu nenhuma diferença significativa com relação ao número de alvos capturados entre as etapas experimentais e entre as condições luminosas (Figura 7b).

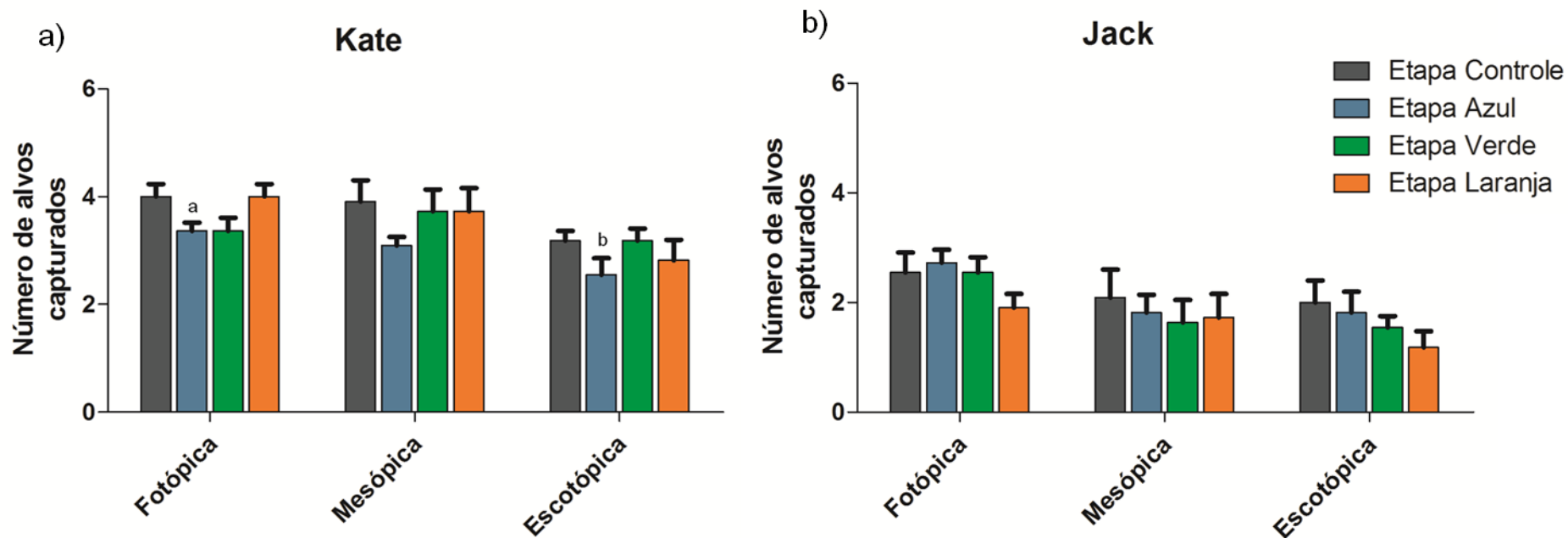


Figura 7. Média do número de alvos capturados nas três condições luminosas (Fotópica, Mesópica e Escotópica), obtidas para a fêmea Kate (a) e para o macho Jack(b). Cada coluna representa as quatro etapas experimentais (barra cinza: Etapa Controle – alvos azuis vs fundo verde fixo; barra azul: Etapa Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; barra verde: Etapa Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; barra laranja: Etapa Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório). <sup>a, b</sup>  $p < 0,05$  representa diferença entre as condições luminosas em que  $a \neq b$ . As barras representam erro padrão.

### **5.1.3 Eficiência de Forrageamento**

Considerando uma análise entre as etapas experimentais, foi observado que a fêmea Kate capturou um maior número de alvos por minuto na etapa controle quando comparado à etapa azul, dentro da fase mesópica ( $p < 0,05$ ). Entre as fases luminosas, verificou-se que Kate obteve o maior desempenho na etapa controle mesópica quando comparado à etapa controle da fase escotópica. (Figura 8a). Não foram encontradas diferenças significativas entre as outras etapas experimentais.

Quanto ao Jack, não foram observadas diferenças significativas relativas ao total de alvos capturados por minuto nas quatro etapas experimentais e nas três condições luminosas (Figura 8b).

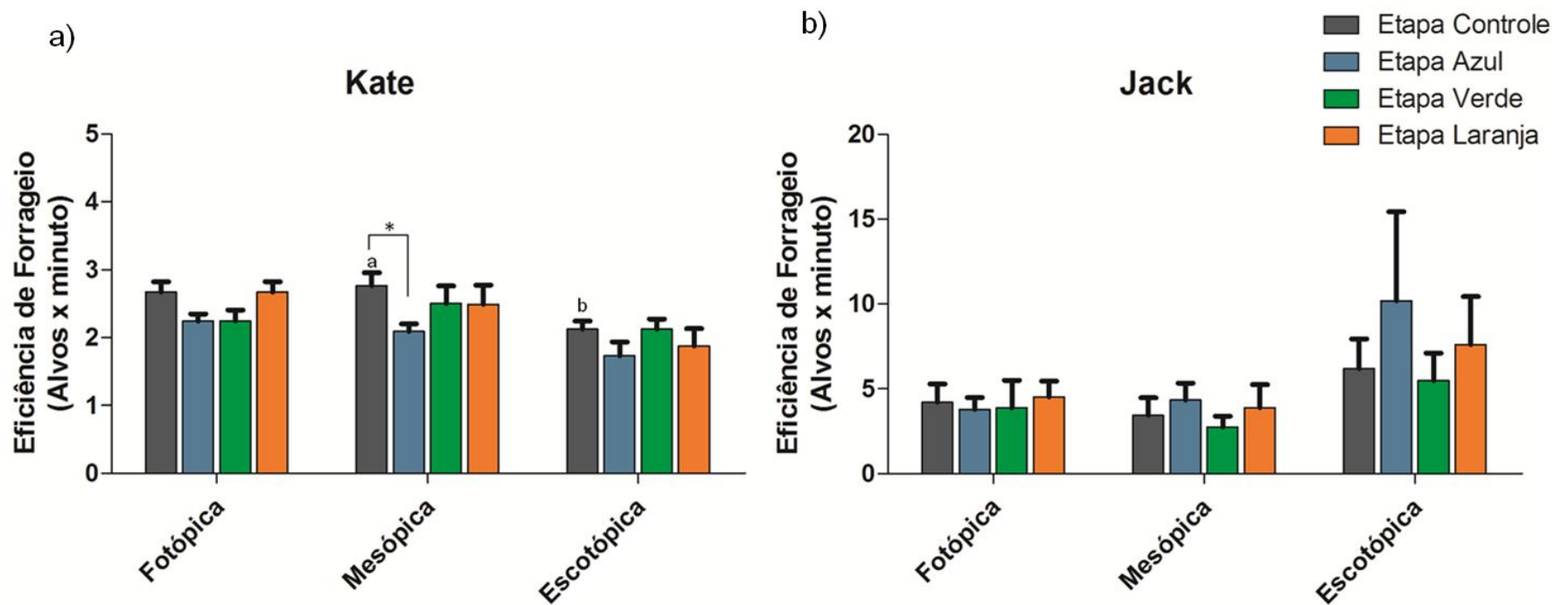


Figura 8. Média do número de alvos capturados por minuto do tempo de forrageio, nas três condições luminosas (Fotópica, Mesópica e Escotópica), obtidas para a fêmea Kate (a) e para o macho Jack (b). Cada coluna representa as quatro etapas experimentais (barra cinza: Etapa Controle – alvos azuis vs fundo verde fixo; barra azul: Etapa Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; barra verde: Etapa Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; barra laranja: Etapa Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório). \*  $p < 0,05$  representa diferença entre as etapas; <sup>a, b</sup>  $p < 0,05$  representa diferença entre as condições luminosas em que  $a \neq b$ . As barras representam erro padrão.



### 5.1.4 Escolha baseada no brilho

Os resultados referentes à discriminação de alvos baseada nos brilhos capturados durante a atividade de forrageamento estão representados na figura 9 e demonstram os dados analisados conjuntamente para o macho e para a fêmea.

Na fase fotópica, os animais capturaram significativamente mais alvos escuros em todas as etapas experimentais ( $p < 0,05$ ) (Figura 9a). O total de alvos escuros capturados na fase mesópica foi significativamente maior nas etapas controle e azul ( $p < 0,05$ ) (Figura 9b), enquanto que diferenças significativas não foram evidenciadas nas etapas verde e laranja. Já na etapa escotópica, os animais conseguiram discriminar significativamente mais alvos azuis na etapa controle, azul e verde ( $p < 0,05$ ) (Figura 9c).

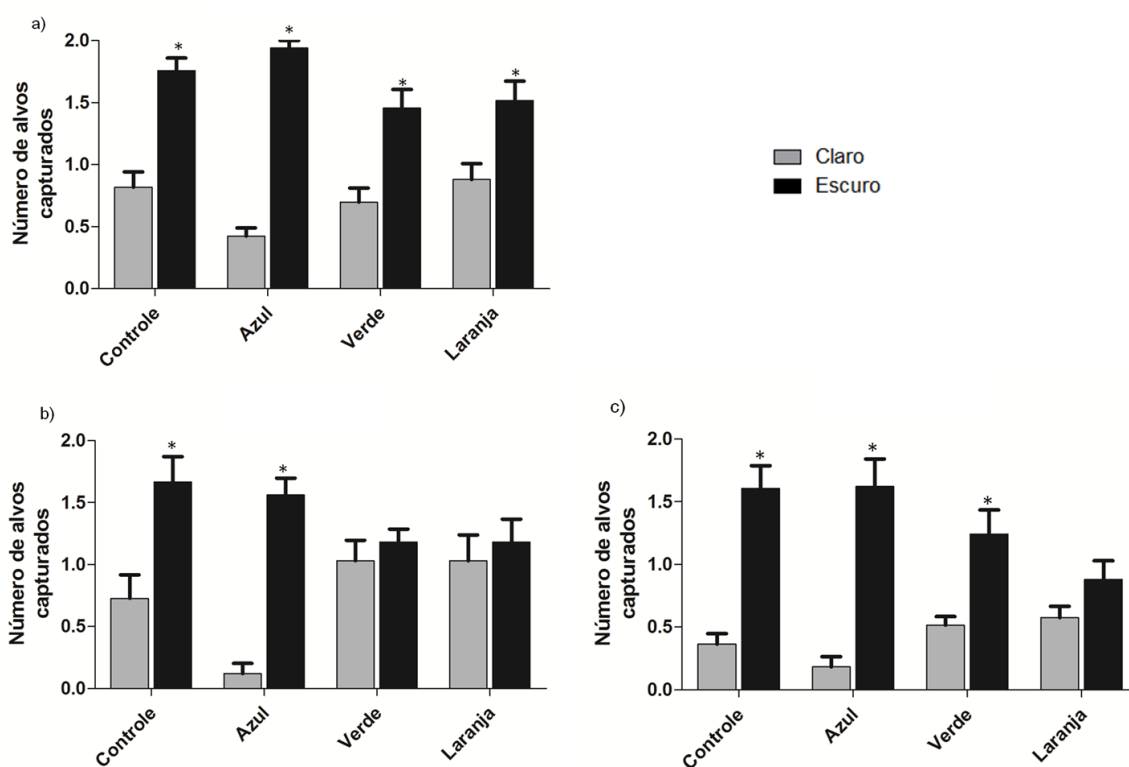


Figura 9. Média do número de alvos capturados por minuto do tempo de forrageio nas quatro etapas experimentais (Controle: alvos azuis vs fundo verde fixo; Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório) obtida conjuntamente para os animais ( $n=2$ ). Colunas escuras: alvos escuros; Colunas claras: alvos claros. a) Condição fotópica; b) Condição mesópica; c) Condição Escotópica. \*  $p < 0,05$  vs respectivo claro. As barras representam erro padrão.

#### **5.1.4 Frequência de sniffing**

Ao analisar a utilização de pistas olfativas para discriminação dos alvos durante a atividade de forrageamento, foi possível observar que na fase fotópica a fêmea utilizou mais pistas de cheiro na etapa azul quando comparada à etapa verde e à etapa laranja ( $p < 0,05$ ). Não foram observadas diferenças significativas entre as etapas experimentais na fase mesópica. No entanto, na fase escotópica, a frequência de *sniffing* foi maior na etapa controle e na etapa azul ( $p < 0,05$ ) quando comparadas às etapas verde e laranja. Diferenças entre as condições luminosas não foram evidenciadas (Figura 10a).

Não houve diferenças significativas entre as etapas e nem entre as condições luminosas para o macho, quanto à utilização de sinais olfativos para detecção dos alvos (Figura 10b).

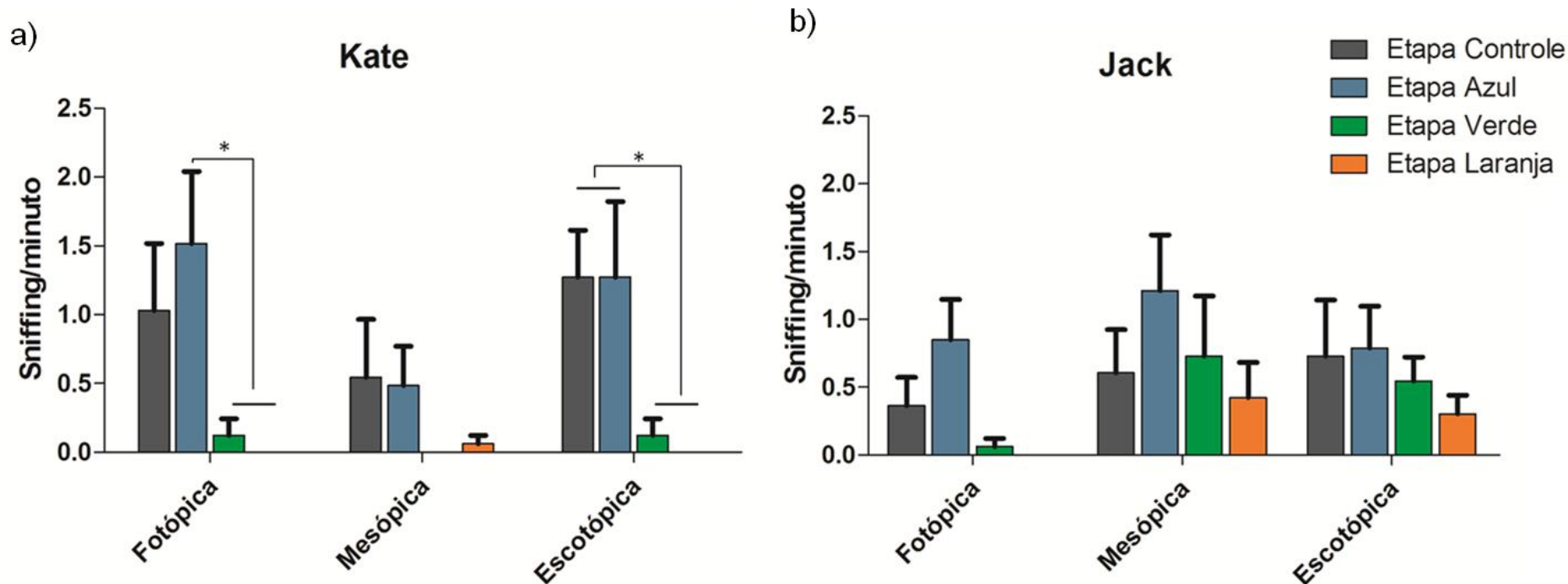


Figura 10. Média da frequência de utilização de *sniffing* por minuto do tempo de forrageio, nas três condições luminosas (Fotópica, Mesópica e Escotópica), obtidas para a fêmea Kate (a) e para o macho Jack(b). Cada coluna representa as quatro etapas experimentais (barra cinza: Etapa Controle – alvos azuis vs fundo verde fixo; barra azul: Etapa Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; barra verde: Etapa Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; barra laranja: Etapa Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório). \*  $p < 0,05$  representa diferença entre as etapas. As barras representam erro padrão.

## 5.2 Humanos

### 5.2.1 Total de Alvos Discriminados

#### 5.2.1.1 Acromatas

Ao analisar o padrão de desempenho dos acromatas com relação ao total de alvos discriminados durante as sessões experimentais, foi observado que os indivíduos identificaram o maior número de alvos na etapa controle e na etapa azul quando comparado às etapas verdes e laranjas, em todas as condições luminosas. Não foi observada nenhuma diferença significativa entre as etapas controle e azul, nas fases fotópica e mesópica; porém na fase escotópica, os acromatas identificaram significativamente o maior número de alvos na etapa controle comparado à etapa azul ( $p < 0,05$ ), enquanto que a etapa verde e laranja não exibiram diferenças significativas entre elas. A comparação entre as condições luminosas evidenciou que o número de alvos discriminados pelos acromatas foi maior na etapa controle da fase escotópica comparado à etapa controle da fase mesópica (Figura 11).

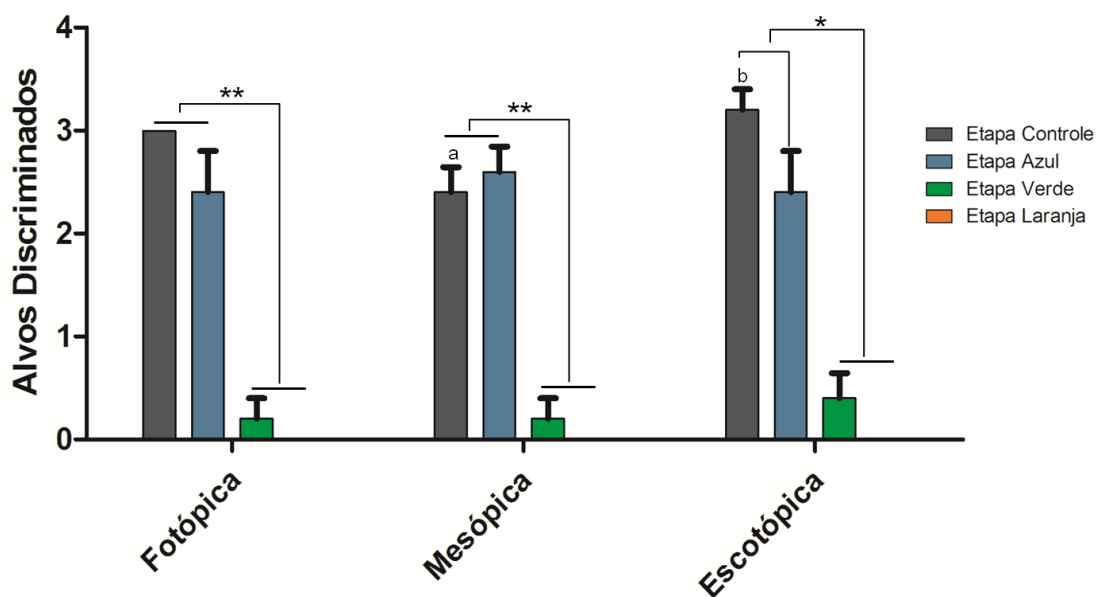


Figura 11. Média do total de alvos discriminados nas três condições luminosas (Fotópica, Mesópica e Escotópica), obtida nos indivíduos acromatas. Cada coluna representa uma etapa experimental (barra cinza: Etapa Controle – alvos azuis vs fundo verde fixo; barra azul: Etapa Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; barra verde: Etapa Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; barra laranja: Etapa Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório). \*\*  $p < 0,01$  e \*  $p < 0,05$  representam diferenças entre as etapas; <sup>a,b</sup>  $p < 0,05$  representa diferença entre as condições luminosas em que  $a \neq b$ . As barras representam erro padrão.

