



Universidade de Brasília  
Faculdade de Ciências da Saúde  
Programa de Pós-Graduação em Ciências da Saúde

**Luana Lima Alves**

**Fatores associados à evolução do cérebro em primatas**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências da Saúde da Universidade de Brasília como requisito parcial obrigatório para obtenção do título de Mestre em Ciências da Saúde na área de concentração de Neurociências.

Orientador: Prof. Dr. Rafael Plakoudi Souto Maior  
Coorientadora: Prof. Dra. Veronica Slobodian

Brasília  
2022

**Luana Lima Alves**

**Fatores associados à evolução do cérebro em primatas**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências da Saúde da Universidade de Brasília como requisito parcial obrigatório para obtenção do título de Mestre em Ciências da Saúde na área de concentração de Neurociências.

**BANCA EXAMINADORA**

Prof. Dr. Rafael Plakoudi Souto Maior (Presidente)  
Universidade de Brasília (UnB)

Prof (a). Dr.(a) Eleonore Zulnara Freire Setz  
Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)

Prof. Dr. Fabricius Maia Chaves Bicalho Domingos  
Universidade Federal do Paraná (UFPR)

Prof (a). Dr (a). Julia Klaczko (Suplente)  
Universidade de Brasília (UnB)

*Dedico à minha mãe.*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha mãe e minha irmã, Marleide de Oliveira Lima e Amanda Lima Alves, que são meu grande apoio. Agradeço por todo o suporte no dia a dia, pelo incentivo e por me ajudarem a me manter na pós-graduação. Graças a ajuda de vocês, hoje eu sou a primeira da nossa família a chegar tão longe nos estudos e eu sei que não conseguiria isso sozinha, por isso, agradeço.

Agradeço ao meu orientador, professor Doutor Rafael Plakoudi Souto Maior, por todos os ensinamentos ao longo de todos esses anos. Você é uma inspiração de professor, por quem criei um grande carinho. Agradeço à minha coorientadora, professora Doutora Veronica Slobodian, por toda a paciência, carinho, dedicação e empenho. Você é uma inspiração para mim, como profissional e mulher.

Agradeço ao professor Doutor Fabio Viegas Caixeta, meu coorientador de coração, por ter me ajudado durante toda a pandemia, no meu experimento, que nem veio a ser o meu projeto final de mestrado, e por todos os conselhos e abraços que tanto precisei naquele momento.

Agradeço a todos os meus amigos: Ana Clara Queiroz, Erick Leal, Flávia Sant'Anna, Lorena Rocha, Mariana Bicalho, Nadinne Guimarães, Nathália Cristinah Lima, Thaís Carvalho, Yasmin Moura. Agradeço também, ao meu parceiro, Matheus Carmo, por todo o companheirismo e amor compartilhado.

## RESUMO

Os primatas diferenciam-se dos outros mamíferos por uma série de características, *e. g.* pelo tamanho do cérebro e pela visão de cor. Diversas hipóteses surgiram aos longos dos anos para explicar quais poderiam ter sido as pressões seletivas responsáveis que singularizaram os primatas em tantas características. Atualmente, a dieta foi sugerida como pressão seletiva para o volume encefálico de primatas, bem como a dieta (principalmente consumo de folhas e/ou frutos) pode ter tido um papel fundamental no desenvolvimento da visão de cor em primatas, principalmente para a tricromacia. Entretanto, ainda não há um consenso na literatura sobre a extensão e o impacto da correlação entre itens da dieta e o volume encefálico e a visão cromática, especialmente dentro de um contexto evolutivo. O objetivo deste trabalho foi investigar a correlação entre a composição de dieta e caracteres de visão cromática e volume encefálico em primatas não humanos utilizando métodos filogenéticos comparativos. De forma geral, nossos resultados indicaram consistentes correlações entre a dieta e o volume encefálico e entre a dieta e a visão de cor em primatas não humanos, levando a história evolutiva em consideração. O volume encefálico e a visão cromática apresentam alto sinal filogenético, sendo sua variação muito bem explicada pela diversificação evolutiva. Referente à dieta, o consumo de folhas, frutos e gomas apresentaram altos sinais filogenéticos em todas as análises. O consumo de folhas e frutos possui correlação significativa com o volume encefálico, mesmo levando a história evolutiva em consideração. Frutos, flores e goma possuem correlação significativa com a visão cromática. Mesmo levando a não-independência dos táxons dada pelo compartilhamento da história evolutiva, nossas análises indicam uma alta correlação entre volume encefálico e a visão cromática. Além disso, nossas análises apresentaram uma alta correlação do volume encefálico com a visão cromática nos primatas, especificamente com a visão polimórfica. Portanto, nossos resultados podem sugerir que a evolução da visão cromática e do volume encefálico são bem explicados pela história evolutiva do grupo, bem como a tendência pela folivoria e frugivoria. Há correlação entre alguns itens da dieta e a visão de cor em primatas, mas não há evidências suficientes para indicar se houve pressão seletiva de uma característica levando ao desenvolvimento das outras.

**Palavras-chave:** Volume cerebral; dieta; visão cromática; métodos filogenéticos comparativos, platininos, catarrinos, estrepsirinos.

## **ABSTRACT**

Primates can be distinguished from other mammals by a variety of traits, *e. g.* by brain size and color vision. Several hypotheses have arisen over the years to explain what might have been the responsible selective pressures that made primates unique in so many traits. Currently, diet has been suggested as a selective pressure for primate brain volume, as in the same way diet (mainly leaf and/or fruit consumption) may have played a key role in the development of color vision in primates, especially for trichromacy. Nevertheless, no consensus yet exists in the literature as to the selective pressure may have been responsible for the specialization of these traits. Moreover, in many of these previous analyses, phylogenetic comparative analyses were not employed. Therefore, the aim of this project was to investigate the correlation between diet composition and characters of color vision and brain volume in nonhuman primates using comparative phylogenetic methods. Overall, our results indicated consistent correlations between diet and brain volume and between diet and color vision in nonhuman primates, both taking evolutionary history into account. Brain volume and color vision show high phylogenetic signal, with their variation being very well explained by evolutionary diversification. Concerning diet, consumption of leaves, fruits and gums showed high phylogenetic signals in all analyses. The intake of leaves and fruits also has a significant correlation with brain volume, even after considering evolutionary history. In addition, fruits, flowers, and gum have significant correlation with color vision. Despite the non-independence of the taxa due to shared evolutionary history, our analyses indicate a high correlation between brain volume and color vision. Furthermore, our analyses showed a high correlation of encephalic volume with chromatic vision in primates, specifically with polymorphic vision. Therefore, our results may suggest that the evolution of color vision and brain volume are well explained by the evolutionary history of the group, as well as the tendency for folivory and frugivory. There is correlation between some dietary items and color vision in primates, but there's not enough evidence to indicate whether there was selective pressure for one trait leading to the development of the others.

**Key words:** Brain size; diet; colour vision; comparative phylogenetic methods; platyrrhini; catarrhini; strepsirrhini.

## LISTA DE APÊNDICES

**Apêndice 1** — Lista de quais espécies nós temos informação a respeito de qual (ou quais) características temos dados: dieta, visão de cor (visão cromática) e volume encefálico, e ainda, se estão na filogenia.

**Apêndice 2** — Tabela com nome da espécie, os dados para volume cerebral com ECV e MRI e as referências.

**Apêndice 3** — Tabela com nome da espécie, como o nome da espécie foi referenciado no artigo, gênero, infraordem, os dados para dieta separados em categorias e as referências.

**Apêndice 4** — Tabela com nome da espécie, como o nome da espécie foi referenciado no artigo, gênero, infraordem, os dados para visão cromática as referências.

**Apêndice 5** — Tabela com nome da espécie, nome comum, gênero, família, infraordem, os dados para volume encefálico e massa corporal.

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Linha do tempo adaptada que descreve o número de espécies de primatas descritas ao longo do tempo.

**Figura 2.** Bancos de dados de taxonomia de primatas.

**Figura 3.** Diagrama de Venn sobre os fatores analisados no estudo e o número de espécies de dados coletados para cada um deles e para a correlação entre eles.

**Figura 4.** Agrupamentos gerados a partir da semelhança compartilhada entre as infraordens levando em consideração o componente principal 1 (PC1) e o componente principal 2 (PC2) da dieta desses grupos. Cada uma das cores representa uma infraordem. A porcentagem representa a variação do PC na dieta.

**Figura 5.** Agrupamentos gerados a partir da semelhança compartilhada entre as infraordens levando em consideração o componente principal 1 (PC1) e o componente principal 2 (PC3) da dieta desses grupos. Cada uma das cores representa uma infraordem. A porcentagem representa a variação do PC na dieta.

**Figura 6.** Comparação dos valores de volume encefálico obtido por ECV e por MRI.

**Figura 7.** Gráfico de correlação positiva significativa entre os dados de volume encefálico obtidos por MRI e por ECV.

**Figura 8.** Volume encefálico em função da massa corporal.

**Figura 9.** Correlação entre os valores obtidos de resíduos da regressão linear dos valores logaritmizados de volume encefálico pela massa corporal em função do consumo de folhas.

**Figura 10.** Log do volume encefálico em função do log da massa corporal. Escala cromática de azul representando os diferentes tipos de caracteres da visão entre as espécies representadas, caracterizados pelos números de 1-4, sendo: 1 – monocromata, 2- dicromata, 3- tricromata, 4- visão polimórfica

**Figura 11.** Log do volume encefálico em função do log da massa corporal. Cada cor representa os diferentes grupos de infraordens, sendo: rosa – tarsiiiformes, azul – platirrininos, verde claro – lorisiformes, verde escuro – lemuriformes, e laranja – catarrinos.

**Figura 12.** Árvore filogenética com informação sobre as espécies que contém dados sobre composição da dieta (azul), visão cromática (verde) e volume cerebral (roxo).

**Figura 13.** Mapa de calor com as relações filogenéticas e a escala cromática da porcentagem do consumo de folhas entre as espécies, com as cores frias (azul) representando as menores porcentagens e as cores quentes (vermelho) representando as maiores porcentagens.



**Figura 14.** Mapa de calor com as relações filogenéticas e a escala cromática da porcentagem do consumo de frutos entre as espécies, com as cores frias (azul) representando as menores porcentagens e as cores quentes (vermelho) representando as maiores porcentagens.

**Figura 15.** Mapa de calor com as relações filogenéticas e a escala cromática da porcentagem do consumo de goma entre as espécies, com as cores frias (azul) representando as menores porcentagens e as cores quentes (vermelho) representando as maiores porcentagens.

**Figura 16.** Mapa de calor com as relações filogenéticas e a escala cromática da porcentagem do consumo de “outros” itens da dieta entre as espécies, com as cores frias (azul) representando as menores porcentagens e as cores quentes (vermelho) representando as maiores porcentagens.

**Figura 17.** Mapa de calor com as relações filogenéticas e a escala cromática da porcentagem do consumo de invertebrados entre as espécies, com as cores frias (azul) representando as menores porcentagens e as cores quentes (vermelho) representando as maiores porcentagens.

**Figura 18.** Árvore filogenética com as relações filogenéticas, representando (em cores) nos seus terminais o tipo de visão cromática das espécies representadas. Na cor azul, a visão monocromata, na cor verde, dicromata, na cor roxa, tricromata e na cor preta, a visão polimórfica.

**Figura 19.** Mapa de calor com as relações filogenéticas representando nos seus terminais os valores de sinal filogenético (SF) do log do volume encefálico pelo log da massa corporal. Nas cores frias (azuis/verde) estão representados os maiores valores de SF, enquanto nas cores quentes (vermelhas/amarelas), os menores valores.

## LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS E SÍMBOLOS

### Símbolos

$\lambda$  — Pagel's lambda

### Siglas português

D-V — Matriz dieta e visão cromática

D-E — Matriz dieta e encéfalo

D-V-E — Matriz dieta, visão cromática e encéfalo

SF — Sinal filogenético

Log — logaritmo

OTU — unidade taxonômica operacional

### Siglas inglês

ARD — *All rates different*

ER — *Equal rates*

ECV — *Endocranial volume*

logLk — *log-likelihood*

NGL — Núcleo geniculado lateral

PCA — *Principal Component Analysis*

PC — *Principal Component*

PGLS — *Phylogenetic Generalized Least Squares*

AICc — *Second-order Akaike's information criterion*

SYM — *Symmetrical rates*

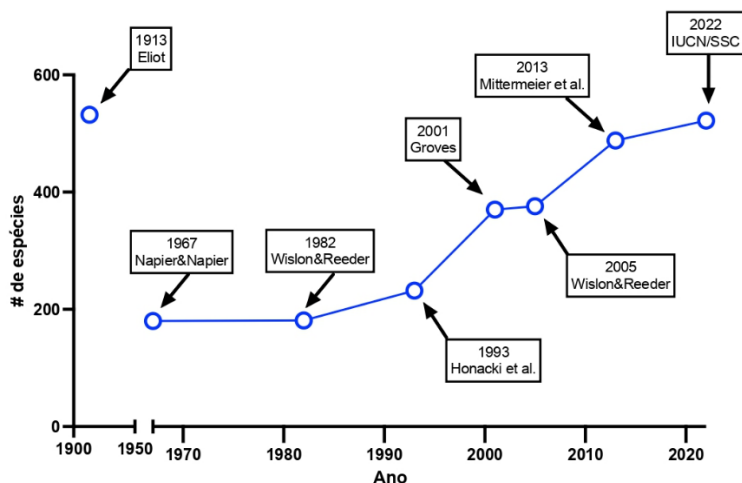
## Sumário

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>12</b>
1.1 HIPÓTESES ACERCA DO VOLUME CEREBRAL .....	13
1.2 HIPÓTESES ACERCA DA VISÃO DE CORES .....	15
1.3 PARADIGMA FILOGENÉTICO .....	18
<b>2. OBJETIVO</b> .....	<b>19</b>
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	19
<b>3. METODOLOGIA</b> .....	<b>20</b>
3.1 TRATAMENTO E COLETA DE DADOS .....	20
3.1.2 <i>Composição da dieta</i> .....	20
3.1.3 <i>Visão cromática</i> .....	21
3.1.4 <i>Volume encefálico</i> .....	21
3.2 ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	21
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>25</b>
4.1 DESCRIÇÃO DOS DADOS LEVANTADOS .....	25
4.2 RESULTADOS DOS FATORES INVESTIGADOS .....	26
4.2.1 <i>Análise dos dados de dieta por categorias</i> .....	26
4.2.1.1 PCA da composição da dieta .....	27
4.2.2 <i>Análise dos dados de visão cromática</i> .....	29
4.2.3 <i>Análise dos dados de volume encefálico</i> .....	30
4.3 RESULTADO DA ANÁLISE DE CORRELAÇÃO .....	31
4.3.1 <i>Correlação dieta e visão cromática</i> .....	32
4.3.2 <i>Correlação entre dieta e volume encefálico</i> .....	35
4.3.3 <i>Correlação entre visão cromática e volume encefálico</i> .....	37
4.3.4 <i>Correlações para a matriz apresentando apenas dados completos de dieta, visão cromática e volume encefálico</i> .....	38
4.3.4.1 Sinais Filogenéticos de Dieta, Visão e Encéfalo .....	38
4.3.5 <i>Correlação entre dieta e visão</i> .....	40
4.3.6 <i>Correlação entre dieta e encéfalo</i> .....	43
4.3.7 <i>Correlação entre visão cromática e encéfalo</i> .....	44
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	<b>47</b>
5.2 PERSPECTIVAS FUTURAS .....	65
<b>6. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>66</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Os primatas diferem-se de outros mamíferos em muitas características, *e. g.* alta acuidade visual, convergência binocular, estereopsia (percepção visual de profundidade), expansão do córtex visual primário, maior tamanho cerebral (proporcional à massa corporal) (Allman, 1988). A especialização visual e, principalmente, o tamanho do cérebro de primatas instigou muitas hipóteses evolutivas nas últimas décadas. Apesar do extensivo esforço de vários pesquisadores para explicar às pressões seletivas responsáveis para tal adaptação, ainda permanecem muitas incertezas sobre este tema (Chambers, Heldstab e O’Hara, 2021). Uma das fontes de dificuldades de estudo decorre da grande diversidade taxonômica e distribuição desta ordem pelos continentes.

Neste sentido, é importante ressaltar o drástico aumento no número de espécies de primatas descritas desde os anos 70 (Figura 1). Uma das razões foi a expansão das técnicas genéticas combinadas com estudos morfológicos, que permitiram demonstrar as relações evolutivas e descrever novos gêneros, espécies e subespécies (Lambert, 2014). Na taxonomia de primatas, a descrição de subespécies para abarcar a diversidade encontrada é bastante comum, de forma que o número total de unidades taxonômicas operacionais (sigla no inglês, OTUs) muda consideravelmente a depender da inclusão ou exclusão de algumas subespécies (Elliot, 1913; Napier e Napier, 1967). Dessa forma, aqui usaremos apenas o termo “espécie” como a unidade taxonômica operacional para discussões de aspectos taxonômicos e evolutivos (Wheeler, 2012), mesmo que essas discussões possam se referir à categoria de subespécie.



**Figura 1.** Linha do tempo adaptada do artigo de Rylands e Mittermeier (2014) que descreve o número de espécies de primatas reconhecidas até aquele momento. Cada ponto representa as espécies reconhecidas até o momento do estudo: Elliot (1913); Napier e Napier (1967); Honacki, Kinman e Koeppl (1982); Wilson e Reeder (1993); Groves (2001), Wilson e Reeder (2005) Mittermeier, Rylands e Wilson (2013); IUCN/SSC (2022).

Atualmente são reconhecidas 718 espécies e subespécies de primatas (Mittermeier, 2022). Os primatas são divididos majoritariamente em duas semiordens: estrepsirrinos e haplorrini. Dessas semiordens, são subdivididos em três subordens: os estrepsirrinos, os tarsiiformes e os antropóides. A subordem dos estrepsirrinos é subdividida, ainda, nas infraordens dos lemuriformes e lorisiformes, a subordem dos tarsiiformes permanece agrupada como infraordem dos tarsiiformes e, por último, os antropóides são divididos nas infraordens dos platirrinos e catarrinos (Fleagle e Seiffert, 2020).

Os prossímios (estrepisirrinos) são encontrados na África e na Ásia (lorisiformes) e em Madagascar (lemuriformes) e possuem 176 espécies distribuídas em 10 gêneros. Os tarsiiformes são restritos à Ásia e estão distribuídos em 21 espécies e 3 gêneros. Já os antropóides, ou seja, os primatas do Velho Mundo (catarrinos) encontram-se na África e na Ásia, com 301 espécies distribuídas em 29 gêneros, e os primatas do Novo Mundo (platirrinos) ocorrem exclusivamente no continente americano e compõem 219 espécies distribuídas em 21 gêneros (*The IUCN Red List of Threatened Species*, 2022).

A despeito desta diversidade e distribuição heterogênea, diversos trabalhos vêm sendo publicados discutindo qual ou quais poderia ter sido as pressões seletivas que atuaram nos primeiros primatas e que permitiu que essa ordem apresentasse tantas particularidades marcantes em relação aos outros mamíferos, como o tamanho do cérebro (e. g. Dunbar, 1998; Schillaci, 2006; Dunbar e Shultz, 2007, 2017; López-Aguirre, Lang e Silcox, 2022) e a visão de cores (e. g. Jacobs, 1994, 1998, 2008, 2016; Riba-Hernández, Stoner e Lucas, 2005; Saito *et al.*, 2005; Perini, Pessoa e Pessoa, 2009).

### **1.1 Hipóteses acerca do volume cerebral**

Os primatas possuem cérebros relativamente grandes em comparação com os outros mamíferos. Isso despertou a curiosidade de muitos pesquisadores que propuseram diversas explicações para entender qual foi a pressão seletiva que levou a essa diferença. A hipótese do cérebro social (Dunbar, 1998) foi proposta por Dunbar e propõe que a resolução de problemas ecológicos socialmente (cooperação) foram a chave principal para a evolução do tamanho do cérebro de primatas (para permitir o nível necessário de socialidade que eles precisavam). Assim, é uma hipótese que sugere que a sociabilidade foi pressão seletiva principal, de tal forma que indivíduos que viviam em grupos maiores teriam maior aptidão do que os de grupos menores.

Essa hipótese foi revisitada em alguns anos pelo próprio autor (Dunbar), sugerindo que para se desenvolver um cérebro grande, os primatas precisaram de dois fatores essenciais: a dieta, para prover a energia necessária, e o tempo, que foi necessário para o encéfalo se desenvolver (Dunbar e Shultz, 2007). Isso queria dizer que além da importância da sociabilidade, a dieta também poderia ter sido um fator essencial para o desenvolvimento do encéfalo em primatas. Embora essa hipótese tenha sido desenvolvida para explicar a evolução do volume encefálico de todos os primatas, foi sugerido posteriormente que ela se aplicava somente para os antropóides (Dunbar e Shultz, 2017).

Existem, ainda, quatro outras versões da hipótese do cérebro social: (1) a *hipótese da inteligência maquiavélica* (do inglês: *the Machiavellian intelligence hypothesis* — MIH) (Byrne e Whiten, 1988), (2) a hipótese da inteligência cultural (Herrmann *et al.*, 2007; van Schaik, Isler e Burkart, 2012; Muthukrishna *et al.*, 2014; Muthukrishna e Henrich, 2016), (3) a hipótese da inteligência Vigotskiana (do inglês: *the Vygotskian intelligence hypothesis* — VIH) (Moll e Tomasello, 2007), (4) a hipótese de Scheherazade (do inglês: *the Scheherazade hypothesis*— SH) (Miller, 1999). Todos usam como base a sociabilidade, mas diferem em qual poderia ser o problema central que os “cérebros maiores” permitiram resolver.

Seguindo a hipótese do cérebro social, Todorov *et al.* (Todorov *et al.*, 2019) investigaram se o tamanho e a organização do hipocampo poderiam estar correlacionados com a organização social de primatas (ou com a dieta). O hipocampo tem algumas funções conhecidas, *e. g.* navegação espacial e memória, e está organizado em regiões que possuem diferentes conexões e com isso podem assumir diferentes funções. Os autores encontraram que o volume hipocampal e de suas regiões podem ser previstos pelo tamanho do grupo e da área de vida de um grupo, mas isto não foi observado para o consumo de frutos pelos animais.

Schillaci (2006) analisou se a seleção sexual poderia ter sido a responsável pela evolução do encéfalo em primatas. Em seu estudo, Schillaci pressupõe que o sistema monogâmico de acasalamento está correlacionado com tamanho de cérebro em primatas. Isso porque a competição de machos pelo acesso de fêmeas férteis está associada a evolução do tamanho do cérebro em primatas, enquanto a competição espermática pareceu não influenciar significativamente no tamanho do cérebro.

Essa hipótese vai de encontro com a hipótese do cérebro social. Isso porque esse estudo indicou que haveria uma correlação entre os tamanhos relativos de cérebro das espécies de primatas e os sistemas de acasalamento monogâmicos. Entretanto, a hipótese do cérebro social pressupõe que os sistemas poligâmicos seriam mais complexos do que os monogâmicos e que

esse último não estaria dentre os fatores que influenciariam na história evolutiva do tamanho encefálico.

DeCasien *et al.* (2017) associaram à filogenia a suas análises e apresentaram resultados que questionam a hipótese do cérebro social. Isso porque seus resultados defendem que o tamanho do cérebro é previsto pela dieta, ao invés de múltiplas medidas de socialidade, como previsto pela hipótese do cérebro social. Portanto, os autores trazem a pauta de uma hipótese centrada na frugivoria, isso porque frugívoros apresentam cérebros maiores que folívoros (Clutton-Brock e Harvey, 1980; Fish e Lockwood, 2003; MacLean *et al.*, 2009).

Inclusive, foi apontado que os primatas e as angiospermas compartilham história filogenética e que, provavelmente, a dispersão de sementes causada pela alimentação de primatas frugívoros pode ter impulsionado a coevolução de plantas e primatas em platirrinos (Fuzessy *et al.*, 2022) e em lemuriformes (Lawrence Dew e Wright, 1998; Sato, 2012). Entretanto, Allen e Kay não encontraram essa correlação especificamente para platirrinos (Allen e Kay, 2012), quando associaram a filogenia à análise.

Assim como DeCasien *et al.* (2017), Chambers *et al.* (2021) também utilizaram técnicas estatísticas associadas à filogenia e encontraram resultados interessantes. Em suas análises, observaram que o tamanho cerebral pode ser previsto por variáveis ecológicas (principalmente a dieta) e também por medidas de sociabilidade, argumentando que os dois fatores estariam fortemente associados ao tamanho do cérebro em primatas.

Entretanto, até hoje, ainda há muita incerteza a respeito da evolução do tamanho do cérebro de primatas. Dunbar e Shultz (2017) citam motivos pelos quais ainda não há um consenso na literatura quanto à explicação para o tamanho do encéfalo em primatas. Alguns dos principais problemas ainda não resolvidos, de acordo com eles, são: (1) o pressuposto de que encontrar evidência para uma hipótese significa prementemente anular outra, sem considerar que elas podem ser complementares; (2) muitos estudos ainda se direcionam apenas para uma hipótese; e podem se tornar mais restritos ainda quando (3) apresentam uma tendência de favorecer hipóteses que se aplicam apenas a subconjuntos de espécies, não podendo generalizar o resultado para todos os primatas.

## **1.2 Hipóteses acerca da visão de cores**

Os primatas compõem possivelmente a única ordem de mamíferos que apresentam animais com visão tricromática, i.e., com três tipos de cones (Jacobs, 1994; Jacobs, Gerald H.; Neitz, Maureen; Deegan, Jess F.; Neitz, 1996; Nei, Zhang e Yokoyamas, 1997; Hunt *et al.*,

1998; Dulai et al., 1999), ainda que nem todos os primatas sejam tricromatas. Na verdade, há registro de visão tricromática uniforme apenas para os primatas do Velho Mundo (catarrinos) (Dulai *et al.*, 1994; Jacobs e Deegan, 1999) e, no Novo Mundo, para gênero *Alouatta* (Jacobs, Gerald H.; Neitz, Maureen; Deegan, Jess F.; Neitz, 1996; SurrIDGE, Osorio e Mundy, 2003a). A visão de cores nos vertebrados requer a presença de fotorreceptores na retina dos olhos chamado de cones, que podem apresentar diferentes sensibilidades aos comprimentos do espectro luminoso (SurrIDGE, Osorio e Mundy, 2003b).

Na maioria dos primatas do Novo Mundo há um único gene de fotopigmento no cromossomo X, mas esse gene é polimórfico e codifica fotopigmentos diferentes. Uma vez que este gene é ligado ao X, as fêmeas heterozigotas são tricromáticas, com as fêmeas homozigotas e todos os machos dicromatas (Jacobs, 1998, 2007). Além da tricromacia do *Alouatta*, um segundo desvio da polimorfia presente nos primatas do Novo Mundo ocorre no gênero *Aotus*, considerado monocromata (Gerald H Jacobs *et al.*, 1993). Isso ocorreu por causa da perda de genes funcionais que fazem a transdução da luz em fotopigmentos na retina. Os primeiros mamíferos descobertos por terem os pseudogenes opsinas — assim chamados por serem semelhantes aos genes, mas por terem perdido a capacidade de codificar proteínas (Jacq, Miller e Brownlee, 1977) — foram os *Aotus* (platirrino) e os *Galagos* (estrepssirinos), sendo ambos de hábitos noturnos. Entretanto, vários mamíferos (não primatas) que também possuem hábitos noturnos mantiveram genes opsinas funcionais (Jacobs, 2013).

Os estrepssirinos representam a primeira radiação de primatas e são adaptados para a vida diurna, noturna ou catemeral, este último já tendo sido registrada para *Eulemur fulvus* (Tattersall, 1979; Tarnaud, 2006) e para *Eulemur rufus* (Donati, Lunardini e Kappeler, 1999; Donati *et al.*, 2001; Kappeler e Erkert, 2003). Esse grupo apresenta uma variedade visão de cromática, podendo ser monocromática (Jacobs, Neitz e Neitz, 1996), dicromática (Jacobs e Deegan, 1993) ou visão polimórfica (Valenta *et al.*, 2016), já tendo sido demonstrada evidência comportamental de visão tricromata (Leonhardt *et al.*, 2009).

Estudos sugerem que a visão dos primatas pode ter coevoluído com o espectro de refletância de frutos das espécies arbóreas dispersas por esses organismos (Allen, 1879; Osorio e Vorobyev, 1996; Caine e Mundy, 2000; Regan *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2003). Assim, a visão cromática dos primatas teria sofrido pressão seletiva pela sua dieta: a vantagem de encontrar frutos coloridos sobre a folhagem seria vantajosa à alimentação dos primatas, e a existência de frutos salientes aos primatas seria vantajosa à disseminação das sementes das espécies arbóreas. No entanto, existem controvérsias acerca dessa hipótese, uma vez que os primatas do Velho



Mundo são supostamente uniformemente tricromatas, mas não se alimentam exclusivamente de frutos maduros (Hladik, 1975; Milton, 1993), além da reportada tricromacia nas espécies do gênero *Alouatta*, reconhecidamente folívoras (Milton *et al.*, 1979; Milton, 1998). Apesar de ter sido testado que sua visão é ótima para a detecção de frutos sobre a folhagem (Regan *et al.*, 1998).

Mais de um século depois da primeira vez que foi sugerida a hipótese da frugivoria, surgiu outra hipótese. Lucas *et al.* (1998) sugeriram que a pressão seletiva responsável pela visão tricromata dos primatas não eram frutos e, sim, as folhas. A capacidade de diferenciar folhas novas (mais claras e com mais teor de proteína) das folhas maduras (mais escuras e com menos proteína) teria conferido uma vantagem aos primatas com visão tricromata. Apesar de contrastantes entre si, em ambas as hipóteses a dieta estaria muito intimamente correlacionada à história evolutiva dos primatas. Mesmo este ponto em comum entre elas, entretanto, também foi alvo de contestação. Vorobyev (2004) fez uma revisão discutindo que a visão de cores bem desenvolvida aparentemente se desenvolveu bem antes das angiospermas (espécies com frutos e flores) aparecerem na história evolutiva. Então, o autor sugere que a visão de cor tricromata pode ter evoluído por outras pressões adaptativas.

