



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



Avaliação da percepção de cores do morcego frugívoro *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) (Chiroptera: Phyllostomidae)

Eduardo de Almeida Gutierrez

Brasília

2013

**Avaliação da percepção de cores do morcego frugívoro *Artibeus lituratus*
(Olfers, 1818) (Chiroptera: Phyllostomidae)**

Eduardo de Almeida Gutierrez

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

Orientador: Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa

Co-orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Ludmilla Moura de Souza Aguiar

Brasília

2013

Dissertação de Mestrado

EDUARDO DE ALMEIDA GUTIERREZ

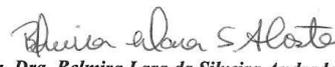
Título:

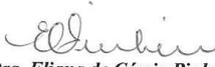
“Avaliação da percepção de cores do morcego frugívoro *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) (Chiroptera: Phyllostomidae).”

Comissão Examinadora:


Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa
Presidente / Orientador
UnB

Prof. Dra. Maria Clotilde Henriques Tavares
Prof. Dra. Maria Clotilde Henriques Tavares
Membro Titular Interno Vinculado ao Programa
UnB


Prof. Dra. Belmira Lara da Silveira Andrade da Costa
Membro Titular Externo não Vinculado ao Programa
UFPE


Prof. Dra. Eliana de Cássia Pinheiro
Membro Suplente
Interno não Vinculado ao Programa
UnB

Brasília, 05 de março de 2013.

A minha mãe e minha Luna

Agradecimentos

Agradeço primeiramente ao meu orientador Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa por ter permitido a realização desse trabalho e possibilitado minha entrada no mundo científico. Obrigado por ter me apresentado ao maravilhoso mundo da visão de cores e pelo incentivo e ensinamentos durante os últimos seis anos.

Agradeço imensamente à minha co-orientadora Prof^ª. Dr^ª. Ludmilla Moura de Souza Aguiar pela motivação e apoio inigualáveis e por ter propiciado meu primeiro contato com esses animais fantásticos que são os morcegos.

Agradeço ao Prof. Dr. Daniel Marques de Almeida Pessoa pelo auxílio na concepção do projeto e na análise e discussão dos resultados obtidos.

À Prof^ª. Dr^ª. Belmira Lara da Silveira Andrade da Costa e ao Prof. Dr. Enrico Bernard pelas excelentes contribuições ao meu projeto de qualificação.

Ao Prof. Dr. Ricardo Machado pela disponibilidade, paciência e auxílio essencial na análise estatística.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, em especial à atual coordenadora Prof^ª. Dr^ª. Carolina Madeira Lucci e às secretárias Daniele Brito da Silva e Ana Paula Cabral de Almeida pela disponibilidade e atenção.

À Universidade de Brasília, ao Departamento de Fisiológicas e ao Laboratório de Neurociências e Comportamento por ter cedido o espaço físico para realização desse trabalho.

Ao Biotério do Instituto de Ciências Biológicas, ao médico veterinário José Luiz Jivago e à bioterista Adriana Xavier pelo auxílio durante a manutenção dos animais em cativeiro.

À CAPES e ao Pronex-CNPq pelo apoio financeiro.

Agradeço à minha mãe, Helena de Almeida, pelo carinho, compreensão, motivação e ensinamentos. Acima de tudo, obrigado por estar sempre ao meu lado, me apoiando em todos os momentos.

À minha querida Luna (*in memoriam*) cujo carinho incondicional e companhia constante me deram forças para prosseguir e superar qualquer obstáculo. Obrigado pelos 13 anos mais inesquecíveis de minha vida.

Ao meu namorado Filipe que, apesar de não simpatizar com os morcegos, me deu o suporte emocional necessário à conclusão dessa pesquisa.

À minha irmã Erika de Almeida cujo exemplo profissional me motivou a persistir em meus objetivos.

Às minhas estagiárias favoritas: Fernanda Rezende, Thayara Rodrigues, Natália Gonczarowska, Flávia Santos, Nathalia Ximenes, Luana Camargo e Christiana Coelho. Meu mais sincero obrigado. Sem o auxílio, companhia e disposição de vocês, inclusive aos sábados, domingos e feriados, esse trabalho não teria sido realizado.

Agradeço especialmente a Renata Duarte, cujo conhecimento e experiência compartilhados e bom humor contagiante foram cruciais ao longo de toda essa jornada.

Aos companheiros de laboratório Patrícia Saletti, Flávia Belham, Rosângela Rodrigues e Rafael Maior, cujas críticas e sugestões contribuíram, não apenas para um melhor trabalho, mas também para formação de um melhor pesquisador.

Aos colegas Thales Amaral, Danilo Fortunato e Thiago de Oliveira pela ajuda essencial na captura dos sujeitos experimentais e por compartilharem comigo seu conhecimento e experiência inigualáveis sobre morcegos.

Ao Sr Alex Maior por sua ajuda inestimável no momento de maior necessidade.

À minha amiga Juliana Bermudez, pela companhia agradabilíssima e assistência inigualável na conclusão desse trabalho.

À minha amiga Vanessa Lima, obrigado pelo entusiasmo e por partilhar comigo minhas conquistas.

Por fim, agradeço imensamente aos meus queridos sujeitos experimentais, sem os quais nada seria possível.

Resumo

Estudos eletrofisiológicos, moleculares e morfológicos realizados recentemente sugerem que morcegos possuem capacidade para percepção de cores, devido à presença de duas classes de células do tipo cone em sua retina. Todavia, essa característica não foi corroborada por experimentos comportamentais anteriores. Considerando que o processo de percepção envolve não apenas a retina, mas também regiões corticais, testes comportamentais são fundamentais para a investigação da visão de cores. Assim, esse estudo teve como objetivo investigar a percepção de cores do morcego frugívoro *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) (Chiroptera: Phyllostomidae) por meio de testes comportamentais envolvendo a detecção de alimentos. O desempenho de cinco indivíduos dessa espécie foi avaliado em uma tarefa envolvendo a discriminação de alvos comestíveis coloridos dispostos sobre um fundo emborrachado complexo, sob intensidades luminosas semelhantes às encontradas no crepúsculo (18 lx) e na lua cheia (2 lx) em ambiente natural. Testes no escuro (0 lx) foram realizados com o objetivo de avaliar o uso de outras modalidades sensoriais na detecção dos alvos na ausência de pistas visuais. De acordo com os resultados obtidos, as pistas cromáticas não limitaram a detecção dos alvos independentemente da condição luminosa ($p > 0,05$). A luminosidade crepuscular inibiu o comportamento dos animais, resultando em maior tempo para a detecção e captura dos alvos, quando comparada à condição de lua cheia ($p < 0,001$) e escuro ($p < 0,01$). Sob a condição de lua cheia, os sujeitos apresentaram maior eficiência de forrageio comparada à condição crepuscular ($p < 0,001$) e escuro ($p < 0,05$), indicando que a utilização de pistas visuais é favorecida na presença de uma intensidade luminosa adequada. Portanto, o protocolo utilizado permitiu demonstrar o uso de diferentes modalidades sensoriais e a importância da condição luminosa durante a atividade de forrageamento de morcegos.

Palavras-chave: Chiroptera, condição luminosa, forrageio, pistas visuais, visão de cores, visão noturna.

Abstract

Recent electrophysiological, molecular genetics and morphological studies suggest that bats are capable of color vision due to the presence of two cone photoreceptor types in their retina. However, this capability was not corroborated by previous behavioral experiments. Considering the perceptual process is a result of active operations carried out not only in the retina but also in cortical areas, behavioral experiments should be performed for a thorough survey on color vision. Therefore, this study investigated the color perception of the frugivorous bat *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) (Chiroptera: Phyllostomidae) through a series of behavioral experiments based on detection of food items. The performance of five individuals was evaluated through tasks based on discrimination of colored edible targets placed on a complex rubbery background under light intensities similar to those found at twilight (18 lx) and full moon (2 lx) natural conditions. Tests under dark conditions (0 lx) were performed in order to evaluate the use of other sensory modalities when visual cues were not available. Results show that chromatic cues did not limit the detection of targets independently of light conditions ($p > 0,05$). Crepuscular light inhibited the animals' behavior, resulting in a greater time for detecting and capturing targets, when compared to full moon ($p < 0,001$) and dark conditions ($p < 0,01$). Under the full moon condition, the subjects presented greater foraging efficiency compared to crepuscular ($p < 0,001$) and dark conditions ($p < 0,05$), which demonstrates that visual cues may be favored under adequate light intensities. Thus, the protocol employed in this study allowed to demonstrate the use of different sensory modalities and the importance of light condition for bats' foraging activities.

Keywords: Chiroptera, light condition, foraging, visual cues, color vision, nocturnal vision.