### 5.2.1.2 Dicromatas

Considerando inicialmente uma análise entre as etapas experimentais, evidenciou-se que dicromatas discriminaram mais alvos nas etapas controle e azul com relação às etapas verde e laranja, em todas as condições luminosas. Diferenças significativas não foram observadas quando se comparou a etapa controle com a etapa azul, contudo dicromatas identificaram significativamente mais alvos na etapa laranja em relação à etapa verde ( $p < 0,05$ ) (Figura 12).

Após uma análise entre às condições luminosas, foi verificado que os indivíduos detectaram significativamente mais alvos na etapa verde fotópica, quando comparada à etapa verde da fase mesópica e escotópica ( $p < 0,05$ ). Além do mais, eles identificaram mais alvos na etapa laranja fotópica, em relação à etapa laranja escotópica, embora não tenha sido observada nenhuma diferença significativa com relação à fase mesópica (Figura 12).

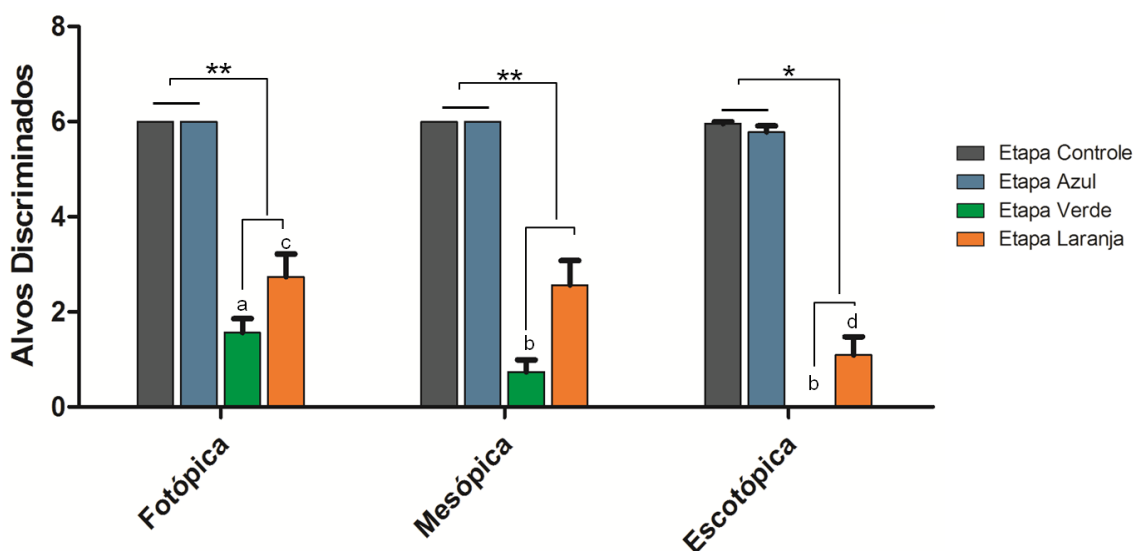


Figura 12. Média do total de alvos discriminados nas três condições luminosas (Fotópica, Mesópica e Escotópica), obtida nos indivíduos dicromatas. Cada coluna representa uma etapa experimental (barra cinza: Etapa Controle – alvos azuis vs fundo verde fixo; barra azul: Etapa Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; barra verde: Etapa Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; barra laranja: Etapa Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório). \*\*  $p < 0,01$  e \*  $p < 0,05$  representam diferenças entre as etapas; <sup>a,b,c,d</sup>  $p < 0,05$  representa diferença entre as condições luminosas em que  $a \neq b$  e  $c \neq d$ . As barras representam erro padrão.

### 5.2.1.3 Tricromatas

Quanto ao número de alvos discriminados por tricromatas com relação às etapas experimentais, verificou-se que os indivíduos detectaram

significativamente menos alvos na etapa verde, em comparação às demais etapas que, por conseguinte, não exibiram diferenças entre elas ( $p < 0,05$ ). Entre às condições luminosas, os tricromatas identificaram menos alvos verdes na fase escotópica, enquanto que discriminaram mais alvos nas fases fotópica e mesópica (Figura 13).

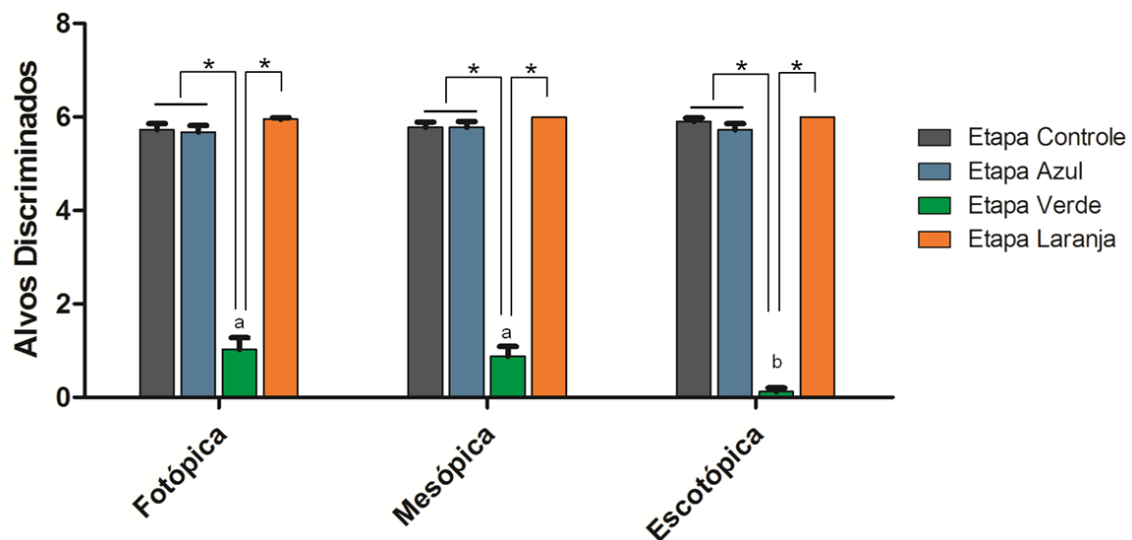


Figura 13. Média do total de alvos discriminados nas três condições luminosas (Fotópica, Mesópica e Escotópica), obtida nos indivíduos tricromatas. Cada coluna representa uma etapa experimental (barra cinza: Etapa Controle – alvos azuis vs fundo verde fixo; barra azul: Etapa Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; barra verde: Etapa Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; barra laranja: Etapa Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório).  $*p < 0,05$  representa diferença entre as etapas;  $^{a,b} p < 0,05$  representa diferença entre as condições luminosas em que  $a \neq b$ . As barras representam erro padrão.

## 5.2.2 Escolha baseada no brilho

### 5.2.2.1 Acromatas

Ao avaliar o padrão de detecção dos acromatas com relação ao brilho dos alvos, foi observado que os indivíduos detectaram significativamente mais alvos escuros na etapa controle, azul e verde da fase fotópica ( $p < 0,05$ ) (Figura 14a), não sendo evidenciadas diferenças de discriminação entre os alvos laranja claro e escuro. Este padrão foi similar na fase mesópica (Figura 14b), ao passo em que na fase escotópica, os indivíduos identificaram mais alvos escuros na etapa controle e na etapa azul (Figura 14c). Diferenças significativas não foram evidenciadas para as etapas verde e laranja.

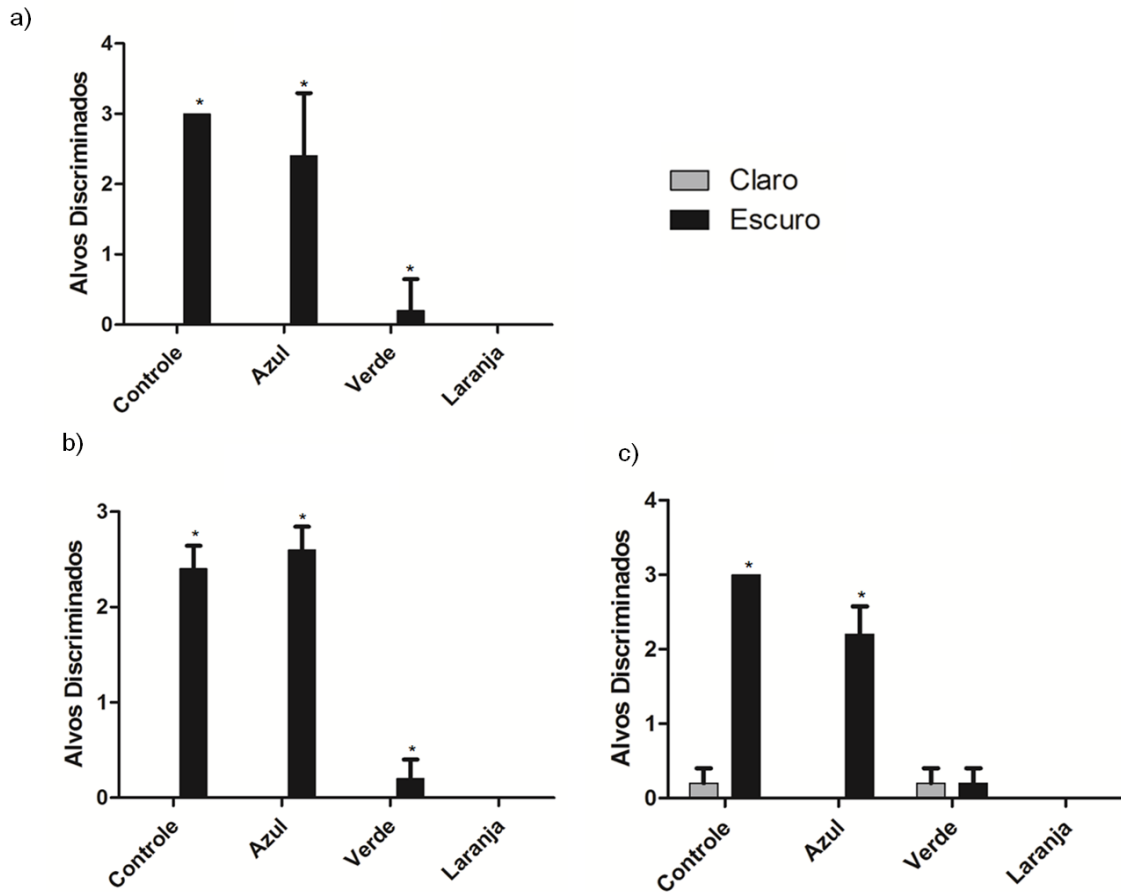


Figura 14. Média do número de alvos discriminados nas quatro etapas experimentais (Controle: alvos azuis vs fundo verde fixo; Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório) obtida nos indivíduos acromatas. Colunas escuras: alvos escuros; Colunas claras: alvos claros. a) Condição fotópica; b) Condição mesópica; c) Condição Escotópica. \*  $p < 0,05$  vs respectivo claro. As barras representam erro padrão.

### 5.2.2.2 Dicromatas

Com relação ao desempenho de dicromatas na detecção de brilhos, a única diferença significativa ( $p < 0,05$ ) entre as etapas experimentais foi observada na etapa verde, em que os indivíduos identificaram mais alvos claros quando comparados aos escuros. Este padrão foi evidenciado tanto na fase fotópica (Figura 15a), quanto na fase mesópica (Figura 15b), não havendo discriminação significativamente diferente na condição escotópica (Figura 15c).

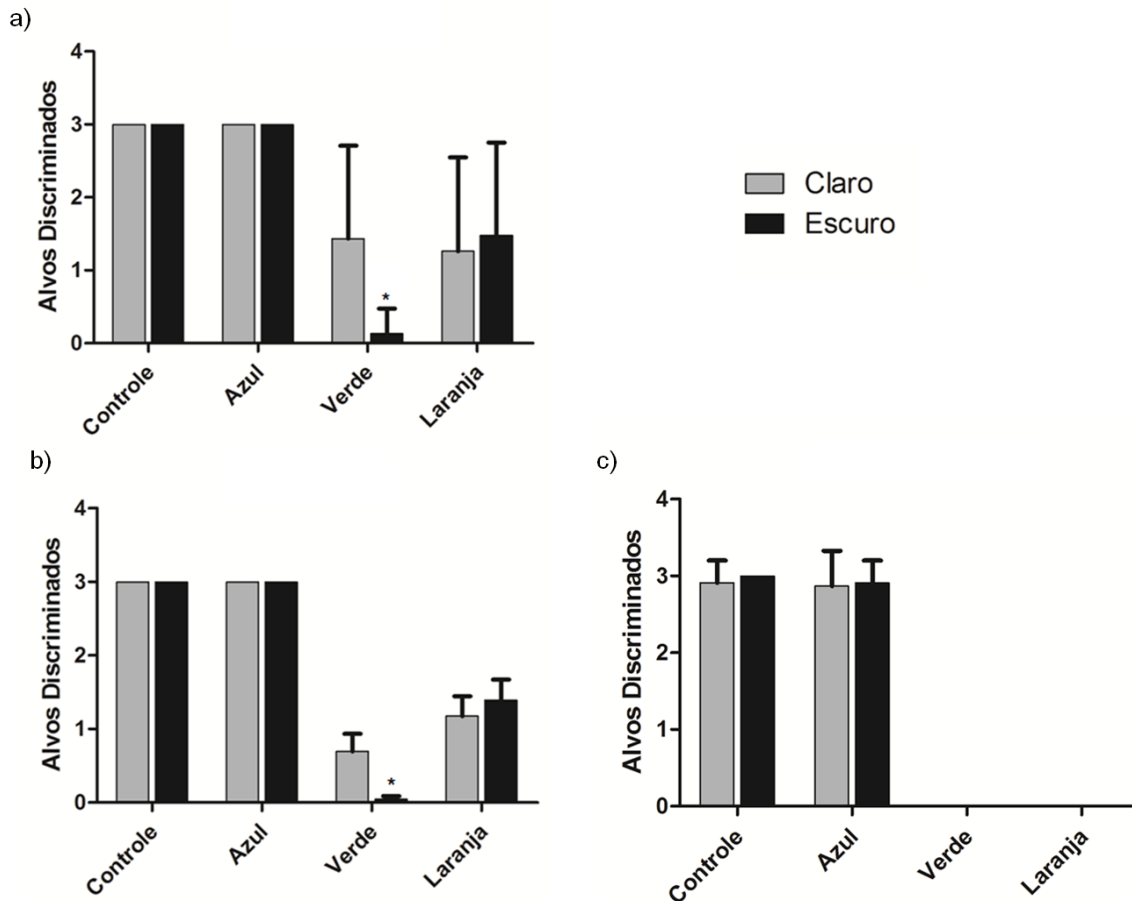


Figura 15. Média do número de alvos discriminados nas quatro etapas experimentais (Controle: alvos azuis vs fundo verde fixo; Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório) obtida nos indivíduos dicromatas. Colunas escuras: alvos escuros; Colunas claras: alvos claros. a) Condição fotópica; b) Condição mesópica; c) Condição Escotópica. \*  $p < 0,05$  vs respectivo claro. As barras representam erro padrão.

### 5.2.2.3 Tricromatas

A única diferença significativa observada entre tricromatas na detecção de alvos claros ou escuros foi na etapa verde da fase fotópica (Figura 16a), em que os participantes conseguiram detectar mais alvos verdes claros quando dispostos com alvos verdes escuros ( $p < 0,05$ ). Não foram evidenciadas diferenças significativas entre as demais etapas e condições luminosas (Figura 16).



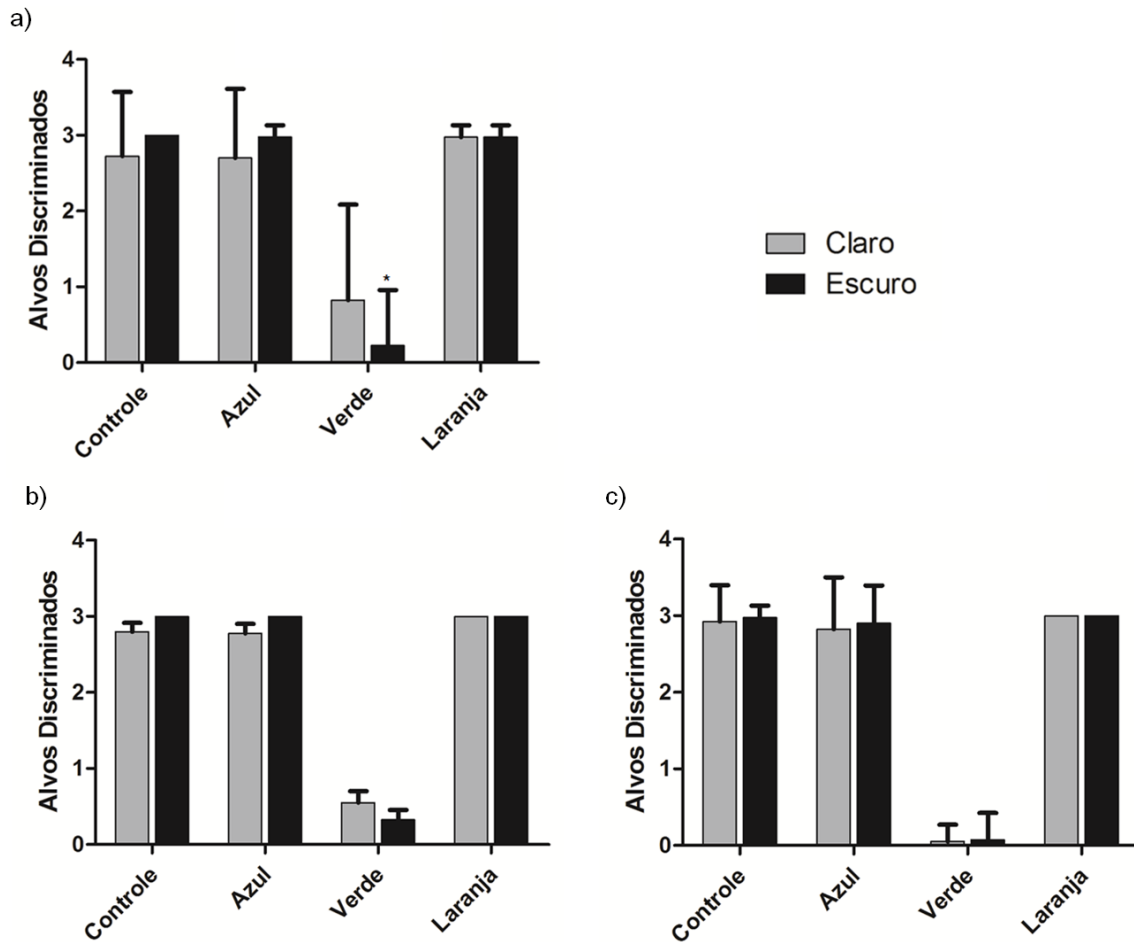


Figura 16. Média do número de alvos discriminados nas quatro etapas experimentais (Controle: alvos azuis vs fundo verde fixo; Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório) obtida nos indivíduos tricromatas. Colunas escuras: alvos escuros; Colunas claras: alvos claros. a) Condição fotópica; b) Condição mesópica; c) Condição Escotópica. \*  $p < 0,05$  vs respectivo claro. As barras representam erro padrão.