Muitos dos estudos realizados testam a hipótese da seleção da tricromacia nos primatas. Entretanto, em um estudo de longo prazo, não foi encontrado nenhuma vantagem nos tricromatas sobre os dicromatas em três medidas de aptidão (do inglês, *fitness*): taxas de fertilidade, sobrevivência dos descendentes e sobrevivência materna. Sugerindo que algum mecanismo seletivo favoreceu a manutenção da visão polimórfica na população de primatas (Fedigan *et al.*, 2014). É importante, entretanto, levar em consideração outros possíveis fatores de pressão seletiva que podem ter contribuído para visão cromática em primatas. Corso *et al.* (2016) investigaram uma espécie de primata do Novo Mundo, *Cacajao calvus*, que possui uma coloração vermelha facial marcante. No estudo, discutiram que esta espécie possui visão de cores polimórfica com seis alelos funcionais (algo não relatado em outro primata até o momento). Por possuírem uma coloração facial marcante e um polimorfismo não relatado em outra espécie até o momento, os autores sugerem que a visão pode ter sofrido a pressão seletiva da seleção sexual, permitindo às fêmeas escolher seus parceiros de alta qualidade, que seria avaliado pela coloração facial dos indivíduos. A seleção sexual também foi avaliada por uma perspectiva distinta. Changizi *et al.* (Changizi, Zhang e Shimojo, 2006) investigaram a hipótese de que a visão de cores foi selecionada para discriminar as modulações espectrais na pele de coespecíficos. Os autores observaram que os tricromatas (mas não os dicromatas) são sensíveis

para discriminar níveis de saturação de oxigênio no sangue da pele, possivelmente para identificar estados emocionais, sinais sexuais e possíveis ameaças.

Finalmente, a teoria da detecção de serpentes atribui uma importância mais crítica à detecção e reconhecimento a estímulos de ameaça aos primatas. De acordo com Isbell (2006), a predação dos primatas ancestrais por serpentes peçonhentas seria o principal fator seletivo na evolução do sistema visual de primatas. Segundo esta teoria, a detecção rápida de serpentes camufladas ou de padrões crípticos proporcionada pela visão tricromata poderia conferir alguma vantagem na sobrevivência de primatas. Porém, até hoje, assim como para o tamanho do cérebro, ainda há muita incerteza a respeito da evolução da visão tricromata dos primatas.

### **1.3 Paradigma filogenético**

Ao se analisar a interação de dois ou mais caracteres na história evolutiva, muitos estudos buscam determinar se eles variam de forma correlacionada. Para isso, entretanto, é fundamental se avaliar a influência das relações filogenéticas sobre as espécies (Felsenstein, 1988). Ou seja, para se entender a adaptação de um grupo, é um pré-requisito se analisar as correlações evolutivas entre os caracteres fenotípicos nas espécies que estão relacionadas por uma filogenia (Adams, 2014).

A maioria das análises de regressão e correlação assume que os pontos são retirados independentemente a partir de uma distribuição comum. Como as espécies não são independentes entre si, todas as análises estatísticas para a compreensão da correlação entre os fatores investigados foram conduzidas dentro de um paradigma comparativo filogenético. Ou seja, a partir do conhecimento da filogenia e dos comprimentos dos ramos da árvore filogenética, pôde-se manter a não-independência das espécies para a correta análise estatística (Felsenstein, 1985). O paradigma filogenético também possibilita a compreensão da evolução de cada um dos fatores, e se a variação de características pode ser bem explicada pela evolução dos organismos, ou se outros fatores devem ser levados em consideração para explicar tal variação.

Portanto, para isso, o objetivo do presente projeto de pesquisa foi investigar a associação entre os fatores de dieta, volume encefálico, visão cromática a partir de um paradigma filogenético comparativo.

## 2. OBJETIVO

Investigar a correlação entre a composição de dieta e caracteres de visão cromática e volume encefálico em primatas não humanos utilizando métodos filogenéticos comparativos.

### 2.1 Objetivos específicos

- Coletar dados bibliográficos para as espécies válidas de primatas (com exceção da espécie humana) para os seguintes fatores investigados: composição da dieta, visão cromática, volume encefálico e massa corporal;
- Compreender a variação da dieta dos táxons, dentro de um paradigma filogenético;
- Compreender a variação dos caracteres relacionados ao tipo de visão cromática dos táxons, dentro de um paradigma filogenético;
- Analisar a relação do volume encefálico em função da massa corporal dos táxons, dentro de um paradigma filogenético;
- Investigar a correlação entre a evolução do volume do encéfalo de primatas com aspectos relacionados à dieta e visão cromática, levando em consideração a história evolutiva dos táxons.

### 3. METODOLOGIA

#### 3.1 Tratamento e coleta de dados

Foram investigados os dados bibliográficos disponíveis para dieta, visão cromática e volume encefálico para todos os primatas atualmente reconhecidos, que compreendem 718 táxons distribuídos em 81 gêneros (Lambert, 2014; Fleagle e Seiffert, 2020; The IUCN Red List of Threatened Species, 2022), a fim de se construir um banco de dados de nível de espécie para os três fatores investigados. Para tal, foi conduzida uma extensa pesquisa de literatura científica nas bases de dados *Web Of Science* e *Google Scholar*. Foram empregados termos de busca padronizados, utilizando os gêneros válidos de primatas, juntamente com palavras-chave relacionadas a um dos fatores investigados (composição da dieta, visão cromática e volume encefálico), nas línguas inglesa e portuguesa, como: (“genera/gênero AND/E (diet/dieta OR/OU color vision/visão cromática OR/OU brain volume/volume encefálico)). A coleta e a análise de dados para cada um desses fatores são explicadas separadamente a seguir.

##### 3.1.2 Composição da dieta

Para a base de dados de composição da dieta foram incluídos preferencialmente artigos que analisavam o conteúdo estomacal e/ou as fezes, em detrimento daqueles que analisavam somente o tempo de ingestão de determinado componente. Isso porque estudos que utilizam este método de coleta de dados podem ter alguns tipos de limitações, como do tempo de observação do animal i. e. alimentos mais difíceis para serem consumidos poderiam ser registrados com porcentagens maiores de consumo sem terem uma real contribuição maior na dieta do indivíduo, pelo menos naquele período do ano em que a coleta de dados ocorreu (Porter, Gilbert e Fleagle, 2014).

Para a padronização dos dados da composição alimentar, os componentes da dieta foram organizados em nove categorias (de acordo com as categorias de dieta mais frequentemente encontradas nos artigos): "folhas", "frutos", "sementes", "flores", "invertebrados", "vertebrados", "goma", "fungos" e "outros". A categoria de "outros" itens alimentares abrange todos os itens que foram descritos como parte da alimentação dos primatas que não se encaixavam nas outras categorias, e que possuíam uma porcentagem muito pequena de contribuição da alimentação. Alguns deles sendo descritos como: grama, ervas, solo, bambu, galhos, raízes e outros itens não especificados pelos autores. A dieta total foi normalizada para cada táxon entre 0-1, de acordo com a proporção de cada um desses itens na dieta, e organizada em uma matriz de dados contínuos (Apêndice 2).

Quando os dados bibliográficos apresentavam duas das categorias mencionadas acima reunidas em uma única (por exemplo, a porcentagem de alimentação de “frutos e sementes” era apresentada conjuntamente), o valor percentual original era dividido igualmente entre as duas categorias aqui elencadas. Quando foram encontrados diversos artigos com dados de dieta para uma única espécie, foi incorporada à base de dados a proporção média dos valores apresentados entre os diferentes artigos para cada item alimentar.

### 3.1.3 Visão cromática

A categorização do tipo de visão cromática foi baseada em artigos de análise genética, discriminação de cor por análise comportamental e/ou eletrorretinograma (Neitz e Jacobs, 1984; Jacobs, 1993). Os táxons de primatas foram categorizados como: 1) monocromatas, 2) dicromatas, 3) tricromatas, ou 4) polimórficos. A categoria número 4 contém espécies nas quais os machos são dicromatas e as fêmeas possuem o que chamamos de “caráter polimórfico”, ou seja, podem ser dicromatas ou tricromatas (Jacobs, 2007). Devido ao tipo de visão cromática ser conservado, informações encontradas ao nível de espécie foram extrapoladas ao nível de gênero. Todavia, afirmações/resultados inferenciais para qualquer gênero, i. e. sem confirmação para qualquer espécie naquele táxon, foram desconsideradas. Os dados de visão cromática foram organizados em uma matriz de dados discretos (Apêndice 3).

### 3.1.4 Volume encefálico

A base de dados de cérebro foi criada a partir de dados diretos de volume cerebral, obtidos a partir de ressonâncias magnéticas, ou utilizando o volume do endocrânio (abreviado no inglês como ECV — *endocranial volume*) como um *proxy* para o volume encefálico. Qualquer que seja o caso, visando retirar o efeito do tamanho, os dados utilizados para as análises comparativas foram derivados dos resíduos da regressão linear dos valores logaritmizados de volume encefálico pela massa corporal. Tais resíduos foram organizados em uma matriz de dados contínuos. Quando foram encontrados diversos artigos com dados de volume encefálico ou massa corporal para determinada espécie, foi incorporada à base de dados a média dos valores dos diferentes artigos (Apêndice 4).

## **3.2 Análises estatísticas**

Para as análises comparativas a partir de um paradigma filogenético, utilizamos a filogenia de primatas mais completa que foi encontrada até o momento (Perelman *et al.*, 2011),

atualizando os nomes das espécies e subespécies que sofreram mudanças taxonômicas recentes, de acordo com a lista de nomes válidos de Fleagle e Seiffert (2020). Essa filogenia apresenta 191 táxons de primatas, que estão distribuídos em 61 gêneros. Visando uma maior correspondência entre os táxons para os quais foram encontrados dados de dieta, visão ou volume encefálico e aqueles apresentados na filogenia, foram feitas algumas substituições de táxons terminais de um mesmo gênero, sem prejuízo para as relações filogenéticas publicadas para o grupo em questão. Para tal, nomes dos táxons terminais foram substituídos, mantendo os comprimentos de ramos e reproduzindo a relação filogenética publicada em estudos focados naquele determinado gênero. Ocorreram substituições de táxons terminais nos seguintes gêneros de acordo com as filogenias indicadas: *Alouatta* (de Oliveira *et al.*, 2002; Cortés-Ortiz *et al.*, 2003), *Aotus* (Ruiz-García *et al.*, 2011), *Callicebus* (Byrne *et al.*, 2016), *Callithrix* (Garbino, 2013), *Lagothrix* (di Fiore *et al.*, 2015), *Leontopithecus* (Mundy e Kelly, 2001), *Pithecia* (Marroig e Cheverud, 2004), *Saguinus* (Röhe *et al.*, 2009), *Cercopithecus* (Harris e Disotell, 1998; Moulin *et al.*, 2008), *Chlorocebus* (Dolotovskaya *et al.*, 2017), *Cercocebus*, *Lophocebus*, *Macaca*, *Mandrillus* e *Papio* (Harris e Disotell, 1998; Gilbert, 2011). A substituição de nomes dos táxons terminais foi feita no software Mesquite 3.6 (Maddison e Maddison, no date). Quando não foram encontrados dados para uma espécie presente na filogenia inicial (Perelman *et al.*, 2011), ou foram encontrados dados para uma espécie que não foi possível ser incluída na filogenia por meio da substituição por táxon proximalmente relacionado, essa espécie não foi incorporada às análises comparativas.

Para investigar a variação dos três fatores dentro de um paradigma filogenético, a árvore inicial foi reduzida (podada) para correspondência com cada conjunto de dados. Nas análises de correlação, por sua vez, a árvore inicial foi reduzida para correspondência com os táxons que apresentassem dados completos para ambos os fatores analisados.

Comparativamente, categorias individuais de itens alimentares foram analisadas separadamente, utilizando valores normalizados entre 0-1 para cada item. Para a mensuração de quanto a evolução recente compartilhada explica a variação da dieta, demonstrada tanto pela PCA quanto pela predominância de determinado item, foi estimado o sinal filogenético (SF) da dieta utilizando o método de Pagel (Pagel, 1999). Nesse método, os valores de lambda ( $\lambda$ ) variam entre 0 (zero) e 1 (um), nos quais o valor de 0 indica que não há sinal filogenético, enquanto o valor de 1 indica alto sinal filogenético, que a característica é distribuída como o esperado por um modelo de evolução de movimento browniano (Pagel, 1999). Não há uma interpretação clara quanto aos valores intermediários de  $\lambda$ , de até onde podemos considerar um

“forte sinal filogenético” e a partir de quanto poderíamos considerar um fraco sinal (Symonds e Blomberg, 2014). O SF para os dados contínuos de dieta foi calculado com a função *phylosig* — pacote de *phytools* (Revell, 2012).

Além disso, com o objetivo de entender a variação da dieta de forma geral, realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA — *Principal Component Analysis*) sobre os dados de dieta normalizada. A PCA é uma análise estatística que extrai as informações importantes de uma tabela com variáveis dependentes quantitativas, que podem estar intercorrelacionadas, e as representa em um novo conjunto de variáveis chamadas de componentes principais. Essa técnica estatística tem o objetivo de extrair as informações mais importantes, ao mesmo tempo que reduz a dimensionalidade dos conjuntos de dados para a análise das variáveis (Abdi e Williams, 2010).

Para compreender a variação dos caracteres de visão nas espécies analisadas, testamos três modelos de evolução para as taxas de transição entre as quatro categorias de visão cromática: o modelo “*equal rates*” (ER — tradução: taxas iguais) considera que todas as transições entre os estados de um caráter ocorrem na mesma taxa; o modelo “*symmetrical*” (SYM — tradução: simétrico) considera um modelo de transição de características com ganhos e perdas sendo iguais; e, por último, o modelo “*all rates different*” (ARD — tradução: todas as taxas diferentes) possibilita taxas diferentes para todas as transições entre os estados. Para a escolha do melhor modelo, foi preferido o modelo que melhor explica nossos dados, com o maior *log-likelihood*. A comparação de modelos foi feita par a par, usando um teste de razão de *log-likelihood*, comparando a distribuição de qui-quadrado com os graus de liberdade. Se a diferença entre os modelos não for significativa, de acordo com o teste feito, optamos pelo modelo mais simples. Concomitante ao teste de modelo de evolução foi também calculado o sinal filogenético dos dados discretos de visão cromática, usando o método de Pagel (Pagel, 1999), com a função *fitDiscrete* — pacote *geiger* (Harmon *et al.*, 2008). Por fim, o sinal filogenético da matriz contínua dos dados de encéfalo também foi calculado usando o método de Pagel (Pagel, 1999), com a função *phylosig* — pacote de *phytools* (Revell, 2012).

Para examinar o grau ao qual o volume encefálico, a dieta e a visão cromática estão correlacionados entre si, dadas também as relações filogenéticas entre os táxons, conduzimos uma análise de *Phylogenetic Generalized Least Squares* (PGLS — tradução: mínimos quadrados generalizados filogenéticos). A inclusão da informação filogenética para a descrição dos padrões de correlação é essencial pois a proximidade evolutiva dos táxons analisados poderia induzir à não-independência na distribuição dos traços fenotípicos (Adams, 2014). A

medida utilizada de sinal filogenético, Pagel's  $\lambda$ , pôde ser implementada diretamente nos cálculos do PGLS (Symonds e Blomberg, 2014). Foram realizadas análises de PGLS par a par para (1) dieta e visão cromática; (2) dieta e volume encefálico; (3) volume encefálico e visão cromática. Para as análises de correlação, a matriz de dados iniciais e a árvore foram reduzidas para apenas os táxons que apresentavam dados completos para ambos os fatores. Por fim, uma análise de correlação par a par foi feita para uma matriz que apresentasse dados completos para os três fatores. No caso das análises de correlação entre visão cromática e algum outro fator, a correlação foi analisada individualmente para cada categoria de visão cromática, e uma Análise de Variância (ANOVA) indica a correlação da visão como um todo e aquele fator.

Todas as análises e gráficos foram produzidos no R 3.4.0 ('R Core Team', 2017), com o software RStudio 1.0.143 ('RStudio Team', 2015), utilizando os pacotes *ape* — versão 5.4.1 (Paradis *et al.*, 2019), *geiger* — versão 2.0.7 (Harmon *et al.*, 2008), *geomorph* — versão 3.3.2 (Adams *et al.*, 2016), *nlme* — versão 3.1.149 (Pinheiro e Bates, 2020) e *phytools* — versão 0.7.90 (Revell, 2012). Para todas as análises estatísticas o valor significativo foi estabelecido em  $p < 0,05$  com base em estudos semelhantes (Chambers, Heldstab e O'Hara, 2021).

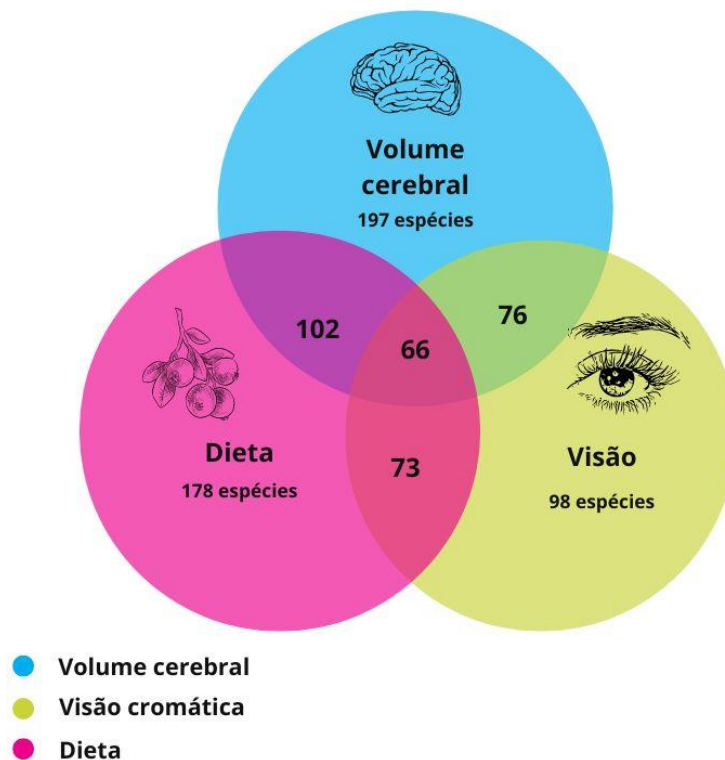


## 4. RESULTADOS

### 4.1 Descrição dos dados levantados

Foram coletados dados de composição alimentar de 178 espécies de primatas, das quais 131 estavam presentes na filogenia. Sobre visão cromática, foram encontrados dados de 98 espécies, das quais 84 estavam presentes na filogenia. Por último, a respeito do volume encefálico, foram encontrados dados para 197 espécies de primatas, número maior de táxons do que os presentes na filogenia. Porém, apenas as espécies que estavam na árvore filogenética foram analisadas, número correspondente a 122 espécies de primatas.

O detalhamento do número de espécies por categoria investigada e as respectivas intersecções entre as bases de dados obtidas estão ilustradas na Figura 2. As análises de correlação foram realizadas somente para as espécies em que se encontraram dados para ambas as categorias analisadas, bem como estivessem representadas na filogenia. Assim, nossa matriz para as análises de correlação entre visão e dieta apresenta 73 espécies com dados completos presentes na filogenia (Figura 2).



**Figura 2.** Diagrama de Venn dos fatores analisados no estudo e o número de espécies de dados coletados para cada um deles e para a correlação entre eles. Na cor azul encontra-se as informações acerca dos dados coletados para volume cerebral, na cor verde sobre visão cromática e na cor rosa sobre a composição alimentar.

Já para dieta e volume encefálico, o número de 102 espécies possuíam dados para os dois fatores investigados e estavam presentes na filogenia. A correlação entre visão cromática e volume encefálico resultou numa análise de 76 espécies. Apenas 66 espécies apresentavam dados para todos os três caracteres investigados.

## 4. 2 Resultados dos fatores investigados

Serão apresentados os resultados das seguintes análises:

- Variação da dieta e seu sinal filogenético (obtidos a partir da predominância de categorias específicas de dieta, e separadamente para a PCA da dieta);
- Modelo de evolução para os dados de visão cromática e seu sinal filogenético;
- Variação do volume encefálico e seu sinal filogenético (obtidos a partir dos resíduos da análise de regressão dos dados de volume encefálico/massa corporal);
- Análises de correlação entre (1) dieta e visão cromática; (2) dieta e volume encefálico; e (3) volume encefálico e visão cromática, dada as relações filogenéticas.

### 4.2.1. Análise dos dados de dieta por categorias

Para a compreensão da variação da dieta utilizamos a matriz de 131 espécies que estão representadas na filogenia. Dentre as categorias alimentares analisadas, a predominância de folhas ( $\lambda=0,94$ ;  $p<0,0001$ ) apresenta fortíssimo SF, e goma ( $\lambda=0,79$ ;  $p<0,0001$ ), frutos ( $\lambda=0,72$ ;  $p<0,0001$ ) e outros ( $\lambda=0,75$ ;  $p<0,0001$ ) apresentaram forte sinal filogenético (Tabela 1).

*Tabela 1.* Sinal filogenético da composição alimentar da dieta dos táxons por categorias. Em negrito estão indicados os valores com  $p$  significativo. \* $p<0,05$ ; \*\* $p<0,0001$ .

	Folhas	Frutos	Sementes	Flores	Invert.	Vert.	Goma	Fungos	Outros
Sinal filogenético ( $\lambda$ )	<b>0,94**</b>	<b>0,72**</b>	<b>0,54*</b>	<b>0**</b>	<b>0,59**</b>	<b>0**</b>	<b>0,79**</b>	<b>0**</b>	<b>0,75*</b>

As categorias de flores e fungos apresentaram  $\lambda$  igual à zero, o que indicaria que o padrão de consumo desses itens não é explicado pela evolução.

#### 4.2.1.1 PCA da composição da dieta

Para analisar os itens alimentares em conjunto, a análise de PCA foi conduzida. Os componentes principais (*Principal components* — PCs) 1 a 4 explicam 62,3% da variação na dieta (Tabela 2). A contribuição de cada item alimentar a todos os PCs é apresentada na Tabela 3. Somente três componentes principais apresentaram sinal filogenético: 1, 2 e 5 (Tabela 2). É interessante ressaltar que os itens alimentares folhas, goma, frutos e flores (além de “outros”) contribuem mais significativamente para a variância expressa nesses PCs.

**Tabela 2.** Porcentagem da variação da contribuição dos Componentes Principais (PC) na dieta e o sinal filogenético de cada PC. Em negrito, estão indicados os componentes principais com sinais filogenéticos.

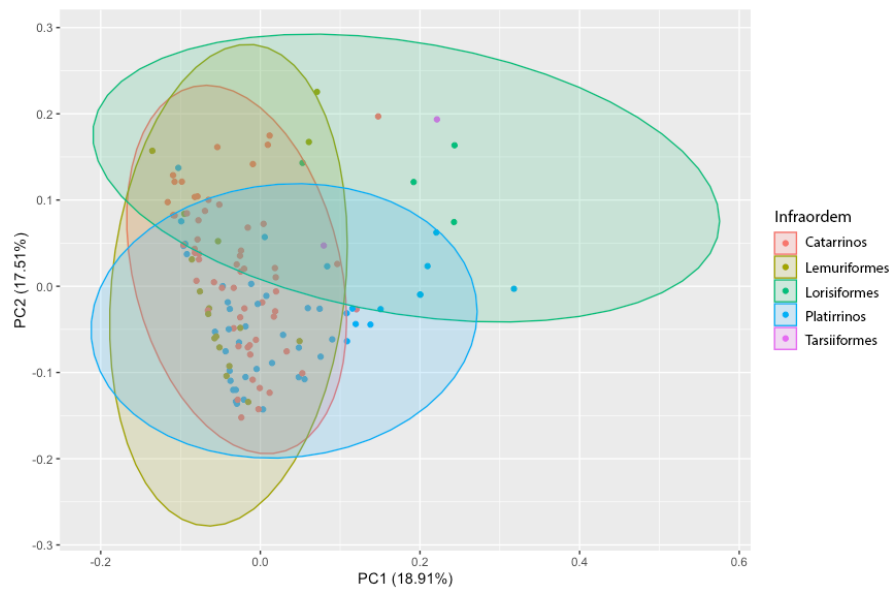
	<b>Varição na dieta</b>	<b>Sinal Filogenético</b>
PC1	<b>18,92%</b>	<b><math>\lambda</math> 0,88</b>
PC2	<b>17,51%</b>	<b><math>\lambda</math> 0,74</b>
PC3	13,34%	$\lambda$ 0
PC4	12,55%	$\lambda$ 0
PC5	<b>11,35%</b>	<b><math>\lambda</math> 0,73</b>
PC6	10,01%	$\lambda$ 0
PC7	9,6%	$\lambda$ 0
PC8	6,72%	$\lambda$ 0
PC9	0%	$\lambda$ 0

**Tabela 3.** Resultado da Análise de Componente Principal com 9 variáveis (PCs). Valores de *loadings*, ou seja, que descrevem o quanto cada variável contribui para um determinado componente principal. O sinal que acompanha cada valor indica a direção/orientação dos dados (*Eigenvector*). Em negrito, estão indicados os componentes que representam a maior variância de cada PC.

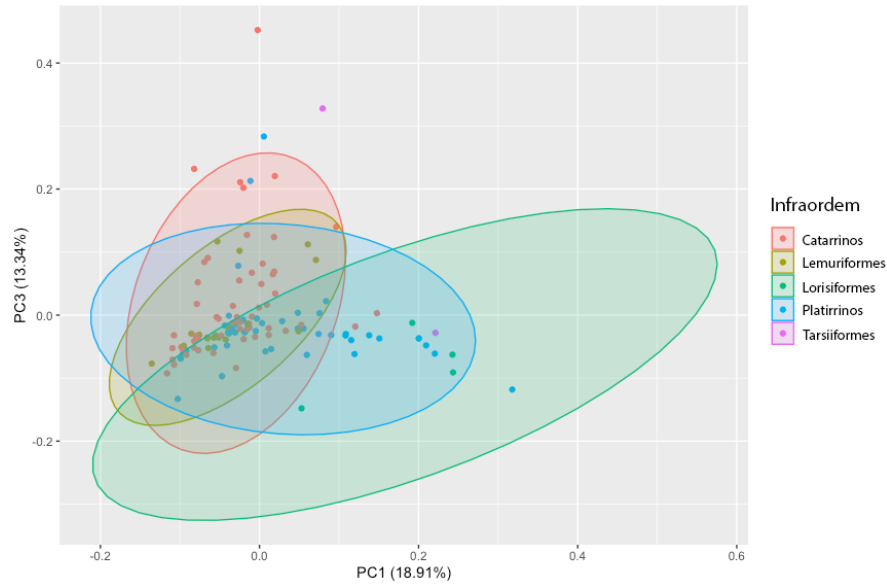
	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>	<b>PC5</b>	<b>PC6</b>	<b>PC7</b>	<b>PC8</b>	<b>PC9</b>
Folhas	<b>-0,53</b>	0,36	-0,17	-0,02	-0,02	-0,43	0,35	-0,11	-0,49
Frutos	-0,20	<b>-0,71</b>	-0,05	0,19	-0,15	0,18	-0,19	-0,09	<b>-0,56</b>
Sementes	-0,02	0,12	<b>0,70</b>	0,00	0,33	<b>0,44</b>	0,34	-0,04	-0,27
Flores	-0,24	0,28	-0,27	0,14	<b>0,55</b>	0,27	<b>-0,52</b>	0,34	-0,14
Invert.	0,50	-0,11	-0,11	<b>-0,58</b>	0,21	-0,20	0,07	0,35	-0,42
Vert.	0,28	-0,04	-0,09	<b>0,71</b>	0,03	-0,13	<b>0,38</b>	<b>0,50</b>	-0,06
Goma	<b>0,53</b>	0,26	-0,17	0,29	0,13	-0,01	-0,15	<b>-0,64</b>	-0,29
Fungos	0,00	-0,05	<b>0,58</b>	0,16	0,10	<b>-0,64</b>	-0,46	0,06	-0,03
Outros	0,11	<b>0,43</b>	0,16	0,00	<b>-0,70</b>	0,23	-0,27	0,28	-0,29

Se representarmos graficamente os três primeiros componentes, que mais contribuem para a variação da dieta, observamos que os grandes grupos de primatas (catarrinos, lemuriformes, lorisiformes, platirinos e tarsiiformes, sendo os lemuriformes, lorisiformes e tarsiiformes os primatas estrepsirinos) apresentam alta sobreposição na dieta de forma geral

(Figura 3; Figura 4). Lorisiformes apresentam a maior variação na dieta em PC1, enquanto catarrinos, lemuriformes e boa parte dos platirrinos se agrupam nos valores negativos de PC1, indicando uma alta influência da dieta de folhas. Para PC2, catarrinos e lemuriformes apresentam maior variação na dieta, seguidos de platirrinos. Lorisiformes se agrupam nos valores positivos de PC2, indicando alta influência de itens normalmente minoritários para outros primatas, como grama, ervas, solo, bambu, galhos, raízes, madeira e demais itens não identificados, e. g. *Prolemur simus* que depende quase que exclusivamente de bambu (~95%) (Tan, 1999).



**Figura 3.** Agrupamentos gerados a partir da semelhança compartilhada entre as infraordens levando em consideração o componente principal 1 (PC1) e o componente principal 2 (PC2) da dieta desses grupos. Cada uma das cores representa uma infraordem. A porcentagem representa a variação do PC na dieta. As elipses correspondem a intervalo de confiança de 95%.