Lista de Figuras

- Figura 1.** Esquema representativo do olho de mamífero, indicando a entrada de luz no sistema visual. Detalhe para os tipos celulares presentes na retina (adaptado de Tessier-Lavigne, 2000)..... 17
- Figura 2.** Classificação filogenética da ordem Chiroptera. A) Classificação filogenética tradicional, baseada em características morfológicas e fisiológicas, resultando nas subordens Megachiroptera e Microchiroptera; B) Nova classificação filogenética, baseada em evidências molecular, resultando nas subordens Yinpterochiroptera e Yangochiroptera (adaptado de Jones & Teeling, 2006). 21
- Figura 3.** Exemplos de flores associadas estruturas específicas, tornando-as acusticamente mais conspícuas contra a vegetação. A) Flores de *Mucuna holtonii* (Fabaceae), com destaque para o vexilo floral. Fonte: <<http://www2.mcdaniel.edu/Biology/botf99/flowernew/mucuna.jpg>>. Acesso em: 7 de março de 2013. B) Flores de *Markea neurantha* (Solanaceae), com destaque para a corola em forma de sino. Fonte: <<http://bdei2.cs.umb.edu:8080/efg2/EFGImages/Sola/Meri-neur-fl-1-7.jpg>>. Acesso em: 7 de março de 2013. C) Flores de *Marcgravia evenia* (Marcgraviaceae), com destaque para folha em “forma de prato”. Fonte: <<http://cache.io9.com/assets/images/8/2011/07/simon1hr.jpg>>. Acesso em: 7 de março de 2013..... 30
- Figura 4.** Indivíduos da colônia de *Artibeus lituratus* utilizados no estudo. Os animais foram mantidos em cativeiro no biotério do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, Brasília - DF. Foto: Eduardo Gutierrez. 35
- Figura 5.** Árvore consenso de máxima parcimônia para as relações filogenéticas do gênero *Artibeus* (Chiroptera, Phyllostomidae, Stenodermatinae) baseada em caracteres moleculares. Destaque para a proximidade filogenética entre *Artibeus lituratus* e *Artibeus jamaicensis*. Adaptado de Redondo *et al.* (2008). 36
- Figura 6.** Contornos de isodensidade das células ganglionares na retina de *Artibeus jamaicensis*. A densidade é expressa como uma proporção da densidade máxima de 9325 células/mm². OD= disco ótico; preto indica densidades entre 75-100% do máximo; cinza escuro indica densidades entre 50-75% do máximo; cinza claro indica densidades entre 25-50% do máximo. Adaptado de Heffner *et al.* (2001). 37

- Figura 7.** Mapa parcial da região do Arboreto da Universidade de Brasília (UnB) (coordenadas -15.742907,-47.882421). Destaque para o local de captura das cinco fêmeas de *Artibeus lituratus* utilizadas no estudo. Fonte: Google Maps (<<http://goo.gl/maps/cCNPr>>). Criado em: 30 de novembro de 2012. 41
- Figura 8.** Mapa parcial do Campus Darcy Ribeiro da Universidade de Brasília (UnB), Instituto Central de Ciências (ICC) Sul (coordenadas -15.764017,-47.867703). Destaque para o local de captura dos machos de *Artibeus lituratus* utilizados no estudo. Fonte: Google Maps (<<http://goo.gl/maps/6CfSU>>). Criado em: 30 de novembro de 2012. 42
- Figura 9.** Peso (gramas) dos sujeitos experimentais da espécie *Artibeus lituratus*, fêmeas (A) e machos (B), durante o período de cativeiro, compreendido entre dezembro de 2011 e novembro de 2012. *aborto; †óbito; ‡eutanásia; †captura; ‡soltura. 43
- Figura 10.** Refletância relativa dos estímulos (alvos e elementos de fundo) utilizados no experimento para avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. As linhas azul e laranja indicam a refletância relativa dos alvos azul e laranja selecionados com base no diagrama de cromaticidade. As linhas verdes indicam a refletância relativa dos elementos de fundo de matiz verde. A linha cinza indica a refletância relativa do E.V.A. branco que não recebeu qualquer tratamento..... 48
- Figura 11.** Diagrama de cromaticidade dos estímulos (alvos e elementos de fundo) utilizados no experimento para os prováveis cones S (360 nm) e cones L (558 nm) encontrados no quiróptero *Artibeus lituratus*. Os quadrados verdes representam os elementos de fundo de matiz verde. Os quadrados laranja e azul representam o alvo laranja (críptico) e o alvo azul (conspícuo) quando comparados aos elementos de fundo verdes. O quadrado branco indica o E.V.A branco que não recebeu qualquer tratamento. Q_S/Q_L indica o canal de oponência azul-amarelo. Q_L indica o canal de luminância..... 49
- Figura 12.** Vista parcial do ambiente experimental utilizados no experimento para avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. A) gaiola de teste (258 cm x 225 cm x 131 cm, altura x largura x profundidade); B) câmera filmadora associada ao tripé e C) plataforma sobre a qual era apresentado o teste discriminatório. Foto: Eduardo Gutierrez51
- Figura 13.** Linha do tempo representativa do período experimental para avaliação da percepção de cores de fêmeas (A) e machos (B) da espécie *Artibeus lituratus*, entre os meses de dezembro de 2011 e novembro de 2012. 52

Figura 14. Fêmea de <i>Artibeus lituratus</i> alimentando-se de frutas dispostas em placas de Petri durante a etapa de adaptação ao ambiente experimental para avaliação da percepção de cores em morcegos <i>Artibeus lituratus</i> . Foto: Eduardo Gutierrez.	53
Figura 15. Pareamento entre alvos pretos e fundo branco apresentados aos sujeitos experimentais na etapa de modelagem para o teste de avaliação da percepção de cores em morcegos <i>Artibeus lituratus</i> . Foto: Eduardo Gutierrez.	54
Figura 16. Pareamentos entre alvo e fundo apresentados aos sujeitos experimentais na etapa de teste discriminatório para avaliação da percepção de cores em morcegos <i>Artibeus lituratus</i> . A) Alvos azul e laranja vs fundo verde e B) alvos azul e laranja vs fundo branco. Foto: Eduardo Gutierrez.	56
Figura 17. Latência média de captura do alvo (segundos) para todos os sujeitos de <i>Artibeus lituratus</i> em cada uma das três condições luminosas: crepuscular (18 lx), lua cheia (2 lx) e escuro(0 lx), utilizadas para avaliação da percepção de cores. Diferenças estatisticamente significativas são indicadas por **p<0,01 e ***p<0,001.	59
Figura 18. Latência média de captura do alvo (segundos) para cada sujeito da espécie <i>Artibeus lituratus</i> nas três condições luminosas (crepuscular, lua cheia e escuro), utilizadas para avaliação da percepção de cores. Letras iguais indicam diferenças estatisticamente significativas, nas quais ^{a,b,c,d,e,f} p<0,001.	59
Figura 19. Eficiência de forrageio (alvo/segundo) para todos os sujeitos de <i>Artibeus lituratus</i> em cada uma das três condições luminosas: crepuscular (18 lx), lua cheia (2 lx) e escuro(0 lx), utilizadas para avaliação da percepção de cores. Diferenças estatisticamente significativas são indicadas por *p<0,05 e ***p<0,001.	61
Figura 20. Eficiência de forrageio (alvo/segundo) para cada sujeito de <i>Artibeus lituratus</i> nas três condições luminosas (crepuscular, lua cheia e escuro), utilizadas para avaliação da percepção de cores. Letras iguais indicam diferenças estatisticamente significativas: ^{a,b} p<0,001, ^c p<0,01 e ^d p<0,05.	61

Lista de Tabelas

- Tabela 1.** Descrição dos sujeitos experimentais utilizados no experimento para avaliação da visão de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. 44
- Tabela 2.** Coloração utilizada para a pintura dos elementos de fundo (E.V.A.) utilizados no experimento para avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*..... 45
- Tabela 3.** Coloração dos alvos utilizados no estudo para avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. 50
- Tabela 4.** Número total de alvos capturados pelos cinco sujeitos estudados para os fatores condição luminosa, fundo e alvo, utilizados na avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*.. 57
- Tabela 5.** Latência média de captura do alvo observada para os cinco sujeitos estudados, associada aos fatores condição luminosa, alvo, fundo e sujeito, e suas respectivas interações, para a avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*.. 58
- Tabela 6.** Eficiência média de captura do alvo observada para os cinco sujeitos estudados, associada aos fatores condição luminosa, alvo, fundo, sujeito e suas respectivas interações, para a avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*.. 60

Lista de Abreviaturas

dB: decibel

E.V.A.: etil vinil acetato

FC: frequência constante

FM: frequência modulada

L/ LWS: sensível a comprimentos de onda longos

lx: lux

nm: nanômetro

S/ SWS: sensível a comprimentos de onda curtos

SPL: nível de pressão do som

UV: ultravioleta

Sumário

1. Introdução.....	16
1.1. Fisiologia da Visão	16
1.2. Visão de Cores.....	18
1.2.1. Canais de Oponência Cromática	18
1.2.2. Diversidade de percepção de cores em mamíferos	19
1.3. A ordem Chiroptera	20
1.4. Sistema visual de quirópteros.....	21
1.4.1. Visão de cores em quirópteros.....	23
1.4.2. Ecologia da visão em quirópteros	26
1.5. Outras modalidades sensoriais	29
1.5.1. Ecolocalização	29
1.5.2. Olfacção	31
1.6. A família Phyllostomidae.....	33
1.6.1. <i>Artibeus lituratus</i>	34
2. Justificativa.....	38
3. Objetivos.....	40
3.1. Objetivo Geral	40
3.2. Objetivos Específicos	40
4. Material e Métodos	41
4.1. Sujeitos experimentais	41
4.3. Estímulos.....	44
4.3.1. Seleção do matiz dos alvos alimentares	46
4.4. Ambiente experimental.....	50
4.5. Procedimento.....	51
4.5.1. Adaptação	52
4.5.2. Modelagem	53
4.5.3. Teste discriminatório	54
4.6. Análise estatística	56
4.7. Considerações éticas.....	56
5. Resultados.....	57
5.1. Número total de alvos capturados	57

5.2. Latência de captura do alvo.....	57
5.3. Eficiência de forrageio	60
6. Discussão	62
6.1. Número total de alvos capturados	62
6.2. Latência de captura do alvo.....	63
6.3. Eficiência de forrageio	65
6.4. Diferenças entre sujeitos experimentais	66
6.5. Utilização de outras modalidades sensoriais para a captura dos alvos alimentares.....	67
6.6. Visão de cores em quirópteros?.....	71
7. Conclusões.....	74
8. Referências Bibliográficas.....	75
Anexo I - Licença Permanente para Coleta de Material Zoológico n. 10624-3 SIBIO/ICMBio	91
Anexo II – Declaração de aprovação do Comitê de Ética no Uso Animal – IB	93

1. Introdução

1.1. Fisiologia da Visão

Mamíferos estão distribuídos nos mais diversos habitats distribuídos ao redor do globo e adotaram estilos de vida variados de acordo com os diferentes nichos ecológicos ocupados em cada ambiente (Pough *et al.*, 2008). Tais condições influenciaram o desenvolvimento de diferentes modalidades sensoriais, dentre elas a visão. Diferentes condições de luminosidade, bem como as diferentes utilizações do sistema visual, permitiram que a visão se tornasse o sentido dominante em algumas espécies (Peichl, 2005), auxiliando em comportamentos fundamentais para a sobrevivência de organismos, tais como no forrageamento, evasão de predadores e reconhecimento de parceiros (Zhao *et al.*, 2009a).