### 5.2.3 Diferença entre as categorias visuais

Ao realizar uma análise comparativa entre os grupos experimentais (acromatas, dicromatas e tricromatas) com relação ao total de alvos discriminados, foi detectado que indivíduos dicromatas e tricromatas detectaram significativamente mais alvos nas etapas controle, azul e laranja em relação aos acromatas e em todas as condições luminosas empregadas ( $p < 0,05$ ). Entre dicromatas e tricromatas foi observado que os tricromatas conseguiram discriminar mais alvos na etapa laranja ( $p < 0,05$ ). Este padrão de desempenho foi similar nas três fases luminosas. Não foram evidenciadas

diferenças significativas entre dicromatas e tricromatas nas outras etapas experimentais (Figura 17).

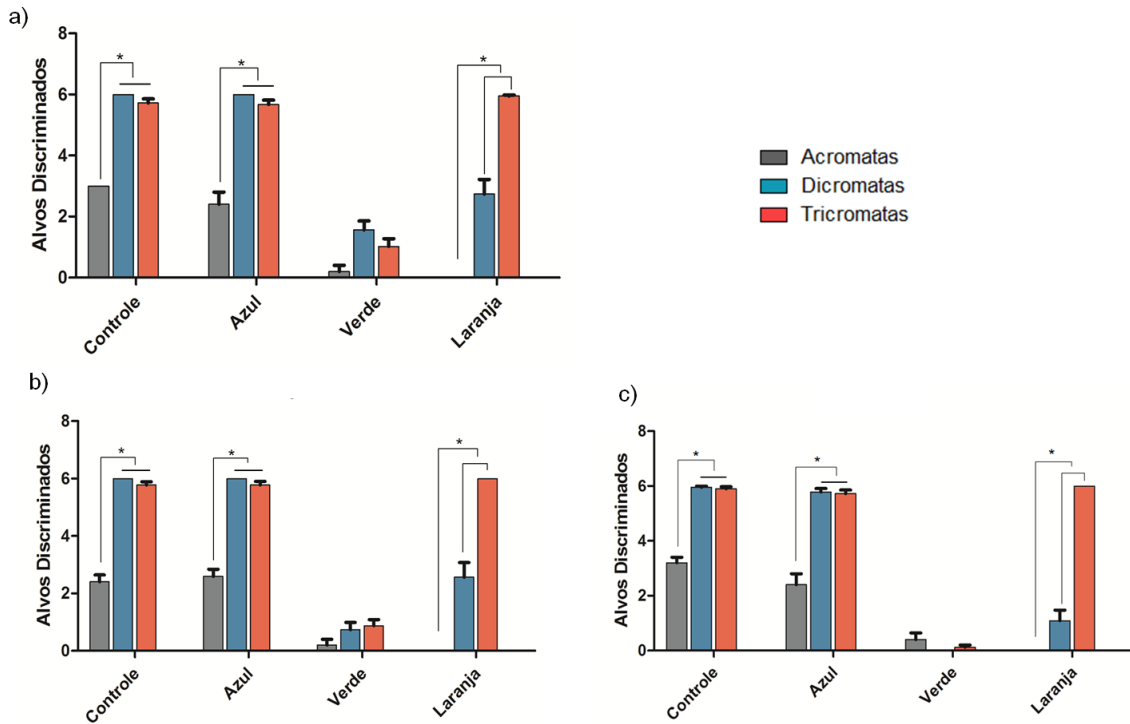


Figura 17. Média comparativa do número de alvos discriminados nas quatro etapas experimentais (Controle: alvos azuis vs fundo verde fixo; Azul – alvos azuis vs fundo verde aleatório; Verde – alvos verdes vs fundo verde aleatório; Laranja – alvos laranja vs fundo verde aleatório) entre as categorias visuais. Colunas cinza: acromatas; colunas azuis: Dicromatas; colunas vermelhas: Tricromatas. a) Condição fotópica; b) Condição mesópica; c) Condição Escotópica. \*  $p < 0,05$ . As barras representam erro padrão.

## **6.0 DISCUSSÃO**

### **6.1 Macaco da Noite**

#### **6.1.1 Tempo de Forrageamento**

A análise do tempo de forrageamento (tempo que o animal gasta buscando o seu alimento) por si só não é suficiente para informar a eficiência de forrageio e o sucesso na aquisição do recurso, porém a mensuração do tempo fornece uma noção do quanto o animal investiu na procura do alimento e o quão motivado ele realizou a tarefa.

Não foram observadas diferenças significativas no tempo de forrageamento da fêmea entre as etapas experimentais do presente estudo. No entanto, verificou-se que ela utilizou, em média, o tempo máximo da sessão (90 minutos) buscando os alvos alimentares, independentemente da etapa experimental e da condição luminosa a qual foi submetida.

Por outro lado, o macho empregou um tempo de forrageamento maior para detecção dos alvos verdes sob altas intensidades luminosas. Poder-se-ia inferir que alvos verdes podem ser mais crípticos em altas intensidades luminosas, embora apenas a medição do tempo de forrageamento não forneça essa resposta. Tal dado é de difícil entendimento, já que se esperava previamente que o tempo de forrageamento fosse similar entre as etapas experimentais.

Traçando um perfil comparativo entre macho e fêmea, pode-se observar que Jack tendeu a gastar menos tempo forrageando em comparação com Kate. Este resultado corrobora um estudo realizado em *Cebus capucinus* em que machos gastam menos tempo forrageando quando comparados às fêmeas, apesar da diferença no tamanho corporal (Rose, 1994).

De acordo com Mollon (1989), entre os primatas, machos são mais vigilantes, enquanto fêmeas priorizam o acesso ao recurso alimentar. Fêmeas apresentam mais comportamentos exploratórios em situações não-familiares e têm prioridade de acesso sob uma fonte de alimento (Petto e Devin, 1988; Box *et al.*, 1995; Moura e Alonso, 2000). Na verdade, vários outros estudos demonstram que machos devotam mais tempo para vigilância do que fêmeas (Gauthier-Hion, 1980; Cheney e Seyfarth, 1981; Boinski, 1988; Fragaszy, 1986, 1990; Rose, 1998) e se correlacionam negativamente com o forrageio (Rose e

Fedigan, 1995). Um estudo realizado em *Callithrix jacchus* e *Saguinus oedipus* demonstrou que fêmeas adultas são as maiores consumidoras de alimento dentro do grupo familiar, quando os frutos são dados em adição ao alimento normal (Tardif e Richter, 1981). Os mesmos autores sugerem que machos podem ter sua alimentação inibida. Além do que, fêmeas são consideradas um recurso limitante para machos (Trivers, 1972), refletindo então no comportamento de defesa do parceiro (Kinnaird, 1992; van Schaik *et al.*, 1992), o que contribui para o aumento da vigilância do macho.

No presente estudo, outro fator implicado no tempo destinado por Jack na busca pelo alimento é a presença do filhote ao lado do recinto de teste. Quando o macho era submetido à tarefa, o filhote vocalizava no recinto vizinho desviando a sua atenção e diminuindo o tempo de procura pelo alimento. Os macacos da noite são primatas socialmente monogâmicos com extenso cuidado parental da prole (Rotundo *et al.*, 2002; Wright, 1984), sendo cuidados até completarem oito meses de idade (Rotundo *et al.*, 2005). O cuidado paternal é um aspecto único da organização social do gênero, comparado apenas aos padrões descritos no *Callicebus* spp (Hoffman *et al.*, 1995). A evolução e a manutenção deste cuidado paternal permanecem não esclarecidas, mas uma das hipóteses é que este comportamento é adaptativo porque aumenta a sobrevivência da prole ou aumenta as oportunidades de forrageamento para uma fêmea lactante (Tardif, 1994; Wright, 1984, 1986).

### **6.1.2 Número de Alvos Capturados**

No presente estudo, associado ao tempo de forrageamento, buscou-se verificar o número de alvos capturados por cada animal nas quatro etapas experimentais e nas três condições luminosas. A medição deste parâmetro possibilita a contagem da quantidade de itens discriminados durante a atividade de forrageio, embora não informe o quão eficiente o animal foi na obtenção do seu recurso.

Considerando os dados deste estudo, tanto o macho quanto a fêmea capturou o mesmo número de alvos em todas as etapas experimentais. A única diferença significativa observada foi com relação à condição luminosa, em que a fêmea capturou mais alvos azuis sob alta intensidade luminosa. Baseado

nisso, pode-se inferir que possivelmente os animais possam ter utilizado outras pistas que não a matiz para discriminar os itens alimentares. Seguindo a hipótese de Dominy e colaboradores (2004), os macacos da noite podem usar informações visuais associadas com forma, tamanho, contraste e luminância do estímulo alimentar para distinguir as fontes de alimento e quando forrageiam sob iluminação suficiente, mas dependem fortemente de pistas auditivas e olfativas quando forrageiam no escuro (Wells e Lehner, 1978). Outra possibilidade inclui o uso de outras modalidades sensoriais tais como sabor e textura (Dominy *et al.*, 2001). Sinais espaciais são igualmente importantes tanto em espécies diurnas quanto noturnas devido à habilidade de representar e evocar a posição espacial relativa ao sítio de alimento aumentando a eficiência de forrageio por minimizar o tempo e a energia gasta numa busca randômica (Garber, 2000).

### **6.1.3 Eficiência de Forrageamento**

#### **6.1.3.1 Aspectos ecológicos da atividade de forrageamento**

A eficiência de forrageamento compreende a razão entre o número de alvos capturados pelo tempo investido na procura. Este parâmetro leva em consideração os aspectos ecológicos que predizem que os custos em termos energéticos envolvidos na procura e captura de um item alimentar não deve ser maior que os benefícios embutidos nos próprios itens. De acordo com essa premissa, os animais foram selecionados a tomarem decisões ótimas, tornando-se adaptados e maximizando a aquisição de um determinado recurso (MacArthur e Pianka, 1966). Então, um indivíduo pode ser considerado mais eficiente se ele conseguir capturar o maior número de alvos em um tempo de forrageio menor.

Neste estudo, verificou-se que Jack obteve o mesmo desempenho em todas as etapas experimentais e independentemente da intensidade luminosa. No entanto, Kate foi mais eficiente na captura de alvos azuis sobrepostos ao fundo verde fixo quando comparado com o *background* verde de matizes aleatórias. Vale considerar, no entanto, que tal comportamento era esperado visto que envolvia a etapa controle do protocolo comportamental, em que o animal utilizava apenas pistas de brilho para resolução da tarefa, sendo

possivelmente a etapa mais fácil de segregação. Embora, este padrão de comportamento fosse esperado para todas as condições luminosas, ele só foi evidenciado na condição mesópica. Possivelmente, sob estas condições, pistas de brilho dos alvos azuis em relação ao fundo verde fixo podem ter se tornado mais conspícuas e favorecido a discriminação.

Ainda que alguns estudos defendam a idéia da tricromacia para detecção de folhas vermelhas e jovens (Dominy e Lucas, 2001; Dominy *et al.*, 2003; Lucas *et al.*, 2003), a hipótese de frugívoros é a mais aceita e baseia-se na detecção de frutas crípticas por frugívoros (Mollon, 1989; Bowmaker *et al.*, 1991). A mudança de cor nas frutas correlacionada com a mudança no conteúdo de glicose adverte seu valor nutricional aos animais que percebem gradientes de cor (Schaefer *et al.*, 2004; Riba-Hernández *et al.*, 2005) ou no caso de dicromatas que são capazes de quebrar camuflagem e detectar itens crípticos (Caine *et al.*, 2003; Saito *et al.*, 2005; Melin *et al.*, 2007).

Apesar das vantagens da visão tricromática e dicromática, a percepção de cores não é essencial para a aquisição de frutos. Grande parte dos primatas noturnos são frugívoros (Dominy *et al.*, 2004). Os frutos são os itens mais consumidos nas espécies *Aotus nigriceps* (Wright, 1985; 1986; 1994), *A. azarai* (Arditi, 1992; Fernandez-Duque *et al.*, 2002; Giménez e Fernandez-Duque, 2003; Wright, 1985) e *A. vociferans* (Puertas *et al.*, 1992). Os frutos da espécie *Ficus* spp. (Figura 18b) são os mais consumidos, além dos frutos da espécie *Guazuma ulmifolia* (Figura 18a) (Wolovich *et al.*, 2007). Ambos apresentam coloração escura, o que possivelmente pode facilitar a detecção de brilho em contraste com a folhagem.

Apesar das pequenas particularidades encontradas durante a análise de eficiência de forrageamento da fêmea neste estudo, em termos gerais, o macaco da noite não conseguiu discriminar os alvos alimentares com base nas cores, mantendo o mesmo padrão de eficiência entre as etapas experimentais. Provavelmente, macacos da noite são especialistas na detecção de alimentos utilizando outras pistas sensoriais para tal discriminação.

Primatas com diferentes fenótipos de visão de cor podem ser diferencialmente adaptados para tarefas de forrageio em que eles são submetidos (Jacobs, 1997; Regan *et al.*, 2001; Caine *et al.*, 2003).

Vários estudos, por exemplo, demonstram que a tricromacia tem sido predita mais eficiente do que a dicromacia na detecção e identificação de itens alimentares contra o fundo (Osorio e Vorobyev, 1996; Sumner e Mollon, 2000; Regan *et al.*, 2001). Estudos comportamentais demonstram que espécies de primatas tricromatas do Novo Mundo são capazes de discriminar estímulos coloridos (Jacobs *et al.*, 1987; Tovée *et al.*, 1992; Gomes *et al.*, 2002; Pessoa *et al.*, 2005; Araújo *et al.*, 2008; Prado *et al.*, 2008) e apresentam vantagens na discriminação de itens alimentares conspícuos em condições naturais (Caine e Mundy, 2000; Smith *et al.*, 2003).

Portanto, é difícil correlacionar o fotopigmento de primatas, com aspectos da sua ecologia de forrageio (Cropp *et al.*, 2002; Talebi *et al.*, 2006). Baseado nos itens alimentares consumidos na dieta do macaco da noite e considerando a ausência de um aparato fisiológico que sustente a idéia de visão de cor, percebe-se que os frutos consumidos na natureza são de coloração escura. Com isso, pode-se inferir que o *Aotus* possui estratégias sensoriais que possibilitam a discriminação destes frutos em meio à folhagem. Neste estudo, os animais conseguiram discriminar os alvos alimentares independentemente da sua coloração. Além do mais, a fêmea foi mais eficiente na discriminação de alvos azuis sobrepostos a um fundo verde fixo, demonstrando nas duas situações que as pistas de brilho são mais salientes do que as pistas cromáticas. Isto sugere fortemente que o *Aotus* é especializado na detecção de brilho.

Alguns estudos demonstram que outras espécies de primatas também utilizam pistas de brilho durante o forrageamento. Embora o amarelo, o laranja e o vermelho dos frutos sejam cromaticamente conspícuos para *Cebus* tricromatas (Regan *et al.*, 2001), outros aspectos do fruto, tais como contraste de brilho (Schmidt *et al.*, 2004) são relevantes. Muitos frutos podem ser discriminados do fundo de folhas pelo canal azul-amarelo presente em ambos dicromatas e tricromatas, assim como pela sua luminância (Dominy e Lucas, 2001, 2004; Riba-Hernández *et al.*, 2004).

É possível que diferenças na ecologia visual e na preferência pelo alimento entre as espécies pode ser favorecida pela evolução de mecanismos

acromáticos vs cromáticos para discriminar entre potenciais alimentos (Leonhardt *et al.*, 2008).

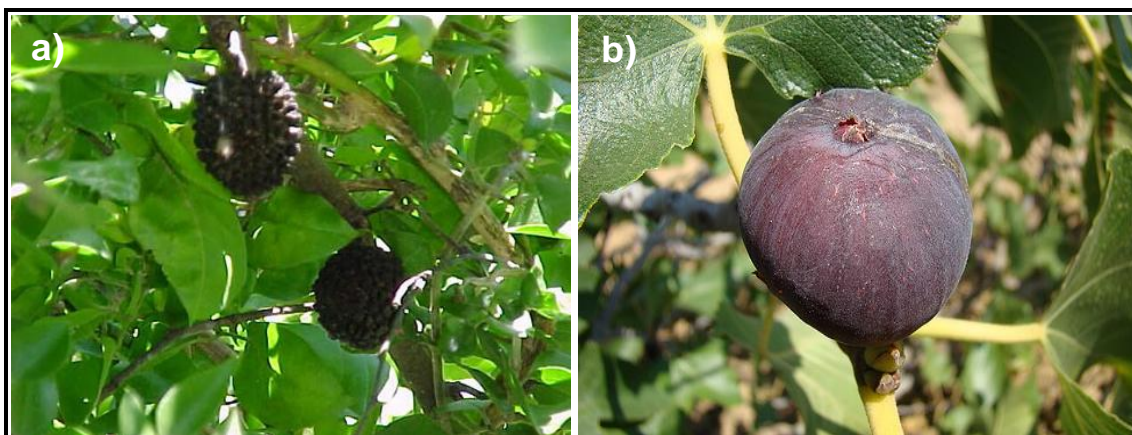


Figura 18. Principais frutos consumidos pelo macaco da noite na natureza. Em a) *Guazuma ulmifolia* e em b) *Ficus* spp. (Figuras retiradas respectivamente dos sites: <http://foro.portalplantas.com/plantas-en-general/4613-plantas-y-flores-curiosas-22.html> e <http://www.flickr.com/photos/valter/>) Acesso em: 06 de janeiro de 2012.

### **6.1.3.2 Influência da intensidade luminosa sob a eficiência de forrageamento**

Na natureza, os alvos alimentares são percebidos contra uma variedade de substratos e de condições luminosas (Osorio *et al.*, 2004).

Dado a importância da luz ambiente para discernir a cor e o brilho dos objetos, tais como alvos alimentares, é importante supor que primatas podem forragear sob condições luminosas que aperfeiçoem sua habilidade para discriminar cor e contraste. Com isso, o uso de luz entre os primatas diferiria de acordo com a sua habilidade perceptual (Yamashita *et al.*, 2005).

Considerando as três condições luminosas empregadas no estudo, foi possível verificar que a fêmea obteve o maior desempenho na detecção de alvos azuis sobrepostos a um fundo verde fixo na condição mesópica quando comparado à etapa controle escotópica, evidenciado a influência da intensidade luminosa na discriminação dos alvos alimentares.

Em condições mesópicas, tanto cones quanto bastonetes estão ativos (Kelber *et al.*, 2003) e a baixa radiância limitada pela faixa mesópica é o limiar da visão da cor. Esse limiar é conhecido apenas em humanos (Wyszecki e Stiles, 1982) e cavalos (*Equus ferus caballus*) (Roth *et al.*, 2008). Ambos



perdem a visão de cor por volta de  $0,02 \text{ cd/m}^2$  (Lind e Kelber, 2009). Porém, entre o sistema de cone e bastonete há uma grande variabilidade entre as espécies (Manning e Brainard, 2009), o que torna difícil prever o teste comportamental e a faixa de intensidade luminosa onde a visão de cor é utilizada por uma dada espécie (Land e Osorio, 2003). Diante do exposto, não é possível assegurar que as faixas de intensidade luminosa utilizada neste estudo, que foram baseadas na percepção humana e no estudo realizado em *Callithrix jacchus* (Freitag *et al.*, 2011), possibilitaram a interação cone-bastonete na faixa mesópica ( $25,8 \pm 4,30 \text{ lux}$ ) na espécie *Aotus* spp. Além do que, embora a fêmea tenha demonstrado ser mais eficiente na discriminação de alvos na etapa controle sob intensidade mesópica, esperava-se que este padrão fosse mantido na etapa Azul e não apenas na Controle, já que pistas de brilho facilitavam a discriminação e por si só não se pode demonstrar a participação dos bastonetes.