**Figura 4.** Agrupamentos gerados a partir da semelhança compartilhada entre as infraordens levando em consideração o componente principal 1 (PC1) e o componente principal 3 (PC3) da dieta desses grupos. Cada uma das cores representa uma infraordem. A porcentagem representa a variação do PC na dieta. As elipses correspondem a intervalo de confiança de 95%.

#### 4.2.2 Análise dos dados de visão cromática

Para a compreensão da variação da visão cromática utilizamos a matriz de dados de 84 espécies que estão representadas na filogenia. Os três modelos de evolução testados para as taxas de transição entre os diferentes estados de visão cromática — ER, SYM, ARD — não apresentaram diferenças significativas, de forma que optamos pelo modelo mais simples, ER (Tabela 4). O modelo escolhido apresenta forte sinal filogenético, com  $\lambda$  igual a 0,974557.

**Tabela 4.** Valores dos graus de liberdade, *log-Likelihood* e valor de *p* (probabilidade) das comparações entre cada modelo: *Equal Rates* (ER), *Symmetrical* (SYM) e *All Rates Different* (ARD) para a análise de visão cromática a para as análises de correlação entre dieta e visão, e visão e encéfalo nos seus pares. O valor em negrito representa o menor grau de liberdade, do modelo ER. Devido à não diferença significativa entre os modelos, esse modelo foi escolhido por ser o mais simples.

	Visão cromática			D-V			V-E			D-V-E		
	Grau liberdade	<i>log-Likelihood</i>		Grau liberdade	<i>log-Likelihood</i>		Grau liberdade	<i>log-Likelihood</i>		Grau liberdade	<i>log-Likelihood</i>	
<b>ER</b>	2	-42.301162		2	-36.984606		2	-41.888139		2	-36.997108	
<b>SYM</b>	7	-39.032365		7	-36.984606		7	-38.151018		7	-34.668475	
<b>ARD</b>	13	-35.178868		13	-31.342658		13	-34.289177		13	-31.983429	
Comparações	ER e SYM	ER e ARD	SYM e ARD	ER e SYM	ER e ARD	SYM e ARD	ER e SYM	ER e ARD	SYM e ARD	ER e SYM	ER e ARD	SYM e ARD
<i>p</i>	0,26	0,22	0,26	0,42	0,42	0,39	0,19	0,17	0,26	0,46	0,53	0,50

### 4.2.3 Análise dos dados de volume encefálico

Os dados de volume encefálico poderiam ser obtidos por meio de medidas realizadas por ressonância magnética *in vivo* (do inglês MRI: *Magnetic resonance imaging*) ou pelo volume endocraniano do crânio (do inglês ECV: *endocranial volume*), em relação ao peso corporal. Isler (Isler *et al.*, 2008) sugeriu em seu artigo que a medida por ECV poderia ser mais confiável, isso porque mais dados a respeito estão disponíveis ou amostras consideravelmente maiores podem ser coletadas, de forma que representem melhor a variação desses dados dentro das espécies. Foram comparados os dados de volume encefálico de 42 espécies de primatas, com a ajuda da bibliografia, obtidos por meio de MRI (Stephan, Heinz; Frahm, Heiko; Baron, 1981; Barton, 1998a; Chalfin *et al.*, 2007; Navarrete, Blezer e Pagnotta, 2018) com aqueles de ECV (Isler *et al.*, 2008). Não houve uma diferença significativa na comparação entre os dados (Figura 5), e houve uma correlação positiva significativa ( $r=0,99$ ;  $p<0,0001$ ) entre os dados obtidos pelos dois métodos (Figura 6).

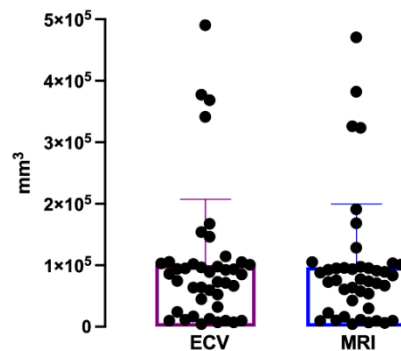


Figura 5. Comparação dos valores médios de volume encefálico obtido por volume endocraniano do crânio (ECV) e por ressonância magnética (MRI). O traço o desvio padrão.

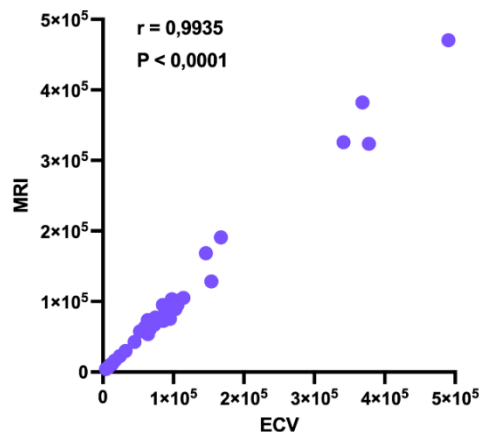


Figura 6. Correlação entre os dados de volume encefálico obtido por volume endocraniano do crânio (ECV) e por ressonância magnética (MRI).

Dada a generalizada falta de dados de MRI da maioria das espécies de primatas pesquisadas, as análises comparativas de volume encefálico só eram viáveis utilizando dados

de volume endocraniano como *proxy* para o volume encefálico (Isler *et al.*, 2008), corrigidos pela massa corporal média de cada espécie/subespécie (Smith e Jungers, 1997). Os valores médios por gênero foram incluídos em uma matriz de dados contínuas.

Os valores de volume encefálico e da massa corporal passaram por uma transformação logarítmica (log) visando a homoscedasticidade da variância. A figura 7 apresenta os dados de volume encefálico em função da massa corporal do animal. Podemos observar os dados com a transformação log na figura 8. Assim, observamos a relação linear mais clara entre os dois dados na figura 8, possibilitando uma gama mais simples de análises estatísticas. O log do volume encefálico e o log da massa corporal apresentaram uma correlação positiva ( $r=0,78$ ) e significativa ( $p<0,001$ ).

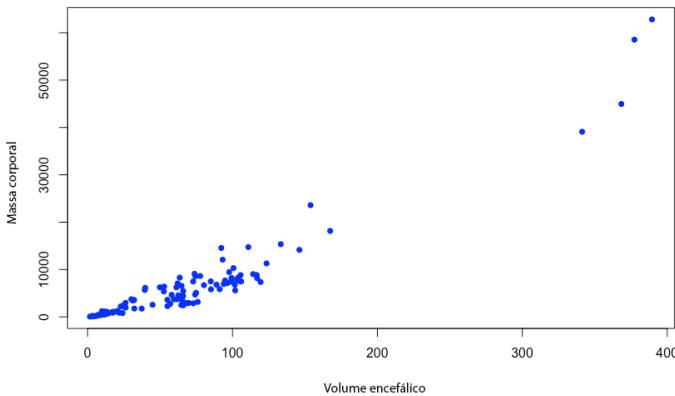


Figura 7. Volume encefálico em função da massa corporal.

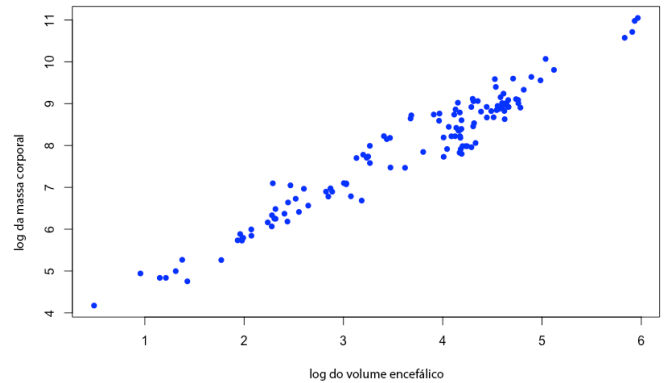


Figura 8. Log do volume encefálico em função do log da massa corporal.

Com os valores de resíduos gerados da análise de regressão, foi calculado o SF. A relação dos dados do log do volume encefálico com o log da massa corporal apresentou um forte sinal filogenético ( $\lambda=0,976434$ ).

### 4.3 Resultado da análise de correlação

Para analisar o grau ao qual os dados analisados estão correlacionados entre si conduzimos uma série de análises de PGLS. Para tal, análises par a par foram conduzidas para (1) dieta e visão cromática; (2) dieta e volume encefálico; (3) volume encefálico e visão cromática. As análises par a par foram conduzidas tanto utilizando uma matriz (e árvore) reduzida apenas para conter organismos que apresentassem dados completos das duas características analisadas no momento, quanto para uma matriz (e árvore) reduzida para conter apenas organismos que apresentassem dados completos para todas as três características.

#### 4.3.1 Correlação dieta e visão cromática

Como dito no item 4.1, para as análises de correlação a filogenia teve que ser, mais uma vez, adaptada para assim abranger os táxons com dados presentes para ambos os itens investigados, conforme for o caso. Após isso, uma nova análise de SF para as categoriais de dieta e uma nova análise de PCA foi feita para esse novo conjunto de espécies.

Na matriz reduzida que apresentasse apenas dados completos de dieta e visão (D-V, 73 espécies), a categoria de folhas continuou com fortíssimo SF ( $\lambda=0,95$ ), seguida de “outros” ( $\lambda=0,74$ ) (Tabela 5). Entretanto, com a menor amostragem foram obtidos SFs ligeiramente menores para todas as outras categorias, goma ( $\lambda=0,67$ ) e frutos ( $\lambda=0,61$ ), que haviam apresentado SF mais alto na análise da matriz completa de dieta. As demais categorias não apresentaram sinal filogenético (ou apresentaram sinal baixo).

*Tabela 5.* Sinal filogenético da composição alimentar da dieta dos táxons por categorias. \* $p<0,05$ ; \*\* $p<0,0001$ .

	Folhas	Frutos	Sementes	Flores	Invert.	Vert.	Goma	Fungos	Outros
Sinal filogenético ( $\lambda$ )	<b>0,95**</b>	<b>0,61**</b>	0	<b>0**</b>	<b>0,38**</b>	<b>0**</b>	<b>0,67**</b>	<b>0**</b>	<b>0,79**</b>

Os componentes principais 1 a 4 explicam 63,86% da variação da dieta (Tabela 6). Entretanto, na matriz D-V apenas os componentes principais 1 e 2 apresentaram sinal filogenético significativamente diferente de zero. Os itens frutos e goma são os que mais contribuem para a variância expressa em PC1, e frutos e fungos para PC2. Os resultados da análise de PCA da matriz D-V estão descritos na tabela 7.

*Tabela 6.* Porcentagem da variação da contribuição dos Componentes Principais (PC) na dieta e o sinal filogenético de cada PC. Em negrito, estão indicados os componentes principais com sinais filogenéticos.

	Varição na dieta	Sinal Filogenético
PC1	<b>20,92%</b>	<b><math>\lambda</math> 0,87</b>
PC2	<b>16,97%</b>	<b><math>\lambda</math> 0,76</b>
PC3	13,99%	$\lambda$ 0
PC4	11,98%	$\lambda$ 0
PC5	11,23%	$\lambda$ 0
PC6	11,00%	$\lambda$ 0
PC7	08,62%	$\lambda$ 0
PC8	05,28%	$\lambda$ 0



**Tabela 7.** Resultado da Análise de Componente Principal com 9 variáveis (PCs). Os valores representam a variância (*Eigenvalue*) de cada item naquele componente principal e o sinal que acompanha cada valor indica a direção/orientação dos dados (*Eigenvector*). Em negrito, estão indicados os componentes principais com maior variância.

	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>	<b>PC5</b>	<b>PC6</b>	<b>PC7</b>	<b>PC8</b>	<b>PC9</b>
Folhas	-0,41	-0,41	0,06	<b>0,41</b>	0,24	0,18	<b>0,44</b>	-0,04	-0,45
Frutos	<b>-0,46</b>	<b>0,52</b>	0,14	-0,21	-0,03	0,11	-0,37	-0,16	<b>-0,54</b>
Sementes	0,00	-0,30	-0,30	<b>-0,73</b>	0,02	-0,35	0,25	-0,06	-0,31
Flores	-0,13	-0,27	0,39	0,19	<b>-0,36</b>	<b>-0,63</b>	-0,26	0,33	-0,15
Invert.	0,39	0,30	<b>-0,54</b>	0,35	-0,06	-0,15	0,03	0,32	-0,47
Vert.	0,22	0,18	<b>0,43</b>	-0,17	<b>0,70</b>	-0,08	0,08	<b>0,45</b>	-0,08
Goma	<b>0,56</b>	-0,05	0,37	0,11	0,01	-0,12	-0,01	<b>-0,65</b>	-0,30
Fungos	-0,01	<b>-0,41</b>	-0,31	0,09	0,47	-0,02	<b>-0,70</b>	-0,11	-0,02
Outros	0,29	-0,34	0,17	-0,22	-0,32	<b>0,63</b>	-0,18	0,34	-0,27

O teste de modelo de evolução também foi refeito para os dados da matriz D-V, obtendo o mesmo modelo, ER (tabela 4). Nesta análise, o modelo escolhido também apresentou forte sinal, com  $\lambda$  de 0,990373.

Na análise de PGLS entre visão e as categorias de dieta, obtivemos relação significativa entre a dieta de frutos e a visão cromática ( $p=0,0021$ ), principalmente para o estado polimórfico ( $p=0,01$ ). A categoria de dieta de flores também possui correlação com a visão cromática ( $p=0,0455$ ), porém, nesse caso, principalmente para o estado tricromata ( $p=0,01$ ). Já a categoria da dieta de goma possui correlação significativa com a visão ( $p=0,0001$ ), principalmente para dois dos seus estados: monocromata ( $p=0,01$ ) e tricromata ( $p=0,000$ ). Por último, a categoria ‘outros’ apresentou correlação com a visão cromática ( $p<0,0001$ ), principalmente para os estados monocromata ( $p=0,0000$ ), tricromata ( $p=0,0000$ ) e polimórfico ( $p=0,0006$ ). As demais categorias não apresentaram correlação significativa com a visão (Tabela 8).

**Tabela 8.** Resultado da análise de correlação (*Phylogenetic generalised least-squares* - PGLS) entre a visão cromática e a dieta. No lado esquerdo, estão agrupados os valores de probabilidade (*p*) da correlação entre cada categoria e a visão cromática. No lado direito, estão os valores de *p* da correlação entre a categoria correspondente à linha e os caracteres da visão. Em negrito estão indicados os valores com *p* significativo.

	Correlação visão cromática e categoria	<i>p</i>	Tipo de visão com maior influência nos resultados	<i>p</i>
<b>D-V</b>	Folhas	0,4292	Monocromata	0,6845
			Dicromata	0,7141
			Tricromata	0,4100
			Polimórfico	0,4945
	<b>Frutos</b>	<b>0,0021</b>	Monocromata	0,6161
			Dicromata	0,4418
			Tricromata	0,0613
			<b>Polimórfico</b>	<b>0,0164</b>
	Sementes	0,3939	Monocromata	0,2429
			Dicromata	0,7776
		Tricromata	0,8656	
		Polimórfico	0,6029	
<b>Flores</b>	<b>0,0455</b>	Monocromata	0,0809	
		Dicromata	0,7458	
		<b>Tricromata</b>	<b>0,0165</b>	
		Polimórfico	0,3186	
Invertebrados	0,6514	Monocromata	0,9474	
		Dicromata	0,7239	
		Tricromata	0,9095	
		Polimórfico	0,2253	
Vertebrados	0,8344	Monocromata	0,6940	
		Dicromata	0,9850	
		Tricromata	0,4202	
		Polimórfico	0,5703	
<b>Goma</b>	<b>0,0001</b>	<b>Monocromata</b>	<b>0,0164</b>	
		Dicromata	0,9682	
		<b>Tricromata</b>	<b>0,0000</b>	
		Polimórfico	0,2329	
Fungos	0,9441	Monocromata	0,7573	
		Dicromata	0,9227	
		Tricromata	0,9366	
		Polimórfico	0,6971	
<b>Outros</b>	<b>&lt;0,0001</b>	<b>Monocromata</b>	<b>0,0000</b>	
		Dicromata	0,4256	
		<b>Tricromata</b>	<b>0,0000</b>	
		<b>Polimórfico</b>	<b>0,0006</b>	

Alternativamente, na PGLS entre visão e PCA da dieta, os PC2 (17% da variância,  $\lambda=0,75$ ), PC6 (11% da variância da dieta,  $\lambda=0$ ) e PC8 (5% da variância da dieta,  $\lambda=0$ ) apresentaram correlação com a visão ( $p=0,0009$ ,  $p<0,0001$ , e  $p=0,0001$ , respectivamente). Para PC2 houve maior influência do estado polimórfico ( $p=0,0008$ ). Para PC6 e PC8 os estados monocromata ( $p=0,0005$ , e  $p=0,0057$ , respectivamente) e tricromata ( $p=0,0000$  para ambos) apresentaram correlação significativa (Tabela 9).

**Tabela 9.** Resultado da análise de correlação (*Phylogenetic generalised least-squares* - PGLS) entre a visão cromática e a dieta. No lado esquerdo, estão agrupados os valores de probabilidade ( $p$ ) da correlação entre cada componente principal, numerado de 1 a 8 (PC1-PC8) e a visão cromática. Embaixo, estão indicados quais as variáveis que tiveram maior contribuição para os *loadings* em cada PC. No lado direito, estão os valores de  $p$  da correlação entre o PC correspondente à linha e os caracteres da visão. Em negrito estão indicados os valores com  $p$  significativo.

	Correlação visão cromática e PC	$p$	Tipo de visão com maior influência nos resultados	$p$
D-V	PC1 (Frutos e goma)	0,1123	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,8033 0,9512 0,1472 0,1312
	<b>PC2 (Fungos e frutos)</b>	<b>0,0009</b>	Monocromata Dicromata Tricromata <b>Polimórfico</b>	0,1529 0,8876 0,5999 <b>0,0008</b>
	PC3 (Invert. e vert.)	0,0819	Monocromata Dicromata <b>Tricromata</b> Polimórfico	0,0978 0,9700 <b>0,0460</b> 0,2489
	PC4 (Sementes e folhas)	0,0932	Monocromata Dicromata <b>Tricromata</b> Polimórfico	0,0618 0,8900 <b>0,0141</b> 0,9116
	PC5 (Flores e vert.)	0,2741	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,6532 0,8176 0,1262 0,1950
	<b>PC6 (Flores e outros)</b>	<b>&lt;0,0001</b>	<b>Monocromata</b> Dicromata <b>Tricromata</b> Polimórfico	<b>0,0005</b> 0,7948 <b>0,0000</b> 0,4959
	PC7 (Fungos e folhas)	0,2055	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,7139 0,9265 0,1674 0,8617
	<b>PC8 (Goma e vert.)</b>	<b>0,0001</b>	<b>Monocromata</b> Dicromata <b>Tricromata</b> Polimórfico	<b>0,0057</b> 0,7997 <b>0,0000</b> 0,8005

#### 4.3.2 Correlação entre dieta e volume encefálico

Na matriz reduzida que apresentasse apenas dados completos de dieta e volume encefálico (D-E, 102 espécies), a categoria de folhas continuou com fortíssimo SF ( $\lambda=0,93$ ), seguida de goma ( $\lambda=0,78$ ). A categoria frutos continuou com SF próximo ao obtido na matriz D-V ( $\lambda=0,60$ ). Outras categorias não apresentaram SF (flores, vertebrados e fungos), ou apresentaram valores de SF com  $p$  não significativo para o teste se diferente de zero (sementes e “outros”, este último tendo apresentado SF na matriz completa e D-V) (Tabela 10).

**Tabela 10.** Sinal filogenético da composição alimentar da dieta dos táxons por categorias. Em negrito estão indicados os valores com  $p$  significativo. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,0001$ .

	Folhas	Frutos	Sementes	Flores	Invert.	Vert.	Goma	Fungos	Outros
Sinal Filogenético ( $\lambda$ )	<b>0,93**</b>	<b>0,60*</b>	0,55	<b>0**</b>	<b>0,43*</b>	<b>0**</b>	<b>0,78**</b>	<b>0**</b>	0,78

Os componentes principais 1 a 4 explicam 62,1% da variação da dieta desse conjunto de espécies (Tabela 11). Entretanto, na matriz D-E apenas os componentes principais 1, 2 e 5 apresentaram sinal filogenético significativamente diferente de zero, sendo apenas PC1 com alto sinal filogenético (Tabela 11). Os itens folhas e goma são os que mais contribuem para a variância expressa por PC1. Os resultados da análise de PCA da matriz D-E estão descritos na tabela 12.

**Tabela 11.** Porcentagem da variação da contribuição dos Componentes Principais (PC) na dieta e o sinal filogenético de cada PC. Em negrito, estão indicados os componentes principais com sinais filogenéticos.

	Varição na dieta	Sinal Filogenético
PC1	<b>19,14%</b>	<b><math>\lambda</math> 0,86</b>
PC2	<b>17,45%</b>	<b><math>\lambda</math> 0,62</b>
PC3	13,19%	$\lambda$ 0
PC4	12,32%	$\lambda$ 0
PC5	<b>11,72%</b>	<b><math>\lambda</math> 0,56</b>
PC6	10,29%	$\lambda$ 0
PC7	09,56%	$\lambda$ 0
PC8	06,32%	$\lambda$ 0
PC9	00,00%	$\lambda$ 0

**Tabela 12.** Resultado da Análise de Componente Principal com 9 variáveis (PCs). Valores de *loadings*, ou seja, que descrevem o quanto cada variável contribui para um determinado componente principal. O sinal que acompanha cada valor indica a direção/orientação dos dados (*Eigenvector*). Em negrito, estão indicados os componentes que representam a maior variância de cada PC.

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9
Folhas	<b>0,45</b>	<b>0,46</b>	-0,11	-0,16	-0,04	0,29	0,46	-0,15	<b>-0,48</b>
Frutos	0,35	<b>-0,63</b>	-0,23	0,07	-0,11	-0,15	-0,26	-0,04	<b>-0,56</b>
Sementes	0,03	0,13	<b>0,58</b>	0,51	0,19	<b>-0,48</b>	0,17	-0,06	-0,28
Flores	0,17	0,41	-0,21	0,08	<b>0,49</b>	-0,02	<b>-0,55</b>	0,44	-0,13
Invert.	-0,43	-0,23	0,34	<b>-0,43</b>	0,34	0,25	0,13	0,30	-0,41
Vert.	-0,26	-0,11	<b>-0,47</b>	<b>0,51</b>	-0,01	0,07	<b>0,47</b>	<b>0,46</b>	-0,06
Goma	<b>-0,56</b>	0,18	-0,31	0,16	0,13	0,06	-0,20	<b>-0,61</b>	-0,31
Fungos	0,06	-0,05	0,34	0,47	-0,18	<b>0,74</b>	0,74	0,01	-0,02
Outros	-0,26	0,31	0,07	-0,11	<b>-0,74</b>	-0,19	-0,22	0,32	-0,29

Com os valores de resíduos obtidos por meio da análise de regressão do log do volume encefálico pelo log da massa corporal na matriz D-E, recuperamos mais uma vez um alto sinal filogenético, de maneira semelhante ao obtido pela matriz completa dos dados de encéfalo ( $\lambda$  0,985887).

Na análise de PGLS entre encéfalo e as categorias de dieta, obtivemos relação significativa entre o volume do encéfalo e a dieta de folhas ( $p=0,0000$ ) e de frutos ( $p=0,0008$ ). A categoria de goma também apresentou correlação com o volume encefálico, porém um pouco menos significativa ( $p>=0,05$ ). Mais informações estão contidas na tabela 13.

**Tabela 13.** Resultado da análise de correlação (*Phylogenetic generalised least-squares* - PGLS) entre a dieta e o volume encefálico. No lado esquerdo, estão agrupados os valores de probabilidade ( $p$ ) da correlação entre cada componente principal, numerado de 1 a 9 (PC1-PC9) e o volume encefálico. No lado direito, estão os valores de  $p$  da correlação entre o PC correspondente à linha e o volume encefálico. Em negrito estão indicados os valores com  $p$  significativo.

Correlação volume encefálico e PCA		$p$	Correlação volume encefálico e categorias da dieta	$p$
<b>D-E</b>	PC1	0,9088	<b>Folhas</b>	<b>0,0000</b>
	<b>PC2</b>	<b>0,0004</b>	<b>Frutos</b>	<b>0,0008</b>
	PC3	0,1743	Sementes	0,0791
	PC4	0,9771	Flores	0,3994
	PC5	0,4175	Invert.	0,2275
	<b>PC6</b>	<b>0,0012</b>	Vert.	0,3409
	<b>PC7</b>	<b>0,0019</b>	Goma	0,0527
	<b>PC8</b>	<b>0,0261</b>	Fungos	0,3423
	PC9	0,6447	Outros	0,8630

Alternativamente, na PGLS entre volume encefálico e PCA da dieta, há correlação significativa do volume encefálico com os PC2 (17% da variação da dieta;  $\lambda=0,61$ ), PC6 (10% da variação da dieta;  $\lambda=0$ ), PC7 (10% da variação da dieta;  $\lambda=0$ ), e o PC8 (6% da variação da dieta;  $\lambda=0$ ) (Tabela 13).

#### 4.3.3 Correlação entre visão cromática e volume encefálico

Na matriz reduzida que apresentasse apenas dados completos de visão e volume encefálico (V-E, 76 espécies), tanto os resíduos obtidos por meio da análise de regressão do log do volume encefálico pelo log da massa corporal quanto o melhor modelo para evolução dos dados de visão (ER) (Tabela 4), apresentaram alto sinal filogenético ( $\lambda=0,96807$  e  $\lambda=0,965516$ , respectivamente).

Na análise de PGLS entre encéfalo e visão, o volume encefálico apresentou correlação significativa com a visão ( $p=0,0000$ ), especialmente para a visão polimórfica ( $p=0,0000$ ) (Tabela 14).

**Tabela 14.** Resultado da análise de correlação (*Phylogenetic generalised least-squares* - PGLS) entre a visão cromática e volume encefálico. No lado esquerdo, estão agrupados os valores de probabilidade ( $p$ ) da correlação entre o volume encefálico e a visão cromática. No lado direito, estão os valores de  $p$  da correlação entre o volume encefálico e os caracteres da visão. Em negrito estão indicados os valores com  $p$  significativo.

PGLS	$p$	Tipo de visão com maior influência nos resultados	$p$
V-E	<b>0,0000</b>	Monocromata	0,0598
		Dicromata	0,7529
		Tricromata	0,4041
		<b>Polimórfico</b>	<b>0,0000</b>

#### 4.3.4 Correlações para a matriz apresentando apenas dados completos de dieta, visão cromática e volume encefálico

A fim de verificar se a incompletude dos dados iniciais influencia nos resultados obtidos, fizemos análises par a par em uma matriz com apenas as espécies que apresentassem dados para todas as três características investigadas (D-V-E, 66 espécies).

##### *4.3.4.1. Sinais Filogenéticos de Dieta, Visão e Encéfalo*

Na matriz D-V-E, a categoria de folhas seguiu com fortíssimo sinal filogenético ( $\lambda=0,94$ ), seguida pelas categorias de outros itens ( $\lambda=0,85$ ), goma ( $\lambda=0,60$ ) e frutos ( $\lambda=0,60$ ) (Tabela 15). As demais categorias não apresentaram sinal filogenético (ou apresentaram sinal baixo). Essas categorias apresentaram valores de SF razoavelmente consistentes, independentemente de qual matriz foi analisada (completa, D-V, D-E, ou D-V-E) (Tabela 16).

**Tabela 15.** Sinal filogenético da composição alimentar da dieta dos táxons por categorias. Em negrito estão indicados os valores com  $p$  significativo. \* $p<0,05$ ; \*\* $p<0,0001$ .

	Folhas	Frutos	Sementes	Flores	Invert.	Vert.	Goma	Fungos	Outros
Sinal Filogenético	<b>0,94**</b>	<b>0,60*</b>	0,14	<b>0**</b>	<b>0,31*</b>	<b>0**</b>	<b>0,60*</b>	<b>0**</b>	<b>0,83*</b>

**Tabela 16.** Sinal filogenético (SF) significativo das categorias de dieta e dos resultados da análise de PCA da matriz completa (total) e das análises de correlação entre dieta e visão (D-V), visão e encéfalo (V-E), e entre esses pares (ou seja, entre dieta e visão, entre visão e encéfalo e entre dieta e visão) na matriz com as espécies que possuíam dados para os três caracteres (D-V-E). Quando os PCs são apresentados, os componentes que tiveram maior influência no *loading* de cada PC são indicados.

	<b>Total</b>	<b>D-V</b>	<b>V-E</b>	<b>D-V-E</b>
<b>Folhas</b>	$\lambda=0,94$	$\lambda=0,95$	$\lambda=0,93$	$\lambda=0,94$
<b>Frutos</b>	$\lambda=0,72$	$\lambda=0,61$	$\lambda=0,60$	$\lambda=0,60$
<b>Goma</b>	$\lambda=0,79$	$\lambda=0,67$	$\lambda=0,78$	$\lambda=0,60$
<b>Outros</b>	$\lambda=0,75$	$\lambda=0,79$	$\lambda=0,78$	$\lambda=0,85$
<b>PC1</b>	folhas e goma $\lambda=0,88$	frutos e goma $\lambda=0,87$	folhas e goma $\lambda=0,86$	frutos e goma $\lambda=0,83$
<b>PC2</b>	frutos e outros $\lambda=0,74$	frutos e fungos $\lambda=0,76$	folhas e frutos $\lambda=0,62$	frutos e fungos $\lambda=0,74$
<b>PC3</b>	flores e outros $\lambda=0,73$		flores e outros $\lambda=0,56$	
<b>Visão (ER)</b>	$\lambda=0,9745$	$\lambda=0,9903$	$\lambda=0,9655$	$\lambda=1$
<b>Encéfalo</b>	$\lambda=0,9764$	$\lambda=0,9858$	$\lambda=0,9680$	$\lambda=0,9831$

Os componentes principais 1 a 4 explicam 63,82% da variação da dieta (Tabela 17). Entretanto, na matriz D-V-E apenas os componentes principais 1 e 2 apresentaram sinal filogenético significativamente diferente de zero. Os itens frutos e goma são os que mais contribuem para a variância expressa em PC1, e frutos e fungos para PC2. Esses resultados foram bastante consistentes, independente da matriz analisada, mas mais parecidos com aqueles obtidos pela matriz D-V. Os resultados da análise de PCA da matriz D-V-E estão descritos na Tabela 18.