Os olhos de mamíferos (Figura 1) correspondem às estruturas responsáveis pela captação de sinais luminosos que são convertidos em sinais elétricos, permitindo o processamento neuronal e a expressão de comportamentos específicos. As células responsáveis por essa conversão localizam-se na retina e são chamadas de células fotorreceptoras, compreendendo dois tipos: bastonetes e cones. Bastonetes são extremamente sensíveis e estão associados a condições de luminosidade baixas, enquanto cones, apesar de serem menos sensíveis, estão ativos sob luminosidades mais intensas e provém maior resolução espacial (acuidade) e melhor resolução temporal, ou seja, permitem captar mudanças rápidas na imagem visual (Tessier-Lavigne, 2000). Por outro lado, sob condições de luminosidade intermediárias, tanto cones quanto bastonetes contribuem para a visão (Peichl, 2005). Além disso, foi verificado recentemente que determinadas células ganglionares, que apresentam fotossensibilidade intrínseca, também contribuem significativamente para a percepção visual, por meio do controle do reflexo pupilar, auxiliam na percepção espacial e até mesmo contribuem para percepção cromática e acromática, além de estarem associadas à ritmicidade circadiana (Berson, 2003; Brown *et al.*, 2010; Ecker *et al.*, 2010; Szmajda *et al.*, 2006).

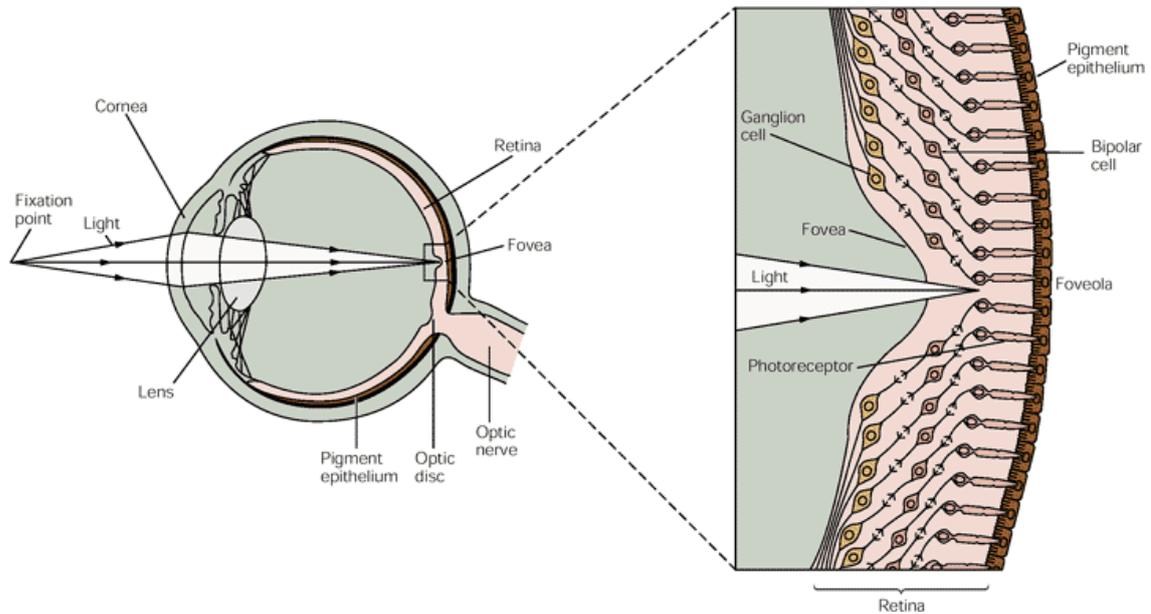


Figura 1. Esquema representativo do olho de mamífero, indicando a entrada de luz no sistema visual. Detalhe para os tipos celulares presentes na retina (adaptado de Tessier-Lavigne, 2000).

As propriedades dos fotorreceptores de vertebrados são determinadas pela presença de fotopigmentos, moléculas fotossensíveis compostas por uma apoproteína, a opsina, e um cromóforo, composto derivado de vitamina A, em duas isoformas: retinal₁ (11-cis-retinal) ou retinal₂ (3,4-dehidroretinal) (Yokoyama, 2002). Em vertebrados, estão presentes cinco classes de opsinas (RH1, RH2, SWS1, SWS2 e LWS) em fotorreceptores, cuja sensibilidade espectral é determinada por sua sequência de aminoácidos (Peichl, 2005). A sensibilidade espectral também depende da isoforma à qual a opsina está ligada. Opsinas ligadas ao retinal₂ são chamadas de porfiropsinas, nas quais o pico de sensibilidade do fotopigmento é deslocado em 20 nm em direção às ondas de comprimento longo do espectro, quando comparadas às opsinas ligadas ao retinal₁ (Smith, 2008). Acredita-se que porfiropsinas representem uma adaptação a ambientes escuros, como rios e lagos, nos quais ocorre maior dispersão de ondas com comprimentos curtos, o que explicaria sua maior frequência em peixes de água doce e alteração da isoforma em peixes que migram da região de água doce para o ambiente marinho (Temple *et al.*, 2008).

Tradicionalmente, apenas a rodopsina (RH1) está presente em células do tipo bastonete, enquanto as demais (SWS1, SWS2, RH2 e LWS) são encontradas em fotorreceptores do tipo cone. Células ganglionares intrinsecamente fotossensíveis apresentam uma classe exclusiva de opsina, chamada melanopsina, a qual apresenta espectro de ação semelhante ao verificado em fotopigmentos ligados à vitamina A, com pico de sensibilidade em 484 nm (Berson, 2003).

A presença de fotorreceptores e de células ganglionares com diferentes sensibilidades espectrais, associada a mecanismos neurais específicos que possibilitam a comparação dos sinais gerados por essas células, permite ao animal a percepção de cores (Brown *et al.*, 2010; Surridge *et al.*, 2003; Szmajda *et al.*, 2006).

1.2. Visão de Cores

A visão de cores pode ser definida como uma habilidade comportamental que permite ao animal discriminar entre dois estímulos que diferem apenas em sua composição espectral, independentemente de suas intensidades (Kelber *et al.*, 2003; Jacobs & Rowe, 2004).

A capacidade para visão de cores depende primeiramente da presença de no mínimo duas classes de fotorreceptores com sensibilidades espectrais distintas. Os sinais produzidos por essas duas classes de receptores devem ser comparados por neurônios do sistema visual para gerar um sinal cromático. Assim, para que haja discriminação de cores, os sinais gerados por dois estímulos distintos devem ser comparados e resultar em uma resposta comportamental (Kelber & Roth, 2005).

1.2.1. Canais de Oponência Cromática

Uma vez que a percepção de cores é um processo comportamental, resultante de processos que envolvem o sistema nervoso como um todo (Zeki, 1993), é necessário compreender como os sinais captados pelas células fotorreceptoras na retina são transmitidos e interpretados pelas regiões corticais superiores.

Ewald Hering, no final do século XIX, foi o primeiro a propor os princípios para os canais de oponência cromática, baseado na premissa de que determinadas matizes (e.g. vermelho-verde e azul-amarelo) formam pares mutuamente exclusivos e impossíveis de serem combinados perceptualmente (Lennie, 2000). Posteriormente, foi postulado que a visão de cores depende de três mecanismos de oponência: 1) o canal vermelho-verde, obtido pela diferenciação dos sinais captados por cones L, sensíveis a comprimentos de onda longos (na faixa do vermelho), e dos sinais captados por cones M, sensíveis a comprimentos de onda médios (na faixa do verde) (L-M); 2) o canal azul-amarelo, formado pela oposição dos sinais captados por cones S, sensíveis a comprimentos de ondas curtos (na faixa do azul) e que se opõem ao somatório dos sinais captados pelos cones L e M [S-(L+M)]; e 3) o canal de

luminância, responsável pelo sinal acromático, obtido pela combinação dos sinais dos cones L e M (L+M) (Dacey, 1996; Gegenfurtner, 2003).

As células ganglionares, presentes na retina, são morfológica e funcionalmente distintas e apresentam organização centro-periferia antagônica (Hubel & Wiesel, 1966). São elas as responsáveis pela transmissão dos sinais captados por cones e bastonetes para o cérebro (Lennie, 2000). Isso ocorre por meio de vias paralelas, determinadas por tipos celulares distintos: as células M formam a via magnocelular e são responsáveis pelo canal de luminância; as células P formam a via parvocelular, a qual forma a base do canal de otonência vermelho-verde; e as células K formam a via koniocelular, responsável pelo canal de otonência azul-amarelo (Dacey & Lee, 1994; Dacey, 1996; Gegenfurtner, 2003).

1.2.2. Diversidade de percepção de cores em mamíferos

A maioria dos mamíferos possui apenas duas classes de opsinas em cones: SWS1, sensível a comprimentos de onda (λ) curtos (na faixa do ultravioleta ao azul), e LWS, sensível a λ longos (na faixa do amarelo ao vermelho) (Jacobs & Rowe, 2004), sendo assim classificados como dicromatas.

Contudo, além dos animais fossoriais e cavernícolas, os quais possuem visão pouco desenvolvida, as exceções ao dicromatismo entre os mamíferos concentram-se principalmente na ordem Primates. Nessa ordem evoluiu um tricromatismo homogêneo (presente em machos e fêmeas) nos Catarrhini (macacos do Velho Mundo, *apes* e humanos) (SurrIDGE *et al.*, 2003) e em macacos neotropicais do gênero *Alouatta* (Araújo Jr. *et al.*, 2008; Jacobs *et al.*, 1996). Os demais Platyrrhini estudados, por outro lado, apresentam um polimorfismo visual ligado ao cromossomo X, de modo que fêmeas homozigotas e machos são dicromatas e fêmeas heterozigotas, tricromatas (Pessoa *et al.*, 2003, 2005a,b,c; Prado *et al.*, 2007; Rowe & Jacobs, 2004).