De acordo com Endler (1997), diferentes luminosidades do ambiente podem afetar a percepção de cor. Osorio e colaboradores (2004) evidenciaram que a visão tricromática é mais vantajosa sob luz fraca. Contrário a isso, Perini e colaboradores (2009) demonstraram que na espécie *Callithrix penicillata* a superioridade tricromática diminui quando os níveis de luz do ambiente caem e que sob baixas condições luminosas dicromatas apresentam um desempenho maior em alguns cenários ecológicos.

Paralelo a isso, Yamashita e colaboradores (2005), em um estudo realizado em algumas espécies de primatas demonstram que o táxon dicromata *Lemur* não usa alta intensidade luminosa durante a sua atividade de forrageio, possivelmente devido ao fato da alta intensidade de luz não ajudá-lo no contraste de alimentos não verdes contra o fundo de folhagem. Neste mesmo estudo, as espécies polimórficas (*Ateles* e *Propithecus*) foram as únicas espécies que usaram altos níveis de luz para forragear alimentos não verdes, enquanto que a espécie tricromata *Alouatta* não fez discriminação nos níveis de luz quando se alimentou de itens de várias cores. É possível que isto demonstre que espécies tricromatas não possuem benefícios para perceber cores ao aumentar a intensidade luminosa.

O presente trabalho é o único estudo realizado em uma espécie de primata acromata, utilizando o protocolo ecológico de discriminação de alvos coloridos e empregando diferentes intensidades luminosas. Embora não se possa assegurar a interação cone-bastonete, foi possível verificar que sob intensidades de luz intermediárias, o macaco da noite apresenta um melhor desempenho na discriminação de alvos azuis sobrepostos a um fundo verde fixo, demonstrando que o *Aotus* pode utilizar diferentes estratégias perceptuais tais como a intensidade luminosa durante a atividade de forrageamento, um padrão similar ao observado em outros primatas.

Contudo, esse padrão foi observado apenas na fêmea do macaco da noite. O macho não exibiu diferença significativa entre as condições luminosas. Diferenças entre machos e fêmeas são descritos na literatura em algumas espécies de primatas. No gênero *Ateles* e *Propithecus* ambos os sexos fazem distinção nos níveis de luz quando se alimentam de alimentos coloridos, porém os machos usam menos luz do que as fêmeas quando comem alimentos não-verdes. Este padrão foi similar ao observado em *Lemur* dicromata (Yamashita *et al.*, 2005). Os autores sugerem que devido à capacidade reprodutiva, as fêmeas destas espécies podem se alimentar na copa das árvores, onde há uma maior intensidade de luz, a fim de obter alimentos de melhor qualidade. Embora os dados do presente estudo corroborem com o observado na literatura, estudos adicionais com um maior número de animais são necessários para evidenciar as diferenças entre os gêneros de macaco da noite.

#### **6.1.4 Escolha baseada no brilho**

O protocolo utilizado no presente estudo dispôs de dois brilhos distintos para cada alvo alimentar (alvos claros e alvos escuros) de acordo com a coloração empregada em cada etapa experimental. A fim de verificar a maior facilidade de discriminação de um dos brilhos pelos indivíduos, este parâmetro foi analisado isoladamente nas três condições luminosas e de forma conjunta para o macho e para a fêmea.

Observou-se que de forma geral, os indivíduos tiveram maior facilidade de detecção de alvos escuros, demonstrando que o brilho escolhido nos alvos escuros foi mais conspícuo para discriminação, enquanto o brilho claro tornou-se mais críptico sobreposto ao fundo verde.

Algumas diferenças específicas foram evidenciadas entre as condições luminosas. Na fase fotópica, os indivíduos detectaram mais facilmente os alvos escuros, similarmente o azul, o verde e laranja. Este padrão não foi mantido na fase mesópica, em que apenas os alvos azuis escuros foram facilmente discriminados. Este resultado corrobora com as mudanças descritas por Purkinje (1825) em que o brilho de diferentes objetos coloridos muda com a variação nos níveis de luz. Em condições intermediárias de intensidade luminosa, tanto cones e bastonetes contribuem para a percepção de cor. A redução nos níveis de luz leva a uma perda seletiva na sensibilidade do cone S (Brown, 1951; Verriest *et al.*, 1963; Walkey *et al.*, 2001) e a um aumento progressivo na sensibilidade dos bastonetes. Assim, sob condições mesópicas, cones M e L permanecem ativos e a percepção é mediada primariamente pelos bastonetes e cones L, já que os bastonetes são mais sensíveis a comprimentos de ondas curtos e médios. Esta dominância dos bastonetes e dos cones L é conhecida como mudança de Purkinje (Pokorny *et al.*, 2006). Então, estímulos que refletem comprimentos de ondas longos como, por exemplo, estímulos laranja, com a redução nos níveis de luz tornam-se crípticos. No caso do *Aotus*, ele não apresenta nenhum cone S funcional, porém possui um cone M/L (Wikler e Rakic, 1990; Jacobs *et al.*, 1993; Jacobs *et al.*, 1996) contendo um pigmento com pico de sensibilidade por volta de 539-543nm e bastonetes com pico de absorção de 500nm (Hiramatsu *et al.*, 2004; Jacobs *et al.*, 1993), o que possibilitaria a ocorrência do efeito de Purkinje na faixa mesópica, em que cones e bastonetes estariam ativos.

Outro padrão de discriminação foi evidenciado neste estudo, em que na fase escotópica os indivíduos conseguiram discriminar, além dos alvos azuis, alvos verdes. De acordo com alguns estudos sob condições mesópicas e escotópicas a percepção dos bastonetes pode ser azul, azul-esverdeado ou verde (Cao *et al.*, 2005; Buck, 2004). Os bastonetes também podem sinalizar uma diversidade de matizes na presença de cones, nas faixas de ativação dos

bastonetes e cones L (McCann e Benton, 1969). Pokorny e colaboradores (2006) vão mais além, demonstrando que mesmo na ausência de cones, várias cores podem ser detectadas exclusivamente pelos bastonetes; os autores também especulam que o sistema visual é capaz de avaliar as cores com base em experiências naturais prévias.

Embora, o presente estudo, possa corroborar os dados apresentados na literatura e inferir a participação dos bastonetes na percepção de brilho das diversas colorações dos itens alimentares, não é possível com a utilização apenas deste protocolo afirmar que *Aotus* exibiu algum tipo de percepção de cor decorrente da intrusão dos bastonetes.

#### **6.1.5 Frequência de sniffing**

A capacidade de discernir comestibilidade de um alimento palatável envolve múltiplas modalidades sensoriais (Dominy *et al.*, 2001). A olfação tem um papel dominante sobre a visão em vários mamíferos dicromatas (Jones e Nowell, 1973; Gazit e Terkel, 2003), embora o inverso seja observado entre primatas (Tovée, 2008).

Espécies de hábito diurno e noturno apresentam diferentes estruturas associadas com a olfação e com isso podem diferir quanto ao uso de pistas olfativas no forrageio. Bolen e Green (1997) e Hunter e Dixson (1983) sugerem que o *Aotus* utiliza mais a olfação do que os primatas diurnos. Um estudo experimental demonstrou que a espécie *Aotus nancymae* obteve um sucesso de forrageio maior com o auxílio de pistas olfativas do que o *Cebus apella* (Bolen e Green 1997).

Em relação ao tamanho do corpo e do cérebro, o macaco da noite apresenta um bulbo olfatório, um bulbo olfatório acessório e o volume do núcleo do tracto olfatório lateral maior do que em outros primatas diurnos do Novo Mundo (Stephan, 1972; Stephan *et al.*, 1981). A relação entre atividade noturna e aumento do bulbo olfatório tem sido encontrado entre primatas (Barton *et al.*, 1995) , porém não se pode necessariamente correlacionar o tamanho de estruturas olfatórias com o desempenho olfatório na detecção de odores (Laska,1990) e no desempenho de forrageamento.

No presente estudo, foi possível observar que houve uma tendência de maior frequência de utilização do olfato para detectar alvos azuis, na fêmea, em todas as condições luminosas, embora apenas na fase fotópica e escotópica tenham sido evidenciadas diferenças significativas. Paralelo a isso, a fêmea e o macho tiveram maior facilidade de detecção de alvos azuis escuros, demonstrado pelo resultado obtido a respeito da escolha baseada no brilho (*vide* item 5.1.4). Correlacionando esses dois aspectos pode-se inferir que devido ao pareamento do brilho do alvo azul claro com o fundo verde aleatório (etapa azul) a fêmea teve maior dificuldade para discriminá-lo através de pistas visuais e estrategicamente utilizou pistas olfativas para detectá-lo. Embora não tenha sido evidenciada nenhuma diferença estatística com relação ao macho, nota-se novamente uma tendência de maior frequência de *sniffing* para identificação de alvos azuis.

Para detecção de alvos verdes e laranja sobrepostos ao fundo verde, a utilização de *sniffing* foi baixa, possivelmente devido à utilização de pistas visuais na detecção sutil do brilho, o que corrobora com a hipótese de que o pareamento do brilho entre alvo e fundo só foi obtido na etapa azul, através do alvo azul claro. Estes dados evidenciam que o macaco da noite pode também preferencialmente utilizar o sistema visual na detecção de alimento, já que primatas são essencialmente visuais (Tovée, 2008).

Acredita-se que sob baixas condições luminosas, o sistema sensorial não-visual pode ter um papel proeminente no comportamento de forrageio (Wright, 1985), já que durante o dia as pistas visuais se tornam mais confiáveis, enquanto que pistas olfativas predominam durante a noite (Charles-Dominique, 1977; Vickers, 2000).

Wells e Lehner (1978) demonstraram que o macaco da noite pode usar informações visuais quando eles forrageiam sob iluminação suficiente, mas dependem fortemente de pistas olfativas ou auditivas quando forrageiam no escuro. Então, embora pistas olfativas possam ser preferencialmente utilizadas em condições escotópicas, não foi observado neste estudo diferença no desempenho de utilização do olfato entre as condições luminosas. A análise visual dos vídeos sob baixa intensidade luminosa pode ter influenciado a mensuração da frequência de *sniffing*, demonstrando uma das limitações do

desenho experimental empregado. Porém, é preciso considerar que mesmo sendo noturno, o *Aotus* retém muitas habilidades sensoriais dos platirrinos diurnos e por ser um forrageador social, ele continua utilizando predominantemente pistas visuais do que outros primatas noturnos (Bicca-Marques e Garber, 2004).

#### **6.1.6 Aspectos gerais da visão de cores em macaco da noite**

Devido à ampla variação na visão de cor, macacos do Novo Mundo têm sido excelentes sujeitos para estudo da utilidade da visão de cor em ambientes naturais (Regan *et al.*, 2001, Caine, 2002; Smith *et al.*, 2003; Sumner e Mollon, 2003; Riba-Hernández *et al.*, 2004; Stoner *et al.*, 2005; Melin *et al.*, 2007, Vogel *et al.*, 2007; Hiramatsu *et al.*, 2008).

O macaco da noite é o único antropóide noturno vivo. O arranjo dos seus genes, pigmentos, visão de cor e aspectos comportamentais e ecológicos o tornam único entre os primatas e importantes alvos de pesquisas científicas (Jacobs *et al.*, 1993; Wright, 1994; Muller e Thalmann, 2000; Fernandez-Duque, 2007).

No âmbito da visão de cor, o *Aotus* apresenta uma série de características que aperfeiçoam a sua vida noturna e desfavorece a idéia de visão de cor, tais como fóvea rudimentar, baixa densidade de cones e predominância de bastonetes (Ogden, 1975; Silveira *et al.*, 2001; Finlay *et al.*, 2008).

Jacobs (1977), por meio de um estudo eletrofisiológico e sob baixas condições luminosas, concluiu que a capacidade de visão de cor no macaco da noite não era bem desenvolvida, sugerindo que o *Aotus* seria um tricromata protanômalo severo. Posteriormente, Jacobs e colaboradores (1993) com base em um estudo eletrofisiológico, molecular e comportamental e utilizando uma intensidade luminosa maior do que a empregada no estudo anterior (Jacobs, 1977), evidenciou a presença de uma única classe de cone M/L e ausência de cones S, corroborando com os resultados de um estudo imunocitoquímico (Wikler e Rakic, 1990) e demonstrando que o *Aotus* seria monocromata. A diferença de resultados nos dois estudos pode refletir às mudanças na

intensidade luminosa empregada, mesópica e fotópica, respectivamente. Sugere-se que o *Aotus* pode ser capaz de utilizar conjuntamente e de forma eficaz os sinais de cones e bastonetes nos níveis de transição da luz, onde estes fotorreceptores estão ativos (Kelber *et al.*, 2003). Em algumas partes de sua escala geográfica, o *Aotus* é ativo durante horas do crepúsculo (Wright, 1989), então pode ser comum para este animal utilizar estrategicamente os níveis de luz que favoreçam a junção de sinais de cones e bastonetes durante a sua atividade de forrageamento.

Com base no exposto, o presente estudo investigou a influência da intensidade luminosa sobre a capacidade de segregação de itens camuflados e coloridos em condições mais próximas do ambiente natural, buscando verificar alguma capacidade de percepção de cor na faixa de intensidade luminosa onde cones e bastonetes provavelmente estariam ativos. Porém, o protocolo utilizado não foi suficiente para demonstrar a interação cone/bastonete nesta espécie.

Estudos futuros empregando padrões que mimetizam mais estímulos acessíveis ecologicamente e condições luminosas adequadas espécie-específica são importantes para validar o significado ecológico da visão de cores e as estratégias perceptuais utilizadas durante a atividade de forrageio. De acordo com Smith e colaboradores (2003), um bom ponto para entender como uma espécie pode discriminar cores é medir o estímulo espectral e estimar a resposta dos seus fotorreceptores. Isso é válido para o *Aotus*, considerando que esta espécie apresenta padrões únicos entre os primatas.

É preciso considerar ainda que macacos da noite selvagens são difíceis de observar, mas que macacos de laboratório ou de cativeiro não exibem comumente comportamentos típicos da espécie (Wolovich e Evans, 2007). Um estudo realizado em aves demonstra alguns artefatos de cativeiro, em que a espécie *Sylvia atricapilla* exibiu preferência não aprendida para frutos artificiais vermelhos, embora nenhuma preferência exista entre indivíduos selvagens (Schmidt e Schaefer, 2004). Outro estudo em primatas reforça essa idéia, em que Melin e colaboradores (2008) sugerem que diferença na eficiência de forrageio e taxa de ingestão energética entre dicromatas e tricromatas em primatas cativos não exista para primatas selvagens.

Os resultados também dependem da condição de forrageio apresentada. O ambiente ao qual os animais foram testados era não-competitivo (Leonhardt *et al.*, 2008) e esse fator pode influenciar na eficiência do indivíduo durante a aquisição de um recurso. Bicca-Marques e Garber (2004) ainda defendem que a familiaridade com o desenho experimental pode influenciar o desempenho do animal.

Experimentos adicionais são necessários para determinar que pistas visuais específicas (cor, luminância) foram usadas pelo macaco da noite para solucionar o problema de forrageamento. Contudo, com base nos dados obtidos e utilizando este protocolo, pode-se inferir que o macaco da noite se comporta como sendo acromata, exibindo, portanto, completa ausência de visão de cor.

## **6.2 Humanos**

### **6.2.1 Total de Alvos Discriminados**

#### **6.2.1.1 Acromatas**

A acromatopsia completa é uma condição congênita, rara, clinicamente caracterizada por baixa acuidade visual (Pokorny *et al.*, 1979) e indica completa ausência ou mau funcionamento dos fotorreceptores cones (Hess *et al.*, 1987).

Não há na literatura relatos demonstrando o desempenho de discriminação de itens camuflados em indivíduos acromatas, portanto este trabalho é o primeiro estudo realizado utilizando um protocolo de segregação de alvos coloridos e camuflados nestes indivíduos.

Devido à incapacidade de discriminar cores (Pokorny *et al.*, 1979) esperava-se que os indivíduos exibissem um baixo desempenho de discriminação com relação ao total de alvos azuis, verdes e laranja, sobrepostos ao fundo verde aleatório. Em contrapartida, na etapa Controle, o desempenho dos indivíduos seria maior, já que pistas acromáticas poderiam ser utilizadas para detecção dos alvos. Apesar disso, os participantes acromatas exibiram um bom desempenho na identificação de alvos azuis tanto na etapa controle quanto na etapa azul, independentemente da condição luminosa à qual foram submetidos. Este dado demonstra que os indivíduos



utilizam pistas de brilho na etapa azul, já que acromatas não são capazes de utilizar informações do canal azul-amarelo, devido à ausência de pelos menos duas classes de fotorreceptores que favorecem a percepção de cor (Dacey, 2000; SurrIDGE *et al.*, 2003).

### **6.2.1.2 Dicromatas**

Por volta de 8% dos homens da população apresentam alteração nos genes para opsina L/M, portanto apresentam deficiência de cor no eixo vermelho-verde (Birch, 2010; Waaler, 1968).

Corroborando com essa premissa teórica, no presente estudo, os indivíduos dicromatas discriminaram com maior facilidade os alvos azuis e obtiveram um desempenho menor na discriminação de alvos laranja-verde.

Um estudo realizado em humanos demonstra que a dicromacia pode auxiliar na quebra de camuflagem em situações em que estímulos coloridos apresentam outras variações sensoriais, tais como textura (Morgan *et al.*, 1992). Primatas não-humanos dicromatas exibem uma discriminação visual superior para quebra de camuflagem de cor (Saito *et al.*, 2005), o que facilita a alta taxa de captura de insetos (Melin *et al.*, 2007) e no aumento da taxa de consumo de frutas crípticas (Caine *et al.*, 2003).

Embora dicromatas neste estudo, como esperado, tenham demonstrado maior facilidade de detecção de alvos azuis, os indivíduos ainda conseguiram discriminar alvos laranja e verdes em algumas situações (*vide* Figura 11). Neste caso, possivelmente utilizaram outras pistas sensoriais, tais como textura do alvo em comparação ao fundo ou pistas de brilho para discriminação. Sabe-se que dicromatas são melhores para detectar diferenças sutis na luminância entre alvo e fundo (Caine *et al.*, 2003).

### **6.2.1.3 Tricromatas**

Pesquisas comportamentais sugerem que as posições espectrais dos fotopigmentos dos tricromatas são ideais para detecção tanto de frutos quanto folhas jovens em um contexto de folhas maduras que tenham uma distribuição espectral na faixa amarelo-vermelho (Mollon, 1989; Sumner e Mollon, 2000) e

que a manutenção do tricromatismo varia em proporção de acordo com a espécie (Sumner e Mollon, 2003).

Estudos realizados em primatas não-humanos indicam que tricromatas possuem uma vantagem perceptual na detecção de alvos na faixa amarelo-vermelho contra fundos verdes (Caine e Mundy 2000; Dominy e Lucal 2001; Regan *et al.* 2001; Riba-Hernández *et al.* 2004; Smith *et al.* 2003; Summer e Mollon 2000), assim como na discriminação entre superfícies laranja e verdes (Pessoa *et al.* 2003; Gomes *et al.* 2002).