**Tabela 17.** Porcentagem da variação da contribuição dos Componentes Principais (PC) na dieta e o sinal filogenético de cada PC. Em negrito, estão indicados os componentes principais com sinais filogenéticos.

	<b>Varição na dieta</b>	<b>Sinal Filogenético</b>
PC1	<b>21,34%</b>	<b><math>\lambda</math> 0,83</b>
PC2	<b>16,43%</b>	<b><math>\lambda</math> 0,74</b>
PC3	14,03%	$\lambda$ 0
PC4	12,03%	$\lambda$ 0
PC5	11,33%	$\lambda$ 0
PC6	11,11%	$\lambda$ 0
PC7	08,46%	$\lambda$ 0
PC8	05,26%	$\lambda$ 0
PC9	00,00%	$\lambda$ 0

**Tabela 18.** Resultado da Análise de Componente Principal com 9 variáveis (PCs). Valores de *loadings*, ou seja, que descrevem o quanto cada variável contribui para um determinado componente principal. O sinal que acompanha cada valor indica a direção/orientação dos dados (*Eigenvector*). Em negrito, estão indicados os componentes que representam a maior variância de cada PC.

	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>	<b>PC5</b>	<b>PC6</b>	<b>PC7</b>	<b>PC8</b>	<b>PC9</b>
Folhas	0,43	-0,39	0,08	<b>0,40</b>	0,29	-0,01	<b>0,45</b>	0,06	-0,46
Frutos	<b>0,44</b>	<b>0,53</b>	0,13	-0,17	-0,02	0,16	-0,38	0,14	<b>-0,53</b>
Sementes	0,01	-0,25	-0,36	<b>-0,78</b>	-0,09	-0,16	0,27	0,06	-0,31
Flores	0,14	-0,31	0,36	0,03	<b>-0,49</b>	<b>-0,54</b>	-0,29	-0,34	-0,15
Invert.	-0,40	0,27	<b>-0,53</b>	0,37	-0,08	-0,19	0,01	-0,31	-0,46
Vert.	-0,22	0,18	<b>0,40</b>	-0,25	0,65	-0,23	0,06	<b>-0,45</b>	-0,08
Goma	<b>-0,56</b>	-0,06	0,36	0,04	-0,01	-0,16	-0,03	<b>0,65</b>	-0,31
Fungos	0,02	<b>-0,43</b>	-0,32	0,03	<b>0,45</b>	-0,06	<b>-0,70</b>	0,10	-0,02
Outros	-0,29	-0,32	0,20	-0,08	-0,15	<b>0,73</b>	-0,11	-0,34	-0,28

O teste de modelo de evolução também foi refeito para os dados da matriz D-V, obtendo o mesmo modelo, ER (tabela 4). Nesta análise, o modelo escolhido também apresentou forte sinal, com  $\lambda$  de 1. Os resultados obtidos foram consistentes, independentemente da matriz analisada (dados completos de visão, D-V, V-E ou D-V-E).

Com os valores de resíduos obtidos por meio da análise de regressão do log do volume encefálico pelo log da massa corporal na matriz D-V-E, recuperamos mais uma vez um alto sinal filogenético ( $\lambda$  0,983121). Os resultados obtidos foram consistentes, com valores de SF próximos, independentemente da matriz analisada (dados completos de encéfalo, D-E, V-E ou D-V-E).

#### 4.3.5. Correlação entre dieta e visão

Na análise de PGLS entre visão e as categorias de dieta, obtivemos relação significativa entre a dieta de frutos e a visão cromática ( $p=0,0007$ ), principalmente para o estado tricromata ( $p=0,0003$ ). A categoria de dieta de flores também possui correlação com a visão cromática ( $p=0,01$ ) porém, nesse caso, principalmente para o estado monocromata ( $p=0,0019$ ). A categoria da dieta de goma possui correlação para a visão, porém um pouco mais fraca ( $p=0,0782$ ), indicando principalmente o estado tricromata ( $p=0,0223$ ). Por último, a categoria ‘outros’ apresentou correlação com a visão cromática ( $p<0,0001$ ), principalmente para os estados monocromata ( $p=0,0090$ ) e tricromata ( $p=0,0000$ ) (Tabela 19). As categorias de dieta que apresentaram correlação com a visão cromática para a matriz D-V-E foram as mesmas que



para a matriz D-V. Entretanto, os estados que apresentaram correlação mais forte foram ligeiramente diferentes entre as análises (Tabela 23 e 24).

**Tabela 19.** Resultado da análise de correlação (*Phylogenetic generalised least-squares* - PGLS) entre a visão cromática e a dieta. No lado esquerdo, estão agrupados os valores de probabilidade ( $p$ ) da correlação entre cada categoria e a visão cromática. No lado direito, estão os valores de  $p$  da correlação entre a categoria correspondente à linha e os caracteres da visão. Em negrito estão indicados os valores com  $p$  significativo.

	Correlação visão cromática e categoria	$p$	Tipo de visão com maior influência nos resultados	$p$
<b>D-V</b>	Folhas	0,1053	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,4227 0,5984 0,6126 0,0622
	<b>Frutos</b>	<b>0,0007</b>	Monocromata Dicromata <b>Tricromata</b> Polimórfico	0,1815 0,4103 <b>0,0003</b> 0,4384
	Sementes	0,0637	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,0867 0,8774 0,5787 0,3440
	<b>Flores</b>	<b>0,0146</b>	<b>Monocromata</b> Dicromata Tricromata Polimórfico	<b>0,0019</b> 0,8430 0,2782 0,7454
	Invertebrados	0,2758	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,7678 0,7132 0,5837 0,1030
	Vertebrados	0,9310	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,8782 0,9632 0,5960 0,6258
	Goma	0,0782	Monocromata Dicromata <b>Tricromata</b> Polimórfico	0,0854 0,9860 <b>0,0223</b> 0,7004
	Fungos	0,4517	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,6808 0,7834 0,7170 0,1105
	<b>Outros</b>	<b>&lt;0,0001</b>	<b>Monocromata</b> Dicromata <b>Tricromata</b> Polimórfico	<b>0,0090</b> 0,9709 <b>0,0000</b> 0,3318

Alternativamente, na PGLS entre visão e PCA da dieta, os: PC1 (21% da variação da dieta,  $\lambda= 0,83$ ), PC2 (16% da variação da dieta,  $\lambda= 0,74$ ), PC7 (8% da variação da dieta,  $\lambda= 0$ ) e PC9 (0% da variação da dieta,  $\lambda= 0$ ) apresentaram correlação com a visão ( $p=0,0326$ ;  $p<0,0001$ ;  $p=0,0092$  e  $p=0,0174$ , respectivamente. Para PC1 a correlação foi significativa

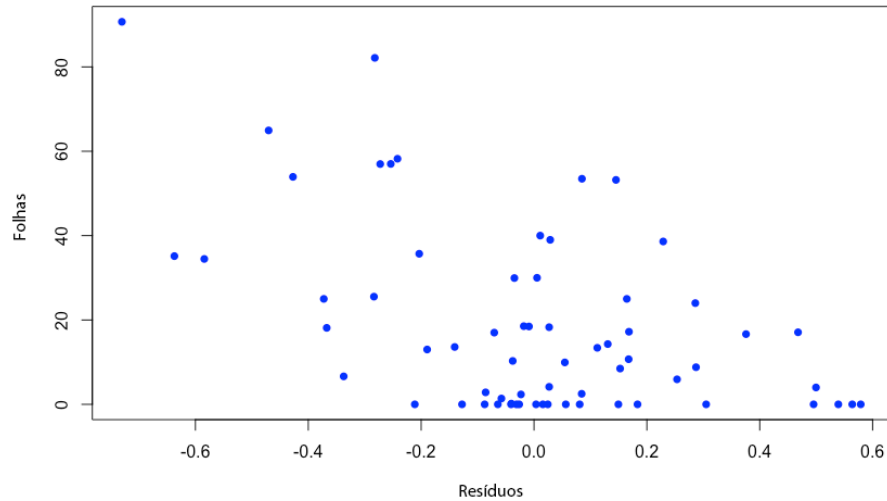
principalmente com o estado tricromata ( $p=0,004$ ). Para PC2, com os estados tricromata ( $p=0,0000$ ) e polimórfico ( $p=0,0159$ ). Nenhum estado foi particularmente significativo para PC7. E, por fim, o PC9 apresentou correlação com três tipos de visão, monocromata ( $p=0,0359$ ), tricromata ( $p=0,0056$ ) e de caráter polimórfico ( $p=0,0226$ ) (Tabela 20).

**Tabela 20.** Resultado da análise de correlação (*Phylogenetic generalised least-squares* - PGLS) entre a visão cromática e a dieta. No lado esquerdo, estão agrupados os valores de probabilidade ( $p$ ) da correlação entre cada componente principal, numerado de 1 a 8 (PC1-PC8) e a visão cromática. Embaixo, estão indicados quais as variáveis que tiveram maior contribuição para os *loadings* em cada PC. No lado direito, estão os valores de  $p$  da correlação entre o PC correspondente à linha e os caracteres da visão. Em negrito estão indicados os valores com  $p$  significativo.

	Correlação visão cromática e PC	$p$	Tipo de visão com maior influência nos resultados	$p$
D-V	<b>PC1</b> (Frutos e goma)	<b>0,0326</b>	Monocromata Dicromata <b>Tricromata</b> Polimórfico	0,1168 0,8641 <b>0,0040</b> 0,7397
	<b>PC2</b> (Frutos e fungos)	<b>&lt;0,0001</b>	Monocromata Dicromata <b>Tricromata</b> <b>Polimórfico</b>	0,0563 0,8030 <b>0,0000</b> <b>0,0159</b>
	PC3 (Invert. e vert.)	0,0539	<b>Monocromata</b> Dicromata Tricromata Polimórfico	<b>0,0110</b> 0,8283 0,0617 0,7974
	PC4 (Sementes e folhas)	0,5657	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,2784 0,9205 0,9669 0,6267
	PC5 (Flores e fungos)	0,1768	<b>Monocromata</b> Dicromata Tricromata Polimórfico	<b>0,0337</b> 0,8549 0,3429 0,3848
	PC6 (Flores e outros)	0,0750	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,9532 0,9925 0,0645 0,3701
	<b>PC7</b> (Folhas e fungos)	<b>0,0092</b>	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,1673 0,9019 0,0785 0,6510
	PC8 (Vert. e goma)	0,4796	Monocromata Dicromata Tricromata Polimórfico	0,2278 0,9637 0,2507 0,2433
	<b>PC9</b> (Frutos)	<b>0,0174</b>	<b>Monocromata</b> Dicromata <b>Tricromata</b> <b>Polimórfico</b>	<b>0,0359</b> 0,7336 <b>0,0056</b> <b>0,0226</b>

#### 4.3.6. Correlação entre dieta e encéfalo

Na análise de PGLS entre encéfalo e as categorias de dieta, obtivemos correlação significativa apenas entre o volume do encéfalo e a dieta de folhas ( $p=0,0004$ ). (Tabela 15). A correlação entre a dieta de folhas e o volume encefálico foi recuperada em ambas as análises (matrizes D-E e D-V-E), e é uma correlação negativa (Figura 9).



**Figura 9.** Correlação entre os valores obtidos de resíduos da regressão linear dos valores logaritmizados de volume encefálico pela massa corporal em função do consumo de folhas.

Alternativamente, na PGLS entre volume encefálico e PCA da dieta, há correlação significativa ( $p=0,0004$ ) do volume encefálico apenas com o PC5 (11% da variância da dieta,  $\lambda=0$ , maior influência de flores e fungos para a variância). Mais informações estão contidas na tabela 21.

**Tabela 21.** Resultado da análise de correlação (*Phylogenetic generalised least-squares* - PGLS) entre a dieta e o volume encefálico. No lado esquerdo, estão agrupados os valores de probabilidade ( $p$ ) da correlação entre cada componente principal, numerado de 1 a 9 (PC1-PC9) e o volume encefálico. No lado direito, estão os valores de  $p$  da correlação entre o PC correspondente à linha e o volume encefálico. Em negrito estão indicados os valores com  $p$  significativo.

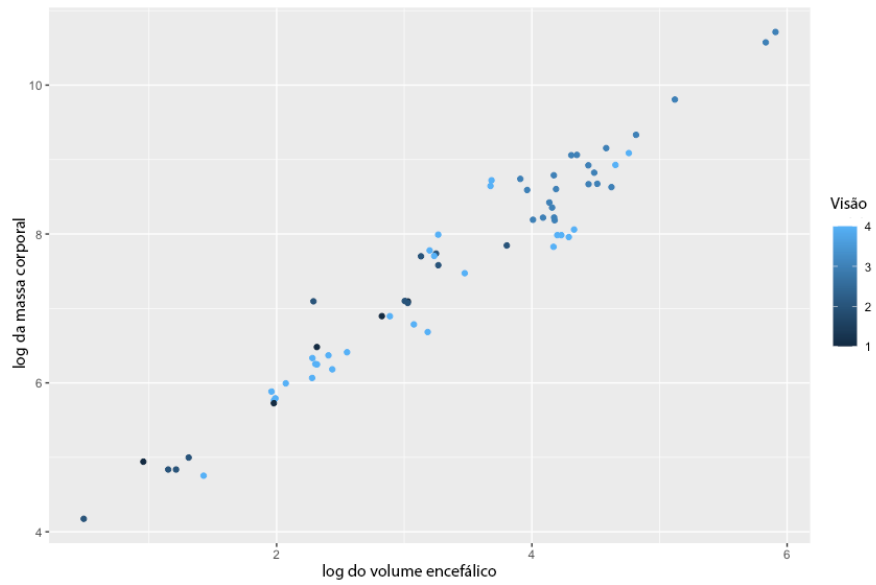
Correlação volume encefálico e PCA		$p$	Correlação volume encefálico e categorias da dieta	$p$
<b>D-E</b>	PC1	0,7683	<b>Folhas</b>	<b>0,0001</b>
	PC2	0,1991	Frutos	0,4588
	PC3	0,4001	Sementes	0,1378
	PC4	0,0580	Flores	0,0829
	<b>PC5</b>	<b>0,0004</b>	Invert.	0,2221
	PC6	0,158	Vert.	0,3572
	PC7	0,2113	Goma	0,4102
	PC8	0,0988	Fungos	0,0939
	PC9	0,9604	Outros	0,9951

#### 4.3.7. Correlação entre visão cromática e encéfalo

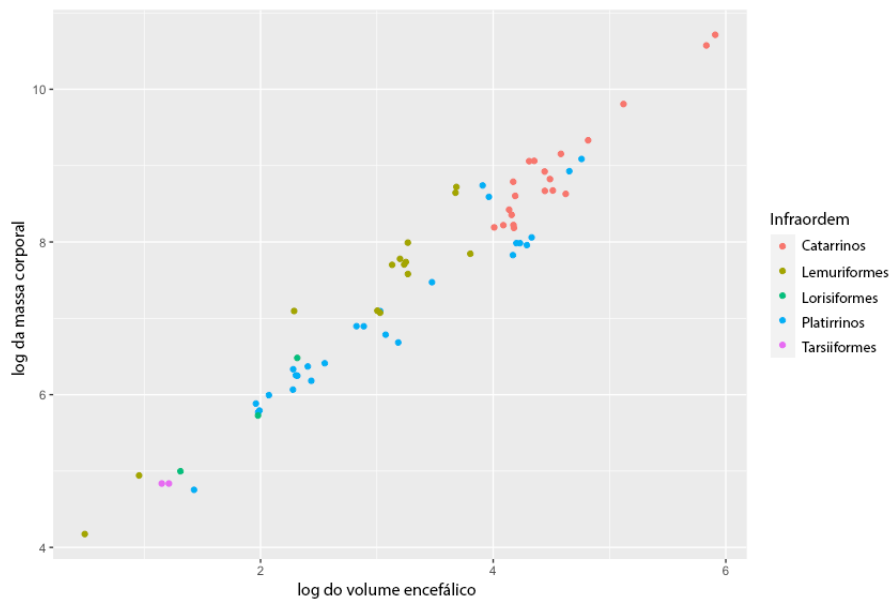
Na análise de PGLS entre encéfalo e visão, o volume encefálico apresentou correlação significativa com a visão ( $p=0,0022$ ), especialmente para o estado polimórfico ( $p=0,0047$ ) (Tabela 22, fig. 10). A alta correlação dessas duas características e seus altos sinais filogenéticos podem ser observados no gráfico da Fig. 11, no qual a regressão do log do volume encefálico pelo log da massa apresenta os indivíduos coloridos por grandes grupos taxonômicos, que permitem o resgate parcial da informação evolutiva.

**Tabela 22.** Resultado da análise de correlação (*Phylogenetic generalised least-squares* - PGLS) entre a visão cromática e volume encefálico. No lado esquerdo, estão agrupados os valores de probabilidade ( $p$ ) da correlação entre o volume encefálico e a visão cromática. No lado direito, estão os valores de  $p$  da correlação entre o volume encefálico e os caracteres da visão. Em negrito estão indicados os valores com  $p$  significativo.

PGLS	$p$	Tipo de visão com maior influência nos resultados	$p$
V-E	<b>0,0022</b>	Monocromata	0,9221
		Dicromata	0,8225
		Tricromata	0,1156
		<b>Polimórfico</b>	<b>0,0047</b>



**Figura 10.** Log do volume encefálico em função do log da massa corporal. Escala cromática de azul representa os diferentes tipos de caracteres da visão entre as espécies representadas, caracterizados pelos números de 1-4, sendo: 1 – monocromata, 2- dicromata, 3- tricromata, 4- visão polimórfica.



**Figura 11.** Log do volume encefálico em função do log da massa corporal. Cada cor representa os diferentes grupos de infraordens, sendo: rosa – tarsiiformes, azul – platirinos, verde claro – lorisiformes, verde escuro – lemuriformes, e laranja – catarrinos.

**Tabela 23.** Resultado da análise de correlação (*Phylogenetic generalised least-squares* - PGLS) significativo das categorias de dieta e da análise de PCA entre dieta e visão (D-V), entre dieta e encéfalo (D-E), e entre visão e encéfalo (V-E). Quando os PCs são apresentados, os componentes que tiveram maior influência no *loading* de cada PC são indicados.

PGLS			
D-V		D-E	V-E
<b>Frutos</b>	Polimórfica (c/ SF)	Correlação (c/ SF)	Polimórfica
<b>Folhas</b>	-	-	
<b>Flores</b>	Tricromata (s/ SF)	-	
<b>Goma</b>	Mono e tricromata (c/ SF)	-	
<b>Outros</b>	Mono, tri e poli (c/ SF)		
<b>PCA</b>	PC2 – polimórfico (frutos e fungos, c/ SF) PC6 – mono e tri (flores e outros, s/ SF) PC8 – mono e tri (goma e vert., s/ SF)	PC2 – folhas e frutos (c/ SF) PC6 – sementes e fungos (s/ SF) PC7 – flores e fungos (s/ SF) PC8 – vert. e goma (s/ SF)	

**Tabela 24.** Resultado da análise de correlação (*Phylogenetic generalised least-squares* - PGLS) significativo das categorias de dieta e da análise de PCA entre dieta e visão (D-V), entre dieta e encéfalo (D-E), e entre visão e encéfalo (V-E), na matriz com as espécies que possuíam dados para os três caracteres (D-V-E). Quando os PCs são apresentados, os componentes que tiveram maior influência no *loading* de cada PC são indicados.

PGLS D-V-E			
D-V		D-E	V-E
<b>Frutos</b>	Tricromata (c/ SF)	-	Polimórfica
<b>Folhas</b>	-	Correlação (c/ SF)	
<b>Flores</b>	Monocromata (s/ SF)	-	
<b>Outros</b>	Mono e tricromata (c/ SF)	-	
<b>PCA</b>	PC1 – tricromata (frutos e goma, c/SF) PC2 – tri e polimórfico (frutos e fungos, c/ SF) PC7 – visão (folhas e fungos, s/ SF) PC8 – mono, tri e poli. (frutos, s/ SF)	PC5 – flores e fungos (s/ SF)	

## 5. DISCUSSÃO

Nosso principal objetivo era investigar a existência de correlação entre a composição da dieta, visão em cores e volume encefálico em primatas não humanos, dentro de um paradigma evolutivo. Para tal, a maior amostragem possível dessas três características foi buscada, intencionando trazer robustez às hipóteses que venham a ser corroboradas pelo presente trabalho. Isto é relevante uma vez que algumas hipóteses sobre estes caracteres já foram defendidas tendo como base generalizações e correlações a partir de um número extremamente reduzido de espécies (e. g. Allen, 1879; Osorio e Vorobyev, 1996; Lucas *et al.*, 1998; Dominy e Lucas, 2001; Regan *et al.*, 2001; Stoner, Riba-Hernández e Lucas, 2005). Além da ampla amostragem, buscamos também uma diversidade filogenética, abordando a ordem Primatas como um todo. Ainda assim, nossa amostragem foi dificultada pela escassez de dados para táxons específicos.

Dos três fatores analisados nesse trabalho — dieta, visão cromática e volume encefálico — a visão cromática foi o menos representado na literatura. Apesar do seu consenso na literatura (i. catarrinos apresentam exclusivamente visão tricromata; ii. platirrinos apresentam visão polimórfica, com exceção do *Aotus* e do *Alouatta*; iii. estrepsirinos podem apresentar visão monocromata, dicromata ou polimórfica), não foram encontrados estudos de análise genética, de discriminação de cores ou eletrorretinograma que abrangessem pelo menos um representante de cada gênero de primata. Desta maneira, é provável que o tipo de visão cromática atribuída a muitas das espécies descritas é generalizado a partir de poucas espécies apropriadamente investigadas na literatura.

Dos itens analisados, o volume encefálico foi o que apresentou mais espécies de primatas com dados registrados. Healy e Rowe (2007) fizeram uma revisão acerca de estudos comparativos de volume cerebral de vertebrados. Eles apontaram, entretanto, que aparentemente a facilidade de se obter grande quantidade de dados na literatura acerca desse tema advém de uma falta de rigor na padronização da terminologia do volume cerebral entre os próprios pesquisados, e. g. “espaço cerebral” (Garamszegi e Eens, 2004) e “potencial cognitivo” (Byrne e Corp, 2004).

Para a dieta, considera-se que algumas limitações são importantes de serem levantadas. Há uma extensa literatura de dieta abrangendo os diferentes gêneros de primatas, entretanto com uma grande disparidade de abordagem metodológica, i. e. (1) estudos que coletavam dados por observação, análise estomacal ou análise fecal; (2) estudos tinham períodos muito diferentes de duração, como semanas, meses ou até anos; (3) estudos que levavam em consideração a

influência da sazonalidade na dieta do indivíduo. Isso dificultou a coleta de dados pela falta de padronização dos estudos nessa área.

Algumas limitações dos estudos com angiospermas também já foram levantadas: mais estudos deveriam abordar componentes da dieta de forma mais detalhada (Lim *et al.*, 2021), como as características físicas e fitoquímicas dos frutos (Mopán-Chilito *et al.*, 2022) e sua influência na dieta das espécies de primatas. Outro fator muito importante que deve ser levado em consideração é a influência da sazonalidade na dieta. Estudos utilizando diferentes métodos de coletas, em diferentes continentes, podem levar a falsas correlações quando o efeito da sazonalidade não é levado em consideração (Porter, Gilbert e Fleagle, 2014).

De forma geral, nossos dados coletados estão bem distribuídos ao longo da filogenia (Figura 12). Os dados de volume cerebral (representados na cor roxa) são os que estão mais bem representados na filogenia, seguidos da dieta (azul) e da visão cromática (verde). Assim, nosso levantamento inicial indica não apenas uma revisão do que tem publicado na literatura, como também grupos de primatas cujas informações são escassas e poderiam fomentar futuros trabalhos.



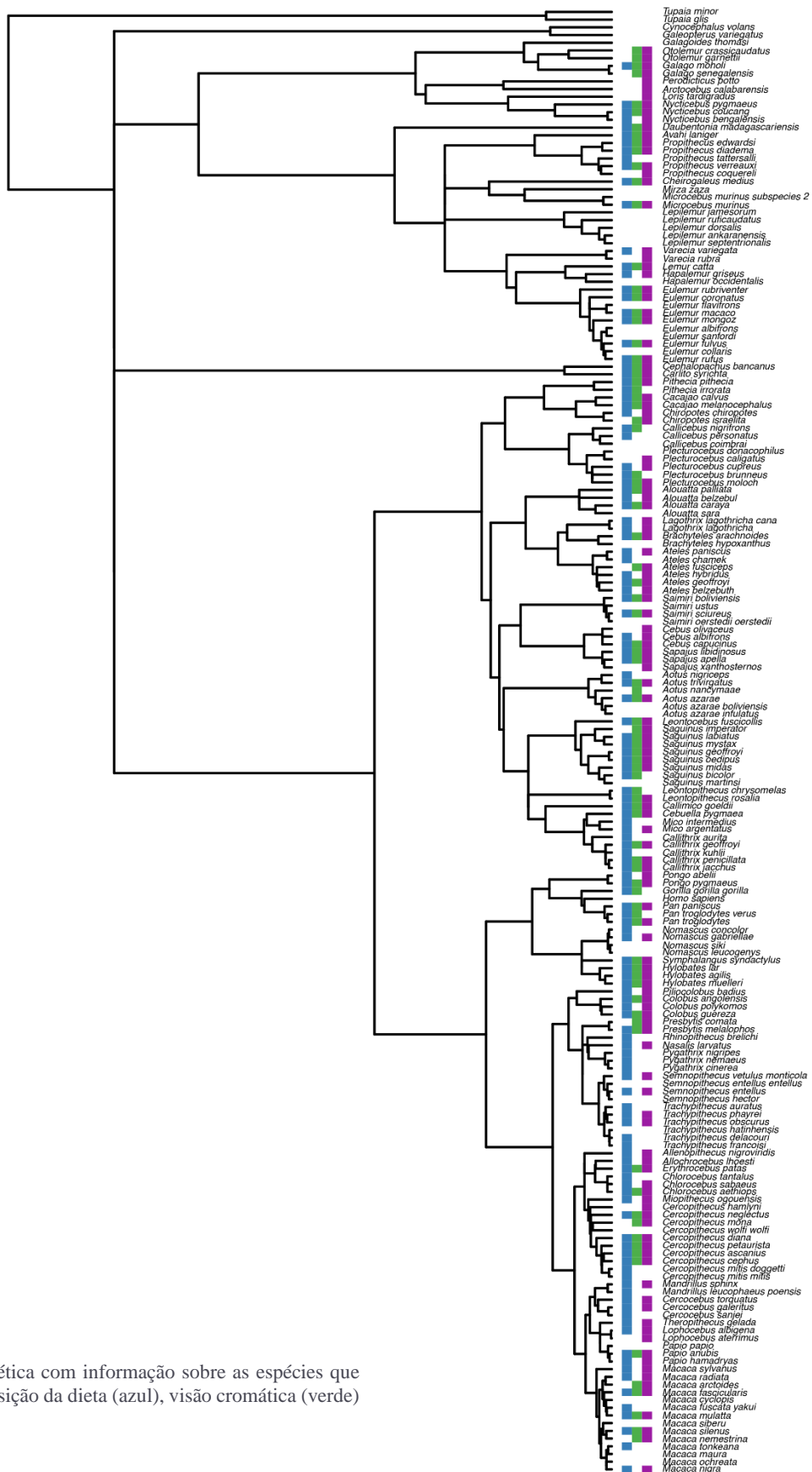


Figura 12. Árvore filogenética com informação sobre as espécies que contém dados sobre composição da dieta (azul), visão cromática (verde) e volume cerebral (roxo).

Algumas categorias da dieta apresentaram SF consistente ao longo das análises (Tabela 25), independente da completude da matriz de dados utilizada. Os altos valores de SF podem indicar que os valores de táxons terminais são mais parecidos entre si do que esperado ao acaso quanto mais aparentados são esses táxons.

A categoria de folhas ( $0,93 > \lambda > 0,95$ ) foi a que apresentou altíssimo sinal filogenético em todas as análises, e podemos observar que diversos clados de organismos proximamente relacionados apresentam quantidades semelhantes desse item alimentar na sua dieta (Figura 13). O consumo de folhas apareceu bem distribuído por toda a filogenia (Figura 13), assim como de frutos (Figura 14). Kamilar e Cooper (2013) discutem que folhas podem apresentar maiores sinais filogenéticos em comparações com outros itens da dieta de primatas por dois motivos principais: (1) por compor uma porção limitada da dieta de táxons de “corpos pequenos”, e. g. Cheirogaleoidea; (2) é encontrado com frequência como um componente significativo da dieta em clados com traços anatômicos especializados para o processamento de folhas, e. g. *Alouatta*. Entretanto, o consumo de folhas parece contribuir de forma considerável na dieta de primatas de corpos grandes, como os catarrinos.

Além disso, na nossa análise, outros itens da dieta, não somente folhas, também obtiveram altos valores de sinais filogenéticos. A categoria goma apresentou sinal filogenético razoavelmente alto, apesar da amplitude dos valores obtida divergir bastante nas quatro matrizes que foram utilizadas para seu cálculo, sendo que quanto maior a completude da matriz, maior foi o valor de SF obtido ( $0,60 > \lambda > 0,79$ ). Alguns clados conhecidos por terem este componente particularmente em alta quantidade em suas dietas são os lorisiformes (*Galago*), lêmures (*Nycticebus*) e társios (*Carlito*) aqui amostrados, além de alguns platirrinos (especialmente *Callimico goeldi*) e catarrinos (especialmente *Erythrocebus patas*) (Figura 15).