Foi evidenciado recentemente o tricromatismo em quatro espécies de marsupiais australianos (Arrese *et al.*, 2002, 2005, 2006), embora a condição de dicromatismo esteja presente em outras espécies de marsupiais filogeneticamente mais primitivos (Ebeling *et al.*, 2010; Gutierrez *et al.*, 2011; Hemmi, 1999; Hunt *et al.*, 2009; Palacios *et al.*, 2010).

O monocromatismo, decorrente de ausência ou perda de função da opsina SWS1, é evidenciado em mamíferos noturnos ou que habitam ambientes de baixa intensidade luminosa, como primatas do gênero *Aotus* (Jacobs *et al.*, 1993) e *Galago* (Wikler & Rakic, 1990), em carnívoros dos gêneros *Procyon* e *Potos* (Jacobs & Deegan, 1992; Peichl & Pohl,

2000), em cetáceos e pinípedes (Peichl *et al.*, 2001; Levenson & Dizon, 2003) e em diversos roedores (para revisão, ver Peichl, 2005; Jacobs, 2009).

Portanto, percebe-se uma dicotomia na dimensionalidade da percepção de cores existente entre animais diurnos e noturnos, o que torna os morcegos um grupo de interesse para estudos comparativos entre sistemas visuais de mamíferos (Wang *et al.*, 2004; Feller *et al.*, 2009), permitindo uma melhor compreensão das pressões evolutivas que favoreceram a seleção de determinadas modalidades sensoriais em detrimento de outras.

1.3. A ordem Chiroptera

A ordem Chiroptera é a segunda mais diversa dentre a classe Mammalia, com mais de 1.200 espécies viventes (Simmons, 2005), divididas em 18 famílias, as quais são únicas entre os mamíferos por apresentarem capacidade de voo verdadeiro. Tradicionalmente, a ordem é dividida em duas subordens, os Megachiroptera e os Microchiroptera (Fig. 2A). Os megaquirópteros, também conhecidos como raposas voadoras, estão restritos ao Velho Mundo e compreendem uma única família, Pteropodidae. São animais frugívoros ou nectarívoros, desprovidos de ecolocalização laringeal e que utilizam principalmente pistas visuais e olfativas para o forrageamento (Hall & Richards, 2000). Destaca-se nessa família o gênero *Rousettus*, cujos indivíduos apresentam um segundo tipo de ecolocalização, obtida por meio de “clicks” produzidos pela língua (Holland *et al.*, 2004). Os microquirópteros, por outro lado, estão amplamente distribuídos pelo globo, divididos em 17 famílias, e são majoritariamente insetívoros, apesar de apresentarem grupos com hábitos alimentares diversificados, como nectarívoros, frugívoros, carnívoros, granívoros, folívoros, onívoros e hematófagos (Gardner, 1977). Esses animais apresentam ecolocalização laringeal, utilizada tanto para navegação quanto para o forrageamento (Altringham, 2011).

Recentemente, a filogenia de quirópteros foi revista (Teeling, 2009). Estudos baseados nas sequências de DNA nuclear e mitocondrial incluindo membros de todas as famílias de quirópteros viventes estabeleceram uma nova classificação filogenética (Teeling *et al.*, 2000, 2002, 2005; Van der Bussche & Hooper, 2004). De acordo com essa classificação, a superfamília Rhinolophoidea (composta pelas famílias Rhinolophidae, Hipposideridae, Megadermatidae, Craseonycteridae e Rhinopomatidae), antigamente classificada dentro dos microquirópteros, é um grupo mais aparentado das raposas voadoras. Assim, os membros da superfamília Rhinolophoidea e da família Pteropodidae são atualmente agrupados na subordem Yinpterochiroptera. As demais 12 famílias estão inseridas na

subordem Yangochiroptera (Fig. 2B) (Jones & Teeling, 2006). Essa nova classificação traz diversas implicações, principalmente no que concerne a origem e evolução da ecolocalização, característica marcante do grupo (Teeling, 2009).

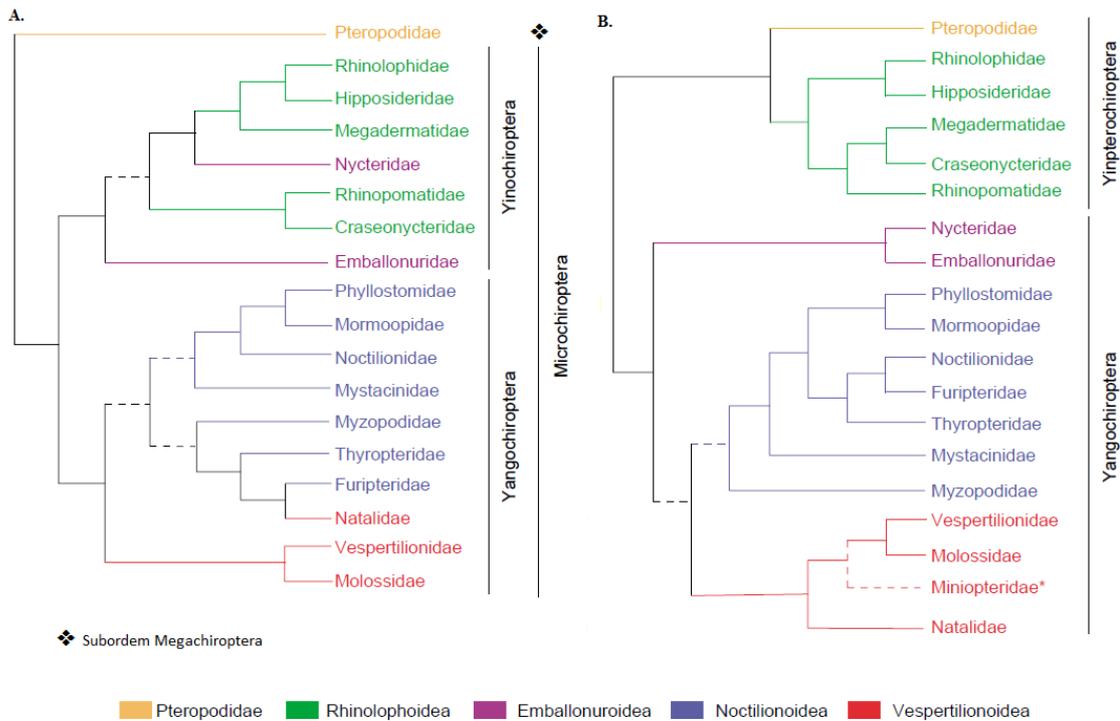


Figura 2. Classificação filogenética da ordem Chiroptera. A) Classificação filogenética tradicional, baseada em características morfológicas e fisiológicas, resultando nas subordens Megachiroptera e Microchiroptera; B) Nova classificação filogenética, baseada em evidências molecular, resultando nas subordens Yinpterochiroptera e Yangochiroptera (adaptado de Jones & Teeling, 2006).

1.4. Sistema visual de quirópteros

A ordem quiróptera destaca-se entre os mamíferos por apresentar a maioria de suas espécies com hábitos noturnos. O período de atividade, associado a demais características, como olhos pequenos e eficiência da ecolocalização para navegação, demonstrada em estudos que datam do século XVIII (Jones, 2005), levou cientistas a acreditarem que o sistema visual apresentava pouca importância para morcegos.

As raposas voadoras (Yinpterochiroptera, Pteropodidae) diferem dos demais quirópteros por não possuírem ecolocalização laringeal. Além disso, apresentam olhos grandes e bem desenvolvidos e utilizam a visão e olfação para orientação espacial e forrageamento (Luft *et al.*, 2003; Suthers, 1970). Dados obtidos para a espécie *Pteropus giganteus* indicam que os olhos desses animais apresentam cerca de 12 mm de diâmetro, com

poder de refração de 144 dioptrias e 9,23 mm de distância focal (Neuweiller, 1993). Tais características, como olhos grandes em relação ao tamanho corporal, alto poder de refração e pequena distância focal são compatíveis com propriedades típicas de olhos de animais noturnos, a fim de maximizar a quantidade de luz coletada, mesmo em ambientes de baixa luminosidade, em detrimento de alta resolução espacial (Neuweiller, 1993).

A espécie *P. giganteus* também apresenta um *tapetum lucidum*, localizado no epitélio pigmentar retiniano, composto por fosfolipídeos (Ollivier *et al.*, 2004). Trata-se de uma estrutura que auxilia as células fotorreceptoras a captarem fótons em condições de baixa luminosidade, aumentando, assim, a sensibilidade visual (Braekevelt, 1986). Ademais, essa espécie possui uma *area centralis* na retina, com densidade de células ganglionares de 10.000/mm², comparada à de apenas 1.200/mm² na periferia (Pedler & Tilley, 1969). Comparado aos demais mamíferos, essa é provavelmente a região de maior importância para a visão por apresentar maior concentração de células ganglionares (Neuweiller, 1993).

As conexões retino-tectais presentes nesse grupo são muito especializadas. As fibras do nervo óptico de cada olho dividem-se e projetam-se a cada colículo superior, de forma que as estruturas direita e esquerda apresentam representações binoculares dos hemisférios visuais nasal e temporal (Cotter & Pentney, 1979; Pettigrew, 1986). Tal padrão de conexões assemelha-se ao encontrado em primatas, grupo com forte orientação visual, o que levou à proposição da “Hipótese do Primata Voador” (Pettigrew, 1986), a qual propunha uma origem difilética para a ordem Chiroptera e posicionava a subordem Megachiroptera como grupo irmão da ordem Primates. Posteriormente, essa hipótese foi refutada por Baker *et al.* (1991), apesar de estudos recentes (Kruger *et al.*, 2010) ainda indicarem mais semelhanças entre estruturas neurais de raposas voadoras e primatas, quando essas são comparadas aos microquirópteros. Isso indica falta de consenso entre os dados morfológicos e os moleculares, utilizados para revisão filogenética do grupo (Jones & Teeling, 2006).