Neste trabalho, os indivíduos tricromatas tiveram o maior desempenho para discriminar alvos azuis e laranjas, contudo este desempenho caiu na detecção de alvos verdes sobrepostos a um fundo verde. Este resultado está de acordo com um estudo realizado por Caine e Mundy (2000) na espécie de primata não-humano *Callithrix geoffroyi*, em que fêmeas tricromatas tiveram um melhor desempenho no forrageio de alvos laranja contra um fundo verde do que alvos verdes contra um fundo verde. Os autores estabeleceram uma hierarquia de forrageio para tricromatas em que alvos laranja contra um *background* verde são mais detectáveis do que alvos e fundo da mesma coloração (Caine e Mundy, 2000). Fêmeas de lêmures tricromatas exibem um comportamento similar e tendem a selecionar alimentos vermelhos apresentados contra um fundo verde do que alvos verdes (Leonhardt *et al.*, 2008).

### **6.2.2 Influência da Intensidade Luminosa sobre a segregação de texturas camufladas**

#### **6.2.2.1 Interação cone-bastonete entre as categorias visuais**

A sensibilidade do olho humano é diferente a diferentes níveis de luz (Váradý e Bodrogi, 2006). Então, quando a intensidade do *background* muda, a sensibilidade visual do indivíduo muda rapidamente, para se ajustar às novas condições (Ruseckaite *et al.*, 2011).

Classicamente, cones são ativos sob altas intensidades luminosas, enquanto bastonetes atuam sob a visão escotópica, mas na faixa mesópica tanto cones quanto bastonetes contribuem para percepção de cor (McCann e Benton, 1969; Ambler e Proctor, 1976; Reitner *et al.*, 1991; Wyszecki e Stiles,

2000; Kelber e Roth, 2006; Cao *et al.*, 2008a; Cao *et al.*, 2008b; Shepherd e Wyatt, 2008; Field *et al.*, 2009). Numerosos estudos têm fornecido suporte para a influência dos bastonetes na percepção de cor por mudar a matiz (Buck *et al.*, 2000; Nerger *et al.*, 1995; Nerger *et al.*, 1998); propiciar a discriminação de cor (Nagy e Doyal, 1993; Stabell e Stabell, 1977) e efeitos sucessivos no contraste escotópico (Buck, 1997).

Se a intrusão dos bastonetes influencia em todos esses aspectos de percepção de cor, esperava-se, que os indivíduos dicromatas e acromatas tivessem uma ampliação na sua capacidade de discriminar alvos coloridos em condições mesópicas. Entre os acromatas, possivelmente haveria interação bastonete-cone S, possibilitando a utilização do canal azul-amarelo e aumentando o desempenho dos indivíduos na detecção de alvos azuis. Enquanto que entre os dicromatas, a interação se daria via bastonete-cone S – cone M/L, possibilitando uma melhor discriminação dos alvos laranja. Já os tricromatas, por apresentarem três tipos de cones funcionais, não seriam influenciados, perceptualmente, pela condição mesópica.

Contudo, acromatas exibiram um maior desempenho na etapa Controle escotópica comparado à etapa Controle mesópica, ou seja, eles conseguiram discriminar melhor alvos azuis baseados em pistas de brilho sob baixa intensidade luminosa, enquanto nenhuma percepção de cor foi observada. É preciso considerar que há dois tipos básicos de acromatopsia, na acromatopsia completa, bastonetes são os únicos tipo de fotorreceptores funcionantes, enquanto que na monocromacia de cones azuis, tanto bastonetes e cones S são funcionais (Blackwell e Blackwell, 1961; Sharpe e Nordby, 1990). Possivelmente todos os cinco indivíduos que participaram do estudo sejam monocromatas de bastonetes. Embora não tenha sido comprovado o tipo de acromatopsia utilizando técnicas eletroretinográficas, todos os indivíduos se caracterizavam pela baixa acuidade visual, fotofobia intensa e nistagmo (Hansen, 1990), evidenciando um possível quadro de acromatopsia completa. Assim, mesmo sob condições mesópicas, a interação de cones e bastonetes não seria possível.

Paralelamente a isso, o melhor desempenho de acromatas na faixa escotópica quanto à segregação de pistas acromáticas provavelmente

decorreu do fato que condições de luz intermediária podem ter sido suficientes para manter os bastonetes saturados. Além disso, a baixa acuidade visual e a intensa fotofobia podem ter comprometido o menor desempenho na percepção dos alvos pelos indivíduos. Sacks (1996) sugere que acromatas podem ver melhor à noite do que aqueles com visão de cones. O comportamento de evitar a luz, típico de monocromatas, pode levá-los a ser menos adaptados à luz em estudos experimentais de adaptação ao escuro (Sharpe e Nordby, 1990). Outro dado importante, sugerido por Simunovic e colaboradores (2001) é que, já que acromatas não possuem receptores na fóvea, é possível que parte do córtex visual normalmente responsável pelo processamento de sinais da fóvea (conseqüentemente dos cones) sejam devotados ainda mais para o processamento de aferências de regiões extra-foveais e, conseqüentemente, dos bastonetes.

Com relação aos dicromatas, também não foi evidenciado interação cone-bastonete sob intensidade mesópica. Este resultado não concorda com o estudo realizado na espécie de primata não-humano *Callithrix jacchus*, em que foi possível indicar intrusão dos bastonetes em níveis intermediários de luz, possibilitando uma ampliação na sua capacidade de visão de cor (Freitag *et al.*, 2011). Estudos com interação de campo estendido também demonstram a participação de bastonetes na percepção de cor, possibilitando que indivíduos protans e deutans se comportem como tricromatas (Nagy, 1980; Smith e Pokorny, 1977).

Embora no presente estudo, os indivíduos dicromatas não tenham exibido possível interação cone-bastonete na condição mesópica, foi possível observar que eles foram capazes de discriminar mais alvos laranja e verde sob alta intensidade luminosa. Similarmente, McMahon e Macleod (1998) demonstraram que sob altas intensidades luminosas dicromatas conseguem discriminar comprimentos de ondas na faixa do vermelho- verde, sugerindo que dicromatas são capazes de utilizar sinais dos cones S para mediar a discriminação de comprimentos de onda longo sob intensidade de luz adequada.

Entres os tricromatas, não foram observadas diferenças na capacidade de discriminação de alvos azuis e laranja com a mudança na intensidade

luminosa. Conforme o esperado, o desempenho dos indivíduos não mudou sob níveis de intensidade mesópica, porém foi evidenciado que tricromatas tiveram maior dificuldade na detecção de alvos verdes na faixa escotópica. Segundo Vorobyev e Osorio (1998), muitos animais, incluindo humanos, são mais sensíveis a diferenças na cromaticidade do que na intensidade acromática, já que as respostas dos cones falham e o sistema de bastonetes é requerido. Portanto, a baixos níveis de luz humanos podem distinguir estímulos apenas pelo seu brilho e então são cegos à cor (Kelber *et al.*, 2002). Baseado nisso, pode-se inferir que os alvos verdes empregados no estudo foram de difícil discriminação para tricromatas tanto com relação aos sinais cromáticos que foram pobremente identificados nas outras condições luminosas, quanto com relação às pistas de brilho em contraste com o fundo verde aleatório.

### **6.2.3 Diferenças de desempenho entre as categorias visuais: Total de Alvos Discriminados e Intensidade Luminosa**

Ao longo dos anos, várias pesquisas buscam demonstrar as diferenças de desempenho entre indivíduos com diferentes fenótipos de visão de cor (Morgan *et al.*, 1992; Verulst e Maes, 1998; Simunovic *et al.*, 2001; Osorio *et al.*, 2004; Caine *et al.*, 2010).

Neste estudo pode-se evidenciar que indivíduos tricromatas e dicromatas conseguiriam discriminar um maior número de alvos azuis e laranja, quando comparado aos participantes acromatas. Porém indivíduos tricromatas foram mais eficientes do que dicromatas na identificação de itens laranja sobrepostos ao fundo verde. Entre primatas não-humanos, alguns estudos demonstram que a tricromacia tem se mostrado mais eficaz na seleção de frutos maduros contra um fundo de folhagens (Osorio e Vorobyev, 1996; Sumner e Mollon, 2000). Experimentos sob condições naturais suportam essa hipótese (Caine e Mundy, 2000; Smith *et al.*, 2003) e corroboram com os achados do presente estudo. No entanto, Vogel e colaboradores (2007) não encontraram nenhuma diferença na taxa de forrageio de frutas entre de dicromatas e tricromatas do gênero *Cebus*. Por outro lado, alguns relatos demonstram potencial vantagem da dicromacia sobre a tricromacia.

Entre humanos, foi sugerido que indivíduos com discromatopsias conseguiam perceber alvos camuflados que não eram vistos por tricromatas normais (Reit, 1979; Kalmus, 1965, Ford, 1967, Mollon, 1989; Saito *et al.*, 2006), sugerindo que dicromatas são melhores para quebra de camuflagem (Morgan *et al.*, 1992). Isso tem sido confirmado entre primatas do Novo Mundo (Smith *et al.*, 2003; Saito *et al.*, 2005; Leonhardt *et al.*, 2008).

Apesar de vários estudos serem promissores quanto à exibição das diferenças entre a percepção de cor de diferentes fenótipos, pouca atenção tem sido dada à influência da intensidade luminosa durante tarefas visuais de segregação de estímulos.

Verhulst e Maes (1998) evidenciaram em um estudo realizado em humanos, que sob baixa intensidade de luz dicromatas apresentam um melhor desempenho do que tricromatas, sugerindo que dicromatas tem uma alta acuidade visual sob estas circunstâncias. A intensidade de luz foi recentemente relatada em afetar o forrageio de macacos *Cebus* por insetos (Melin *et al.*, 2007), uma vez que dicromatas capturam mais sob condições de sombra, mas não sob condições de sol do que tricromatas. Caine e colaboradores (2010) demonstraram ainda que *Callithrix* dicromatas usam mais pistas acromáticas e são menos prejudicados pela reduzida visão de cor a baixos níveis de luz, exibindo vantagem de forrageio da dicromacia em condições de baixa intensidade luminosa, concordando com os resultados relatados por Perini e colaboradores (2009).

Contudo, há algumas controvérsias na literatura. Em um estudo realizado em humanos daltônicos e normais, Simunovic e colaboradores (2001) não demonstraram nenhuma vantagem significativa no desempenho dos dicromatas, tanto em medidas sensórias quanto perceptuais sob condição escotópica. No presente estudo, a superioridade tricromata na detecção de itens laranja não foi influenciada pela intensidade luminosa. Em todos os níveis de luz, inclusive sob baixa condição luminosa, indivíduos tricromatas exibiram melhor desempenho sobre dicromatas. Este resultado embora contradiga o estudo clássico de Verhulst e Maes (1998) realizado em sujeitos humanos, corrobora com a proposta de Osorio e colaboradores (2004), em que relata,

através de cálculos teóricos, que a vantagem tricromática sobre dicromatas poderia aumentar a baixos níveis de luz (Osorio et al., 2004).

Diferentes metodologias e diferentes intensidades luminosas empregadas nos trabalhos anteriormente citados podem justificar tais divergências. É difícil definir a faixa de luminosidade onde a visão de cor é utilizada (Land e Osório, 2003), o que compromete resultados de estudos que envolvem diferentes condições.

Há poucos relatos na literatura sobre a capacidade perceptual de acromatas em discriminar texturas, já que pela ausência ou má funcionalidade de cones, estes indivíduos não possuem visão de cor. Sacks (1996) em um relato descrito no seu livro "*The Island of the Colour blind*" defende que acromatas vêem melhor no escuro do que indivíduos normais. Paralelo a isso, Simunovic e colaboradores (2001) propuseram as seguintes hipóteses: 1) acromatas podem usar diferentes estratégias de fixação, enquanto sujeitos normais utilizam a fixação foveal de estímulo. Como a fóvea não contém bastonetes, esta estratégia foveal seria desvantajosa a baixos níveis de luz; 2) a fotofobia exibida por acromatas poderia favorecê-los sob condições escotópicas, já que exibindo esse comportamento de aversão à luz todos os dias poderia ocasionar a longo prazo mudança na sensibilidade escotópica; 3) como acromatas não possuem receptores foveais, é possível que parte do córtex visual normalmente devotado ao processamento de *inputs* da fóvea (e conseqüentemente dos cones) sejam devotados ainda mais para o processamento de *inputs* de regiões extra-foveais e conseqüentemente dos bastonetes. Porém, estas hipóteses não foram comprovadas. Os autores evidenciaram que acromatas não apresentaram nenhuma vantagem sob condições escotópicas, no entanto, demonstrou que acromatas apresentam visão escotópica inferior aos indivíduos normais (Simunovic *et al.*, 2001). Este achado corrobora com os dados exibidos no presente trabalho, em que os sujeitos acromatas tiveram um desempenho menor do que tricromatas e daltônicos, em todos os níveis de intensidade luminosa aos quais foram submetidos.

#### **6.2.4 Escolha baseada no brilho**

A visão de cor é útil para detecção e segregação de alvos ambientais (Dusenbery, 1992), contudo é difícil controlar os artefatos de luminância que podem ocorrer quando existe transição temporal entre uma cor e outra (Smithson e Mollon, 2004).

No presente estudo, muitos dos resultados apresentados demonstraram que, além da cor, os indivíduos utilizaram pistas de brilho para solucionar o problema de discriminação dos alvos. A análise deste parâmetro serviu assim para evidenciar a utilização de sinais acromáticos que influenciam no desempenho dos indivíduos durante a tarefa de segregação dos estímulos.

Sujeitos acromatas tiveram maior facilidade de detecção de alvos azuis escuros, enquanto que os alvos claros praticamente não foram discriminados. Vale ressaltar que o padrão de discriminação foi similar entre a etapa controle e a etapa azul, demonstrando que em ambas as etapas os indivíduos empregaram pistas de brilho para identificar os alvos. Portanto, alvos azuis escuros foram salientes, sobrepostos ao fundo verde; enquanto que alvos claros tornaram-se crípticos, demonstrando assim que o presente protocolo falhou em parear e distinguir o brilho do fundo com o alvo, na etapa azul e na etapa controle.

Segundo Alpern (1964), o brilho suprime a cor, assim como a cor suprime o brilho. Indivíduos tricromatas e dicromatas neste estudo conseguiram associar pistas acromáticas e cromáticas na discriminação dos alvos, variando entre as condições luminosas. A única diferença evidenciada foi que alvos verdes claros eram mais fáceis de ser detectados do que os alvos verdes escuros. Este resultado contradiz o que foi observado no macaco da noite, em que alvos verdes escuros eram mais conspícuos.

De acordo com Jacobs (1993), estudos que investiguem percepção de cores precisam contar com uma avaliação comportamental adequada, com rigoroso controle de brilho. Deste modo, mudanças no protocolo são necessárias, já que pistas de brilho podem ter comprometido o desempenho na capacidade de segregação dos alvos.



### **6.3 Aspectos comparativos entre macaco da noite e humanos**

De forma geral, o presente protocolo não permitiu a verificação da influência da intensidade luminosa na identificação de alvos camuflados. Tanto o macaco da noite quanto indivíduos acromatas, dicromatas e tricromatas não exibiram uma ampliação ou uma possível percepção de cores decorrente da intrusão dos bastonetes, em nível de luz mesópico. Além do mais, os dois grupos empregaram diferentes estratégias na discriminação de alvos coloridos.

Uma comparação entre o macaco da noite e humanos não é viável, devido à heterogeneidade entre as duas populações. Enquanto o macaco da noite apresenta um único tipo de cone M/L e ausência do cone S (Jacobs *et al.*, 1993), todos os acromatas que participaram desse estudo apresentavam fotofobia, acuidade visual reduzida e nistagmo visual, o que os caracteriza provavelmente como sendo monocromatas de bastonetes (Hess *et al.*, 1990), sendo portanto desprovidos de qualquer tipo de cone que possibilitasse algum tipo de percepção de cor.

Outro aspecto relevante é que o macaco da noite tem um olho e uma pupila extremamente grandes e talvez alguma refletividade retiniana (Jones, 1965), o que o torna eficiente a baixos níveis de luz (Jacobs, 1977). Não há dúvidas de que o *Aotus* apresenta uma sensibilidade espacial melhor do que humanos, além da alta densidade de bastonetes (Jacobs, 1977), possibilitando uma melhor percepção de brilho. Enquanto humanos são mais sensíveis a diferenças na cromaticidade do que na intensidade acromática (Loop e Crossman, 2000).

Os fatores motivacionais também podem ter influenciado o desempenho de detecção dos alvos. Os humanos voluntariamente participaram do teste e foram instruídos na realização da tarefa. Diferentemente, o *Aotus* era motivado a buscar o seu alimento, adotando diversas estratégias de forrageio e maximizando a aquisição do recurso.

## **7.0 CONCLUSÕES**

Neste trabalho o protocolo utilizado ofereceu resultados que permitiram chegar às seguintes conclusões:

### Em macacos da noite:

- A fêmea destinou o mesmo tempo forrageando itens alimentares azuis, verdes e laranja independentemente da condição luminosa, enquanto o macho tendeu a forragear menos do que as fêmeas e empregaram mais tempo na detecção de alvos verdes sob altas intensidades luminosas;
- Os indivíduos não priorizaram pistas de cor para captura de itens camuflados e possivelmente utilizaram outras pistas sensoriais tais como o brilho para detecção de alvos alimentares;
- O macho e a fêmea foram mais eficientes para identificar alvos escuros sobrepostos ao fundo verde, indicando uma possível relação aos padrões alimentares na natureza, em que alimentos escuros são mais fáceis de serem segregados com base em pistas acromáticas;
- O protocolo utilizado não foi sensível suficiente ou adequado para demonstrar a interação cone/bastonete sob níveis de intensidade luminosa intermediário nesta espécie; contudo, sob níveis mesópicos, a fêmea apresentou um melhor desempenho na discriminação de alvos azuis sobrepostos a um fundo verde fixo, demonstrando que o *Aotus* pode utilizar diferentes estratégias perceptual tais como o uso da intensidade luminosa durante a atividade de forrageamento;
- Neste estudo, macacos da noite só tenderam a utilizar sinais olfativos na ausência de sinais visuais ou quando estes não informaram com precisão a localização do alimento.

Considerando tais aspectos, pode-se considerar que macacos da noite podem se comportar como sendo acromatas em tarefas de discriminação de alvos coloridos e não exibiram possível percepção de cor decorrente da intrusão dos bastonetes, sob condições luminosas intermediárias.

### Em humanos:

- Indivíduos acromatas utilizaram pistas de brilho para detecção de alvos coloridos e exibiram um melhor desempenho sob baixa condição luminosa;
- Dicromatas discriminaram mais alvos azuis, enquanto exibiram maior dificuldade para identificar itens na faixa vermelho-verde. Contudo, sob alta intensidade luminosa, itens vermelho-verde tornaram-se mais conspícuos;
- Indivíduos tricromatas apresentaram um melhor desempenho na discriminação de alvos azuis e laranja, mas este desempenho caiu na detecção de alvos verdes, principalmente sob baixas condições luminosas;
- Tricromatas e dicromatas conseguiram discriminar melhor alvos azuis e laranja em comparação aos acromatas. Porém indivíduos tricromatas, foram mais eficientes do que dicromatas na identificação de itens laranja sobrepostos ao fundo verde;
- Tricromatas exibiram melhor desempenho do que dicromatas e acromatas em todos os níveis de intensidade luminosa;
- Não foi verificada ampliação ou uma possível percepção de cores decorrente da intrusão dos bastonetes em humanos na condição mesópica.