A categoria frutos é aquela que mais consistentemente contribuiu para a dieta dos primatas aqui analisados, correspondendo em média a quase metade da dieta. Entretanto, organismos proximamente relacionados apresentam, de forma geral, quantidades semelhantes desse item alimentar na sua dieta (Figura 14). Essa categoria teve comportamento semelhante à da goma, apesar da amplitude dos valores de SF obtidos ser um pouco menor ( $0,60 > \lambda > 0,72$ ).

A categoria “outros” também apresentou recorrente alto sinal filogenético ( $0,75 > \lambda > 0,85$ ; Figura 16), entretanto, poucas interpretações podem ser extraídas dessa categoria, já que reúne itens que são minoritários na dieta da maioria dos primatas (como grama, ervas, solo, bambu, galhos, raízes, madeira) ou itens não identificados nos trabalhos de dieta. Assim, a alta influência de itens da categoria “outros” pode se referir a diversos tipos de

alimento, e a semelhança na influência deste item traz uma informação de similaridade que é, de fato, espúria. Exemplificando, uma grande quantidade de itens alimentares “outros” está presente na dieta de *Prolemur simus*, que se alimenta quase que exclusivamente de bambu (~95%), e *Hapalemur griseus*, de bambu-gigante (72%), outras espécies de bambu e gramíneas (16%) (Tan, 1999).

O consumo de demais itens alimentares não pôde ser bem explicado pela evolução, não apresentando sinal filogenético significativamente diferente de zero. Sinais filogenéticos intermediários foram encontrados para o consumo de Invertebrados, provavelmente influenciados pela predominância desse item alimentar em alguns membros de *Cebidae* (Figura 17).

**Tabela 25.** Sinal filogenético da dieta separada em categorias para a dieta, para a correlação da dieta com a visão cromática (D-V), para a correlação da dieta com o volume encefálico (D-E) e para a correlação da dieta com a visão (D-V) e com o volume encefálico D-E na matriz com espécies que continham dados para os três caracteres.

	Dieta-Visão		Dieta-Volume encefálico	Dieta-Visão-Encéfalo
	Dieta	(D-V)	(D-E)	(D-V-E)
<b>Folhas</b>	0,94	0,94	0,93	0,94
<b>Frutos</b>	0,71	0,61	0,6	0,59
<b>Sementes</b>	0	0	0	0
<b>Flores</b>	0	0	0	0
<b>Invert.</b>	0,59	0,38	0,43	0,31
<b>Vert.</b>	0	0	0	0
<b>Goma</b>	0,79	0,67	0,77	0,6
<b>Fungos</b>	0	0	0	0
<b>Outros</b>	0,75	0,79	0,77	0,82

Alternativamente, as Análises de Componentes Principais (PCAs) sobre os dados de dieta nos permitem compreender como a dieta varia de uma forma geral. Além disso, a criação de gráficos espaciais da dieta nos permite sobrepor outras características (como os grupos taxonômicos e estados da visão cromática) (e.g. Figura 3-4) e visualizar como elas interagem com a dieta, facilitando a compreensão de padrões. Entretanto, a discussão dos resultados das PCAs é facilitada quando observamos os valores de *loadings*, que nos trazem a relação entre as covariâncias das variáveis originais e o escalonamento produzido pela análise. Assim, podemos inferir quais componentes da dieta são responsáveis pela maior variância naquele determinado PC, extrapolando conclusões para as categorias de dieta.

Em todas as análises feitas, independente da completude da matriz analisada, os primeiros dois PCs retornaram os maiores valores de SF (Tabela 26). Como os dois primeiros PCs são também aqueles que mais contribuem para a variância encontrada, podemos concluir que boa parte da variância da dieta de primatas está ligada a um componente filogenético. Entretanto, é importante ressaltar que, diferentemente do que geralmente acontece quando usamos análises de PCA em dados morfológicos, nas quais a variância proporcional diminui drasticamente a cada PC (e. g. Fleagle, Gilbert e Baden, 2010; Russo, 2015; Burns e Sidlauskas, 2019), na nossa PCA da dieta a variância proporcional diminuiu pouco a cada PC. De qualquer forma, os dois primeiros PCs de todas as análises aqui feitas indicam frutos, goma e folhas como os maiores responsáveis pela variância encontrada, seguidos de fungos e outros. Além disso, PC5 apresentou SF intermediário a alto nas análises utilizando a matriz D-E e matriz total de dados de dieta, respectivamente (Tabela 26), tendo como elementos mais responsáveis pela sua variância as categorias flores e “outros”.

**Tabela 26.** Sinal filogenético dos componentes principais (PC) da dieta para as diferentes análises: separadamente para a análise da dieta, para a correlação da dieta com a visão cromática, para a correlação da dieta com o volume encefálico e para a correlação da dieta com a visão e com o volume encefálico.

	Dieta	Dieta-Visão	Dieta-Volume encefálico	Dieta-Visão-Encéfalo
<b>PC1</b>	0,88	0,87	0,86	0,83
<b>PC2</b>	0,74	0,76	0,62	0,74
<b>PC5</b>	0,73	-	0,56	-

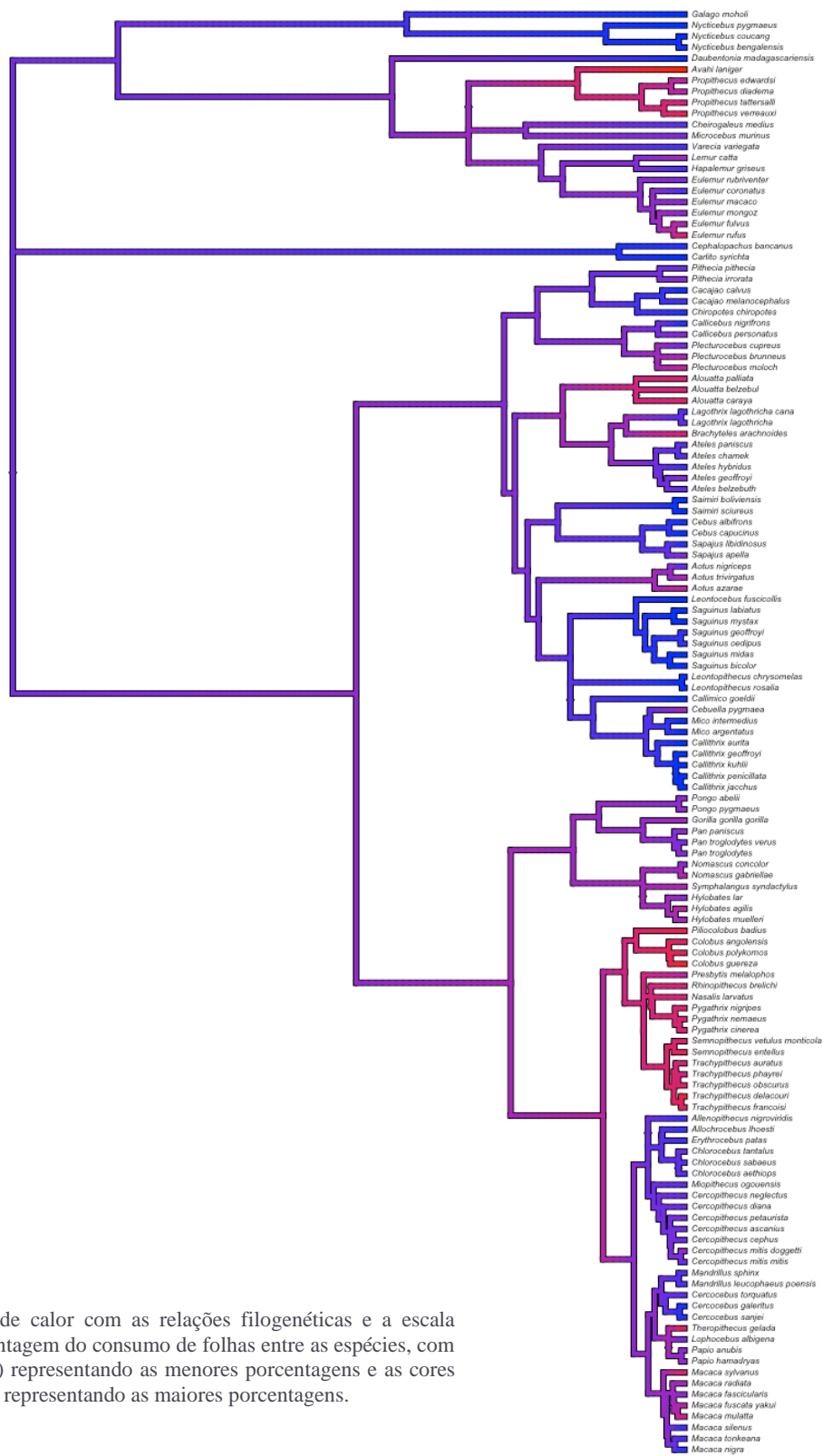
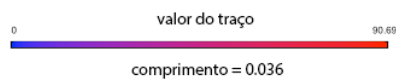


Figura 13. Mapa de calor com as relações filogenéticas e a escala cromática da porcentagem do consumo de folhas entre as espécies, com as cores frias (azul) representando as menores porcentagens e as cores quentes (vermelho) representando as maiores porcentagens.



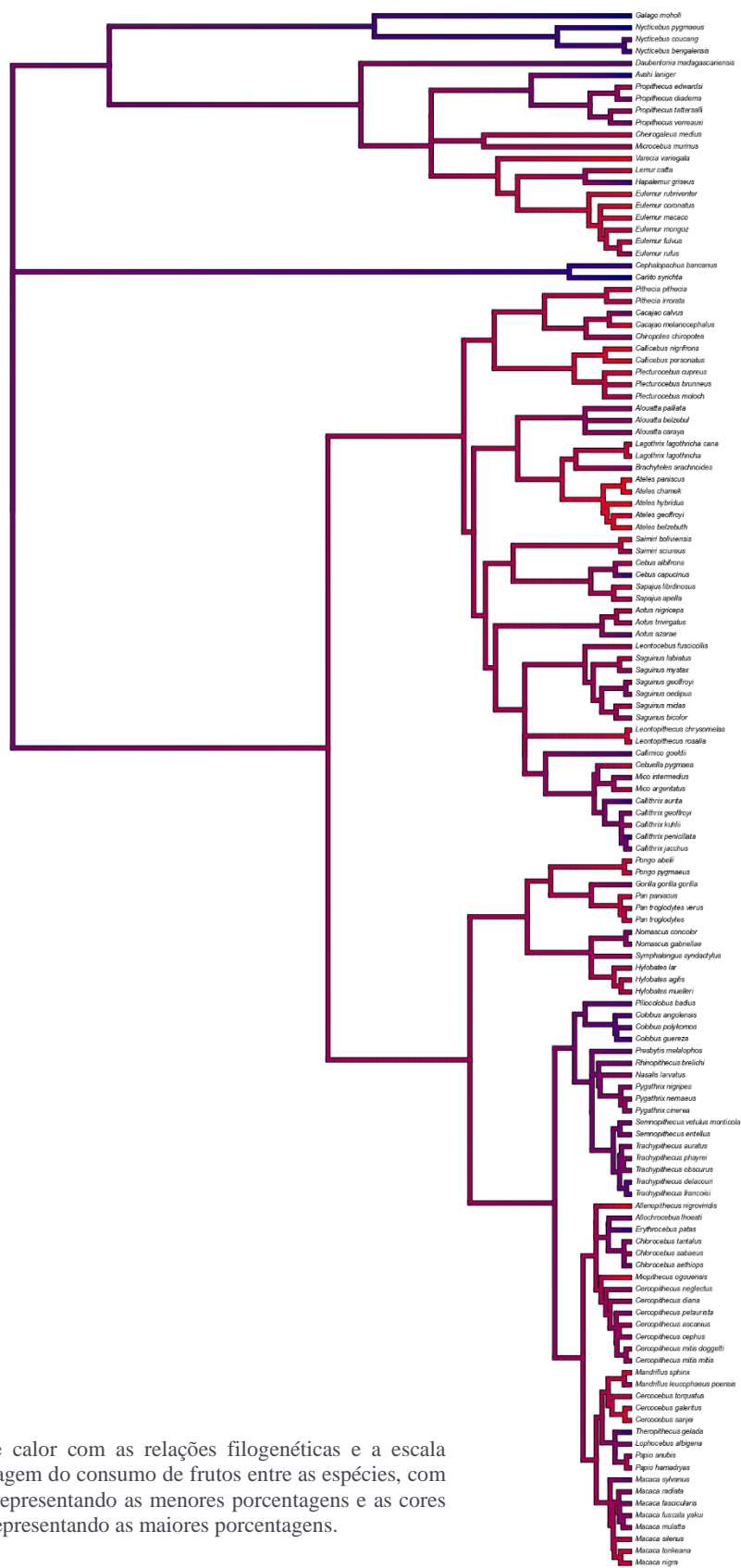
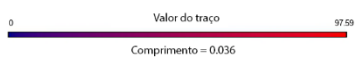


Figura 14. Mapa de calor com as relações filogenéticas e a escala cromática da porcentagem do consumo de frutos entre as espécies, com as cores frias (azul) representando as menores porcentagens e as cores quentes (vermelho) representando as maiores porcentagens.



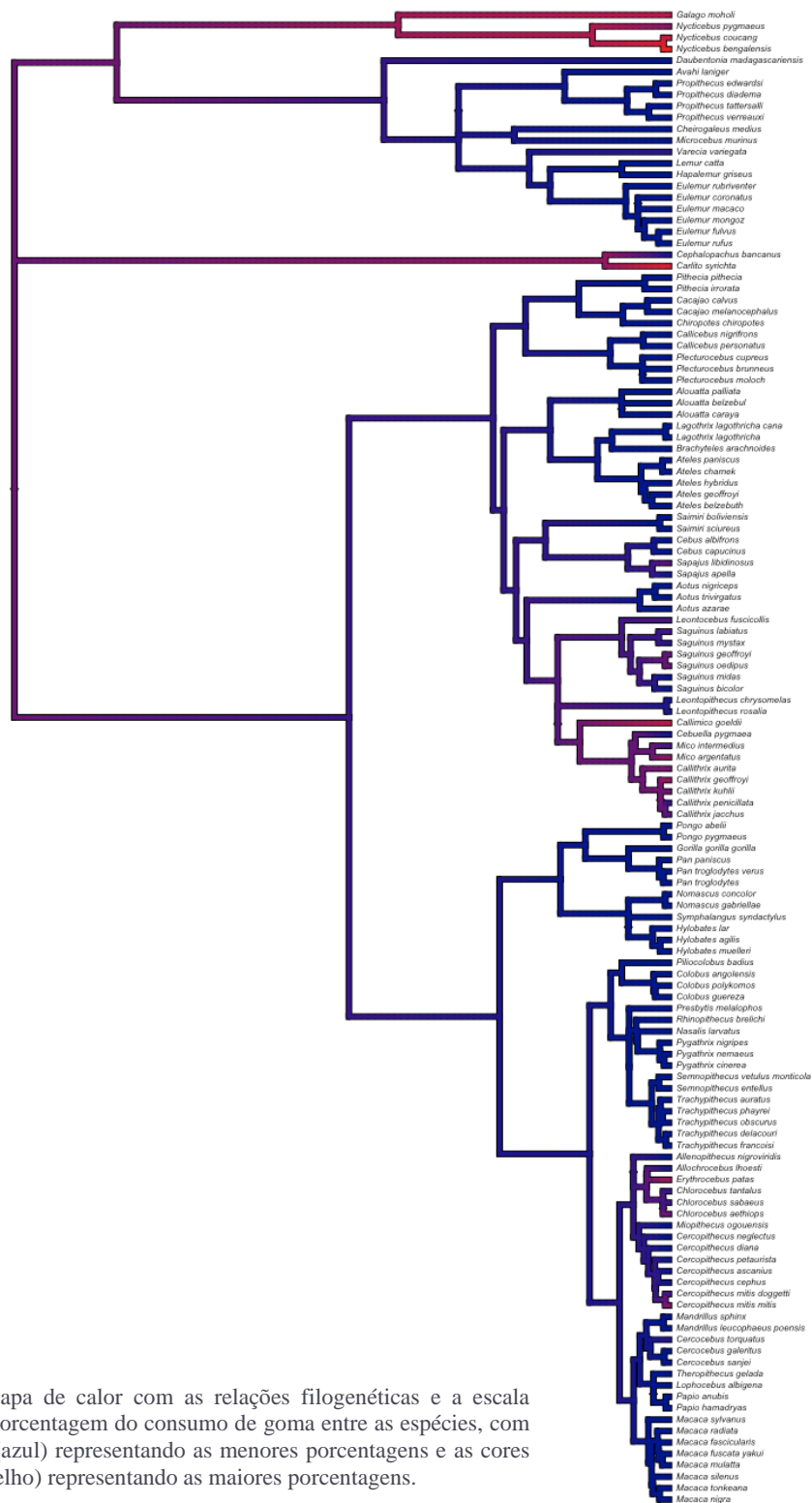
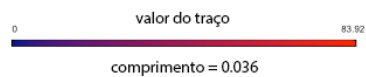
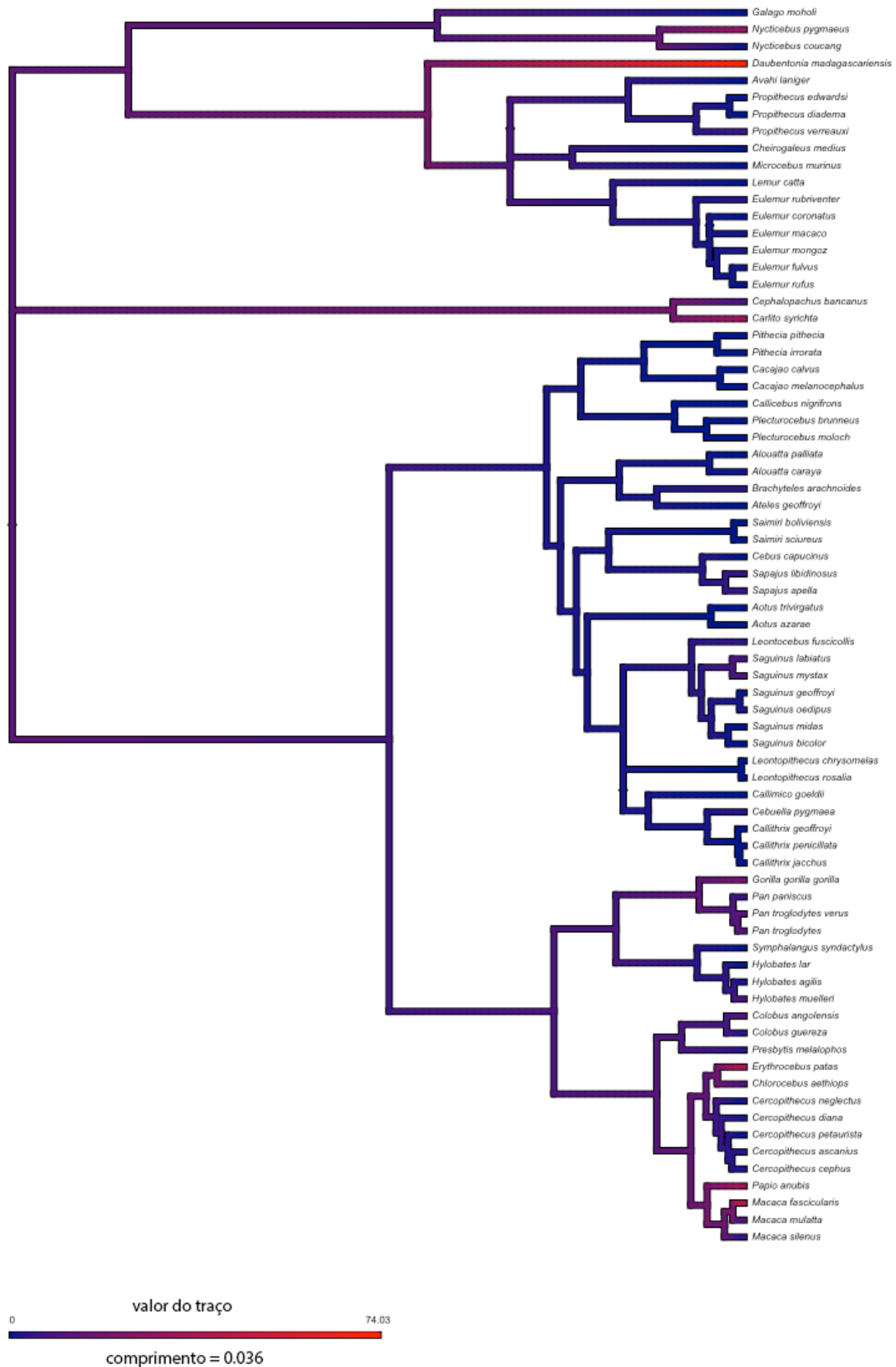


Figura 15. Mapa de calor com as relações filogenéticas e a escala cromática da porcentagem do consumo de goma entre as espécies, com as cores frias (azul) representando as menores porcentagens e as cores quentes (vermelho) representando as maiores porcentagens.



**Figura 16.** Mapa de calor com as relações filogenéticas e a escala cromática da porcentagem do consumo de “outros” itens da dieta entre as espécies, com as cores frias (azul) representando as menores porcentagens e as cores quentes (vermelho) representando as maiores porcentagens.





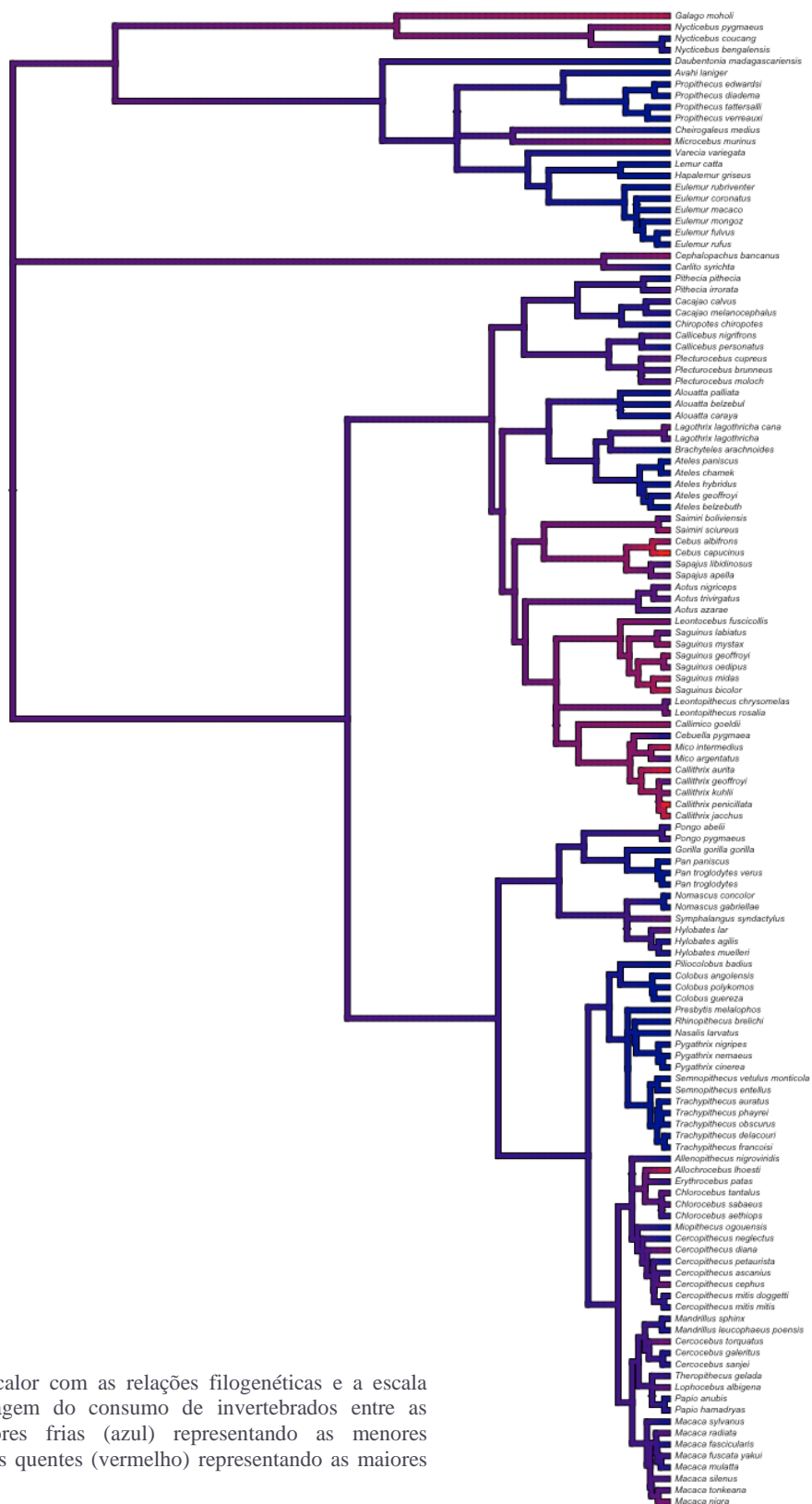
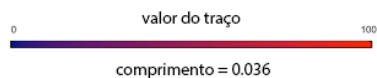


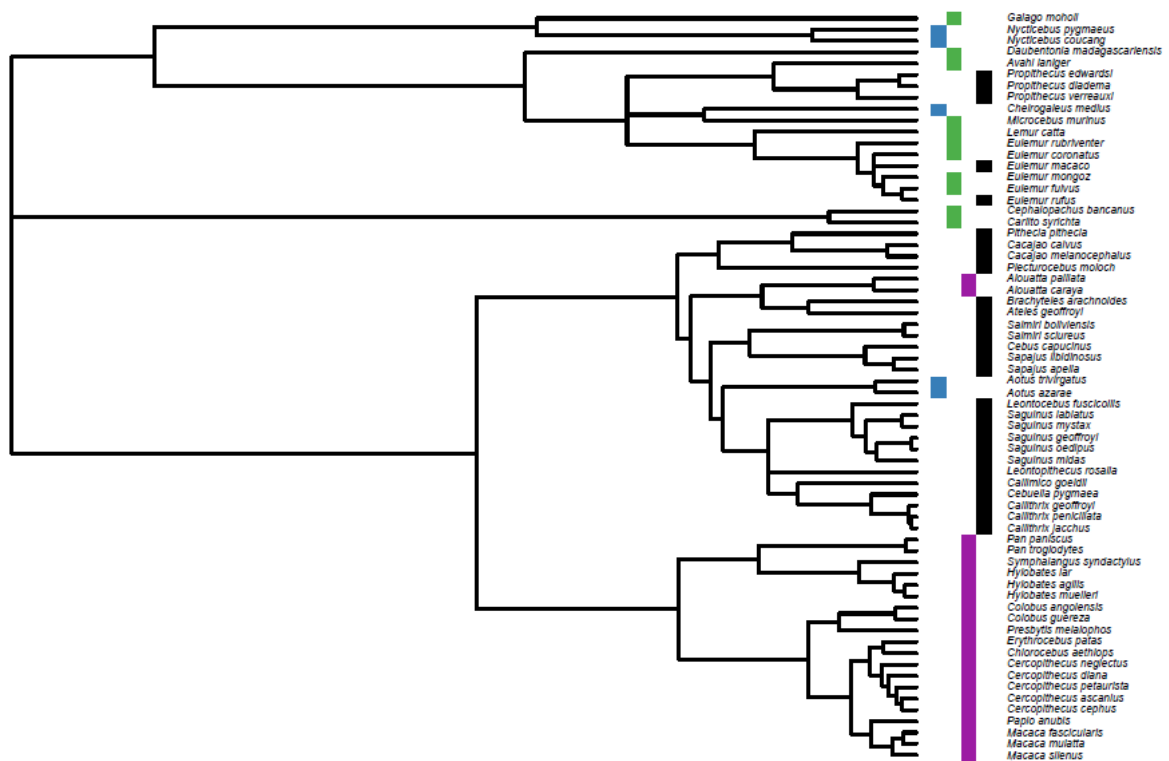
Figura 17. Mapa de calor com as relações filogenéticas e a escala cromática da porcentagem do consumo de invertebrados entre as espécies, com as cores frias (azul) representando as menores porcentagens e as cores quentes (vermelho) representando as maiores porcentagens.



Os resultados referentes à visão cromática foram consistentes ao longo de todas as análises, independente da completude da matriz de dados utilizada. Entre os três modelos de evolução analisados (ER, SYM, ARD), para a visão cromática, o modelo que indicou ser o melhor para explicar os dados em todas as análises é o de ER (Tabela 4), que sempre apresentou altíssimos valores de sinal filogenético, indicando que a evolução da visão em cores apresenta bastante correlação com a história evolutiva do grupo, principalmente de grandes subgrupos de primatas (Tabela 27, Figura 18).

**Tabela 27.** Sinal filogenético dos dados da visão cromática usando o método de Pagel (Pagel's lambda — Pagel's  $\lambda$ ) considerando os três modelos de evolução (ER, SYM, ARD) para as diferentes análises: da visão cromática, para a correlação da dieta com a visão cromática, para a correlação da visão cromática com o volume encefálico e para a correlação da dieta com a visão e com o volume encefálico.