Ao contrário da família Pteropodidae, a maioria dos quirópteros (superfamília Rhinolophoidea e subordem Yangochiroptera) apresenta ecolocalização laringeal desenvolvida e olhos pequenos, às vezes inconspícuos (Altringham & Fenton, 2003). Suthers & Wallis (1970) determinaram características morfométricas para três espécies de quirópteros: 1) a espécie insetívora *Myotis sodalis* (Vespertilionidae) apresenta olhos com diâmetro de 1,68 mm, poder de refração de 965 dioptrias e distância focal de 1,37 mm; 2) já a espécie frugívora *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae) possui olhos com diâmetro de 2,62 mm, poder de refração de 634 dioptrias e distância focal de 2,1 mm; e por último 3) na

espécie onívora *Phyllostomus hastatus* (Phyllostomidae) foram verificados olhos com diâmetro de 3,94 mm, poder de refração de 410 dioptrias e distância focal de 3,24 mm.

Comparativamente ao tamanho corporal das espécies *Pteropus giganteus* (Silbernagel, 2005), *Myotis sodalis* (Burgess, 2011), *Carollia perspicillata* (Cloutier & Thomas, 1992) e *Phyllostomus hastatus* (Santos *et al.*, 2003), *P. giganteus* apresenta olhos proporcionalmente maiores, *M. sodalis* possui olhos proporcionalmente menores e *C. perspicillata* e *P. hastatus* apresentam olhos de tamanho intermediário. Segundo Altringham & Fenton (2003), morcegos da família Phyllostomidae que se alimentam de frutos tendem a apresentar olhos de tamanho considerável dentro desse táxon. De acordo com Chase (1972 *apud* Bell & Fenton, 1986), as habilidades visuais de morcegos apresentam grande relação com o hábito alimentar e o período de atividade do animal. Assim, morcegos que ecolocalizam podem ser classificados em: insetívoros noturnos, com habilidades visuais reduzidas; nectarívoros e frugívoros noturnos, com a visão mais adaptada a ambientes de baixa luminosidade e insetívoros parcialmente diurnos, que apresentam visão adaptada para ambientes de luminosidade mais alta.

A retina de morcegos ecolocalizadores é fina, com cerca de apenas 100-150 μm (Neuweiller, 1993) e não apresenta *tapetum lucidum* (Chase, 1981). O número de células ganglionares é bastante variável: a espécie *Rhinolophus rouxi* (Rhinolophidae) apresenta apenas 4.500 células, distribuídos em uma área retiniana de 4 mm^2 , enquanto a *Macroderma gigas* (Megadermatidae) possui de 100 a 120 mil células ganglionares, distribuídos sobre uma área de 80 mm^2 na retina (Pettigrew *et al.*, 1988). Essa diferença no número de células ganglionares pode estar associada à importância da visão para a ecologia da espécie.

Em relação às vias visuais, morcegos ecolocalizadores apresentam projeções completamente contralaterais, ou seja, o nervo ótico do olho direito projeta apenas para o colículo superior esquerdo e vice-versa, de modo que um único objeto forma duas imagens monoculares, uma em cada colículo superior (Cotter, 1985; Cotter & Pentney, 1979; Reimer, 1989).

1.4.1. Visão de cores em quirópteros

No que concerne às células fotorreceptoras, acreditou-se até o início da década de 70, século XX, que as retinas de quirópteros eram compostas apenas por bastonetes (Suthers, 1970). Todavia, estudos recentes têm evidenciado não apenas a presença de uma considerável população de cones, mas também a importância do sistema visual e da visão de cores para o

estilo de vida desses organismos (Feller *et al.*, 2009; Hope & Bhatnagar, 1979; Kim *et al.*, 2008; Müller *et al.*, 2007, 2009; Wang *et al.* 2004; Winter *et al.*, 2003; Xuan *et al.*, 2012a,b; Zhao *et al.*, 2009a,b).

Em relação às células fotorreceptoras, a espécie *Pteropus giganteus* apresenta uma baixa proporção de cones/ bastonetes (1/250), o que de acordo com Jacobs (1993) poderia indicar a não funcionalidade dos cones S ou M/L. Wang *et al.* (2004) realizaram o primeiro estudo de sequenciamento de opsinas em raposas voadoras, nas espécies *Pteropus dasymallus formosus* e *Haplonycteris fischeri*, sendo que ambas apresentam genes para as opsinas SWS1, com provável pico no ultravioleta (UV), e para M/LWS. É interessante ressaltar que a espécie *H. fischeri* apresenta uma duplicação no gene da opsina M/LWS, o único caso conhecido em um mamífero não-primata, indicando um potencial para tricromacia.

Posteriormente, um estudo de imunocitoquímica (Müller *et al.*, 2007) realizado nas espécies *Eidolon dupreanum*, *Epomophorus gambianus*, *Pteropus rufus*, *Pteropus niger*, *Pteropus rodricensis* e *Rousettus madagascariensis*, verificou a presença de uma considerável população de cones, com densidade entre 1.300 a 11.000/mm², o que representa cerca de 0,25 a 0,6% da população de fotorreceptores, dependendo da região da retina e da espécie. A pequena proporção de cones na retina também foi verificada para outros animais noturnos, como nos roedores *Cricetomys gambianus* (0,3-0,5%), *Cricetomys emini* (0,5-0,8%, Peichl & Mutairou, 1998), em ratos albinos (0,85%; Szél & Röhlich, 1992) e em camundongos (2,8%; Jeon *et al.*, 1998). Bastonetes, em contrapartida, apresentam densidade muito maior, variando de 350 a 800 mil/mm². Nesse mesmo estudo, foi verificado que todas as espécies do gênero *Pteropus* estudadas apresentam cones sensíveis a comprimentos de onda curtos (cones S) e sensíveis a comprimentos de onda longos (cones L). Nas outras três espécies, foi verificada apenas a presença de cones L. Zhao *et al.* (2009a) evidenciaram, em um estudo molecular com 16 espécies de raposas voadoras, a presença de duas classes de opsinas apenas em animais que se abrigam em árvores. Para as espécies que se abrigam em cavernas (e.g. *Rousettus*) foi verificada apenas a presença da opsina M/LWS.

Experimentos voltados para a investigação da visão de cores em quirópteros dotados de ecolocalização (subordem Yangochiroptera e superfamília Rhinolophoidea), datam da década de 70, século XX. Hope & Bhatnagar (1979) obtiveram os picos de sensibilidade espectral das espécies frugívoras (*Artibeus jamaicensis* e *Carollia perspicillata*) e hematófaga (*Desmodus rotundus*) da família Phyllostomidae e da espécie *Eptesicus fuscus* da família de morcegos insetívoros Vespertilionidae. Foram verificados picos de sensibilidade entre 560-

580 nm (cones L) e um segundo pico em 500 nm, atribuído à resposta dos bastonetes, para todas as espécies. Não foi observada atividade de cones S sensíveis ao ultravioleta, devido à luz de estímulo limitar-se a $\lambda > 440$ nm. Em contrapartida, um novo estudo eletrorretinográfico realizado por Müller *et al.* (2009) verificou a resposta de cones sensíveis a comprimentos de onda longos e também de cones sensíveis a UV.

Estudos moleculares também evidenciaram a presença de genes para duas opsinas, SWS1 e LWS, nos morcegos insetívoros da família Vespertilionidae *Myotis velifer* (Wang *et al.*, 2004) e *Myotis lucifugus* (Zhao *et al.*, 2009b). Posteriormente, a expressão dos genes para os fotopigmentos S e L foi corroborada por Feller *et al.* (2009) por meio da imunohistoquímica da retina de *M. lucifugus*.

A única abordagem comportamental para visão de cores em quirópteros até o momento foi realizada por Winter *et al.* (2003) na espécie nectarívora *Glossophaga soricina*. Contudo, embora o teste eletrorretinográfico realizado nesse mesmo estudo apresentasse picos de sensibilidade espectral em 365 e 510 nm, não foi detectada qualquer evidência de discriminação de cores, sendo evidenciada apenas sensibilidade a UV, que foi atribuída à propriedade da banda- β da rodopsina. A banda- β é definida como um pico de absorvância secundário na região do UV, considerado uma propriedade intrínseca da porção protéica de todo pigmento visual (Müller *et al.*, 2009). Assim, a espécie *G. soricina* não apresentaria um cone exclusivamente sensível a comprimentos de onda curtos. Cabe ressaltar que esse estudo foi realizado em condições escotópicas. Em contrapartida, Müller *et al.* (2009) verificaram picos de sensibilidade para *G. soricina* em 365 e 520 nm, sob condições mesópicas. Nesse mesmo estudo, por meio de imunocitoquímica, foram observados cones na retina de *G. soricina* expressando opsinas L, S e cones expressando ambas as opsinas, o que poderia corresponder a uma terceira curva de absorvância.

Complementarmente, Zhao *et al.* (2009a) verificaram que morcegos das famílias Hipposideridae e Rhinolophidae (Yinpterochiroptera) que apresentam ecolocalização com ciclos de longa duração caracterizada como de frequência constante (FC) e compensação por efeito Doppler não possuem o gene SWS1 funcional. Esse tipo de ecolocalização, considerado o mais especializado por permitir a separação dos sinais emitidos e ecos recebidos por meio da frequência da onda (Jones & Teeling, 2006), teria surgido concomitantemente à perda de função da opsina SWS1. Por outro lado, Zhao *et al.* (2009a), evidenciaram também que morcegos que apresentam ecolocalização do tipo frequência modulada (FM) possuem o gene SWS1 funcional. A comparação dos sinais gerados pelos fotopigmentos expressos por SWS1

e LWS seria uma forma desses animais ampliarem a “imagem acústica” obtida por meio da ecolocalização, o que seria o caso da *Glossophaga soricina* e dos demais morcegos da família Phyllostomidae.