Com base no exposto, pode-se considerar que humanos com diferentes percepções de cores exibiram diferentes desempenhos na discriminação de estímulos coloridos e que sob condições mesópicas, não foi constatado melhoria perceptual decorrente da participação dos bastonetes.

De modo geral, embora não tenha sido possível comparar diretamente os dois grupos de primatas observados devido às diferenças nos aspectos fisiológicos, ecológicos e comportamentais existentes entre eles, a aplicação do presente protocolo permitiu demonstrar as diferentes estratégias empregadas por primatas na segregação de estímulos coloridos e na utilização de luz do ambiente.

## **8.0 LIMITAÇÕES METODOLÓGICAS E PERSPECTIVAS FUTURAS**

O protocolo utilizado no presente estudo utilizou uma metodologia não invasiva, inédita, de fácil manipulação e se baseou no protocolo de discriminação de segregação de alvos, para fins da investigação da capacidade comportamental de percepção de cores em macaco da noite e em humanos, sob diferentes condições luminosas.

A utilização de placas de EVA colorido se mostrou eficiente em tarefas visuais (Freitag *et al.*, 2011), embora a escolha de batatas como alvo alimentar tenha limitado o acesso às diversas colorações e dificultado o pareamento com os elementos de fundo. Sugere-se assim, o uso de outros estímulos alimentares, tais como a massa decorativa de bolo comestível (Massa para Flores Arcólor®) utilizada por Freitag.

A montagem prévia deste protocolo envolveu a realização de um estudo piloto realizado em humanos, possibilitando a escolha das cores empregadas nas etapas experimentais. Dentre os fatores limitantes, o número pequeno de indivíduos utilizados durante o piloto (tricromatas = 6; dicromatas = 6 e acromatas = 2) e as diferenças individuais de cada um, pode ter comprometido a escolha das matizes e dos brilhos empregados, já que se baseou apenas na percepção dos 15 indivíduos e na análise dos experimentadores. Embora associado ao estudo prévio, medidas de espectrofotometria e comparações com os papéis de Munsell no pareamento e/ou a aleatoriedade de brilho, não foram suficientes para evitar a utilização de pistas de brilho durante o teste experimental, mesmo diante de 12 padrões distintos. Modificações, principalmente dos tons de azul, tanto na etapa controle, quanto na etapa azul, se fazem necessárias em estudos futuros.

É preciso ainda considerar as inúmeras diferenças existentes entre o macaco da noite e humanos. A aplicação do mesmo protocolo pode não ter demonstrado fielmente as estratégias perceptuais dos dois grupos. Ficou claro que macacos da noite são mais especializados em pistas de brilho do que humanos, o que é justificável diante das pressões seletivas sobre o seu hábito noturno. Então, considerar apenas a percepção de brilho em humanos não foi eficaz para fins do presente estudo.

As faixas de intensidade luminosa (fotópica, mesópica, escotópica) empregadas no estudo foram baseadas mais uma vez na percepção humana normal, talvez isso justifique a pouca influência da luz na atividade de forrageamento do *Aotus*. Segundo Land e Osório (2003), é muito difícil prever o teste e a luminosidade empregada em estudos comportamentais espécie-específica. Esta dificuldade é ampliada, principalmente quando se leva em consideração uma espécie noturna na qual, muito possivelmente, os padrões de luminosidade do ambiente são distintos nas horas de atividade/repouso. A medição da intensidade de luz em ambiente natural, em diferentes horários do dia e no habitat oriundo da espécie pode diminuir os artefatos metodológicos, embora apenas estudos eletrofisiológicos demonstrem precisamente a ativação de cones e bastonetes de uma determinada espécie.

Inúmeros trabalhos demonstram que para evidenciar a interação cone-bastonete é necessário um período de pelo menos 30 minutos de adaptação no escuro (McMahon e Macleod, 1998; Cao *et al.*, 2005; Cao *et al.*, 2008a; Cao *et al.*, 2008b; Zele *et al.*, 2008). No presente estudo, este período não foi levado em consideração e talvez explique a ausência de intrusão dos bastonetes. Vale ressaltar a dificuldade em realizar estudos comportamentais com animais. Seria extremamente difícil manter um macaco privado de luz por um período tão longo, e isso pode ser aplicado inclusive a humanos.

Por fim, estudos de médio ou longo prazo, envolvendo animais, são susceptíveis à mortalidade animal ao experimento, ocasionando uma diminuição na amostra e comprometendo a obtenção de resultados que possam ser extrapolados ao gênero.

Ainda assim, o protocolo utilizado foi válido e serviu como base teórica para a realização de novos estudos comportamentais de segregação de textura.

## 9.0 REFERÊNCIAS

- Adam, A. A further query on color blindness and natural selection. *Social Biology*, 16: 197-202, 1969.
- Alpern, M. Relation between brightness and color contrast. *Journal of the Optical Society of America A*, 54: 1491-1492, 1964.
- Ambler, B. A.; Proctor, R. W. Rod involvement in peripheral color processing. *Scandinavian Journal of Psychology*, 17: 142-8, 1976.
- Araújo, A. C.; Didonet, J. J.; Araújo, C. S.; Saletti, P. G.; Borges, T. R. J.; Pessoa, V. F. Color vision in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). *Visual Neuroscience*, 25: 243-8, 2008.
- Arditi, S. I. Variaciones estacionales en la actividad y dieta de *Aotus azarae* y *Alouatta caraya* en Formosa, Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano*, 3: 11-30, 1992.
- Arrese, C. A.; Hart, N. S.; Thomas, N.; Beazley, L. D.; Shand, J. Trichromacy in Australian marsupials. *Current Biology*, 12: 657-60, 2002.
- Ayres, J. M.; Deutsch, L. A. Os macacos da região amazônica. *Geográfica Universal*, 71: 82, 1982.
- Barton, R. A.; Purvis, A.; Harvey, P. H. Evolutionary radiation of visual and olfactory brain systems in primates, bats and insectivores. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 348: 381-392, 1995.
- Benimoff, N.; Schneider, S.; Hood, D. C. Interactions between rod and cone channels above threshold: A test of various models. *Vision Research*, 22: 1133-1140, 1982.
- Bicca-Marques, J. C.; Garber, P. A. Use of Spatial, Visual, and Olfactory Information During Foraging in Wild Nocturnal and Diurnal Anthropoids: A Field Experiment Comparing *Aotus*, *Callicebus*, and *Saguinus*. *American Journal of Primatology*, 62: 171-187, 2004.
- Billino, J.; Bremmer, F.; Gegengfurtner, K. R. Motion processing at low light levels: Differential effects on the perception of specific motion types. *Journal of Vision*, 8:1-10, 2008.
- Birch, J. Identification of red-green colour deficiency: sensitivity of the Ishihara and American Optical Company (Hard, Rand and Rittler) pseudo-isochromatic plates to identify slight anomalous trichromatism. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 30: 667-671, 2010.

- Blackwell, H. R.; Blackwell, O. M. Rod and cone receptor mechanisms in typical and atypical congenital achromatopsia. *Vision Research*, 1: 62-107, 1961.
- Boinski, S. Sex differences in the foraging behavior of squirrel monkeys in a seasonal habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23: 177-86, 1988.
- Bolen, R. H.; Green, S. M. Use of Olfactory Cues in Foraging by Owl Monkeys (*Aotus nancymai*) and Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 111: 152-158, 1997.
- Bowmaker, J. K.; Thorpe, A.; Douglas, R. H. Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish. *Vision Research*, 31: 349–352, 1991.
- Box, H. O.; Röhrhuber, B.; Smith, P. Female tamarins (*Saguinus*--Callitrichidae) feed more successfully than males in unfamiliar foraging tasks. *Behavioural Processes*, 34: 3-11, 1995.
- Brown, W. R. J. The influence of luminance level on visual sensitivity to color differences. *Journal of the Optical Society of America*, 41: 684– 688, 1951.
- Buck, S. L. Influence of rod signals on hue perception: evidence from successive scotopic color contrast. *Vision Research*, 37: 1295–1301, 1997.
- Buck, S. L.; Knight, R. F.; Fowler, G.; Hunt, B. Rod influence on hue-scaling functions. *Vision Research*, 38: 3259–3263, 1998.
- Buck, S.; Knight, R.; Bechtold, J. Opponent-color models and the influence of rod signals on the loci of unique hues. *Vision Research*, 40: 3333–3344, 2000.
- Buck, S. L. Rod-cone interactions in human vision. In *The Visual Neuroscience*, eds. Chalupa, L. M. & Werner, J. S., pp. 863–878. Cambridge, MA: MIT Press, 2004.
- Caine, N. G. Seeing red: Consequences of individual differences in color vision in callitrichid primates. In Miller, L. E. (ed.), *Eat or Be Eaten. Predation Sensitive Foraging Among Primates*, Cambridge University Press, 58–73, 2002.
- Caine, N. G.; Mundy, N. I. Demonstration of a foraging advantage for trichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) dependent on food color. *Proceedings of the Royal Society B*, 267:439–444, 2000.
- Caine, N. G.; Osorio, D.; Mundy, N. I. A foraging advantage for dichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) at low light intensity. *Biology Letters*, 6: 36-8, 2010.
- Caine, N. G.; SurrIDGE, A. K.; Mundy, N.I. Dichromatic and trichromatic *Callithrix geoffroyi* differ in relative foraging ability for red-green color-camouflaged and non-camouflaged food. *International Journal of Primatology*, 24(6): 1163-1175, 2003.

Campbell, C. J. Fur rubbing behavior in free-ranging black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Panama. *American Journal of Primatology*, 51, 205–208, 2000.

Cao, D. C.; Pokorny, J.; Smith, V. C. Matching rod percepts with cone stimuli. *Vision Research*, 45: 2119–2128, 2005.

Cao, D.; Pokorny, J.; Smith, V. C.; Zele, A. J. Rod contributions to color perception: Linear with rod contrast. *Vision Research*, 48: 2586-2592, 2008a.

Cao, D.; Zele, A. J.; Pokorny, J. Chromatic discrimination in the presence of incremental and decremental rod pedestals. *Visual Neuroscience*, 25: 399-404, 2008b.

Carrol, J.; Choi, S.S.; Williams, D. R. *In vivo* imaging of the photoreceptor mosaic of a rod monochromat. *Vision Research*, 48: 2564-2568, 2008.

Charles-Dominique, P. Ecology and behaviour of nocturnal primates. New York: *Columbia University Press*, p. 277, 1977.

Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M. Selective forces affecting the predator alarm calls of vervet monkeys. *Behaviour*, 76: 25-61, 1981.

CIE. Mesopic Photometry: History, Special problems and Practical Solutions. publication No. 81. *Central Bureau of the Commission Internationale de l'Eclairage*, Vienna, 1989.

Cropp, S.; Boinski, S.; Li, W. Allelic Variation in the Squirrel Monkey X-Linked Color Vision Gene: Biogeographical and Behavioral Correlates. *Journal of Molecular Evolution*, 54: 734-745, 2002.

Dacey D. M.; Lee B. B. The blue-ON opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type. *Nature*, 367:731–3, 1994.

Dacey, D. M. Circuitry for color coding in the primate retina. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 582-588, 1996.

Dacey, D. M. Parallel pathways for spectral coding in primate retina. *Annual Review of Neuroscience*, 23: 743-75, 2000.

Daw, N. W.; Jensen, R. J.; Brunken, W. J. Rod pathways in mammalian retinae. *Trends Neuroscience*, 13: 110-5, 1990.

Di Fiore, A.; Link, A.; Stevenson, P. R. Scent marking in two western Amazonian populations of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*). *American Journal of Primatology*, 68: 637–649, 2006.



Dixon, A. F. The owl monkey (*Aotus trivirgatus*). In: Hearn, J. *Reproduction in New World Primates*. Lancaster: MPT, 71-113, 1983.

Dominy, N. J. Color as an indicator of food quality to anthropoid primates: Ecological evidence and an evolutionary scenario. In C. Ross and R. F. Kay (eds.), *Anthropoid origins: New vision*, Kluwer Academic, New York, 615–644, 2004.

Dominy, N. J.; Garber, P. A.; Bicca-Marques, J. C.; Azevedo-Lopes, M. Do female tamarins use visual cues to detect fruit rewards more successfully than do males? *Animal Behaviour*, 66:829–837, 2003.

Dominy, N. J.; Lucas, P. W. Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature*, 410: 363-6, 2001.

Dominy, N. J.; Lucas, P. W.; Osorio, D.; Yamashita, N. The sensory ecology of primate food perception. *Evolutionary Anthropology*, 10: 171–186, 2001.

Dominy, N. J.; Ross, C. F.; Smith, T. D. Evolution of the Special Senses in Primates: Past, Present, and Future. *The Anatomical Record*, 281: 1078 – 1082, 2004.

Dos Santos, S. N.; Dos Reis, J. W. L.; Filho, M. S.; Kremers, J.; Silveira, L. C. L. Horizontal cell morphology in nocturnal and diurnal primates: a comparison between owl-monkey (*Aotus*) and capuchin monkey (*Cebus*). *Visual Neuroscience*, 22: 405-15, 2005.

Drapier, M.; Addessi, E.; Visalberghi, E. Response of *Cebus apella* to foods flavored with familiar or novel odor. *International Journal of Primatology*, 24: 295–315, 2003.

Dusenbery, D. B. *Sensory Ecology: How Organisms Acquire and Respond to Information*. New York: W. H. Freeman, 1992.

Elliot, M. W.; Sehgal, P. K.; Chalifoux, L. V. Management and breeding of *Aotus trivirgatus*. *Laboratory Animal Science*, 26: 1037-1040, 1976.

Endler, J. A. Light, behavior, and conversation of Forest-dwelling organisms. In: Clemmons JR, Buchholz R (Eds) *Behavioral approaches to conversation in the wild*. Cambridge University Press, 329-355, 1997.

Epple, G.; Moulton, D. Structural organization and communicatory functions of olfaction in nonhuman primates. In C. R. Noback (Ed.), *Sensory systems of primates*, pp. 1-22. New York: Plenum Press, 1978.

Fernandez-Duque, E. Influences of moonlight, ambient temperature and food availability on the diurnal and nocturnal activity of owl monkeys (*Aotus azarae*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54: 431–440, 2003.

Fernandez-Duque, E. The Aotinae: social monogamy in the only nocturnal haplorhines.— In: *Primates in perspective* (Campbell, C. J., Fuentes, A., MacKinnon, K. C.; Panger, M. & Bearder, S. K., eds). *Oxford University Press*, Oxford, 139-154, 2007.

Fernandez-Duque, E.; Erkert, H. G. Cathemerality and lunar periodicity of activity rhythms in owl monkeys of the Argentinian Chaco. *Folia Primatologica*, 77: 123–138, 2006.

Fernandez-Duque, E.; Rotundo, M.; Ramírez-Llorens, P. Environmental determinants of birth seasonality in owl monkeys (*Aotus azarai*) of the Argentinean Chaco. *International Journal of Primatology*, 23: 639-656, 2002.

Field, G. D.; Greschner, M.; Gauthier, J.L.; Rangel, C; Shlens, J.; Sher, A.; Marshak, D.W.; Litke, A.M.; Chichilnisky, E.J. High-sensitivity rod photoreceptor input to the blue-yellow color opponent pathway in macaque retina. *Nature Neuroscience*, 12: 1159-64, 2009.

Finlay, B. L.; Franco, E. C. S.; Yamada, E. S.; Crowley, J. C.; Parsons, M.; Muniz, J. A. P. C.; Silveira, L. C. L. Number and topography of cones, rods and optic nerve axons in New and Old World primates. *Visual Neuroscience*, 25: 289-99, 2008.

Fleagle, J. G. Primate adaptation and evolution. *San Diego: Academic Press*, 596, 1999.

Ford, E. B. *Moths*, 2nd edn. (95 pages.) *London: Collins*, 1967.

Ford, S. M. Taxonomy and distribution of the owl monkey. In: Baer, J. F.; Weller, R. E.; Kakaoma, I. *Aotus: the owl monkey*. *San Diego: Academic Press*, 1-53, 1994.

Fragaszy, D. M. Early behavioral development in capuchins (*Cebus*). *Folia Primatologica*, 54: 119-128, 1990.

Fragaszy, D. M. Time budgets and foraging behavior in wedged-capped capuchins (*Cebus olivaceus*): age and sex differences. In: Taub DM, King FA, editors. *Current perspectives in primate social dynamics*. Reinhold: van Nostrad, 159–174, 1986.

Francois, J.; Verriest, G.; Matton-Van Leuven, T.; De Rouck, A.; Manavian, D. Atypical achromatopia of sex-linked recessive inheritance. *American Journal of Ophthalmology*, 61:1101–1108, 1966.

Freitag, F. B.; Pessoa, D. M. A. Effect of luminosity on color discrimination of dichromatic marmosets (*Callithrix jacchus*). *Journal of the Optical Society of America A*, 29, 2011.

- Freyssinier, J. P.; Rea, M. S.; Bullough, J. D. Brightness contrast perception in the mesopic region. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 26:300-312, 2006.
- Ganzhorn, J. U.; Wright, P. C. Temporal patterns in primate leaf-eating: the possible role of leaf chemistry. *Folia Primatologica*, 63: 203-208, 1994.
- Garber, P. A. Seasonal patterns of diet and ranging in two species of tamarin monkeys: stability versus variability. *Internacional Journal of Primatology*, 14:1–22, 1993.
- Garber, P. A. The ecology of group movement: evidence for the use of spatial, temporal, and social information by some primate foragers. In: Boinski S, Garber PA, editors. *On the move: how and why animals travel in groups*. Chicago: Chicago University Press, 261–298, 2000.
- Gauthier-Hion, A. Seasonal variations of diet related to species and sex in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Journal of Animal Ecology*, 49: 237–269, 1980.
- Gazit, I.; Terkel, J. Domination of olfaction over vision in explosives detection by dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, 82: 65–73, 2003.
- Gegenfurtner, K. R. Cortical mechanisms of colour vision. *Nature Reviews Neuroscience*, 4: 563-572, 2003.
- Gegenfurtner, K. R.; Rieger, J. Sensory and cognitive contributions of color to the perception of natural scenes. *Current Biology*, 10:805-808, 2000.
- Giménez, M.; Fernandez-Duque, E. Summer and winter diet of night monkeys in the gallery and thorn forests of the Argentinean Chaco. *Revista de Etología* 5(suppl.): 164, 2003.
- Glander, K. E. Feeding patterns in mantled howling monkeys. In: Kamil A, Sargent TD, editors. *Foraging behavior: ecological, ethological, and psychological approaches*. New York: Garland Press, 231–259, 1981
- Gomes, U. R.; Pessoa, D. M.; Tomaz, C.; Pessoa, V. F. Color vision perception in the capuchin monkey (*Cebus apella*): a re-evaluation of procedures using Munsell papers. *Behavioral Brain Research*, 129: 153-7, 2002.
- Haegerstrom-Portnoy, G.; Verdon, W. A. Rods induce transient tritanopia in blue cone monochromats. *Vision Research*, 39:2275-2284, 1999.
- Hansen, E. Clinical aspects of achromatopsia. Hess, R.; Sharpe, L.; Nordby, K. eds. *Night Vision: Basic, Clinical and Applied Aspects*. Cambridge University Press, 316–334. 1990.