$\lambda$	Visão	Dieta-Visão	Visão-Volume encefálico	Dieta-Visão-Encéfalo
	0,97	0,99	0,96	1

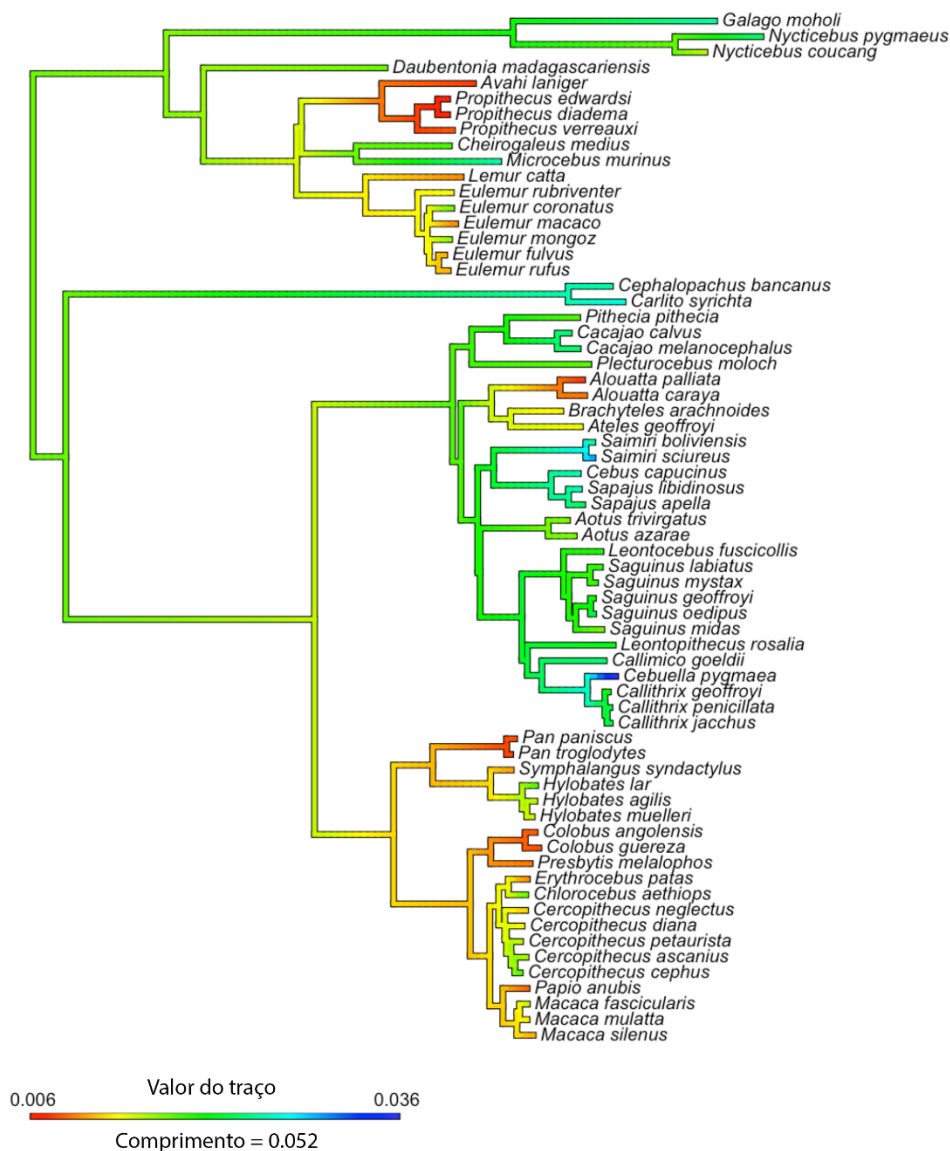


**Figura 18.** Árvore filogenética com as relações filogenéticas, representando (em cores) nos seus terminais o tipo de visão cromática das espécies representadas. Na cor azul, a visão monocromata, na cor verde, dicromata, na cor roxa, tricromata e na cor preta, a visão polimórfica.

Os resultados referentes ao volume encefálico também foram consistentes ao longo de todas as análises, independente da completude da matriz de dados utilizada, com altíssimos valores de sinal filogenético (Tabela 28). Os altos valores de SF indicam que o volume do encéfalo é influenciado pela história evolutiva do grupo (Figura 19).

**Tabela 28.** Sinal filogenético dos dados do volume encefálico usando o método de Pagel (Pagel's lambda — Pagel's  $\lambda$ ) para as diferentes análises: análise do volume encefálico, para a correlação da dieta com o volume encefálico, para a correlação da visão cromática com o volume encefálico e para a correlação da dieta com a visão e com o volume encefálico.

	<b>Encéfalo</b>	<b>Dieta-Encéfalo</b>	<b>Encéfalo-Visão cromática</b>	<b>Dieta-Visão-Encéfalo</b>
$\lambda$	0,97	0,98	0,96	0,98



**Figura 19.** Mapa de calor com as relações filogenéticas representando nos seus terminais os valores de sinal filogenético (SF) do log do volume encefálico pelo log da massa corporal. Nas cores frias (azuis/verde) estão representados os maiores valores de SF, enquanto nas cores quentes (vermelhas/amarelas), os menores valores.

A análise de correlação entre dieta e visão cromática mostrou que algumas categorias da dieta apresentam correlação com a visão, independente da completude da matriz analisada. As categorias de frutos, flores, e outros apresentaram correlação significativa com a visão cromática. É recorrente na literatura o argumento de que a visão tricromata seria uma adaptação à frugivoria (Allen, 1879; Osorio e Vorobyev, 1996; Caine e Mundy, 2000; Regan et al., 2001; Smith et al., 2003), hipótese questionada por alguns autores (Lucas et al., 1998, 2003; Dominy e Lucas, 2001; Stoner, Riba-Hernández e Lucas, 2005; Melin et al., 2017). Como dito acima, os primatas do Velho Mundo, até onde foram estudados, são uniformemente tricromáticos, mas nem todos se alimentam prioritariamente de frutos maduros. Pelo outro lado, os primatas

tricromatas do Novo Mundo, que são apenas do gênero *Alouatta*, se alimentam predominantemente de folhas (Milton, Herbivores e Milton, 1979; Milton, 1998).

Em detrimento da hipótese da visão tricromática como adaptação à frugivoria, argumenta-se que dicromatas também poderiam distinguir frutos de folhas (Sumner e Mollon, 2000), e que isso poderia explicar o alto consumo de frutos por primatas do Novo Mundo. Inclusive, no nosso estudo, o consumo de frutos apresentou alta correlação com visão polimórfica (que inclui indivíduos dicromatas). Sumner e Mollon (Sumner e Mollon, 2000) notaram, em seu estudo, que o espectro de absorbância de fotopigmentos de primatas pode ter sido influenciado por sinais de frutos, porém essas particularidades cromáticas dos frutos em si não seriam determinantes da tricromacia de primatas. Além disso, de acordo com o artigo deles, conclusões acerca da possível coevolução entre a visão de primatas e de frutos devem levar em consideração, também, a visibilidade dos frutos para outros animais, como para possíveis predadores das frutas dispersas por primatas. Além disso, pode ser que a cor não seja o fator chave que influencie no consumo de frutos nos diferentes grupos de primatas e sim outras características dos frutos, como o tamanho do fruto (Valenta *et al.*, 2020) e a concentração de açúcar (Riba-Hernández, Stoner e Lucas, 2005).

Por fim, pode haver vantagens importantes na dicromacia que devem ser consideradas, como a detecção de presas camufladas, como insetos e pequenos vertebrados (Morgan, Adam e Mollon, 1992; Saito *et al.*, 2005; Melin *et al.*, 2007; Smith *et al.*, 2012), em ambientes de baixa luminosidade (Perini, Pessoa e Pessoa, 2009) e, até mesmo, no forrageamento na sombra (Caine, Osorio e Mundy, 2010).

Uma hipótese alternativa sugere que o consumo de folhas, e não de frutos, seria o principal fator na manutenção da tricromacia (Lucas *et al.*, 1998), a qual permitiria a distinção entre folhas mais jovens (com maior teor de proteína e menos pesadas) e folhas maduras. Isto seria especialmente importante no caso dos gêneros com dietas governadas por uma dependência sazonal do consumo de folhas. Entretanto, folhas apresentou correlação significativa com a visão apenas dentro dos componentes principais da dieta e não apresentou correlação com nenhum dos tipos da visão cromática.

Além da hipótese da frugivoria e folivoria como pressão seletiva da tricromacia, um estudo mais recente sugeriu que flores (especificamente as menores) eram mais evidentes para os animais com visão tricromata (Hogan *et al.*, 2018). No nosso estudo, o consumo de flores apresentou correlação significativa com a visão monocromata e tricromata. As flores parecem contribuir com uma grande parcela da dieta de prossimos noturnos (Hladik, Charles-Dominique

e Petter, 1980) e lêmures (Sussman e Tattersall, 1976; Hladik, Charles-Dominique e Petter, 1980) — visão monocromata, dicromata e/ou polimórfica. Inclusive algumas espécies possuem adaptações na língua que favorecem a alimentação de flores, adaptação esta não compartilhada por espécies que destroem as flores ao se alimentarem do néctar, sugerindo uma coevolução entre flores e primatas (Kress, 1993; Heymann, 2011; Pastor *et al.*, 2021). As flores também parecem contribuir com a dieta de *Saguinus* (visão polimórfica), pelo menos sazonalmente (Garber, 1984). Relembrando que a visão polimórfica abriga indivíduos dicromatas e tricromatas, explicando, então, em partes os resultados encontrados. Por último, *Aotus*, o único gênero de primata do Novo Mundo que possui visão monocromata, também possui uma grande parcela de contribuição de flores na dieta (Rathbun e Gache, 1980; Bustamante-Manrique *et al.*, 2021; Montilla *et al.*, 2021).

Já a categoria goma apresentou correlação significativa com a visão na nossa matriz D-V, mas ligeiramente abaixo do nosso corte de significância na matriz D-V-E. Goma, também conhecido como exsudato, também apresentou correlação significativa com a visão de cor, especificamente com monocromata e tricromata. Esse item parece contribuir fortemente com a dieta de saguis (visão polimórfica), que apresentam uma dentição e músculos da mandíbula adaptados para perfurar troncos e galhos de árvores e estimular a liberação da goma (Eng *et al.*, 2009). Já foi constatado que o *Erythrocebus*, primata do Velho Mundo e com visão tricromata, se alimenta primariamente de goma (Isbell, 1998). Além de outros catarrinos – ambos também tricromatas, como *Papio* e *Cercopithecus* (Nash, 1986). Também já foi descrito consumo de goma para o *Galago* (Bearder e Martin, 1980), primata estrepsirino noturno e com visão monocromata.

Entretanto, os tipos de visão cromática que apresentaram correlação mais forte foram ligeiramente diferentes entre as análises. Portanto, concluímos que a completude da matriz de dados pode influenciar no entendimento de como estes tipos de visão podem estar correlacionados com determinado item da dieta.

Alternativamente para o PCA da dieta, os resultados da matriz D-V-E foram parcialmente congruentes com os da matriz D-V. Apenas na matriz D-V-E a PGLS entre visão e PCA da dieta recuperou a existência de correlação entre PC1, PC7 e PC9 e visão. A correlação entre PC2 e visão foi recuperada na análise de todas as matrizes de dados. Entretanto, para extrair maiores informações além do simples número do componente principal, é necessário observar os componentes alimentares que mais contribuem com a sua variância.

Os PC1 e PC2 obtidos a partir da matriz D-V-E, que juntos correspondem a 37.8% da variância da dieta, têm como itens alimentares que mais contribuem à variância a dieta de frutos (em ambos), goma (PC1) e fungos (PC2). A correlação entre a visão e PCs com alta participação de frutos, fungos e goma para a sua variância foi recuperada em ambas as PGLSs feitas (matriz D-V e D-V-E), por mais que goma fosse recuperada em um PC responsável por menos de 7% da variância total da dieta na outra análise. Ressaltamos que apenas PC7, na matriz D-V-E, apontou para a correspondência entre a variância da dieta de folhas e a visão cromática. Esse aspecto é importante, devido a hipótese de Lucas *et al.* (1998) de que a visão cromática poderia ter correlação com a detecção de folhas mais novas (mais claras e com maior teor de proteína) em primatas tricromatas. Nossos dados apontam para baixas evidências no suporte dessa hipótese, visto que PC7 apresenta correlação entre a dieta de folhas e visão cromática, em especial no estado tricromata, mas esta evidência foi encontrada para uma matriz de dados mais reduzida (D-V-E).

As análises de correlação entre a dieta e o volume encefálico demonstraram uma associação negativa entre a dieta de folhas e o volume encefálico, independente da incompletude da matriz de dados. Entretanto, a completude da matriz analisada influenciou parcialmente nos resultados obtidos sobre a correlação desses dois aspectos. A análise de PGLS da nossa matriz D-E, mais completa, também apontou para uma correlação significativa entre a dieta de frutos e o volume encefálico, e uma correlação quase significativa entre a dieta de goma e o volume encefálico. As três categorias de dieta que apresentaram correlação com o volume encefálico nessa análise apresentam, também, moderado a alto sinal filogenético. Esses resultados diferem em parte dos obtidos a partir de uma matriz mais incompleta, D-V-E, para a qual apenas a dieta de folhas apresentou correlação significativa com o volume encefálico.

Estudos já haviam defendido que o tamanho do encéfalo de primatas poderia ser previsto pela dieta (DeCasien, Williams e Higham, 2017; Chambers, Heldstab e O'Hara, 2021). Em contraposição, Todorov *et al.* (Todorov *et al.*, 2019), não encontrou esta relação para estruturas específicas como tamanho e organização do hipocampo. López-Aguirre *et al.* (2022), mostraram que a dieta pode ter sido o fator desencadeante para as adaptações ao longo do tempo de uma coevolução do cérebro e dos dentes em estrepisirinos. O grau de encefalização também já foi considerado proporcional ao tempo de vida potencial máximo de um mamífero e ao seu metabolismo energético (Hofman, 1983).

Complementarmente, na correlação entre o PCA da dieta e o volume encefálico, a completude da matriz analisada teve bastante influência na compreensão da correlação entre

esses dois aspectos. Nossa matriz mais completa, D-E, retornou correlação entre quatro PCs (que somam 43.7% da variância da dieta) e volume encefálico. Esses PCs são relativos à influência de diversos itens na dieta, especialmente folhas, frutos, sementes e fungos. Por outro lado, a matriz mais incompleta, D-E-V, retornou apenas PC5 (11% da variância da dieta, especialmente influenciado por flores e fungos) correlacionado ao volume encefálico. Nossas análises, portanto, encontraram apenas evidência parcial entre o consumo de frutos e o volume encefálico, a depender da completude da matriz analisada. Desta maneira, estes resultados não fornecem suporte robusto à hipótese de Allen (1879) sobre esta relação.

Os resultados das análises de correlação entre a visão cromática e o volume encefálico foram independentes da completude das matrizes analisadas. O volume encefálico sempre apresentou forte correlação com a visão cromática, em especial com o estado polimórfico. Entretanto, como ambas as características também apresentam forte sinal filogenético, não é possível indicar se uma teria atuado como pressão seletiva para a outra.

Barton (1998b) mostrou que a variação do tamanho cerebral está associada com a especialização visual. Em especial, o número de neurônios das camadas parvocelulares do núcleo geniculado lateral (NGL) estão correlacionadas com as variáveis ecológicas — no caso do estudo, a dieta e o tamanho do grupo social. Considerando que estudos sugerem que cérebros de espécies frugívoras são maiores (DeCasien, Williams e Higham, 2017), e conhecendo as funções da via pavoceular (Livingstone e Hubel, 1988; Zeki e Shipp, 1988; Casagrande, 1994; Barton, 1998b), o autor sugere que a capacidade de perceber e selecionar frutos utilizando as pistas visuais, como a cor, foram as pressões seletivas para os cérebros maiores das espécies de frugívoros. No presente estudo, o volume encefálico apresentou-se mais fortemente associado à visão polimórfica do que à visão tricromata, dicromata ou monocromata. É interessante notar, nesse caso, que é entre os catarrinos em que se encontram os maiores volumes cerebrais e a tricromacia obrigatória. Assim, os resultados agregados da literatura apontam que a visão cromática não deve ter sido fator preponderante no volume encefálico destas espécies. Indo além, o grau de convergência orbital se correlaciona com a expansão das estruturas visuais do cérebro e, em consequência, com o volume cerebral (Barton, 2004).

Apesar de bem sustentada a correlação entre a expansão do sistema visual e o volume cerebral, o mesmo não parece ser o caso para o sistema olfativo. Há uma correlação negativa entre o NGL, uma estrutura visual, e o bulbo olfativo (Barton e Harvey, 2000), sugerindo um *trade-off* em primatas entre o sistema visual e olfativo. Esse sistema compensatório parece estar ligado ao hábito diurno e noturno das espécies. De fato, foi vista associação do NGL com



primatas diurnos (inclusive em espécies frugívoras) e associações de expansão das estruturas olfativas com primatas noturnos (Barton, Purvis e Harvey, 1995). Além disso, já foi demonstrado correlação do sistema olfativo, especificamente o bulbo olfatório acessório com os sistemas sociais e de acasalamento (Barton, 2006).

## 5.2 Perspectivas futuras

Acreditamos que algumas limitações do nosso estudo devem ser levadas em consideração, principalmente para os estudos que derem seguimento à presente linha de pesquisa. Quanto aos dados de dieta, foram encontradas sérias limitações: (1) a bibliografia possui estudos com diferentes metodologias para a composição da dieta (*e. g.* por observação, análise fecal, análise estomacal, entre outros), e (2) os estudos tinham períodos muito diferentes de duração (*i. e.* semanas, meses ou anos) e isso podia ter um certo tipo de interferência no resultado considerando à influência da sazonalidade na dieta de primatas (Porter, Gilbert e Fleagle, 2014).

Acreditamos que pode ser útil pesquisar sobre regiões encefálicas específicas e suas correlações com a dieta (Chambers, Heldstab e O'Hara, 2021) e com a visão cromática, assim como feito em trabalhos aqui citados (Hofman, 1983; Barton, Purvis e Harvey, 1995; Barton, 1998b, 2006; Barton e Harvey, 2000), associando a filogenia à análise. Isso pode permitir que se entenda mais a respeito história evolutiva das especializações encefálicas das espécies de primatas e porque essas especializações diferem tanto entre os diferentes gêneros de primatas.

Por fim, ressaltamos que fizemos uma busca detalhada em torno desses três aspectos, e com essa pesquisa vimos que dependendo da completude da matriz de dados os resultados poderiam seguir para uma direção ou para outra. Isto posto, concluímos que as hipóteses postuladas anteriormente não explicam tão bem a existência de pressões seletivas (de dieta ou visão) na evolução do encéfalo. Isso pode ter acontecido porque simplesmente podem ou não ter havido pressões seletivas, e o acaso imperou. Por outro lado, alguns outros fatores que não investigamos (*e. g.* como no caso da hipótese da Isbell (2006)) podem ter sido importantes na história evolutiva dos primatas no desenvolvimento da dieta, visão e do próprio encéfalo, para a seleção de características ou mesmo para a geração de características (West-Eberhard, 1989). Ou seja, a própria interação com o meio pode ter levado ao surgimento de características, posteriormente levando à uma acomodação genética, como pressupõe a síntese evolutiva estendida (Lale et al., 2015). Em vista disso, mais estudos são necessários para investigar a respeito dos possíveis fatores que influenciaram no desenvolvimento do encéfalo em primatas.

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos resultados indicaram consistentes correlações entre a dieta e o volume encefálico e entre a dieta e a visão de cor em primatas não humanos, mesmo levando a história evolutiva em consideração. Primeiramente, os resultados aqui apresentados indicam que alguns itens da dieta possuem consistentes sinais filogenéticos em todas as análises, principalmente folhas, frutos e goma. Mesmo levando a não-independência dos táxons dada pelo compartilhamento da história evolutiva, nossas análises indicam uma alta correlação entre volume encefálico e a visão cromática. Além disso, nossas análises apresentaram uma alta correlação do volume encefálico com a visão cromática nos primatas, especificamente com a visão polimórfica. Folhas e frutos apresentaram correlação significativa com o volume encefálico, correlação negativa e positiva, especificamente. Além disso, os resultados apontaram que as dietas de frutos, flores e goma possuem correlação significativa com a visão. Portanto, nossos resultados podem sugerir que a evolução da visão cromática e do volume encefálico são bem explicados pela história evolutiva do grupo, bem como a tendência pela folivoria e frugivoria. Portanto, há correlação entre alguns itens da dieta e a visão de cor em primatas, mas não há evidências suficientes para indicar se houve pressão seletiva de uma característica levando ao desenvolvimento das outras. Nosso trabalho, portanto, cumpre o que inicialmente se propõe, e estabelece uma base para que outras hipóteses relacionadas à evolução da dieta, visão e encéfalo em primatas possam ser testadas.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdi, H. and Williams, L.J. (2010) 'Principal component analysis', *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, pp. 433–459. Available at: <https://doi.org/10.1002/wics.101>.
- Adams, D.C. (2014) 'A method for assessing phylogenetic least squares models for shape and other high-dimensional multivariate data', *Evolution*, 68(9), pp. 2675–2688. Available at: <https://doi.org/10.1111/evo.12463>.
- Adams, D.C. *et al.* (2016) 'geomorph: software for geometric morphometric analyses'. R package.
- Agetsuma, N. (1995) 'Dietary selection by Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*): the influence of food availability and temperature.', *International Journal of Primatology*, 16(4), pp. 611–627.
- Albernaz, A.L.K.M. (1997) 'Home range size and habitat use in the black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*)', *International Journal of Primatology*, 18(6), pp. 877–887. Available at: <https://doi.org/10.1023/A:1026387912013>.
- Allen, G. (1879) *The colour-sense: Its origin and development: an essay in comparative psychology*. 2nd edn. Trübner & Co.
- Allen, K.L. and Kay, R.F. (2012) 'Dietary quality and encephalization in platyrrhine primates', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1729), pp. 715–721. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1311>.
- Allman, J. (1988) 'Variations in visual cortex organization in primates.', *Neurobiology of neocortex*, pp. 29–40.
- Ayres, J.M. (1981) *Observações sobre a ecologia eo comportamento dos cuxiús (Chiropotes albinasus e Chiropotes satanas, Cebidae: Primates)*. MS thesis. Insituto Nacional de Pesquisas da Amazonia and Fundacao Universidade do Amazonas.
- Ayres, J.M. (1989) 'Comparative feeding ecology of the Uakari and Bearded Saki, Cacajao and Chiropotes', *Journal of Human Evolution*, 18(7), pp. 697–716. Available at: [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(89\)90101-2](https://doi.org/10.1016/0047-2484(89)90101-2).
- Badrian, N. and Malenky, R.K. (1984) 'Feeding ecology of *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire.', *The pygmy chimpanzee.*, pp. 275–299.
- Barton, R.A. (1998a) 'Visual specialization and brain evolution in primates', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1409), pp. 1933–1937. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0523>.
- Barton, R.A. (1998b) 'Visual specialization and brain evolution in primates', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1409), pp. 1933–1937. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0523>.

Barton, R.A. (2004) *Binocularity and brain evolution in primates*. Available at: [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0401955101](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0401955101).

Barton, R.A. (2006) 'Olfactory evolution and behavioral ecology in primates', in *American Journal of Primatology*, pp. 545–558. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20251>.

Barton, R.A. and Harvey, P.H. (2000) 'Mosaic evolution of brainstructure in mammals', *Nature*, 405.

Barton, R.A., Purvis, A. and Harvey, P.H. (1995) 'Evolutionary radiation of visual and olfactory brain system in primates, bats and insectivores', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 348(1326), pp. 381–392. Available at: <https://doi.org/10.1098/rstb.1995.0076>.

Bearder, S.K. and Martin, R.D. (1980) 'Acacia gum and its use by bushbabies, *Galago senegalensis* (Primates: Lorisidae).', *International Journal of Primatology*, 1(2), pp. 103–128.

Beeson, M. *et al.* (1996) 'Food habits of guenons (*Cercopithecus* spp.) in Afro-montane forest', *African Journal of Ecology*, 34(2), pp. 202–210. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1996.tb00614.x>.

Bowler, M. and Bodmer, R.E. (2011) 'Diet and food choice in Peruvian red uakaris (*Cacajao calvus ucayalii*): selective or opportunistic seed predation?', *International Journal of Primatology*, 35(2), pp. 1109–1122.

Bowmaker, J.K. *et al.* (1991) 'Photosensitive and photostable pigments in the retinae of Old World monkeys', *Journal of Experimental Biology*, 156, pp. 1–19.

Bowmaker, J.K., Jacobs, G.H. and Mollon, J.D. (1987) 'Polymorphism of photopigments in the squirrel monkey: a sixth phenotype.', *Proceedings of the Royal society of London. Series B. Biological sciences*, 231, pp. 383–390.

Britt, A. (2000) 'Diet and feeding behaviour of the black-and-white ruffed lemur (*Varecia variegata variegata*) in the Betampona Reserve, eastern Madagascar', *Folia Primatologica*, 71(3), pp. 133–141. Available at: <https://doi.org/10.1159/000021741>.

Brown, Alejandro D.; Zunino, G.E. (1990) 'Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: evidence for adaptability', *Folia Primatology*, 54, pp. 187–195.

Brugiere, D. *et al.* (2002) 'Primate diet and biomass in relation to vegetation composition and fruiting phenology in a rain forest in Gabon', *International Journal of Primatology*, 23(5), pp. 999–1024. Available at: <https://doi.org/10.1023/A:1019693814988>.

Bunce, J.A. *et al.* (2011) 'Characterization of opsin gene alleles affecting color vision in a wild population of titi monkeys (*Callicebus brunneus*)', *American Journal of Primatology*, 73(2), pp. 189–196. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20890>.

Burns, M.D. and Sidlauskas, B.L. (2019) 'Ancient and contingent body shape diversification in a hyperdiverse continental fish radiation', *Evolution*, 73(3), pp. 569–587. Available at: <https://doi.org/10.1111/evo.13658>.

Bustamante-Manrique, S. *et al.* (2021) ‘Activity budget, home range and diet of the Colombian night monkey (*Aotus lemurinus*) in peri-urban forest fragments’, *Primates*, 62(3), pp. 529–536. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00895-w>.

Byrne, H. *et al.* (2016) ‘Phylogenetic relationships of the New World titi monkeys (*Callicebus*): First appraisal of taxonomy based on molecular evidence’, *Frontiers in Zoology*, 13(1). Available at: <https://doi.org/10.1186/s12983-016-0142-4>.

Byrne, R.W. and Corp, N. (2004) ‘Neocortex size predicts deception rate in primates’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1549), pp. 1693–1699. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2780>.

Byrne, R.W. and Whiten, A. (1988) *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*.

Caine, N.G. and Mundy, N.I. (2000) ‘Demonstration of a foraging advantage for trichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) dependent on food colour’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1442), pp. 439–444. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1019>.

Caine, N.G., Osorio, D. and Mundy, N.I. (2010) ‘A foraging advantage for dichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) at low light intensity’, *Biology Letters*, 6(1), pp. 36–38. Available at: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0591>.

de Carvalho, O., Ferrari, S.F. and Strier, K.B. (2004) ‘Diet of a muriqui group (*Brachyteles arachnoides*) in continuous primary forest’, *Primates*, 45(3), pp. 201–204. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10329-004-0079-7>.

Casagrande, V.A. (1994) ‘A thirdparallel visualpathway to primate area V1’, *Trends in Neuroscience*, 17(7), pp. 305–310.

Catenacci, L.S. *et al.* (2016) ‘Diet and Feeding Behavior of *Leontopithecus chrysomelas* (*Callitrichidae*) in Degraded Areas of the Atlantic Forest of South-Bahia, Brazil’, *International Journal of Primatology*, 37(2), pp. 136–157. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9889-x>.

Chalfin, B.P. *et al.* (2007) ‘Scaling of neuron number and volume of the pulvinar complex in new world primates: Comparisons with humans, other primates, and mammals’, *Journal of Comparative Neurology*, 504(3), pp. 265–274. Available at: <https://doi.org/10.1002/cne.21406>.

Chambers, H.R., Heldstab, S.A. and O’Hara, S.J. (2021) ‘Why big brains? A comparison of models for both primate and carnivore brain size evolution’, *PLoS ONE*, 16(12 December). Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0261185>.

Changizi, M.A., Zhang, Q. and Shimojo, S. (2006) ‘Bare skin, blood and the evolution of primate colour vision’, *Biology Letters*, 2(2), pp. 217–221. Available at: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0440>.

Chapman, C.A. (1987) ‘Flexibility in diets of three species of costa rican primates’, *Folia Primatology*, 49, pp. 90–105.

Chapman, C.A. and Fedigan, L.M. (1990) 'Dietary Differences between Neighboring *Cebus capucinus* Groups: Local Traditions, Food Availability or Responses to Food Profitability?', *Folia Primatology*, 54, pp. 177–186.

Clutton-Brock, T.H. and Harvey, P.H. (1980) 'Primates, brains and ecology', *Journal of Zoology*, 190(3), pp. 309–323. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1980.tb01430.x>.

Cooke, C.A. (2012) *The feeding, ranging, and positional behaviors of *Cercocebus torquatus*, the red-capped mangabey*, in *Sette Cama Gabon: a phylogenetic perspective*. The Ohio State University.

Cords, Marina. (1986) 'Interspecific and Intraspecific Variation in Diet of Two Forest Guenons, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis*', *Journal of animal ecology*, 55(3), pp. 811–827.

Corso, J. *et al.* (2016) 'Highly polymorphic colour vision in a New World monkey with red facial skin, the bald uakari (*Cacajao calvus*).', *Proceedings. Biological sciences*, 283(1828). Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0067>.

Cortés-Ortiz, L. *et al.* (2003) 'Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*', *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26(1), pp. 64–81. Available at: [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00308-1](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00308-1).

Crandlemire-Sacco, J. (1988) 'An ecological comparison of two sympatric primates: *Saguinus fuscicollis* and *Callicebus moloch* of Amazonian Peru', *Primates*, 29(4), pp. 465–475. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02381134>.

Cunha, A.A., Vieira, M. v. and Grelle, C.E.V. (2006) 'Preliminary observations on habitat, support use and diet in two non-native primates in an urban Atlantic forest fragment: The capuchin monkey (*Cebus* sp.) and the common marmoset (*Callithrix jacchus*) in the Tijuca forest, Rio de Janeiro', *Urban Ecosystems*, 9(4), pp. 351–359. Available at: <https://doi.org/10.1007/s11252-006-0005-4>.