Xuan *et al.* (2012a,b) testaram os achados de Zhao *et al.* (2009a) e, por meio de imuno-histoquímica e testes comportamentais, demonstraram a sensibilidade ao UV nas espécies *Scotophilus kuhlii* (FM) e *Cynopterus sphinx*, que se abriga em árvores. Por outro lado, as espécies *Hipposideros armiger* (FC) e *Rousettus leschenaultii*, que se abriga em cavernas, não apresentaram sensibilidade ao UV, corroborando os resultados de Zhao *et al.* (2009a).

Müller *et al.* (2009) também avaliaram a densidade de células fotorreceptoras nas retinas das espécies *Carollia perspicillata* e *Glossophaga soricina*. Dependendo da espécie e da região da retina, a densidade de cones L variou entre 3.000 e 10.000/mm², enquanto para cones S, variou entre 1.000 e 6.000/mm². A densidade de bastonetes foi muito maior, de 130 mil a 390 mil/mm², contabilizando uma densidade de cones de cerca de 3% dos fotorreceptores retinianos. Essa densidade é semelhante à encontrada na espécie *Rhinolophus ferrumequinum* (Kim *et al.*, 2008) e ambas são superiores à densidade de cones verificada em raposas voadoras (Müller *et al.*, 2007).

1.4.2. Ecologia da visão em quirópteros

Raposas voadoras apresentam olhos grandes e bem adaptados a ambientes de baixa luminosidade, permitindo a utilização de pistas visuais para o forrageamento e orientação espacial (Neuweiller, 1993). Para quirópteros ecolocalizadores, a importância da visão foi constantemente questionada (Suthers, 1970). Apesar de apresentarem retinas compostas principalmente por bastonetes, acreditava-se que esses animais possuíam visão diminuta e pouco adaptada ao modo de vida noturno (Suthers & Wallis, 1970). Todavia, estudos realizados desde a segunda metade do século XX demonstram a importância da visão para esse grupo de quirópteros, tais como nas atividades de *homing* (Davis, 1966; Williams *et al.*, 1966; Williams & Williams, 1970), localização de abrigos (Ruczynski *et al.*, 2011), navegação diurna (Layne, 1967), evasão de obstáculos (Bradbury & Nottebohm, 1969; Chase & Suthers, 1969; Orbach & Fenton, 2010), manutenção da ritmicidade circadiana (DeCoursey & DeCoursey, 1964; Herreid & Davis, 1966), comportamento de fuga (Chase, 1981, 1983; Davis & Barbour, 1965), discriminação de formas (Suthers *et al.*, 1969) e detecção e captura

de presas (Bell, 1985; Bell & Fenton, 1986; Eklöf *et al.*, 2002; Eklöf & Jones, 2003; Grant, 1991; Rydell & Eklöf, 2003).

Os olhos de morcegos são adaptados para a percepção a grandes distâncias, situação na qual a ecolocalização seria pouco eficiente (Suthers, 1970; Suthers & Wallis, 1970). Essa habilidade torna-se bastante expressiva durante a atividade de *homing*, ou seja, o retorno para o abrigo ou outro ponto determinado (Davis, 1966; Yamamoto & Ades, 2002). Williams *et al.* (1966) observaram que morcegos vendados da espécie *Phyllostomus hastatus* (Phyllostomidae) apresentavam comportamento de retorno normal quando deslocados a distâncias de cerca de 8 a 12 km. Por outro lado, animais vendados que foram deslocados a distâncias de cerca de 24 a 32 km levaram mais de uma noite para retornar ao ponto inicial. Por meio de radiotelemetria, Williams & Williams (1970) verificaram que morcegos da espécie *P. hastatus* utilizam geralmente uma área de 10 km nas proximidades de seus abrigos. Quando deslocados a uma distância de 20 km, eles facilmente redirecionam o voo para o abrigo, comportamento que se torna progressivamente mais errático conforme os animais são deslocados a distâncias de 30 e 60 km. Tal fato indica que morcegos utilizam marcos visuais para a navegação, principalmente em regiões familiares.

Marcos visuais podem também ser usados por morcegos para a localização de abrigos. Ruczynski *et al.* (2011) verificaram que indivíduos da espécie *Plecotus auritus* (Vespertilionidae) detectavam mais facilmente abrigos em troncos de árvores cujas entradas eram sinalizadas por sinais visuais conspícuos, quando expostos a condições de luminosidade mesópicas (5,4 a 13 lx). Comparativamente, Layne (1967) testou a habilidade de navegação diurna na espécie *Myotis austroriparius* (Vespertilionidae). Enquanto um número considerável de indivíduos do grupo controle (33%) e do grupo teste para ecolocalização (12,5%) retornaram ao abrigo, nenhum dos indivíduos vendados retornou à caverna, indicando que mesmo sob condições fotópicas (superiores a 100 lx) pistas visuais podem ser usadas por morcegos.

Semelhantemente à utilização de pistas conspícuas para detecção de abrigos (Ruczynski *et al.*, 2011), Bradbury & Nottebohm (1969) observaram que indivíduos da espécie *Myotis lucifugus* apresentavam maior facilidade para desviar de obstáculos de alto contraste, sob baixas condições de luminosidade (1 lx). Paralelamente, nas espécies *Phyllostomus hastatus* e *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae), os animais guiados somente por pistas visuais conseguiram evitar significativamente melhor os obstáculos que aqueles impedidos de utilizar a visão e ecolocalização. Além disso, Orbach & Fenton (2010)

sugeriram que a maior utilização de pistas visuais para evitar a colisão com obstáculos pode estar associada ao estado fisiológico e hormonal do indivíduo.

Pistas visuais também são utilizadas para o comportamento de fuga em morcegos. Em *Myotis sodalis*, os indivíduos testados recorriam a uma janela pela qual havia passagem de luz, mesmo colidindo repetidamente contra o vidro transparente (Davis & Barbour, 1965). Já os indivíduos vendados, apesar de colidirem menos contra o vidro, recusavam-se a voar inicialmente, na ausência de pistas visuais. Em um experimento semelhante, utilizando oito morcegos das famílias Phyllostomidae, Mormoopidae, Natalidae e Molossidae, com diferentes hábitos alimentares, Chase (1981,1983) verificou que os animais utilizavam preferencialmente pistas visuais para escapar de um labirinto, mas recorriam à ecolocalização na ausência dessas pistas. Contudo, quando as informações obtidas pela visão e ecolocalização eram conflitantes, pistas visuais apresentavam maior relevância para os animais.

Aparentemente, a área que tem recebido maior atenção ultimamente refere-se à utilização de pistas visuais para o forrageamento em quirópteros. A espécie insetívora *Macrotus californicus* (Phyllostomidae) utiliza preferencialmente pistas visuais para capturar presas e cessa a ecolocalização quando a condição luminosa é adequada (Bell, 1985). Além disso, essa espécie apresenta boa acuidade visual mesmo sob um iluminante correspondente à lua nova (0,002 lx) e possui maior sobreposição binocular que outras espécies insetívoras (Bell & Fenton, 1986).

Demais estudos para localização de presas por pistas visuais foram realizados em espécies da família Vespertilionidae. Nas espécies australianas *Nyctophilus gouldi* e *Nyctophilus geoffroyi* foi verificado que a modalidade sensorial utilizada depende da localização da presa (Grant, 1991). A audição passiva, baseada no ruído das presas, foi utilizada para capturar insetos tanto em voo quanto associados ao substrato. A visão, por outro lado, foi utilizada apenas para capturar presas em voo. Já na espécie *Eptesicus nilssonii*, foi verificado que os animais conseguem capturar insetos mesmo em meio à vegetação e que a localização das presas pode ser direcionada tanto por ecolocalização quanto por audição passiva (Eklöf *et al.*, 2002). O papel da visão tornou-se evidente ao ser verificado que insetos brancos (alto contraste em relação ao substrato) eram significativamente mais capturados quando comparados aos insetos pretos (baixo contraste). Subsequentemente, Rydell & Eklöf (2003) verificaram que morcegos *E. nilssonii* localizavam mais facilmente insetos grandes, com envergadura de no mínimo cinco cm, por meio de pistas visuais. Além disso, foi

observado que morcegos da espécie *Plecotus auritus* utilizam preferencialmente pistas visuais à ecolocalização para localizar alimento (Eklöf & Jones, 2003).

Entretanto, pouco é sabido sobre a utilização de pistas cromáticas por morcegos. Sabe-se que a contribuição dos cones para visão em quirópteros ocorre, sobretudo, em níveis de luminosidade intermediários, tornando-se rapidamente saturados em níveis de iluminação fotópica (Müller *et al.*, 2009). Assim, a visão, e em particular a visão de cores, sob tais condições de luminosidade, é particularmente importante para morcegos durante os períodos de alvorecer, crepúsculo e noites de lua cheia, quando esses animais utilizam pistas visuais para sua navegação e orientação entre as zonas de abrigo e áreas de forrageio (Suthers, 1970).

1.5. Outras modalidades sensoriais

1.5.1. Ecolocalização

A ecolocalização é uma modalidade sensorial complexa e altamente desenvolvida em quirópteros, permitindo a formação de uma imagem acústica do ambiente a partir da análise de ecos provenientes de sons emitidos pelo próprio animal (Altringham, 2011). Esses sons consistem em sinais de alta frequência, inaudíveis para seres humanos, geralmente superiores a 18-20 kHz (Jones, 2005), podendo alcançar até 212 kHz (Fenton & Bell, 1981).

Apesar de ter como principal função a navegação e orientação espacial, muitos quirópteros, principalmente os insetívoros, utilizam os sinais de alta frequência (entre 20 e 60 kHz – Fenton *et al.*, 1998) para o forrageamento, permitindo a detecção, classificação, localização e captura de presas (Altringham, 2011; Schnitzler & Kalko, 2001). Entretanto, sinais de alta frequência são rapidamente atenuados pelo ar e atuam apenas a pequenas distâncias devido à perda de intensidade por espalhamento (Griffin, 1971). Além disso, morcegos que forrageiam próximo ou em meio à vegetação precisam lidar com os ecos gerados pelo alvo e pelo substrato ao qual o alvo está associado (Schnitzler & Kalko, 2001).