Heesy, C. P.; Ross, C. F. Evolution of activity patterns and chromatic vision in primates: morphometrics, genetics and cladistics. *Journal of Human Evolution*, 40: 111-49, 2001.

Hess, R. F.; Sharpe, L. T.; Nordby, K. Night vision: Basic, clinical and applied aspects. *Cambridge University Press*, p.550, 1990.

Hess, R. E.; Nordby, K.; Pointer, J. S. Regional variation of contrast sensitivity across the retina of the achromat: Sensitivity of human rod vision. *Journal of Physiology (London)*, 388: 101-119, 1987.

Heymann, E. W. Scent marking strategies of New World primates. *American Journal of Primatology*, 68: 650–661, 2006.

Hiramatsu, C.; Melin, A. D.; Aureli, F.; Schaffner, C. M.; Vorobyev, M., Matsumoto, Y.; Kawamura, S. Importance of achromatic contrast in short-range fruit foraging of primates. *PLoS ONE*, 3: 3356, 2008.

Hiramatsu, C.; Melin, A. D.; Aureli, F.; Schaffner, C. M.; Vorobyev, M.; Kawamura, S. Interplay of olfaction and vision in fruit foraging of spider monkeys. *Animal Behaviour*, 77:1421-1426, 2009.

Hiramatsu, C.; Radlwimmer, F. B.; Yokoyama, S.; Kawamura, S. Mutagenesis and reconstitution of middle-to-long-wave-sensitive visual pigments of New World monkeys for testing the tuning effect of residues at sites 229 and 233. *Vision Research*, 44: 2225-2231, 2004.

Hoffman, K. A.; Mendoza, S. P.; Hennessy, M. B.; Mason, W. A. Responses of infant titi monkeys, *Callicebus moloch*, to removal of one or both parents: evidence for paternal attachment. *Developmental Psychobiology*, 28:399–407, 1995.

Hudson, R.; Laska, M.; Ploog, D. A new method for testing perceptual and learning capacities in unrestrained small primates. *Folia Primatologica*, 59: 56-60, 1992.

Hunter, A. J.; Dixson, A. F. Anosmia and aggression in male owl monkeys (*Aotus trivirgatus*). *Physiology and Behavior*, 30: 875–879, 1983.

Ikeda, M.; Shimozono, H. Mesopic luminous-efficiency functions. *Journal Optical Society of America*, 71: 280 – 284, 1981.

Jacobs, G. H. Color-vision polymorphisms in New World monkeys: implications for the evolution of primate trichromacy. In *New World Primates: ecology, evolution and behavior*, Ed. W. G. Kinzey, *New York: Aldine de Gruyter*, 45-74, 1997.

Jacobs, G. H. Comparative psychology of vision. In: Gallagher M, Nelson RJ, eds. *Handbook of Psychology: Biological Psychology*. Vol 3. *New York: Wiley*, 47-70, 2002.

Jacobs, G. H. Evolution of colour vision in mammals. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 364: 2957-2967, 2009.

Jacobs, G. H. New World monkeys and color. *International Journal of Primatology*, 28: 729–759, 2007.

Jacobs, G. H. Prospects for trichromatic color vision in male *Cebus* monkeys. *Behavioural Brain Research*, 101: 109–112, 1999.

Jacobs, G. H. The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biological Reviews*, 68: 413–471, 1993.

Jacobs, G. H. Visual capacities of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*): II. Spatial contrast sensitivity. *Vision Research*, 17: 821–825, 1977.

Jacobs, G. H.; Deegan II, J. F.; Neitz, J. A.; Crognale, M. A.; Neitz, M. Photopigments and color vision in the nocturnal monkey, *Aotus*. *Vision Research*, 33: 1773–1783, 1993.

Jacobs, G. H.; Neitz, J.; Crognale, M. Color vision polymorphism and its photopigment basis in a callitrichid monkey (*Saguinus fuscicollis*). *Vision Research*, 27: 2089–2100, 1987.

Jacobs, G. H.; Neitz, M.; Deegan, J. F.; Neitz, J. Trichromatic colour vision in New World monkeys. *Nature*, 382: 156–158, 1996.

Jacobs, G. H.; Rowe, M. P. Evolution of vertebrate colour vision. *Clinical and Experimental Optometry*, 87: 206–216, 2004.

Jacobs, G. H.; Williams, G. A.; Cahill, H.; Nathans, J. Emergence of novel color vision in mice engineered to express a human cone photopigment. *Science*, 315: 1723–1725, 2007.

Jones, A. E. The retinal structure of (*Aotus trivirgatus*) the owl monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 125: 19:28, 1965.

Jones, R. B.; Nowell, N. W. The effect of familiar visual and olfactory cues on the aggressive behavior of mice. *Physiology & Behavior*, 10: 221–223, 1973.

Kaas, J. H.; Collins, C. E. The resurrection of multisensory cortex in primates: connection patterns that integrate modalities. In: G. A. Culvert, C. Spence & B. E. Stein (Eds). *The Handbook of Multisensory Processes*, *MIT Press: Cambridge*, 258-293, 2004.

Kaas, J. H.; Lin, C. S.; Wagor, E. Cortical projections of posterior parietal cortex in owl monkeys. *Journal of Comparative Neurology*, 177:387- 408,1977.

Kainz, P. M.; Neitz, J.; Neitz, M. Recent evolution of uniform trichromacy in a New World monkey. *Vision Research*, 38: 3315-20, 1998.

Kalmus, H. Diagnosis and Genetics of Defective Colour Vision. Oxford: Pergamon Press, 1965.

Kappeler, M. Diet and feeding behaviour of the moloch gibbon. In: The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioural Biology (Ed. by H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel), Edinburgh: Edinburgh University Press, 228-241, 1984.

Kawamura, S.; Takenaka, N.; Hiramatsu, C.; Hirai, M.; Takenaka, O. Y-chromosomal red-green opsin genes of nocturnal New World monkey. *Federation of European Biochemical Societies*, 530: 70-72, 2002.

Kelber, A.; Balkenius, A.; Warrant, E. J. Scotopic colour vision in nocturnal hawkmoths. *Nature*, 419: 922–925, 2002.

Kelber, A.; Roth, L. S. V. Nocturnal colour vision – not as rare as we might think. *The Journal of Experimental Biology*, 209: 781- 788, 2006.

Kelber, A.; Vorobyev, M.; Osorio, D. Colour vision in animals – behavioural tests and physiological concepts. *Biological Reviews*, 78, 81-118, 2003.

King, R. B.; Douglass, J. K.; Phillips, J. B.; Baube, C. L. Scotopic spectral sensitivity of the optomotor response in the green treefrog *Hyla cinerea*. *Journal Experimental Zoology*, 267: 40-6, 1993.

Kinnaird, M. F. Variable resource defense by the Tana River crested mangabey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 115 –122, 1992.

Kohl, S; Varsanyi, B.; Antunes, G. A.; Baumann, B.; Hoyng, C. B.; Jagle, H.; Rosenberg, T.; Kellner, U.; Lorenz, B.; Salati, R.; Jurklies, B.; Farkas, A.; Andreasson, S.; Weleber, R. G.; Jacobson, S. G.; Rudolph, G.; Castellan, C.; Dollfus, H.; Legius, E.; Anastasi, M.; Bitoun, P.; Lev, D.; Sieving, P. A.; Munier, F. L.; Zrenner, E.; Sharpe, L. T.; Cremers, F. P.; Wissinger, B. CNGB3 mutations account for 50% of all cases with autosomal recessive achromatopsia. *European Journal of Human Genetics*,13:302–8, 2005.

Kremers, J.; Usui, T.; Scholl, H. P. N.; Sharpe, L. T. Cone signal contributions to electroretinograms in dichromats and trichromats. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 40: 920–930, 1999.

Land, M. F.; Osório, D.C. Colour Vision: Colouring the Dark. *Current Biology*, 13: 83-85, 2003.

Laska, M. Olfactory sensitivity to food odor components in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae, Chiroptera). *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural and Behavioral Physiology*, 166: 395 - 399, 1990.

Laska, M.; Freist, P.; Krause, S. Which senses play a role in nonhuman primate food selection? A comparison between squirrel monkeys and spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 69: 282 – 294, 2007.

Laska, M.; Hudson, R. Assessing olfactory performance in a New World primate, *Saimiri sciureus*. *Physiology and Behavior*, 53: 89-95, 1993a.

Laska, M.; Hudson, R. Discriminating parts from the whole: Determinants of odor mixture perception in squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*. *Journal of Comparative Physiology*, 173: 249-256, 1993b.

Laska, M.; Seibt, A.; Weber, A. Microsmatic' primates revisited: olfactory sensitivity in the squirrel monkey. *Chemical Senses*, 25: 47–53, 2000.

Lee, B. B.; Smith, V. C.; Pokorny, J.; Kremers, J. Rod inputs to macaque ganglion cells. *Vision Research*, 37: 2813-2828, 1997.

Leonhardt, S. D.; Tung, J.; Camden, J.B.; Leal, M.; Drea, C.M. Seeing red: behavioral evidence of trichromatic color vision in strepsirrhine primates. *Behavioral Ecology*, 20:1, 2008.

Levenson, D. H.; Fernandez-Duque, E.; Evans, S.; Jacobs, G. H. Mutational Changes in S-Cone Opsin Genes Common to Both Nocturnal and Cathemeral *Aotus* Monkeys. *American Journal of Primatology*, 69:757-765, 2007.

Lind, O.; Kelber, A. The intensity threshold of colour vision in two species of parrot. *The Journal of Experimental Biology*, 212: 3693 - 3699, 2009.

Loop, M. S.; Crossman, D. K. High color vision sensitivity in macaque and humans. *Visual Neuroscience*, 17: 119 - 125, 2000.

Lucas, P. W.; Darvell, B.W.; Lee, P. K. D.; Yuen, T. D.B.; Choong, M.F. Colour Cues for Leaf Food Selection by Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*) with a New Suggestion for the Evolution of Trichromatic Colour Vision. *Folia Primatologica*, 69: 139-154, 1998.

Lucas, P. W. Mechanical Defences to Herbivory. *Annals of Botany*, 86: 913-920, 2000.

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.; Solis-Madrigal, S.; Osorio, D.; Darvell, B. W. Evolution and function of routine trichromatic vision in primates. *Evolution*, 57: 2636–2643, 2003.

MacArthur, R. H.; Pianka, E. R. On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100, 1966.

- Manning, J. R.; Brainard, D. H. Optimal design of photoreceptor mosaics: Why we do not see color at night. *Visual Neuroscience*, 26: 5-19, 2009.
- Martin, R. D. Primate origins and evolution: a phylogenetic reconstruction. *Chapman and Hall London*, 1990.
- Matsumoto-Oda, A.; Kutsukake, N.; Hosaka, K.; Matsusaka, T. Sniffing behaviors in Mahale chimpanzees. *Primates*, 48: 81–85, 2007.
- McCann, J. J.; Benton, J. L. Interaction of the long-wave cones and the rods to produce color sensations. *Journal of the Optical Society of America*, 59: 103-7, 1969.
- McMahon, M. J.; Macleod, D. I. A. Dichromatic Color Vision at High Light Levels: Red/Green Discrimination using the Blue-Sensitive Mechanism. *Vision Research*, 38: 973 - 983, 1998.
- Melin, A. D.; Fedigan, L. M.; Hiramatsu, C. Polymorphic color vision in White-faced capuchins (*Cebus capucinus*): Is there foraging niche divergence among phenotypes? *Behavioral Ecology of Sociobiology*, 62: 659 - 670, 2008.
- Melin, A. D.; Fedigan, L. M.; Hiramatsu, C.; Sendall, C. L.; Kawamura, S. Effects of colour vision phenotype on insect capture by a free-ranging population of white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, 73: 205 - 214, 2007.
- Michaelides, M.; Aligianis, I. A.; Ainsworth, J. R.; Good, P.; Mollon, J. D.; Maher, E. R.; Moore, A. T.; Hunt, D. M. Progressive cone dystrophy associated with mutation in CNGB3. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 45: 1975 – 82, 2004.
- Milton, K. Factors influencing leaf choice by howler monkeys — test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *The American Naturalist*, 114:362–378, 1979.
- Mollon, J. D. “Tho' she kneel'd in that place where they grew...” The uses and origins of primate colour vision. *The Journal of Experimental Biology*, 146: 21-38, 1989.
- Morgan, M. J.; Adam, A.; Mollon, J. D. Dichromats detect color camouflaged objects that are not detected by trichromats. *Proceedings of the Royal Society B*, 248: 291-295, 1992.
- Moura, A. C. A.; Alonso, C. Sex and Age Differences in Foraging and Vigilance Behavior of Captive *Saguinus midas midas* (Primates: Callitrichidae). *A Primatologia no Brasil*, 7: 223 – 238, 2000.



- Moynihan, M. Some behavior patterns of platyrrhine monkeys. I. The night monkeys (*Aotus trivirgatus*). *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 146: 1–84, 1964.
- Muller, A. E.; Thalmann, U. Origin and evolution of primate social organization: a reconstruction. *Biological Reviews*, 75: 405 – 435, 2000.
- Nagy, A. L. Large-field substitution Rayleigh matches of dichromats. *Journal of the Optical Society of America*, 70:778–784, 1980.
- Nagy, A.; Doyal, J. Red-green color discrimination as a function of stimulus field size in peripheral vision. *Journal of the Optical Society of America*, 10: 1147 - 1156, 1993.
- Nathans, J. The Evolution and Physiology of Human Color Vision: Insights from Molecular Genetic Studies of Visual Pigments. *Neuron*, 24: 299-312, 1999.
- Nathans, J.; Piantanida, T. P.; Eddy, R. L.; Shows, T. B.; Hogness, D. S. Molecular genetics of inherited variation in human color vision. *Science*, 232: 203–210, 1986.
- Neitz, J.; Neitz, M. The genetics of normal and defective color vision. *Vision Research*, 51: 633-651, 2011.
- Neitz, M.; Neitz, J. Molecular genetics of color vision and color vision defects. *Archives of Ophthalmology*, 118: 691-700, 2000.
- Nerger, J. L.; Volbrecht, V. J.; Ayde, C. J. Unique hue judgments as a function of test size in the fovea and at 20-deg temporal eccentricity. *Journal of the Optical Society of America A*, 12: 1225 – 1232, 1995.
- Nerger, J. L.; Volbrecht, V. J.; Ayde, C. J.; Imhoff, S. M. Effect of the S-cone mosaic and rods on red/green equilibria. *Journal of The Optical Society of America*, 15: 2816 - 2826, 1998.
- Nerger, J. L.; Volbrecht, V.J.; Hasse, K.A. The Influence of Rods on Colour Naming During Dark Adaptation. *Normal and defective colour vision*, 1: 173-179, 2003.
- Ogden, T. E. The receptor mosaic of *Aotus trivirgatus*: distribution of rods and cones. *The Journal of Comparative Neurology*, 163: 193 - 202, 1975.
- Ogden, T. E.; Green, J.D.; Peterson, R.G. Graded impregnation of nervous tissue stained by the Golgi procedure. *Stain Technology*, 49: 81-3, 1974.
- Osorio, D.; Smith, A. C., Vorobyev, M.; Buchanan-Smith, H. M. Detection of fruit and the selection of primate visual pigments for color vision. *American Naturalist*, 164: 696–708, 2004.

- Osorio, D.; Vorobyev, M. Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proceedings of the Royal Society B*, 263: 593–599, 1996.
- Perini, E. S.; Pessoa, V. F.; Pessoa, D. M. A. Detection of Fruit by the Cerrado's Marmoset (*Callithrix penicillata*): Modeling Color Signals for Different Background Scenarios and Ambient Light Intensities. *Journal of Experimental Zoology*, 311: 289–302, 2009.
- Pessoa, D. M. A.; Araujo, M.F.P.; Tomaz, C.; Pessoa, V.F. Colour discrimination learning in black-handed tamarin (*Saguinus midas niger*). *Primates*, 44: 413-8, 2003.
- Pessoa, D. M. A.; Tomaz, C.; Pessoa, V. F. Color Vision in Marmosets and Tamarins: Behavioral Evidence. *American Journal of Primatology*, 67: 487-495, 2005.
- Petto, A. J.; Devin, M. Food choices in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Laboratory Primate Newsletter*, 27: 7-9, 1988.
- Pokorny, J.; Lutze, M.; Cao, D.; Zele, A. J. The color of night: Surface color perception under dim illuminations. *Visual Neuroscience*, 23: 525-530, 2006.
- Pokorny, J.; Smith, V. C. Verriest, G. Congenital color defects. In *Congenital and Acquired Color Vision Defects* (Edited by Pokorny J. Smith V. C., Merriest G.; Pinckers A. J. L. Grune and Stratton. New York, 1979.
- Pokorny, J. Shevell, S. K.; Smith, V. C. Colour Appearance and Colour Constancy. In: *The Perception of Colour: Peter Gouras (Editor). Vol 6, Vision & Visual Dysfunction, Macmillan, Basingstoke, England, 43-61, 1991.*
- Pough, F. H.; Janis, C. M.; Heiser, J. B. A vida dos vertebrados (4ª edição). *Atheneu, São Paulo*, p. 750, 2008.
- Powers, M. K; Easter Jr., S.S. Wavelength discrimination by the goldfish near absolute visual threshold. *Vision Research*, 18: 1149-54, 1978.
- Prado, C.C.; Sousa, F. L. L.; Pessoa, D. M. A.; Pessoa, V. F. Behavioural evidence of sex-linked colour vision polymorphism in the squirrel monkey *Saimiri ustus*. *Folia Primatologica*, 79: 172–184, 2008.
- Puertas, P. E.; Aquino, R.; Encarnación, F. Uso de alimentos y competición entre el mono nocturno *Aotus vociferans* y otros mamíferos, Loreto, Perú. *Folia Amazon*, 4: 135–144, 1992.
- Purkinje, J. E. *Neue Beiträge zur Kenntniss des Sehens in Subjectiver Hinsicht. Reimer: Berlin*, 109–110, 1825.

Purkynje, J. E. *Commentatio de examine physiologico organi visus et systematis cutanei*. Breslau, Prussia: University of Breslau Press, 58 pages, 1823.

Rea, M. S. IESNA Lighting Handbook Reference and Application. *Illuminating Engineering Society of North America*, NY, 2000.

Rea, M.S; Bullough, J. D.; Freyssinier-Nova, J. P.; Bierman, A. A proposed unified system of photometry. *Lighting Research & Technology*, 36: 85–111, 2004.

Regan, B. C.; Julliot, C.; Viénot, F.; Charles-Dominique, P.; Mollon, J.D. Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 356: 229-283, 2001.

Regan, B. C.; Julliot, C.; Simmen, B.; Viénot, F.; Charles-Dominique, P.; Mollon, J. D. Frugivory and colour vision in *Alouatta seniculus*, a trichromatic platyrrhine monkey. *Vision Research*, 38: 3321-3327, 1998.

Reit, S. *Masquerade: the amazing camouflage deceptions of World War II*. London: Robert Hale, 1979.

Reitner, A.; Sharpe, L.T.; Zrenner, E. Is colour vision possible with only rods and blue-sensitive cones? *Nature*, 352: 798-800, 1991.

Riba-Hernández, J. P.; Stoner, K.; Osorio, D. Effect of polymorphic colour vision for fruit detection in the spider monkey *Ateles geoffroyi*, and its implications for the maintenance of polymorphic colour vision in platyrrhine monkeys. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 2465–2470, 2004.