Dao-Ying, L. (1993) 'Feeding and vocal behaviours of black gibbons (*Hylobates concolor*) in Yunnan: a preliminary study', *Folia Primatology*, 60, pp. 94–105.

Dasilva, G.L. (1994) 'Diet of *Colobus polykomos* on Tiwai Island: Selection of food in relation to its seasonal abundance and nutritional quality', *International Journal of Primatology*, 15(5), pp. 655–680. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02737426>.

Davenport, T.R.B. *et al.* (2010) 'Diet and feeding patterns in the kipunji (*Rungwecebus kipunji*) in Tanzania's Southern Highlands: A first analysis', *Primates*, 51(3), pp. 213–220. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10329-010-0190-x>.

Davies, A.G. and Baillie, I.C. (1988) 'Soil-eating by red leaf monkeys (*Presbytis rubicunda*) in Sabah, Northern Borneo. ', *Biotropica*, pp. 252–258.

Davies, G. (1991) 'Seed-eating by red leaf monkeys (*Presbytis rubicunda*) in dipterocarp forest of northern borneo', *International Journal of Primatology*, 12(2), pp. 119–144. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02547577>.

- DeCasien, A.R., Williams, S.A. and Higham, J.P. (2017) 'DeCasien et al., 2017', *Nature Ecology & Evolution*, 1.
- Deeb, S.S. *et al.* (1994) 'Sequence divergence of the red and green visual pigments in great apes and humans', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(15), pp. 7262–7266. Available at: <https://doi.org/10.1073/pnas.91.15.7262>.
- Deegan, J.F. and Jacobs, G.H. (2001) 'Spectral sensitivity of gibbons: Implications for photopigments and color vision', *Folia Primatologica*, 72(1), pp. 26–29. Available at: <https://doi.org/10.1159/000049915>.
- Defler, T.R. and Defler, S.B. (1996) 'Diet of a Group of *Lagothrix Lagothricha*', *International Journal of Primatology*, 17(2).
- Dew, J.L. (2005) 'Foraging, food choice, and food processing by sympatric ripe-fruit specialists: *Lagothrix lagotricha poeppigii* and *Ateles belzebuth belzebuth*', *International Journal of Primatology*, 26(5), pp. 1107–1135. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-005-6461-5>.
- Dietz, J.M., Peres, C.A. and Pinder, L. (1997) 'Foraging ecology and use of space in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*)', *American Journal of Primatology*, 41(4), pp. 289–305. Available at: [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1997\)41:4<289::AID-AJP2>3.0.CO;2-T](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1997)41:4<289::AID-AJP2>3.0.CO;2-T).
- Dolotovskaya, S. *et al.* (2017) 'Comparing mitogenomic timetrees for two African savannah primate genera (*Chlorocebus* and *Papio*)', *Zoological Journal of the Linnean Society*, 181(2), pp. 471–483. Available at: <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx001>.
- Dominy, N.J. and Lucas, P.W. (2001) 'Ecological importance of trichromatic vision to primates.', *Nature*, 410(6826), pp. 363–6. Available at: <https://doi.org/10.1038/35066567>.
- Donati, G. *et al.* (2001) 'Nocturnal activity in the cathemeral red-fronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*), with observations during a lunar eclipse.', *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 53(2), pp. 69–78.
- Donati, G., Lunardini, A. and Kappeler, P.M. (1999) 'Cathemeral Activity of Red-Fronted Brown Lemurs (*Eulemur Fulvus Rufus*) in the Kirindy Forest/CFPF.', in *New Directions in Lemur Studies*. Springer, Boston, MA, pp. 119–137.
- Duc, H.M., Baxter, G.S. and Page, M.J. (2009) 'Diet of *Pygathrix nigripes* in southern Vietnam', *International Journal of Primatology*, 30(1), pp. 15–28. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-008-9325-y>.
- Dulai, K.S. *et al.* (1994) 'Sequence divergence, polymorphism and evolution of the middle-wave and long-wave visual pigment genes of great apes and old world monkeys', *Vision Research*, 34(19), pp. 2483–2491. Available at: [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)90233-X](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)90233-X).
- Dulai, K.S. *et al.* (1999) 'The Evolution of Trichromatic Color Vision by Opsin Gene Duplication in New World and Old World Primates', *Genome Research*, 9(7), pp. 629–638. Available at: [www.genome.org](http://www.genome.org).

- Dunbar, R.I.M. (1998) 'The Social Brain Hypothesis', *Evolutionary Anthropology*, 6(5), pp. 178–190.
- Dunbar, R.I.M. and Shultz, S. (2007) 'Understanding primate brain evolution', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), pp. 649–658. Available at: <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.2001>.
- Dunbar, R.I.M. and Shultz, S. (2017) 'Why are there so many explanations for primate brain evolution?', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372. Available at: <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0244>.
- Egler, S.G. (1992) 'Feeding ecology of *Saguinus bicolor bicolor* (Callitrichidae: Primates) in a relict forest in Manaus, Brazilian Amazonia', *Folia Primatology*, 59, pp. 61–76.
- Elliot, D.G. (1913) *A review of the primates. Series: Monograph series (American Museum of Natural History)*.
- Eng, C.M. *et al.* (2009) 'The morphology of the masticatory apparatus facilitates muscle force production at wide jaw gapes in tree-gouging common marmosets (*Callithrix jacchus*)', *Journal of Experimental Biology*, 212(24), pp. 4040–4055. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.029983>.
- Engqvist, A. and Richard, A. (1991) 'Diet as a Possible Determinant of Cathemeral Activity Patterns in Primates', *Folia Primatology*, 57, pp. 169–172.
- Enstam, K.L. and Isbell, L.A. (2007) 'The guenons (genus *Cercopithecus*) and their allies: behavioral ecology of polyspecific associations.', *Primates in perspective*, pp. 252–274.
- Estrada, A. (1984) 'Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico', *International Journal of Primatology*, 5(2), pp. 105–131. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02735736>.
- Estrada, A. and Coates-Estrada, R. (1986) 'Use of leaf resources by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico', *American Journal of Primatology*, 10(1), pp. 51–66. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.1350100106>.
- Fashing, P.J. *et al.* (2014) 'Gelada feeding ecology in an intact ecosystem at Guassa, Ethiopia: Variability over time and implications for theropit and hominin dietary evolution', *American Journal of Physical Anthropology*, 155(1), pp. 1–16. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.22559>.
- Fedigan, L.M. *et al.* (2014) 'The heterozygote superiority hypothesis for polymorphic color vision is not supported by long-term fitness data from wild neotropical monkeys', *PLoS ONE*, 9(1). Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084872>.
- Felsenstein, J. (1985) 'Phylogenies and the Comparative Method', *The American Society of Naturalists*, 125(1), pp. 1–15. Available at: <https://www.jstor.org/stable/2461605>.
- Felsenstein, J. (1988) 'Phylogenies and Quantitative Characters', *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19, pp. 445–471. Available at: [www.annualreviews.org](http://www.annualreviews.org).



Ferrari, S.F. and Rylands, A.B. (1994) 'Activity Budgets and Differential Visibility in Field Studies of Three Marmosets (*Callithrix* spp.)', *Folia Primatologica*, 63(2), pp. 78–83. Available at: <https://doi.org/10.1159/000156795>.

di Fiore, A. (2003) 'Ranging behavior and foraging ecology of lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in Yasuní National Park, Ecuador', *American Journal of Primatology*, 59(2), pp. 47–66. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.10065>.

Fiore, A. di (2004) 'Diet and feeding ecology of woolly monkeys in a Western Amazonian rain forest', *International Journal of Primatology*, 25(4), pp. 767–801. Available at: <https://doi.org/10.1023/B:IJOP.0000029122.99458.26>.

di Fiore, A. *et al.* (2015) 'The rise and fall of a genus: Complete mtDNA genomes shed light on the phylogenetic position of yellow-tailed woolly monkeys, *Lagothrix flavicauda*, and on the evolutionary history of the family Atelidae (Primates: Platyrrhini)', *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82(PB), pp. 495–510. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.03.028>.

Fiore, A. di and Rodman, P.S. (2001) 'Time allocation patterns of lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in a neotropical Terra Firma forest', *International Journal of Primatology*, 22(3), pp. 449–480. Available at: <https://doi.org/10.1023/A:1010759729567>.

Fish, J.L. and Lockwood, C.A. (2003) 'Dietary constraints on encephalization in primates', *American Journal of Physical Anthropology*, 120(2), pp. 171–181. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.10136>.

Fleagle, J.G., Gilbert, C.C. and Baden, A.L. (2010) 'Primate cranial diversity', *American Journal of Physical Anthropology*, 142(4), pp. 565–578. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.21272>.

Fleagle, J.G. and Seiffert, E.R. (2020) 'The Phylogeny of Primates', in *Evolutionary Neuroscience*. Elsevier, pp. 483–518. Available at: <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-820584-6.00020-9>.

Fox, E.B.A. *et al.* (2004) 'Intra- and interpopulational differences in orangutan (*Pongo pygmaeus*) activity and diet: Implications for the invention of tool use', *American Journal of Physical Anthropology*, 125(2), pp. 162–174. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.10386>.

de Freitas, C.H. *et al.* (2008) 'Agricultural crops in the diet of bearded capuchin monkeys, *Cebus libidinosus* Spix (Primates: Cebidae), in forest fragments in southeast Brazil', *Revista Brasileira de Zoologia*, 25(1), pp. 32–39. Available at: <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000100006>.

Fuentes, A. (1996) 'Feeding and ranging in the Mentawai Island Langur (*Presbytis potenziani*)', *International Journal of Primatology*, 17(4), pp. 525–548. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02735190>.

Fuentes, A. (1998) 'Re-evaluating primate monogamy.', *American Anthropologist*, 100(4), pp. 890–907.

- Fuzessy, L. *et al.* (2022) 'Phylogenetic congruence between Neotropical primates and plants is driven by frugivory', *Ecology Letters*, 25, pp. 320–329.
- Galetti, M. and Pedroni, F. (1994) 'Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil', *Journal of Tropical Ecology*, 10(1), pp. 27–39. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0266467400007689>.
- Garamszegi, L.Z. and Eens, M. (2004) 'Brain space for a learned task: Strong intraspecific evidence for neural correlates of singing behavior in songbirds', *Brain Research Reviews*, pp. 187–193. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2003.12.001>.
- Garber, P.A. (1984) 'Proposed nutritional importance of plant exudates in the diet of the panamanian tamarin, *Saguinus oedipus geoffroyi*', 5(1).
- Garber, P.A. (1993) 'Seasonal patterns of diet and ranging in two species of tamarin monkeys: Stability versus variability', *International Journal of Primatology*, 14(1), pp. 145–166. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02196509>.
- Garbino, G.S.T. (2013) 'Filogenia da tribo Callitrichini Thomas, 1903 (Primates, Platyrrhini, Callitrichinae), com base em caracteres morfológicos', 1903, p. 193. Available at: <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>.
- Gaulin, S.J.C. and Gaulin, C.K. (1982) 'Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest', *International Journal of Primatology*, 3(1), pp. 1–32. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02693488>.
- Gautier-Hion, A. (1980) 'Seasonal variations of diet related to species and sex in a community of *Cercopithecus* monkeys.', *The Journal of Animal Ecology*, pp. 237–269.
- Gautier-Hion, A. (1983) 'Leaf consumption by monkeys in western and eastern Africa: a comparison.', *African Journal of Ecology*, 21(2), pp. 107–113.
- Gilbert, C.C. (2011) 'Phylogenetic analysis of the African papionin basicranium using 3-D geometric morphometrics: The need for improved methods to account for allometric effects', *American Journal of Physical Anthropology*, 144(1), pp. 60–71. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.21370>.
- Gittins, S.P. and Raemaekers, J.J. (1980) 'Siamang, lar and agile gibbons.', *Springer*, pp. 63–106.
- González-Zamora, A. *et al.* (2009) 'Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in mesoamerica: Current knowledge and future directions', *American Journal of Primatology*, 71(1), pp. 8–20. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20625>.
- Groves, C.P. (2001) 'Primate taxonomy.', *Smithsonian Institution Press* [Preprint].
- Hanya, G. and Bernard, H. (2012) 'Fallback Foods of Red Leaf Monkeys (*Presbytis rubicunda*) in Danum Valley, Borneo', *International Journal of Primatology*, 33(2), pp. 322–337. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9580-9>.
- Happel, R.E. (1982) 'Ecology of *Pithecia hirsuta* in Peru', *Journal of Human Evolution*, 11(7), pp. 581–590. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(82\)80005-5](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(82)80005-5).

Harmon, L.J. *et al.* (2008) 'GEIGER: Investigating evolutionary radiations', *Bioinformatics*, 24(1), pp. 129–131. Available at: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm538>.

Harris, E.E. and Disotell, T.R. (1998) 'Nuclear gene trees and the phylogenetic relationships of the mangabeys (Primates: Papionini)', *Molecular Biology and Evolution*, 15(7), pp. 892–900. Available at: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025993>.

Harris, T.R. and Chapman, C.A. (2007) 'Variation in diet and ranging of black and white colobus monkeys in Kibale National Park, Uganda', *Primates*, 48(3), pp. 208–221. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0036-8>.

Harrison, M.J.S. (1983a) 'Age and sex differences in the diet and feeding strategies of the green monkey, *Cercopithecus sabaues*', *Animal Behaviour*, 31(4), pp. 969–977. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80001-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80001-3).

Harrison, M.J.S. (1983b) 'Patterns of range use by the green monkey, *Cercopithecus sabaues*, at Mt. Assirik, Senegal', *Folia Primatologica*, 41(3–4), pp. 157–179. Available at: <https://doi.org/10.1159/000156129>.

Healy, S.D. and Rowe, C. (2007) 'A critique of comparative studies of brain size', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Royal Society, pp. 453–464. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3748>.

Heiduck, S. (1997) 'Food choice in masked titi monkeys (*Callicebus personatus melanochir*): selectivity or opportunism?', *International Journal of Primatology*, 18(4), pp. 487–502.

Henzi, S.P. *et al.* (2011) 'Troop Size, Habitat Use, and Diet of Chacma Baboons (*Papio hamadryas ursinus*) in Commercial Pine Plantations: Implications for Management', *International Journal of Primatology*, 32(4), pp. 1020–1032. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9519-6>.

Herrmann, E. *et al.* (2007) 'Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis.', *Science*, 317(5843), pp. 1360–1366.

Heymann, E.W. (2011) 'Florivory, Nectarivory, and Pollination - A Review of Primate-Flower Interactions', *Society for Tropical Ecology*, 17, pp. 41–52. Available at: <http://primatelit.library.wisc.edu>.

Hill, D.A. (1997) 'Seasonal variation in the feeding behavior and diet of Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) in lowland forest of Yakushima', *American Journal of Primatology*, 43(4), pp. 305–322. Available at: [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1997\)43:4<305::AID-AJP2>3.0.CO;2-0](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1997)43:4<305::AID-AJP2>3.0.CO;2-0).

Hiramatsu, Chihiro; Tsutsui, Toko; Matsumoto, Yoshifumi; Aureli, Filippo; Fedigan, Linda M.; Kawamura, S. (2005) 'Color vision polymorphism in wild capuchins (*Cebus capucinus*) and spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Costa Rica', *American Journal of Primatology*, 67, pp. 447–461. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp>.

Hiwatashi, T. *et al.* (2011) 'Gene conversion and purifying selection shape nucleotide variation in gibbon L/M opsin genes.', *BMC evolutionary biology*, 11(1), pp. 1–14.

Hladik, C.M. (1975) 'Ecology, diet, and social patterning in Old and New World primates', in *Socioecology and Psychology of Primates*, pp. 3–35.

Hladik, C.M., Charles-Dominique, P. and Petter, J.J. (1980) 'Feeding strategies of five nocturnal prosimians in the dry forest of the west coast of Madagascar.', in *Nocturnal Malagasy primates: ecology, physiology, and behavior*, pp. 41–73.

Hofman, M.A. (1983) *VOLUME 58, No. 4 THE QUARTERLY REVIEW OF BIOLOGY THE QUARTERLY REVIEW of BIOLOGY ENERGY METABOLISM, BRAIN SIZE AND LONGEVITY IN MAMMALS*. Available at: <http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>.

Hogan, J.D. *et al.* (2018) 'Trichromatic perception of flower colour improves resource detection among New World monkeys', *Scientific Reports*, 8(1). Available at: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28997-4>.

Hohmann, G. (2009) 'The Diets of Non-human Primates: Frugivory, Food Processing, and Food Sharing', *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, (9781402096983), pp. 1–14. Available at: [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0_1).

Honacki, J.H., Kinman, K.E. and Koepl, J.W. (1982) *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Allen Press and the Association of Systematics Collections.

Hoshino, J. (1985) 'Feeding ecology of mandrills (*Mandrillus sphinx*) in campo animal reserve, Cameroon', *Primates*, 26(3), pp. 248–273. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02382401>.

Hunt, D.M. *et al.* (1998) *Molecular evolution of trichromacy in primates*, *Vision Research*.

Isbell, L.A. (1998) 'Diet for a small primate: Insectivory and gummivory in the (large) patas monkey (*Erythrocebus patas pyrrhonotus*)', *American Journal of Primatology*, 45(4), pp. 381–398. Available at: [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1998\)45:4<381::AID-AJP5>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)45:4<381::AID-AJP5>3.0.CO;2-S).

Isbell, L.A. (2006) 'Snakes as agents of evolutionary change in primate brains.', *Journal of human evolution*, 51(1), pp. 1–35.

Isler, K. *et al.* (2008) 'Endocranial volumes of primate species: scaling analyses using a comprehensive and reliable data set', *Journal of Human Evolution*, 55(6), pp. 967–978. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.08.004>.

Jacobs, Gerald H.; Neitz, Maureen; Deegan, Jess F.; Neitz, J. (1996) 'Trichromatic colour vision in New World monkeys', *Nature*, 382, pp. 156–158.

Jacobs, G.H. (1984) 'Within-species variations in visual (*Saimiri sciureus*): color vision', *Vision research*, 24(10), pp. 1267–1277.

Jacobs, G. H. *et al.* (1993) 'Photopigments and color vision in the nocturnal monkey, *Aotus*.', *Vision Research*, 33(13), pp. 1773–1783.

Jacobs, Gerald H *et al.* (1993) *Photopigments and Color Vision in the Nocturnal Monkey, Aotus, Vision Res.*

Jacobs, G.H. (1993) 'The distribution and nature of colour vision among the mammals', *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, pp. 413–471. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1993.tb00738.x>.

Jacobs, G.H. (1994) 'Variations in primate color vision: Mechanisms and utility', *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 3(6), pp. 196–205. Available at: <https://doi.org/10.1002/evan.1360030606>.

Jacobs, G.H. (1998) *A perspective on color vision in platyrrhine monkeys, Vision Research.*

Jacobs, G.H. (2007) 'New World Monkeys and Color', *International Journal of Primatology*, 28(4), pp. 729–759. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9168-y>.

Jacobs, G.H. (2008) 'Primate color vision: A comparative perspective', *Visual Neuroscience*, pp. 619–633. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0952523808080760>.

Jacobs, G.H. (2013) 'Losses of functional opsin genes, short-wavelength cone photopigments, and color vision - A significant trend in the evolution of mammalian vision', *Visual Neuroscience*, pp. 39–53. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0952523812000429>.

Jacobs, G.H. and Deegan II, J.F. (2003) 'Cone pigment variations in four genera of New World monkeys.', *Vision research*, 43(3), pp. 227–236.

Jacobs, G.H. and Deegan, J.F. (1993) 'Photopigments underlying color vision in ringtail lemurs (*Lemur catta*) and brown lemurs (*Eulemur fulvus*)', *American Journal of Primatology*, 30(3), pp. 243–256. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.1350300307>.

Jacobs, G.H. and Deegan, J.F. (1999) 'Uniformity of colour vision in Old World monkeys', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1432), pp. 2023–2028. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0881>.

Jacobs, G.H. and Deegan, J.F. (2003) 'Cone pigment variations in four genera of new world monkeys', *Vision Research*, 43(3), pp. 227–236. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(02\)00565-5](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(02)00565-5).

Jacobs, G.H., Neitz, M. and Neitz, J. (1996) 'Mutations in S-cone pigment genes and the absence of colour vision in two species of nocturnal primate', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263(1371), pp. 705–710. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0105>.

Jacobs, R.L. (2016) *The evolution of color vision in red-bellied lemurs (Eulemur rubriventer).*, *Dissertation Abstracts International Section A: Humanities and Social Sciences*. Available at: <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&AuthType=ip,sso,url,uid&db=psyh&AN=2016-37856-198&lang=pt-br&site=eds-live&scope=site&authtype=sso>.

Jacq, C., Miller, J.R. and Brownlee, G.G. (1977) 'A pseudogene structure in 5S DNA of *Xenopus laevis*.' *Cell*, 12(1), pp. 109–120.

Julliot, C. and Sabatier, D. (1993) 'Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana', *International Journal of Primatology*, 14(4), pp. 527–550. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02215446>.

Kamilar, Jason M. and Cooper, N. (2013) 'Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618). Available at: <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0341>.

Kamilar, J. M. and Cooper, N. (2013) 'Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history.', *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618).

Kano, T. and Mulavwa, M. (1984) 'Feeding ecology of the pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba.', *The pygmy chimpanzee*, pp. 233–274.

Kaplin, B.A., Munyaligoga, V. and Moermond, T.C. (1998) 'The influence of temporal changes in fruit availability on diet composition and seed handling in blue monkeys (*Cercopithecus mitis doggetti*)', *Biotropica*, 30(1), pp. 56–71. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00369.x>.

Kappeler, P.M. and Erkert, H.G. (2003) 'On the Move around the Clock: Correlates and Determinants of Cathemeral Activity in Wild Redfronted Lemurs (*Eulemur fulvus rufus*)', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(4), pp. 359–369.

Kavanagh, M. (1978) 'The diet and feeding behaviour of *Cercopithecus aethiops tantalus*', *Folia Primatology*, 30, pp. 30–63.

Kelley, J. (1990) 'Incisor microwear and diet in three species of colobus', *Folia Primatology*, 55, pp. 73–84.

Kim, S., Lappan, S. and Choe, J.C. (2011) 'Diet and ranging behavior of the endangered Javan gibbon (*Hylobates moloch*) in a submontane tropical rainforest', *American Journal of Primatology*, 73(3), pp. 270–280. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20893>.

Kinzey, W.G. (1992) 'Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae', *American Journal of Physical Anthropology*, 88(4), pp. 499–514. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330880406>.

Kinzey, W.G. and Becker, M. (1983) *Activity Pattern of the Masked Titi Monkey, Callicebus personatus*, *Primates*, 24, 337-343.

Kinzey, W.G. and Norconk, M.A. (1990) 'Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates', *American Journal of Physical Anthropology*, 81(1), pp. 5–15. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330810103>.

Kinzey, W.G. and Norconk, M.A. (1993) 'Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by Pithecia and Chiropotes in Surinam and Venezuela', *International Journal of Primatology*, 14(2), pp. 207–227. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02192632>.

Kool, K.M. (1993) 'The diet and feeding behavior of the silver leaf monkey (*Trachypithecus auratus sondaicus*) in Indonesia', *International Journal of Primatology*, 14(5), pp. 667–700. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02192186>.

Kress, W.J. (1993) *Coevolution of plants and animals: Pollination of flowers by primates in Madagascar*. Available at: <https://about.jstor.org/terms>.

Laland, K.N. *et al.* (2015) 'The extended evolutionary synthesis: Its structure, assumptions and predictions', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Royal Society of London. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>.

Lambert, J.E. (2005) 'Competition, predation, and the evolutionary significance of the cercopithecine cheek pouch: The case of *Cercopithecus* and *Lophocebus*', *American Journal of Physical Anthropology*, 126(2), pp. 183–192. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.10440>.

Lambert, J.E. (2014) 'Review: Handbook of the Mammals of the World: 3. Primates.', *Journal of Mammalogy*, 22 August, pp. 906–907. Available at: <https://doi.org/10.1644/14-mamm-r-059>.

Lawes, M.J. (1991) 'Diet of samango monkeys (*Cercopithecus mitis erythrarchus*) in the Cape Vidal dune forest, South Africa', *Journal of Zoology*, 224(1), pp. 149–173. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04795.x>.

Lawes, M.J., Henzi, S.P. and Perrin, M.R. (1990) 'Diet and feeding behaviour of samango monkeys (*Cercopithecus mitis labiatus*) in Ngoye forest, South Africa', *Folia Primatology*, 54, pp. 57–69.

Lawrence Dew, J. and Wright, P. (1998) 'Frugivory and seed dispersal by four species of primates in Madagascar's eastern rain forest', *Biotropica*, 30(3), pp. 425–437. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00076.x>.

Leonhardt, S.D. *et al.* (2009) 'Seeing red: Behavioral evidence of trichromatic color vision in strepsirrhine primates', *Behavioral Ecology*, 20(1), pp. 1–12. Available at: <https://doi.org/10.1093/beheco/arn106>.

Lim, J.Y. *et al.* (2021) 'Ecological and evolutionary significance of primates' most consumed plant families', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1953). Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0737>.

Livingstone, M. and Hubel, D. (1988) 'Segregation of Form, Color, Movement, and Depth: Anatomy, Physiology, and Perception', *Science*, 240. Available at: <https://www.science.org>.

Lopes, M.A. and Ferrari, S.F. (1994) 'Foraging behavior of a tamarin group (*Saguinus fuscicollis weddelli*) and interactions with marmosets (*Callithrix emiliae*)', *International Journal of Primatology*, 15(3), pp. 373–387. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02696099>.

López-Aguirre, C., Lang, M.M. and Silcox, M.T. (2022) 'Diet drove brain and dental morphological coevolution in strepsirrhine primates', *PLOS ONE*, 17(6), p. e0269041. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0269041>.

Lucas, Peter W.; Corlett, R.T. (1991) 'Relationship between the diet of *Macaca fascicularis* and forest phenology', *Folia Primatology*, 57, pp. 201–215.

Lucas, P.W. *et al.* (1998) '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(3), pp. 139–152. Available at: <https://doi.org/10.1159/000021576>.

Lucas, P.W. *et al.* (2003) 'Evolution and function of routine trichromatic vision in primates', *Evolution*, 57(11), pp. 2636–2643. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb01506.x>.

Ludwig, G. *et al.* (2008) 'Comparison of the diet of *Alouatta caraya* (Primates: Atelidae) between a riparian island and mainland on the Upper Parana River, southern Brazil.', *Revista Brasileira de Zoologia*, 25, pp. 419–426.

MacLean, E.L. *et al.* (2009) 'Sociality, ecology, and relative brain size in lemurs', *Journal of Human Evolution*, 56(5), pp. 471–478. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.12.005>.

Maddison, W.P. and Maddison, D.R. (no date) 'Mesquite: a modular system for evolutionary analysis'.

Maibeche, Y. *et al.* (2015) 'Is diet flexibility an adaptive life trait for relictual and peri-urban populations of the endangered primate *Macaca sylvanus*?'', *PLoS ONE*, 10(2), pp. 1–22. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118596>.

Mangama-Koumba, L.B. *et al.* (2017) 'Vegetarian diet in Guenon and Mangabey monkeys of Moukalaba-Doudou National Park, Gabon: similarities and differences', *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 10(6), p. 2435. Available at: <https://doi.org/10.4314/ijbcs.v10i6.3>.

Marroig, G. and Cheverud, J.M. (2004) 'Cranial evolution in sakis (*Pithecia*, Platyrrhini) I: Interspecific differentiation and allometric patterns', *American Journal of Physical Anthropology*, 125(3), pp. 266–278. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.10421>.

Martins, M.M. (2008) 'Fruit diet of *Alouatta guariba* and *Brachyteles arachnoides* in Southeastern Brazil: Comparison of fruit type, color, and seed size', *Primates*, 49(1), pp. 1–8. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10329-007-0050-5>.

Martins, M.M. and Setz, E.Z.F. (2000) 'Diet of buffy tufted-eared marmosets (*Callithrix aurita*) in a forest fragment in southeastern Brazil', *International Journal of Primatology*, 21(3), pp. 467–476. Available at: <https://doi.org/10.1023/A:1005491903220>.

Maruhashi, T. (1980) 'Feeding behavior and diet of the Japanese monkey (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima Island, Japan', *Primates*, 21(2), pp. 141–160. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02374030>.

Matsushita, Y. *et al.* (2014) 'Color vision variation as evidenced by hybrid L/M opsin genes in wild populations of trichromatic *Alouatta* New World monkeys.', *International journal of primatology*, 35(1), pp. 71–87.



Mccabe, G.M., Fernández, D. and Ehardt, C.L. (2013) 'Ecology of reproduction in Sanje mangabeys (*Cercocebus sanjei*): Dietary strategies and energetic condition during a high fruit period', *American Journal of Primatology*, 75(12), pp. 1196–1208. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.22182>.

McGraw, W.S., Vick, A.E. and Daegling, D.J. (2011) 'Sex and age differences in the diet and ingestive behaviors of sooty mangabeys (*Cercocebus atys*) in the Tai forest, Ivory coast', *American Journal of Physical Anthropology*, 144(1), pp. 140–153. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.21402>.

McGrew, W.C., Baldwin, P.J. and Tutin, C.E.G. (1988) 'Diet of wild chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Mt. Assirik, Senegal: I. Composition.', *American journal of Primatology*, 16(3), pp. 213–226.

Mckinney, T. (2011) 'The effects of provisioning and crop-raiding on the diet and foraging activities of human-commensal white-faced Capuchins (*Cebus capucinus*)', *American Journal of Primatology*, 73(5), pp. 439–448. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20919>.

McLennan, M.R. (2013) 'Diet and Feeding Ecology of Chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Bulindi, Uganda: Foraging Strategies at the Forest-Farm Interface', *International Journal of Primatology*, 34(3), pp. 585–614. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-013-9683-y>.

Melin, A.D. *et al.* (2007) 'Effects of colour vision phenotype on insect capture by a free-ranging population of white-faced capuchins, *Cebus capucinus*', *Animal Behaviour*, 73(1), pp. 205–214. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.07.003>.