Morcegos das espécies *Myotis myotis* e *Myotis blythii* sobrevoam a vegetação em busca de presas e utilizam ecolocalização do tipo frequência modulada (FM), com sinais alternando de 120 a 30 kHz em cerca de 2 ms (Norman *et al.*, 1999). Indivíduos de ambas as espécies foram testados para avaliar a captura de insetos em ambientes complexos, semelhantes aos substratos encontrados em ambientes naturais (Arlettaz *et al.*, 2001). Foi verificado que os animais conseguiam acessar as presas em ambiente complexo apenas quando essas estavam vivas, ou seja, produzindo sons que provavelmente eram utilizados para

sua localização. Nesse caso, a audição passiva foi utilizada para a localização dos insetos, uma vez que a sobreposição dos ecos do substrato aos ecos do alvo tornavam impossível a detecção de presas apenas pela ecolocalização (Arlettaz *et al.*, 2001).

Essa situação é semelhante à enfrentada por morcegos frugívoros e nectarívoros cujos itens forrageados estão em meio à vegetação e são diretamente afetados pelo efeito de mascaramento produzido pelos ecos gerados por folhas e galhos (Korine & Kalko, 2005). Todavia, plantas, por se beneficiarem da polinização e dispersão de sementes desempenhadas por morcegos, devem apresentar características que facilitem a identificação por morcegos (Kalko *et al.*, 1996a; Helversen *et al.*, 2003).

Determinadas flores apresentam estruturas específicas que as tornam mais conspícuas contra a densa folhagem da vegetação para morcegos dotados de ecolocalização. Essas estruturas incluem: o desenvolvimento de um vexilo floral (pétala modificada) característico (Figura 3A), como o encontrado na *Mucuna holtonii* (Fabaceae) (Helversen & Helversen, 1999), auxiliando também a identificar se aquela flor já foi visitada anteriormente ou não (Helversen & Helversen, 2003); a apresentação de uma corola em forma de sino (Figura 3B), que produz ecos específicos e conduz o morcego ao nectário floral (Helversen *et al.*, 2003); e a presença de folhas com formatos específicos localizadas próximas às flor (Figura 3C), como o verificado nas folhas em “forma de prato” da *Marcgravia evenia* (Marcgraviaceae) (Simon *et al.*, 2011). Todas essas características auxiliam na identificação das flores, reduzindo os custos de forrageio e maximizando a polinização.

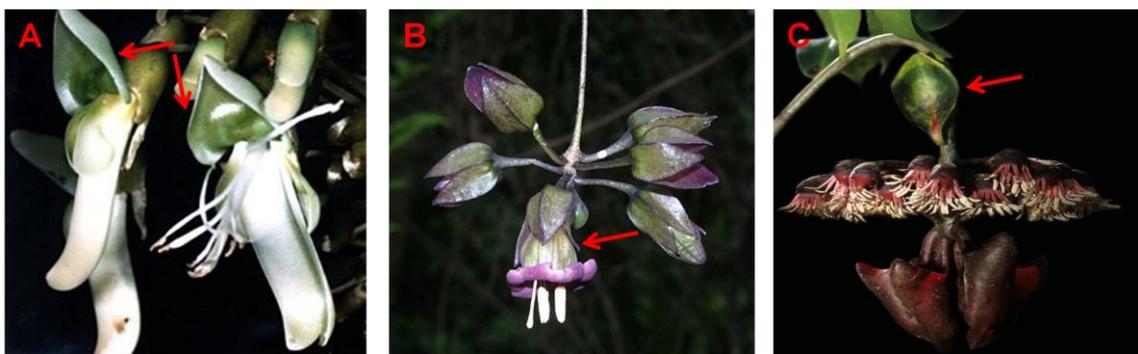


Figura 3. Exemplos de flores associadas estruturas específicas, tornando-as acusticamente mais conspícuas contra a vegetação. A) Flores de *Mucuna holtonii* (Fabaceae), com destaque para o vexilo floral. Fonte: <<http://www2.mcdaniel.edu/Biology/botf99/flowernew/mucuna.jpg>>. Acesso em: 7 de março de 2013. B) Flores de *Markea neurantha* (Solanaceae), com destaque para a corola em forma de sino. Fonte: <<http://bdei2.cs.umb.edu:8080/efg2/EFGImages/Sola/Meri-neur-fl-1-7.jpg>>. Acesso em: 7 de março de 2013. C) Flores de *Marcgravia evenia* (Marcgraviaceae), com destaque para folha em “forma de prato”. Fonte: <<http://cache.io9.com/assets/images/8/2011/07/simon1hr.jpg>>. Acesso em: 7 de março de 2013.

A identificação de frutos por morcegos em meio à vegetação permanece, todavia, objeto de estudo de vários pesquisadores. Kalko & Condon (1998) avaliaram a flagelicoria (frutos dispostos em estruturas pendulares) em *Gurania spinulosa* (Cucurbitaceae) como potencial característica para a localização por *Phyllostomus hastatus*. Foi observado que os animais utilizavam mais a ecolocalização que a olfação para detectar o fruto e preferiam frutos dispostos em pêndulos e sem associação a folhas, a frutos em meio à vegetação ou em galhos horizontais. Dessa forma, foi verificado que a estrutura de pêndulo torna o fruto acusticamente mais conspícuo, facilitando sua detecção por ecolocalização.

Semelhantemente, Thies *et al.* (1998) verificaram que a ecolocalização é importante durante os voos de exploração para a localização final de infrutescências de *Piper* (Piperaceae) nas espécies *Carollia perspicillata* e *Carollia castanea*. As infrutescências de *Piper* apresentam uma forma ereta, semelhante a uma lança, destacando-se da vegetação (Thies *et al.*, 1998). Todavia, os autores perceberam que os estágios iniciais do forrageio de *Piper* são guiados pela olfação, por meio do odor característico produzido pela infrutescência.

1.5.2. Olfação

Quirópteros são animais noturnos e, portanto, pistas olfativas consistem em uma alternativa para obter informações sobre o ambiente, apesar de pistas químicas apresentarem baixa taxa de transmissão e durabilidade (Bloss, 1999). Como a maioria dos mamíferos, morcegos apresentam olfação altamente desenvolvida e cabe ao epitélio olfatório nasal sinalizar a presença de moléculas odoríferas presentes no ar inspirado (Neuweiler, 1993).

O epitélio olfatório é composto por células receptoras olfatórias e apresenta grande variação interespecífica, tanto em relação à área de superfície quanto ao número de células receptoras (Bhatnagar & Kallen, 1974b; Bloss, 1999). Além disso, o tamanho da área do epitélio olfatório está associado à sensibilidade olfatória e está correlacionada à dieta do animal (Neuweiller, 1993). Em estudo morfológico realizado nas espécies *Artibeus jamaicensis* (Phyllostomidae, frugívoro) e *Myotis lucifugus* (Vespertilionidae, insetívoro) foi verificado que apesar dos receptores olfatórios de ambas as espécies serem semelhantes, a espessura e a composição do epitélio olfatório da espécie frugívora indicavam a presença do dobro de células receptoras por mm² (Bhatnagar & Kallen, 1974b). Complementarmente, Bhatnagar & Kallen (1975) verificaram que o volume do epitélio olfatório em *A. jamaicensis* é 16 vezes maior que em *M. lucifugus* e que o bulbo olfatório apresenta o dobro do tamanho na espécie frugívora quando comparada à insetívora.

Paralelamente, a placa cribiforme do osso etmoide, parte do sistema olfatório, compreende forames por onde passam as fibras do nervo olfatório, de tal modo que o tamanho da placa cribiforme e o número de forames estão correlacionados ao desempenho olfatório, permitindo relacionar características morfológicas à sensibilidade olfatória e à dieta de quirópteros (Neuweiller, 1993). Bhatnagar & Kallen (1974a) examinaram a placa cribiforme em 40 espécies de morcegos de 13 famílias. Os autores observaram que todas as espécies de Pteropodidae analisadas apresentavam placas cribiformes completamente perfuradas, enquanto os membros das demais famílias possuíam placas cribiformes com perfurações na região dorsal e ausência de forames na região ventral. Além disso, as placas cribiformes de morcegos frugívoros apresentavam maior número de forames, enquanto as de morcegos insetívoros apresentavam menor número, e os morcegos onívoros exibiam placas com número de perfurações intermediário. Portanto, devido ao maior tamanho e maior número de perfurações da placa cribiforme, morcegos frugívoros apresentam olfação mais desenvolvida quando comparados aos demais morcegos com outras dietas.

O uso de pistas olfativas para a detecção de alimentos tem sido verificado principalmente em morcegos frugívoros (Bloss, 1999). Rieger & Jakob (1988) observaram que ao suplementarem as redes de neblina com porções de banana, ocorria maior captura de morcegos da subfamília Stenodermatinae. Mikich *et al.* (2003) utilizaram redes de neblina associadas a óleos essenciais de *Piper gaudichaudianum* e atraíram significativamente mais indivíduos da espécie *Carollia perspicillata*, a qual é especializada no uso desse fruto. Indivíduos dessa espécie também são capazes de reconhecer concentrações diminutas de componentes odoríferos encontrados em frutos, os quais podem atraí-los ao alimento na ausência de quaisquer outras pistas sensoriais (Laska, 1990b). Essa espécie é também capaz de discriminar odores naturais de frutos ainda que esses estejam diluídos ou quimicamente disfarçados (Laska, 1990a). Já Hessel & Schmidt (1994 *apud* Altringham & Fenton, 2003), por outro lado, observaram que a experiência individual e treinamento de sujeitos experimentais em laboratório podem influenciar fortemente a modalidade sensorial utilizada para o forrageamento.