Riba-Hernández, P.; Stoner, K. E.; Lucas, P. W. Sugar Concentration of Fruits and Their Detection via Color in the Central American Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology*, 67: 411-423, 2005.

Rose, L. M. Behavioural ecology of white-faced capuchins (*Cebus capuchinus*) in Costa Rica. *Dissertação de doutorado*, Washington University, 1998.

Rose, L. M. Sex differences in diet and foraging behaviour in white-faced capuchins, *Cebus capuchinus*. *International Journal of Primatology*, 15: 95-114, 1994.

Rose, L. M.; Fedigan, L. M. Vigilance in white-faced capuchins, *Cebus capuchinus*, in Costa Rica. *Animal Behaviour*, 49: 63-70, 1995.

Rosenberger, A. L. Evolution of feeding niches in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 88: 525-62, 1992.

Roth, L. S.; Kelber, A. Nocturnal colour vision in geckos. *Proceedings of The Royal Society B*, 271: 485-7, 2004.

Roth, L. S. V.; Balkenius, A.; Kelber, A. The absolute threshold of colour vision in the horse. *PLoS ONE*, 3: 3711, 2008.

Rotundo, M.; Fernandez-Duque, E.; Dixson, A. Infant development and parental care in free-ranging groups of owl monkeys (*Aotus azarai azarai*) in Argentina. *Internacional Journal of Primatology*, 26: 1459–1473, 2005.

Rotundo, M.; Fernandez-Duque, E.; Gimenez, M. Biparental care in the night monkey (*Aotus azarai*) of Formosa, Argentina. *Neotropical Primates*, 10:70–72, 2002.

Rowe, M. H. Trichromatic Color Vision in Primates. *News in Physiological Sciences*, 17:93-98, 2002.

Ruseckaite, R.; Lamb, T. D.; Pianta, M. J.; Cameron, A. M. Human scotopic dark adaptation: Comparison of recoveries of psychophysical threshold and ERG b-wave sensitivity. *Journal of Vision*, 11: 1-16, 2011.

Sacks, O. *The Island of the Colour blind*. London: Picador, 1996.

Sagawa, K. Toward a CIE supplementary system of photometry: brightness at any level including mesopic vision. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 26: 240-245, 2006.

Saito, A.; Mikami, A.; Hosokawa, T.; Hasegawa, T. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli humans. *Perceptual and Motor Skills*, 102: 3-12, 2006.

Saito, A.; Mikami, A.; Kawamura, S.; Ueno, Y.; Hiramatsu, C.; Widayati, K. A.; Suryobroto, B.; Teramoto, M.; Mori, Y.; Nagano, K.; Fujita, K.; Kuroshima, H.; Hasegawa, T. Advantage of Dichromats Over Trichromats in Discrimination of Color-Camouflaged Stimuli in Nonhuman Primates. *American Journal of Primatology*, 67: 425-436, 2005.

Sample, P. A.; Weinreb, R. N.; Boyton, R. M. Acquired dyschromatopsia in glaucoma. *Survey Ophthalmology*, 31: 54-64, 1986.

Schaefer, H. M.; Schaefer, V.; Levey, D. J. How plant-animal interactions signal new insights in communication. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 577–584, 2004.

Schmidt, V.; Schaefer, H. M. Unlearned preference for red may facilitate recognition of palatable food in young omnivorous birds. *Evolutionary Ecology Research*, 6:919–925, 2004.

Sharpe, L. T. and Nordby, K. In *Night Vision: Basic, Clinical and Applied Aspects* (Hess, R., Sharpe, L. T. and Nordby, K., eds), pp. 335–389, *Cambridge University Press*, 1990.

Sharpe, L.T.; Stockman, A. Rod pathways: the importance of seeing nothing. *Trends Neuroscience*, 22: 497-504, 1999.

Shepherd, A. J.; Wyatt, G. Changes in induced hues at low luminance and following dark adaptation suggest rod-cone interactions may differ for luminance increments and decrements. *Visual Neuroscience*, 25: 387-394, 2008.

Silveira, L. C. L.; Perry, V. H.; Yamada, E. S. The retinal ganglion cell distribution and the representation of the visual field in Area 17 of the owl monkey, *Aotus trivirgatus*. *Visual Neuroscience*, 10: 887-897, 1993.

Silveira, L. C. L.; Yamada, E.S; Franco, E. D. S.; Finlay, B. L. The specialization of the owl monkey retina for night vision. *Color Research & Application*, 26: 118-122, 2001.

Silveira, L. C.; Saito, C. A.; Lee, B. B.; Kremers, J.; da Silva Filho, M.; Kilavik, B. E.; Yamada, E. S. Perry, V. H. Morphology and physiology of primate M- and P-cells. *Progress in Brain Research*, 144: 21-46, 2004.

Silveira, L. C.; Yamada, E. S.; Perry, V. H. Picanço-Diniz, C. W. M and P retinal ganglion cells of diurnal and nocturnal New-World monkeys. *Neuroreport*, 5: 2077-81, 1994.

Simunovic, M. P.; Regan, B. C.; Mollon, J. D. Is Color Vision Deficiency an Advantage under Scotopic Conditions? *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 42: 3357-3364, 2001.

Smith V. C.; Pokorny J. Large-field trichromacy in protanopes and deuteranopes. *Journal of the Optical Society of America*, 2: 13-220, 1977.

Smith, A. C.; Buchaman-Smith, H. M.; SurrIDGE, A. K.; Osorio, D.; Mundy, N. I. The effect of colour vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus* spp.). *The Journal of Experimental Biology*, 2003.

Smith, A. C.; Kelez, S.; Buchaman-Smith, H. M. Factors affecting vigilance within wild mixed-species troops of saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and moustached tamarins (*S. mystax*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56: 18-25, 2004.

Smithson, H. E.; Mollon, J. D. Is the S-opponent chromatic sub-system sluggish? *Vision Research*, 44: 2919-29, 2004.

Stabell, U.; Stabell, B. The effect of rod activity on colour matching functions. *Vision Research*, 15: 1119–1123, 1975.

Stabell, U.; Stabell, B. Wavelength discrimination of peripheral cones and its change with rod intrusion. *Vision Research*, 17: 423–426, 1977.

- Stefan, C.; Rusu, D.; Nenciu, A.; Tebeanu, E. Color vision in glaucoma. *Oftalmologia*, 49: 17-21, 2005.
- Steiper, M. E.; Ruvolo, M. New world monkey phylogeny based on X-linked G6PD DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27: 121–130, 2003.
- Stephan, H. Evolution of primate brains: A comparative anatomical investigation. In R. H. Tuttle (Ed.), *The functional and evolutionary biology of primates* (pp. 155-174). *Chicago: Aldine-Atherton*, 1972.
- Stephan, H.; Frahm, H.; Baron, G. New and revised data on volumes of brain structures in insectivores and primates. *Folia Primatologica*, 35: 1–29, 1981.
- Stockman, A.; Sharpe, L. T. The spectral sensitivities of the middle- and long-wavelength-sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype. *Vision Research*, 40: 1711–1737, 2000.
- Stoner, K. E.; Riba-Hernández, P.; Lucas, P. W. Comparative Use of Color Vision for Frugivory by Sympatric Species of Platyrrhines. *American Journal of Primatology*, 67: 399–409, 2005.
- Sumner, P.; Mollon, J. D. Catarrhine photopigments are optimised for detecting targets against a foliage background. *The Journal of Experimental Biology*, 203:1963–1986, 2000.
- Sumner, P.; Mollon, J. D. Colors of Primate Pelage and Skin: Objective Assessment of Conspicuousness. *American Journal of Primatology*, 59: 67-91, 2003.
- Sun, H.; Pokorny, J.; Smith, V.C. Rod-cone interactions assessed in inferred magnocellular and parvocellular postreceptoral pathways. *Journal of Vision*, 1: 42-54, 2001.
- SurrIDGE, A. K.; Osorio, D.; Mundy, N.I. Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 198-205, 2003.
- Szalmás, A.; Bodrogi, P.; Sik-Lányi, C. Characterizing luminous efficiency functions for a simulated mesopic night driving task based on reaction time. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 26: 281-287, 2006.
- Talebi, M. G.; Pope, T. R.; Vogel, E. R.; Neitz, M.; Dominy, N. J. Polymorphism of visual pigment genes in the muriqui (Primates, Atelidae). *Molecular Ecology*, 15: 551-558, 2006.
- Tardif, S. D. Relative energetic cost of infant care in small-bodied neotropical primates and its relation to infant-care patterns. *American Journal of Primatology*, 34: 133–143, 1994.

Tardif, S. D.; Richter, C. B. Competition for a desired food in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus*) and cotton top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Laboratory Animal Science*, 31: 52-55, 1981.

Thiadens, A. A.; Roosing, S.; Collin, R. W.; van Moll-Ramirez, N.; van Lith-Verhoeven, J. J.; van Schooneveld, M. J.; den Hollander, A. I.; van den Born, L. I.; Hoyng, C. B.; Cremers, F. P.; Klaver, C.C. Comprehensive analysis of the achromatopsia genes CNGA3 and CNGB3 in progressive cone dystrophy. *Ophthalmology*, 117:825-30, 2010.

Tovée, M. J.; Bowmaker, J. K.; Mollon, J. D. The Relationship Between Cone Pigments and Behavioural Sensitivity in a New World Monkey (*Callithrix jacchus jacchus*). *Vision Research*, 32: 867-878, 1992.

Tovée, M.J. An Introduction to the Visual System. 2. ed. *Cambridge University Press*, 222p, 2008.

Trivers, R. L. Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.) *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971* (pp 136–179). *Chicago, Aldine*, 1972.

Ueno, Y. Olfactory discrimination of eight food flavors in the capuchin monkey (*Cebus apella*): Comparison between fruity and fishy odors. *Primates*, 35: 301-310, 1994a.

Ueno, Y. Olfactory discrimination of urine odors from five species by tufted capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 35: 311-323, 1994b.

van Roosmalen, M. G. M. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. *Acta Amazonica*, 15: 1–238, 1985.

van Schaik, C. P.; Assink, P. R.; Salafsky, N. Territorial behavior in southeast Asian langurs: Resource defense of mate defense? *American Journal of Primatology*, 26: 233-24, 1992.

Várady, G.; Bodrogi, P. Mesopic spectral sensitivity functions based on visibility and recognition contrast thresholds. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 26: 246–253, 2006.

Verhulst, S.; Maes, F. W. Scotopic vision in colour-blinds. *Vision Research*, 38: 3387-3390, 1998.

Verriest, G.; Buysens, A.; Vanderdonck, R. Etude quantitative de l'effet qu'exerce sur les resultats de quelques tests de La discrimination chromatique une diminution non selective du niveau d'un eclaireage c. *Revue d'Optique*, 3: 105–119, 1963.

- Vickers, N. J. Mechanisms of animal navigation in odor plumes. *The Biological Bulletin*, 198:203–212, 2000.
- Vogel, E. R.; Neitz, M.; Dominy, N. J. Effect of color vision phenotype on the foraging of wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Behavioral Ecology*, 18: 292-297, 2007.
- Vorobyev, M.; Osorio, D. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society B*, 265: 351 – 358, 1998.
- Waal, G. H. Heredity of two normal types of colour vision. *Nature*, 218: 688-689, 1968.
- Walkey, H.C.; Barbur, J. L.; Harlow, J. A.; Makous, W. Measurements of chromatic sensitivity in the mesopic range. *Color Research & Application*, 26: 36–42, 2001.
- Wässle, H. Parallel processing in the mammalian retina. *Nature Reviews Neuroscience*, 5: 747-757, 2004.
- Wells, M. C.; Lehner, P. N. The relative importance of the distance senses in coyote predatory behavior. *Animal Behaviour*, 26:251–258, 1978.
- Wichmann, F.; Sharpe, L.T; Gegenfurtner, K. R. The contributions of color to recognition memory for natural scenes. *Journal of experimental psychology learning memory and cognition*, 28: 509-520, 2002.
- Wiesel, T. N.; Hubel, D. H. Effects of Varying Stimulus Size and Color on Single Lateral Geniculate Cells in *Rhesus Monkeys*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 55: 1345 -1346, 1966.
- Wikler, K. C.; Rakic, P. Distribution of photoreceptor subtypes in the retina of diurnal and nocturnal primates. *Journal of Neuroscience*, 10: 3390-401, 1990.
- Wolovich, C. K.; Pereira-Rodriguez, J. P.; Fernandez-Duque, E. Food sharing as a form of parental care in wild owl monkeys (*Aotus azarae*). *Abstract. Paper presented at the 77th Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists*, March 28–31, Philadelphia, 2007.
- Wrangham, R. W. Feeding behaviour of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania. In: Clutton-Brock TH, editor. *Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys, and apes*. London: Academic Press, 503–538, 1977.
- Wright, P. C. The behaviour and ecology of the owl monkey. *Aotus: the owl monkey* (Baer, J.F., Weller, R.E. & Kakoma, I., eds) Academic Press, 1994.
- Wright, P. C. The costs and benefits of nocturnality for *Aotus trivirgatus* (the night monkey). Dissertação de doutorado não publicada, City University of New York, 1985.



Wright, P. C. The nocturnal primate niche in the New World. *Journal of Human Evolution*, 18: 635-658, 1989.

Wright, P. C. Ecological correlates of monogamy in *Aotus* and *Callicebus*. In: Else JG, Lee PC, editors. Primate ecology and conservation, Volume 2. Cambridge (UK): *Cambridge University Press*, 159-67, 1986.

Wright, P. C. Biparental Care in *Aotus trivirgatus* and *Callicebus moloch*. in *Female Primates: Studies by Women Primatologists*, ed. M.Small. Alan R. Liss, NY, 1984.

Wyszecki, G.; Stiles, W. S. Color Science - Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae (2nd ed.). *Wiley-Interscience*, 2000.

Wyszecki, G.; Stiles, W. S. Color science: Concepts and methods, Quantitative Data and Formulae. *New York: John Wiley & Sons*, 1982.

Xu, X.; Ichida, J. M.; Allison, J. D.; Boyd, J. D.; Bonds, A. B.; Casagrande, V. A. A comparison of koniocellular, magnocellular and parvocellular receptive field properties in the lateral geniculate nucleus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). *Journal of Physiology*, 531.1: 203-218, 2001.

Yamada, E. S.; Silveira, L. C. L.; Perry, V. H.; Franco, E. C. S. M and P retinal ganglion cells of the owl monkey: morphology, size and photoreceptor convergence. *Vision Research*, 41: 119-131, 2001.

Yamashita, N.; Stoner, K. E.; Riba-Hernández, P.; Dominy, N. J.; Lucas, P. W. Light levels used during feeding by primate species with different color vision phenotypes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58: 618-629, 2005.

Yokoyama, S. Evolution of Dim-Light and Color Vision Pigments. *The Annual Review of Genomics and Human Genetics*, 9: 259-82, 2008.

Zhao, H.; Rossiter, S. J.; Teeling, E.C.; Li, C.; Cotton, J.A.; Zhang, S. The evolution of color vision in nocturnal mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 8980-5, 2009.

Zaid, Q. Erratum to "Information limitations in perception of shape from texture". [Vision Research 41 (2001) 1519-1534]. *Vision Research*, 4:1 2927-42, 2001.

Zeller, A. C. Communication by sight and smell. In: Primate Societies (Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. & Struhsacker, T. T., eds). *The University of Chicago Press*, 433-439, 1987.

Zele, A. J.; Cao, D.; Pokorny, J. Rod-cone interactions and the temporal impulse response of the cone pathway. *Vision Research*, 48: 2593-2598, 2008.

**ANEXO I - Documento de aprovação do Comitê de Ética Animal.**

  
**Universidade de Brasília**  
Instituto de Ciências Biológicas  
Comitê de Ética no Uso Animal

Brasília, 6 de julho de 2010.

**DECLARAÇÃO**

Declaramos que o projeto intitulado **"Caracterização da Percepção de Cores do Macaco da Noite (*Aotus Infulatus*)"**, UnBDOC nº. 45856-a/2010, sob responsabilidade do Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa, foi avaliado e aprovado pelo Comitê de Ética no Uso Animal (CEUA) do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.

  
Prof. Antonio Sebben  
Coordenador do CEUA



## **ANEXO II - Documento de aprovação do Comitê de Ética Humano**



Universidade de Brasília  
Faculdade de Ciências da Saúde  
Comitê de Ética em Pesquisa – CEP/FS

### **PROCESSO DE ANÁLISE DE PROJETO DE PESQUISA**

Registro do Projeto no CEP: **093/10**

Título do Projeto: “Caracterização da percepção de cores do macaco da noite (*Aotus infulatus*)”.

Pesquisadora Responsável: Renata Bezerra Duarte Migliolo

Data de Entrada: 23/07/10

Com base na Resolução 196/96, do CNS/MS, que regulamenta a ética em pesquisa com seres humanos, o Comitê de Ética em Pesquisa com Seres Humanos da Faculdade de Ciências da Saúde da Universidade de Brasília, após análise dos aspectos éticos e do contexto técnico-científico, resolveu **APROVAR** o projeto **093/10** com o título: “Caracterização da percepção de cores do macaco da noite (*Aotus infulatus*)”, analisado na 7ª Reunião Ordinária, realizada no dia 10 de agosto de 2010.

A pesquisadora responsável fica, desde já, notificada da obrigatoriedade da apresentação de um relatório semestral e relatório final sucinto e objetivo sobre o desenvolvimento do Projeto, no prazo de 1 (um) ano a contar da presente data (item VII.13 da Resolução 196/96).

Brasília, 18 de agosto de 2010.

Prof. Volnei Garrafa  
Coordenador do CEP-FS/UnB

### ANEXO III – Questionário de Avaliação

Projeto: Caracterização da Percepção de Cores do Macaco da Noite (*Aotus spp.*)  
Responsável: Renata Duarte  
Orientador: Valdir Pessoa

#### QUESTIONÁRIO

Nº:

Tipo de Visão de Cor:

Data:

Hora:

Idade:

Sexo:

Nível de escolaridade:

Email:

Telefone:

Leia as questões abaixo e marque um X em uma das opções:

1) Possui algum tipo de distúrbio visual (ex. miopia, astigmatismo, hipermetropia, glaucoma, lesão macular?)

( ) Sim      ( ) Não      Qual: \_\_\_\_\_

2) Possui algum distúrbio de aprendizagem? (déficit de atenção...?)

( ) Sim      ( ) Não      Qual: \_\_\_\_\_

3) Faz uso de algum medicamento?

( ) Sim      ( ) Não      Qual: \_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_  
Pesquisador Responsável

### **Instruções Experimentais**

- O experimento é composto por uma etapa de habituação (treino) e cinco etapas experimentais, com duração de 1 minuto cada uma;
- Cada etapa será realizada em três diferentes condições luminosas;
- Durante cada etapa você deverá identificar alvos alimentares em forma de cubos (batatas coloridas), em meio ao fundo emborrachado;
- Você usará um apontador para indicar o alvo alimentar, caso consiga identificá-lo;
- Após a identificação do alvo, você deverá falar em voz alta “AQUÍ”;
- Em algumas situações, pode NÃO haver batatas coloridas disponíveis;
- A distância é fixa, portanto você não poderá se aproximar do aparato;
- Você não poderá tocar no aparato;
- **Concentração é essencial, só converse com o experimentador se for estritamente necessário.**