Melin, A.D. *et al.* (2017) 'Howler monkey foraging ecology suggests convergent evolution of routine trichromacy as an adaptation for folivory.', *Ecology and evolution*, 7(5), pp. 1421–1434. Available at: <https://doi.org/10.1002/ece3.2716>.

Miller, G.F. (1999) 'Sexual selection for cultural displays.', *The evolution of culture*, pp. 71–91.

Milton, K. (1981) 'Food Choice and Digestive Strategies of Two Sympatric Primate Species', *The American Naturalist*, 117(4), pp. 496–505. Available at: <https://doi.org/10.1086/283730>.

Milton, K. (1984) 'Habitat, diet, and activity patterns of free-ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806)', *International Journal of Primatology*, 5(5), pp. 491–514. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02692271>.

Milton, K. (1993) *Diet and Primate Evolution*, Source: *Scientific American*. Available at: <http://www.jstor.org/stable/>.

Milton, K. (1998) *Physiological Ecology of Howlers (Alouatta): Energetic and Digestive Considerations and Comparison with the Colobinae*, *International Journal of Primatology*.

Milton, Katherine, Herbivores, G. and Milton, Katharine (1979) *Factors Influencing Leaf Choice by Howler Monkeys: A Test of Some Hypotheses of Food Selection by Generalist Herbivores*, Source: *The American Naturalist*.

- Mittermeier, R. (2022) *IUCN/SSC Primate Specialist Group*.
- Mittermeier, R.A. and Don E. Wilson (2013) *Handbook of the mammals of the world*.
- Mittermeier, R.A. and Van Roosmalen, M.G.M. (1981) 'Preliminary observations on habitat utilization and diet in eight surinam monkeys', *Folia Primatologica*, pp. 1–39. Available at: <https://doi.org/10.1159/000156007>.
- Moll, H. and Tomasello, M. (2007) 'Cooperation and human cognition: the Vygotskian intelligence hypothesis.', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), pp. 639–648.
- Montilla, S.O. *et al.* (2021) 'Activity Patterns, Diet and Home Range of Night Monkeys (*Aotus griseimembra* and *Aotus lemurinus*) in Tropical Lowland and Mountain Forests of Central Colombia', *International Journal of Primatology*, 42(1), pp. 130–153. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00192-1>.
- Mopán-Chilito, A.M. *et al.* (2022) 'Using a Phylogenetic Framework to Assess the Role of Fruit Size in Food Selection by the Andean Night Monkey (*Aotus lemurinus*)', *International Journal of Primatology*, 43(2), pp. 273–290. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-021-00274-8>.
- Morgan, M.J., Adam, A. and Mollon, J.D. (1992) 'Dichromats detect colour-camouflaged objects that are not detected by trichromats', *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 248(1323), pp. 291–295. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.1992.0074>.
- Moulin, S. *et al.* (2008) 'Phylogenomics of African guenons', *Chromosome Research*, 16(5), pp. 783–799. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10577-008-1226-6>.
- Mundy, N.I. and Kelly, J. (2001) 'Phylogeny of lion tamarins (*Leontopithecus* spp) based on interphotoreceptor retinol binding protein intron sequences', *American Journal of Primatology*, 54(1), pp. 33–40. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.1010>.
- Muthukrishna, M. *et al.* (2014) 'Sociality influences cultural complexity.', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1774).
- Muthukrishna, M. and Henrich, J. (2016) 'Innovation in the collective brain.', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1690).
- Napier, J.R. and Napier, P.H. (1967) 'Handbook of living primates.', *National Agricultural Library* [Preprint].
- Nash, L.T. (1986) *Dietary, Behavioral, and Morphological Aspects of Gummivory' in Primates, YEARBOOK OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY*.
- Navarrete, A.F., Blezer, L.A. and Pagnotta, M. (2018) 'New Volumetric MRI Measurements for Neuroanatomical Studies', *Brain, Behavior and Evolution*, 92(3–4), pp. 182–184. Available at: <https://doi.org/10.1159/000496658>.

Nei, M., Zhang, J. and Yokoyamas, S. (1997) 'Color Vision of Ancestral Organisms of Higher Primates', *Molecular Biology and Evolution*, 14(6), pp. 611–618. Available at: <https://academic.oup.com/mbe/article/14/6/611/1080892>.

Neitz, J. and Jacobs, G.H. (1984) 'Electroretinogram measurements of cone spectral sensitivity in dichromatic monkeys', *Journal of the Optical Society of America A*, 1(12), p. 1175. Available at: <https://doi.org/10.1364/josaa.1.001175>.

Norconk, Marilyn A.; Rosenberger Alfred L.; Garber, P.A. (1996) *Adaptive radiations of neotropical primates*.

Nunes, A. (1998) 'Diet and Feeding Ecology of Ateles belzebuth belzebuth at Maracá Ecological Station, Roraima, Brazil', *Folia Primatologica*, 69(2), pp. 61–76. Available at: <https://doi.org/10.1159/000021573>.

O'Brien, T.G. and Kinnaird, M.F. (1997) 'Behavior, diet, and movements of the Sulawesi crested black macaque (*Macaca nigra*)', *International Journal of Primatology*, 18(3), pp. 321–351. Available at: <https://doi.org/10.1023/A:1026330332061>.

Okecha, A.A. and Newton-Fisher, N.E. (2006) 'The diet of olive baboons (*Papio anubis*) in the Budongo Forest Reserve, Uganda.', *Primates of western Uganda*, pp. 61–73.

de Oliveira, E.H.C. *et al.* (2002) 'The phylogeny of howler monkeys (*Alouatta*, Platyrrhini): Reconstruction by multicolor cross-species chromosome painting', *Chromosome Research*, 10(8), pp. 669–683. Available at: <https://doi.org/10.1023/A:1021520529952>.

Osorio, D. and Vorobyev, M. (1996) 'Colour vision as an adaptation to frugivory in primates', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263(1370), pp. 593–599. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0089>.

Ossi, K. and Kamilar, J.M. (2006) 'Environmental and phylogenetic correlates of Eulemur behavior and ecology (Primates: Lemuridae).', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(1), pp. 53–64.

Overdorff, D.J. (1993) *Similarities, differences, and seasonal patterns in the diets of Eulemur rubriventer and Eulemur fulvus rufus in the Ranomafana National Park, Madagascar*, *International Journal of Primatology*. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02192188>.

Owens, J.R. *et al.* (2015) 'From frugivore to folivore: Altitudinal variations in the diet and feeding ecology of the Bioko Island drill (*Mandrillus leucophaeus poensis*)', *American Journal of Primatology*, 77(12), pp. 1263–1275. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.22479>.

Pagel, M. (1999) 'The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies', *Systematic Biology*, 48, pp. 612–622.

Palacios, E., Rodríguez, A. and Defler, T.R. (1997) 'Diet of a group of *Callicebus torquatus lugens* (Humboldt, 1812) during the annual resource bottleneck in amazonian Colombia', *International Journal of Primatology*, 18(4), pp. 503–522. Available at: <https://doi.org/10.1023/A:1026307121583>.

Palombit, R.A. (1997) 'Inter- and intraspecific variation in the diets of sympatric siamang (*Hylobates syndactylus*) and lar gibbons (*Hylobates lar*)', *Folia Primatology*, 68, pp. 321–337.

Paradis, E. *et al.* (2019) *Package 'ape': Analyses of Phylogenetics and Evolution Depends R*. Available at: <https://orcid.org/0000-0002-2127-0443>.

Passamani, M. and Rylands, A.B. (2000) 'Feeding behavior of Geoffroy's marmoset (*Callithrix geoffroyi*) in an Atlantic forest fragment of South-eastern Brazil', *Primates*, 41(1), pp. 27–38. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02557459>.

Passos, F. de C. (1999) 'Dieta de um grupo de mico-leão-preto, *Leontopithecus chrysopygus* (Mikan) (Mammalia, Callitrichidae), na Estação Ecológica dos Caetetus, São Paulo', 16, pp. 269–278.

Pastor, J.F. *et al.* (2021) 'The tongue in three species of lemurs: Flower and nectar feeding adaptations', *Animals*, 11(10). Available at: <https://doi.org/10.3390/ani11102811>.

Pavelka, M.S.M. and Knopff, K.H. (2004) 'Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: Does degree of frugivory influence activity level?', *Primates*, 45(2), pp. 105–111. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10329-003-0072-6>.

Peignot, P., Fontaine, B. and Wickings, E.J. (1999) 'Habitat exploitation, diet and some data on reproductive behaviour in a semi-free-ranging colony of *Cercopithecus lhoesti solatus*, a guenon species recently discovered in Gabon', *Folia Primatologica*, 70(1), pp. 29–36. Available at: <https://doi.org/10.1159/000021672>.

Perelman, P. *et al.* (2011) 'A molecular phylogeny of living primates', *PLoS Genetics*, 7(3), pp. 1–17. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1001342>.

Peres, C.A. (1993) 'Notes on the ecology of buffy saki monkeys (*Pithecia albicans*, Gray 1860): A canopy seed-predator', *American Journal of Primatology*, 31(2), pp. 129–140. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.1350310205>.

Peres, C.A. (1994) 'Diet and feeding ecology of gray woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha cana*) in Central Amazonia: Comparisons with other Atelines', *International Journal of Primatology*, 15(3), pp. 333–372. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02696098>.

Perini, E.S., Pessoa, V.F. and Pessoa, D.M. de A. (2009) 'Detection of fruit by the Cerrado's marmoset (*Callithrix penicillata*): modeling color signals for different background scenarios and ambient light intensities.', *Journal of experimental zoology. Part A, Ecological genetics and physiology*, 311(4), pp. 289–302. Available at: <https://doi.org/10.1002/jez.531>.

Perry, G.H., Martin, R.D. and Verrelli, B.C. (2007) 'Signatures of functional constraint at aye-aye opsin genes: the potential of adaptive color vision in a nocturnal primate.', *Molecular Biology and Evolution*, 24(9), pp. 1963–1970.

Perry, J.M. and Hartstone-Rose, A. (2010) 'Maximum ingested food size in captive strepsirrhine primates: scaling and the effects of diet.', *American Journal of Physical Anthropology*, 142(4), pp. 625–635.

Pessoa, Daniel M. A.; Tomaz, Carlos; Pessoa, V.F. (2005) 'Color vision in marmosets and tamarins: Behavioral evidence', *American Journal of Primatology*, 67, pp. 487–495. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp>.

Pessoa, D.M.A. *et al.* (2005) 'Color vision in *Leontopithecus chrysomelas*: A behavioral study', *International Journal of Primatology*, 26(1), pp. 147–158. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-005-0727-9>.

Phiapalath, P., Borries, C. and Suwanwaree, P. (2011) 'Seasonality of group size, feeding, and breeding in wild red-shanked douc langurs (Lao PDR)', *American Journal of Primatology*, 73(11), pp. 1134–1144. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20980>.

Pinheiro, J. and Bates, D. (2020) 'nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models'. R package.

Porter, L.M. (2001) 'Dietary differences among sympatric callitrichinae in northern Bolivia: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*', *International Journal of Primatology*, 22(6), pp. 961–992. Available at: <https://doi.org/10.1023/A:1012013621258>.

Porter, L.M., Garber, P.A. and Nascimento, E. (2009) 'Exudates as a fallback food for *Callimico goeldii*', *American Journal of Primatology*, 71(2), pp. 120–129. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20630>.

Porter, L.M., Gilbert, C.C. and Fleagle, J.G. (2014) 'Diet and Phylogeny in Primate Communities', *International Journal of Primatology*, 35(6), pp. 1144–1163. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-014-9794-0>.

Porter, L.M., Sterr, S.M. and Garber, P.A. (2007) 'Habitat use and ranging behavior of *Callimico goeldii*', *International Journal of Primatology*, 28(5), pp. 1035–1058. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9205-x>.

Power, M.L. and Oftedal, O.T. (1996) 'Differences among captive callitrichids in the digestive responses to dietary gum', *American Journal of Primatology*, 40(2), pp. 131–144. Available at: [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1996\)40:2<131::AID-AJP2>3.0.CO;2-Z](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)40:2<131::AID-AJP2>3.0.CO;2-Z).

'R Core Team' (2017).

Raboy, B.E. and Dietz, J.M. (2004) 'Diet, foraging, and use of space in wild golden-headed lion tamarins', *American Journal of Primatology*, 63(1), pp. 1–15. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20032>.

Ramanathan Krishnamani (1994) 'Diet composition of the bonnet macaque (*Macaca radiata*) in a tropical dry evergreen forest of southern India', *Tropical Biodiversity*, 2(2), pp. 285–302. Available at: <http://www.rainforest-initiative.org/diet-composition-of-the-bonnet-macaque-macaca-radiata-in-a-tropical-dry-evergreen-forest-of-southern-india>.

Rathbun, G.B. and Gache, M. (1980) *Ecological Survey of The Night Monkey, Aotus trivirgatus, in Formosa Province, Argentina, PRL~iA~S*.

Regan, B.C. *et al.* (1998) 'Frugivory and colour vision in *Alouatta seniculus*, a trichromatic platyrrhine monkey', *Vision Research*, 38, pp. 3321–3327.

Regan, B.C. *et al.* (2001) 'Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision.', *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 356(1407), pp. 229–83. Available at: <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0773>.

Revell, L.J. (2012) 'phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things)', *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), pp. 217–223. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>.

Riba-Hernández, P., Stoner, K.E. and Lucas, P.W. (2005) 'Sugar concentration of fruits and their detection via color in the Central American spider monkey (*Ateles geoffroyi*).', *American journal of primatology*, 67(4), pp. 411–23. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20196>.

Riley, E.P. (2007) 'Flexibility in diet and activity patterns of *Macaca tonkeana* in response to anthropogenic habitat alteration', *International Journal of Primatology*, 28(1), pp. 107–133. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-006-9104-6>.

Robbins, D., Chapman, Colin A. and Wrangham, R.W. (1991) 'Group size and stability: Why do gibbons and spider monkeys differ?', *Primates*, 32(3), pp. 301–305. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02382671>.

Robbins, D., Chapman, Colin A and Wrangham, R.W. (1991) *Group Size and Stability: Why Do Gibbons and Spider Monkeys Differ?*, *PRIMATES*.

Röhe, F. *et al.* (2009) 'A new subspecies of *Saguinus fuscicollis* (Primates, Callitrichidae)', *International Journal of Primatology*, 30(4), pp. 533–551. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9358-x>.

van Roosmalen, M.G. (1985) 'Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey [*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758] in Surinam.', *Acta Amazonica*, 15, pp. 7–238.

Rosenberger, A.L. (1992) 'Evolution of feeding niches in new world monkeys', *American Journal of Physical Anthropology*, 88(4), pp. 525–562. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330880408>.

Rossano, A. and Pontes, M. (1997) 'Habitat Partitioning Among Primates in Maraca Island, Roraima, Northern Brazilian Amazonia', *International Journal of Primatology*, 18(2).

Rothman, J.M. *et al.* (2007) 'Nutritional composition of the diet of the gorilla (*Gorilla beringei*): A comparison between two montane habitats', *Journal of Tropical Ecology*, 23(6), pp. 673–682. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0266467407004555>.

'RStudio Team' (2015).

- Ruiz-García, M. *et al.* (2011) ‘Molecular Phylogenetics of *Aotus* (Platyrrhini, Cebidae)’, *International Journal of Primatology*, 32(5), pp. 1218–1241. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9539-2>.
- Russo, G.A. (2015) ‘Postsacral vertebral morphology in relation to tail length among primates and other mammals’, *Anatomical Record*, 298(2), pp. 354–375. Available at: <https://doi.org/10.1002/ar.23004>.
- Rylands, A.B. and Mittermeier, R.A. (2014) ‘Primate taxonomy: Species and conservation’, *Evolutionary Anthropology*, 23(1), pp. 8–10. Available at: <https://doi.org/10.1002/evan.21387>.
- Saito, A. *et al.* (2005) ‘Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in nonhuman primates’, *American Journal of Primatology*, 67(4), pp. 425–436. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20197>.
- Sato, H. (2012) ‘Frugivory and Seed Dispersal by Brown Lemurs in a Malagasy Tropical Dry Forest’, *Biotropica*, 44(4), pp. 479–488. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00838.x>.
- van Schaik, C.P., Isler, K. and Burkart, J.M. (2012) ‘Explaining brain size variation: from social to cultural brain.’, *Trends in cognitive sciences*, 16(5), pp. 277–284.
- Schillaci, M.A. (2006) ‘Sexual selection and the evolution of brain size in primates’, *PLoS ONE*, 1(1). Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000062>.
- Shanee, S., Allgas, N. and Shane, N. (2013) ‘Preliminary observations on the behavior and ecology of the Peruvian night monkey (*Aotus miconax*: Primates) in a remnant cloud forest patch, north eastern Peru’, *Tropical Conservation Science*, 6(1), pp. 138–148. Available at: <https://doi.org/10.1177/194008291300600104>.
- Silva, S.S.B. and Ferrari, S.F. (2009) ‘Behavior patterns of southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in the fragmented landscape of eastern Brazilian Amazonia’, *American Journal of Primatology*, 71(1), pp. 1–7. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20624>.
- Simmen, B. and Sabatier, D. (1996) *Diets of some french guianan primates: Food composition and food choices*, *International Journal of Primatology*. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02735260>.
- Smith, A. C. *et al.* (2003) ‘Leaders of progressions in wild mixed-species troops of saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and mustached tamarins (*S. mystax*), with emphasis on color vision and sex.’, *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 61(4), pp. 145–157.
- Smith, Andrew C. *et al.* (2003) ‘The effect of colour vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus* spp.)’, *Journal of Experimental Biology*, 206(18), pp. 3159–3165. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.00536>.

Smith, A.C. *et al.* (2012) 'Effect of colour vision status on insect prey capture efficiency of captive and wild tamarins (*Saguinus spp.*)', *Animal Behaviour*, 83(2), pp. 479–486. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.11.023>.

Smith, R.J. and Jungers, W.L. (1997) 'Body mass in comparative primatology', *Journal of Human Evolution*, 32(6), pp. 523–559. Available at: <https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0122>.

Soini, P. (1987) 'Ecology of the saddle-back tamarin *Saguinus fuscicollis illigeri* on the Rio Pacaya, Northeastern Peru', *Folia Primatology*, 49, pp. 11–32.

Stephan, Heinz; Frahm, Heiko; Baron, G. (1981) 'New and revised data on volumes of brain structures in insectivores and primates', *Folia Primatologica*, 35, pp. 1–29.

Sterling, E.J. *et al.* (1994) 'Dietary Intake, Food Composition and Nutrient Intake in Wild and Captive Populations of *Daubentonia madagascarensis*.', *Folia Primatology*, 62, pp. 115–124.

Stevenson, Pablo R.; Quinones, Marcela J.; Ahumada, J.A. (1994) 'Ecological Strategies of Woolly Monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia', 140.

Stoner, K.E. (1996) 'Habitat selection and seasonal patterns of activity and foraging of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in northeastern Costa Rica', *International Journal of Primatology*, 17(1), pp. 1–30. Available at: <https://doi.org/10.1007/bf02696156>.

Stoner, K.E., Riba-Hernández, P. and Lucas, P.W. (2005) 'Comparative use of color vision for frugivory by sympatric species of platyrrhines.', *American journal of primatology*, 67(4), pp. 399–409. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20195>.

Strier, K.B. (1991) 'Diet in one group of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*)', 126, pp. 113–126.

Suarez, S.A. (2013) 'Diet of phayre's leaf-monkey in the Phu Khieo Wildlife Sanctuary, Thailand.', *Asian Primates Journal*, 3(1), pp. 2–12.

Sumner, P. and Mollon, J.D. (2000) 'Chromaticity as a signal of ripeness in fruits taken by primates', *Journal of Experimental Biology*, 203(13), pp. 1987–2000.

Supriatna, J., Manullang, B.O. and Soekara, E. (1986) 'Group composition, home range, and diet of the maroon leaf monkey (*Presbytis rubicunda*) at Tanjung Puting Reserve, Central Kalimantan, Indonesia', *Primates*, 27(2), pp. 185–190. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02382597>.

SurrIDGE, A.K. and Mundy, N.I. (2002) 'Trans-specific evolution of opsin alleles and the maintenance of trichromatic colour vision in Callitrichine primates.', *Molecular Ecology*, 11(10), pp. 2157–2169.

SurrIDGE, A.K., Osorio, D. and Mundy, N.I. (2003a) 'Evolution and selection of trichromatic vision in primates', *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Ltd, pp. 198–205. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00012-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00012-0).



SurrIDGE, A.K., OSORIO, D. and MUNDY, N.I. (2003b) 'Evolution and selection of trichromatic vision in primates', *Trends in Ecology and Evolution*, 18(4), pp. 198–205. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00012-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00012-0).

SUSSMAN, R.W. and TATTERSALL, I. (1976) 'Cycles of activity, group composition, and diet of Lemur mongoz mongoz Linnaeus 1766 in Madagascar.', *Folia Primatologica*, 26(4), pp. 270–283.

SUWANVECHO, U. and BROCKELMAN, W.Y. (2012) 'Interspecific territoriality in gibbons (*Hylobates lar* and *H. pileatus*) and its effects on the dynamics of interspecies contact zones', *Primates*, 53(1), pp. 97–108. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10329-011-0284-0>.

SYMONDS, M.R.E. and BLOMBERG, S.P. (2014) 'A primer on phylogenetic generalised least squares', in *Modern Phylogenetic Comparative Methods and their Application in Evolutionary Biology*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 105–130. Available at: [https://doi.org/10.1007/978-3-662-43550-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-662-43550-2_5).

TAN, C.L. (1999) 'Group composition, home range size, and diet of three sympatric bamboo lemur species (Genus *haplemur*) in Ranomafana National Park, Madagascar', *International Journal of Primatology*, 20(4), pp. 547–566. Available at: <https://doi.org/10.1023/A:1020390723639>.

TAN, Y. and LI, W.H. (1999) 'Trichromatic vision in prosimians', *Nature*, 402(6757), p. 36. Available at: <https://doi.org/10.1038/46947>.

TARNAUD, L. (2006) 'Cathemerality in the Mayotte brown lemur (*Eulemur fulvus*): Seasonality and food quality', in *Folia Primatologica*, pp. 166–177. Available at: <https://doi.org/10.1159/000089702>.

TATTERSALL, I. (1979) 'Patterns of Activity in the Mayotte Lemur, *Lemur fulvus mayottensis*', *Journal of Mammalogy*, 60(2), pp. 314–323.

TAYLOR, A.B. (2006) 'Feeding behavior, diet, and the functional consequences of jaw form in orangutans, with implications for the evolution of Pongo', *Journal of Human Evolution*, 50(4), pp. 377–393. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.10.006>.

*The IUCN Red List of Threatened Species (2022) International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.*

TIRADO HERRERA, E.R. and HEYMAN, E.W. (2004) 'Does mom need more protein? Preliminary observations on differences in diet composition in a pair of red titi monkeys (*Callicebus cupreus*)', *Folia Primatologica*, 75(3), pp. 150–153. Available at: <https://doi.org/10.1159/000078304>.

TODOROV, O.S. *et al.* (2019) 'Primate hippocampus size and organization are predicted by sociality but not diet', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1914). Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1712>.

TOVÉE, M.J., BOWMAKER, J.K. and MOLLON, J.D. (1992) 'The relationship between cone pigments and behavioural sensitivity in a new world monkey (*Callithrix jacchus jacchus*)', *Vision Research*, 32(5), pp. 867–878. Available at: [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(92\)90029-I](https://doi.org/10.1016/0042-6989(92)90029-I).

Trevelin, L.C. *et al.* (2007) 'Abundance, habitat use and diet of *Callicebus nigrifrons* Spix (Primates, Pitheciidae) in Cantareira State Park, São Paulo, Brazil', *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(4), pp. 1071–1077. Available at: <https://doi.org/10.1590/S0101-81752007000400026>.

Tsuji, Y., Hanya, G. and Grueter, C.C. (2013) 'Feeding strategies of primates in temperate and alpine forests: Comparison of Asian macaques and colobines', *Primates*, 54(3), pp. 201–215. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10329-013-0359-1>.

Valenta, K. *et al.* (2016) 'Visual ecology of true lemurs suggests a cathemeral origin for the primate cone opsin polymorphism', *Functional Ecology*, 30(6), pp. 932–942. Available at: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12575>.

Valenta, K. *et al.* (2020) 'Fruit Selectivity in Anthropoid Primates: Size Matters', *International Journal of Primatology*, 41(3), pp. 525–537. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00158-3>.

Vandercone, R.P. *et al.* (2012) 'Dietary Diversity and Food Selection in Hanuman Langurs (*Semnopithecus entellus*) and Purple-Faced Langurs (*Trachypithecus vetulus*) in the Kaludiyapokuna Forest Reserve in the Dry Zone of Sri Lanka', *International Journal of Primatology*, 33(6), pp. 1382–1405. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9629-9>.

Veilleux, C.C. *et al.* (2014) 'Opsin genes and visual ecology in a nocturnal folivorous lemur.', *International Journal of Primatology*, 35(1), pp. 88–107.

Veilleux, C.C. *et al.* (2016) 'Group benefit associated with polymorphic trichromacy in a Malagasy primate (*Propithecus verreauxi*)', *Scientific Reports*, 6(November), pp. 1–10. Available at: <https://doi.org/10.1038/srep38418>.

Vilela, S.L. (2007) 'Simpatria e dieta de *Callithrix penicillata* (Hershkovitz)(Callitrichidae) e *Cebus libidinosus* (Spix)(Cebidae) em matas de galeria do Distrito Federal, Brasil.', *Revista Brasileira de Zoologia*, 24, pp. 601–607.

Vogel, E.R. *et al.* (2008) 'Functional ecology and evolution of hominoid molar enamel thickness: *Pan troglodytes schweinfurthii* and *Pongo pygmaeus wurmbii*', *Journal of Human Evolution*, 55(1), pp. 60–74. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.12.005>.

Vogel, E.R. *et al.* (2009) 'Foraging and ranging behavior during a fallback episode: *Hylobates albibarbis* and *Pongo pygmaeus wurmbii* compared', *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4), pp. 716–726. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.21119>.

Vorobyev, M. (2004) 'Ecology and evolution of primate colour vision', *Clinical and Experimental Optometry*, 87(4–5), pp. 230–238. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1444-0938.2004.tb05053.x>.

Wallace, R.B. (2005) 'Seasonal variations in diet and foraging behavior of *Ateles chamek* in a southern Amazonian tropical forest', *International Journal of Primatology*, 26(5), pp. 1053–1075. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-005-6458-4>.

- Watts, D.P. *et al.* (2012) ‘Diet of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Ngogo, Kibale National Park, Uganda, 1. diet composition and diversity’, *American Journal of Primatology*, 74(2), pp. 114–129. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.21016>.
- West-Eberhard, M.J. (1989) *Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity*, *Annual Review of Ecology and Systematics*. Available at: <https://www.jstor.org/stable/2097092?seq=1&cid=pdf->.
- Wheeler, W.C. (2012) ‘Species Concepts, Definitions, and Issues’, in *Systematics: A Course of Lectures*. John Wiley & Sons.
- White, F. (1986) *Census and Preliminary Observations on the Ecology of the Black-Faced Black Spider Monkey (*Ateles paniscus chamek*) in Manu National Park, Peru*, *American Journal of Primatology*.
- Whitten, A.J. (1982) ‘Diet and feeding behaviour of kloss gibbons on siberut island, Indonesia’, *Folia Primatology*, 37, pp. 177–208.
- Wich, S.A. *et al.* (2006) ‘Dietary and energetic responses of *Pongo abelii* to fruit availability fluctuations’, *International Journal of Primatology*, 27(6), pp. 1535–1550. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-006-9093-5>.
- Wieczkowski, J. (2009) ‘Brief communication: Puncture and crushing resistance scores of Tana River mangabey (*Cercocebus galeritus*) diet items’, *American Journal of Physical Anthropology*, 140(3), pp. 572–577. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajpa.21132>.
- Wilson, D.E. and Reeder, D.M. (1993) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 2nd edn. Smithsonian Institution Press in association with American Society of Mammalogists.
- Wilson, D.E. and Reeder, D.M. (2005) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd edn. Johns Hopkins University Press.
- Workman, C. (2010) ‘Diet of the Delacour’s langur (*Trachypithecus delacouri*) in Van Long Nature Reserve, Vietnam’, *American Journal of Primatology*, 72(4), pp. 317–324. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.20785>.
- Wright, P.C. (1989) ‘The nocturnal primate niche in the New World’, *Journal of Human Evolution*, 18(7), pp. 635–658. Available at: [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(89\)90098-5](https://doi.org/10.1016/0047-2484(89)90098-5).
- Xiang, Z.F. *et al.* (2012) ‘Diet and Feeding Behavior of *Rhinopithecus brelichi* at Yangaoping, Guizhou’, *American Journal of Primatology*, 74(6), pp. 551–560. Available at: <https://doi.org/10.1002/ajp.22008>.
- Yamagiwa, J., Maruhashi, T. and Yumoto, T. (1996) *chimpanzees in Kahuzi-Biega National Park, Zaire*. Great ape societies.
- Yeager, C.P. (1989) ‘Feeding ecology of the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*)’, *International Journal of Primatology*, 10(6), pp. 497–530. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02739363>.
- Zeki, S. and Shipp, S. (1988) ‘The functional logic of cortical connections’, *Nature*, 335.

Zhou, Q. *et al.* (2006) 'Diet and food choice of *Trachypithecus francoisi* in the Nonggang Nature Reserve, China', *International Journal of Primatology*, 27(5), pp. 1441–1460. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10764-006-9082-8>.

Zhou, Q. *et al.* (2011) 'Diet of the Assamese macaque *Macaca assamensis* in limestone habitats of Nonggang, China', *Current Zoology*, 57(1), pp. 18–25. Available at: <https://doi.org/10.1093/czoolo/57.1.18>.

## 8. APÊNDICE