Estudos realizados com raposas voadoras evidenciaram que esses animais são capazes de utilizar somente pistas olfativas para localizar e discriminar o grau de maturação do fruto (Hodgkison *et al.*, 2007; Luft *et al.*, 2003; Tang *et al.*, 2007). Todavia, ainda não foi completamente elucidado como morcegos frugívoros da família Phyllostomidae identificam e selecionam determinados atributos do fruto, como maturação, tamanho e qualidade. Korine &

Kalko (2005) avaliaram a utilização de pistas visuais, olfativas e provenientes de ecolocalização na detecção e discriminação de frutos nas espécies *Artibeus watsoni* e *Vampyressa pusilla* (Phyllostomidae). Os autores verificaram que o uso de pistas olfativas foi fundamental para a detecção de frutos maduros entre a folhagem, bem como para a discriminação entre frutos intactos e infestados por lagartas. Contudo, uma combinação de pistas olfativas e da ecolocalização foi provavelmente utilizada para permitir a diferenciação entre o tamanho dos frutos.

1.6. A família Phyllostomidae

A família Phyllostomidae compreende cerca de 160 espécies, todas endêmicas das Américas. Apesar de ocupar regiões desde a América do Norte até a Argentina, apresenta na região Neotropical sua maior diversidade (Simmons, 2005). No Brasil, a família está representada por 90 espécies, o que corresponde a 52,97% dos morcegos encontrados no país, divididos nas subfamílias Desmodontinae, Phyllostominae, Glossophaginae, Carrollinae e Stenodermatinae (Paglia *et al.*, 2012). A principal característica do grupo é a presença de um apêndice dérmico membranoso em forma de lança ou folha projetado na extremidade do focinho (folha nasal). É uma estrutura bastante proeminente, encontrando-se modificada apenas em espécies hematófagas, nas quais assume a forma de ferradura (Peracchi *et al.*, 2011).

Esse grupo apresenta a maior diversidade trófica dentre os quirópteros, havendo registros de insetivoria, folivoria, granívoros, nectarivoria, hematofagia, frugivoria, onivoria e carnivoros (Wetterer *et al.*, 2000). Na região Neotropical, compreende o grupo de importantes polinizadores, dispersores de sementes de diversas plantas quiropterófilas e insetivoria de espécies pragas (Aguiar & Marinho-Filho, 2007; Bizerril & Raw, 1998; Fleming & Heithaus, 1981; Fleming & Williams, 1990; Kalko *et al.*, 1996a; Peracchi *et al.*, 2011; Vieira & Carvalho-Okano, 1996).

Diversos morcegos da família Phyllostomidae utilizam a ecolocalização para detecção de itens alimentares (Altringham, 2011). Esses animais emitem sinais multi-harmônicos curtos, com baixa intensidade e alta frequência (Thies *et al.*, 1998). Tais sinais permitem a obtenção de uma imagem auditiva, indicando a distância e posição do alvo (Schnitzler & Kalko, 2001), bem como seu tamanho, textura e forma (Schmidt *et al.*, 2000). Além disso, foi verificado que diversas espécies frugívoras dessa família apresentam boa

percepção visual e olfação desenvolvida (Bhatnagar & Kallen, 1974a,b; Laska, 1990a,b; Suthers & Wallis, 1970).

1.6.1. Artibeus lituratus

A espécie *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) (Figura 3) faz parte da subfamília Stenodermatinae, a qual compreende um total de 31 espécies (Simmons, 2005). São animais de porte considerável, podendo apresentar pesos superiores a 75 g, com focinho curto, folha nasal larga e achatada, olhos grandes e salientes comparados aos demais morcegos ecolocalizadores, coloração predominantemente marrom-chocolate e presença de listras faciais conspícuas, de coloração mais clara (Peracchi *et al.*, 2011; Zortéa *et al.*, 2007). Estão amplamente distribuídos em toda região Neotropical, do México ao norte da Argentina, e no Brasil há registro dessa espécie em quase todo território nacional (24 estados e no Distrito Federal), além de serem bastante comuns em ambientes urbanos (Zortéa *et al.*, 2007), abrigoando-se em copas de diferentes árvores (Munõz-Romo, 2006).

Os indivíduos dessa espécie são primariamente frugívoros, utilizando principalmente plantas das famílias Moraceae e Cecropiaceae, mas também consomem vastamente frutos das famílias Piperaceae e Solanaceae (Aguiar & Marinho-Filho, 2007; Passos *et al.*, 2003), além de complementar sua dieta com flores, insetos e até mesmo folhas, conforme observado por Zortéa & Mendes (1993) para folivoria de *Sollanum* spp. e de *Erythrina verna*. Em ambientes urbanos, a dieta da espécie pode incluir também frutos exóticos como manga e cajá-manga (Anacardiaceae), caqui (Ebenaceae), banana (Musaceae) e demais frutos carnosos que possuem valor nutricional (Novaes & Nobre, 2009).

Quanto ao padrão de atividade, a espécie *A. lituratus* é essencialmente noturna e apresenta maior índice de captura em redes de neblina nas cinco primeiras horas após o por do sol, sugerindo maior pico durante esse período (Aguiar & Marinho-Filho, 2004; Ramírez-Pullido & Armella, 1987). Oprea *et al.* (2007) observaram a presença de dois batedores verificando a área de forrageio às 18h, enquanto os demais indivíduos aglomeraram-se nessa área entre 18h20 e 19h30. O segundo pico de atividade foi observado entre 21h e 22h. Para a espécie *Artibeus jamaicensis*, foi verificado aumento da atividade nas primeiras horas após o pôr do sol, com pico de atividade à meia noite (Ortega & Castro-Arellano, 2001). Em contrapartida, Haeussler & Erkert (1978) observaram em laboratório, sob um ciclo de claro-escuro normal, maior atividade de *Artibeus lituratus* durante a segunda metade do período de escuro, sob a condição luminosa fixada em 10^{-4} lx, semelhante ao iluminante da lua nova. Os

autores também verificaram que condições luminosas mais intensas, semelhantes à lua cheia, durante o período de escuro, reduzia o nível de atividade motora dos animais.



Figura 4. Indivíduos da colônia de *Artibeus lituratus* utilizados no estudo. Os animais foram mantidos em cativeiro no biotério do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, Brasília - DF. Foto: Eduardo Gutierrez.

Apesar da literatura acerca dos sistemas sensoriais de *A. lituratus* ser escassa, diversos estudos foram realizados na espécie *Artibeus jamaicensis*, de modo que semelhanças fisiológicas são prováveis devido à grande proximidade filogenética entre ambas as espécies (Redondo *et al.*, 2008) (Figura 4).

Griffin *et al.* (1958) classificaram os representantes da subfamília Stenodermatinae como “morcegos sussurrantes” devido aos sinais utilizados para ecolocalização serem particularmente curtos, de alta frequência e baixa intensidade (cerca de 70 dB SPL – nível de pressão do som), sendo efetivos a distâncias máximas entre 2 e 3 m (Griffin, 1971). Contudo, Brinklov *et al.* (2009) verificaram sinais emitidos com intensidade média de 96 dB SPL e máxima de 110 dB SPL em *Artibeus jamaicensis*, o que pode representar um aumento na área de detecção pela ecolocalização.

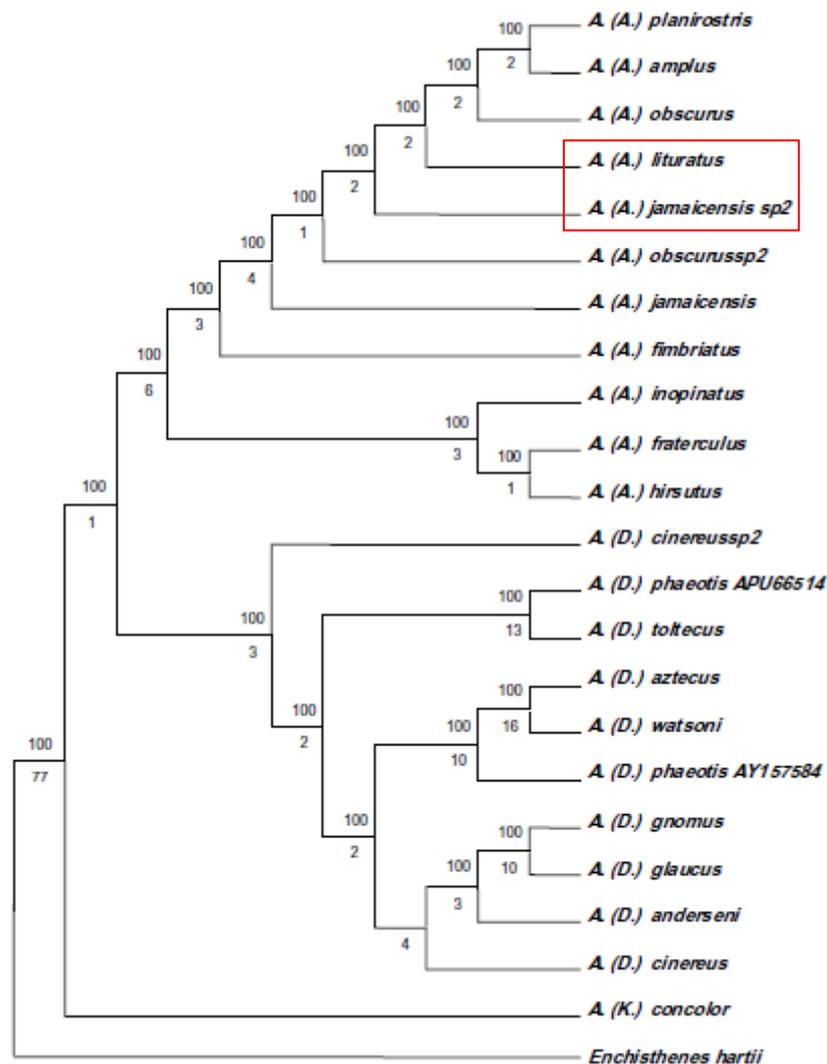


Figura 5. Árvore consenso de máxima parcimônia para as relações filogenéticas do gênero *Artibeus* (Chiroptera, Phyllostomidae, Stenodermatinae) baseada em caracteres moleculares. Destaque para a proximidade filogenética entre *Artibeus lituratus* e *Artibeus jamaicensis*. Adaptado de Redondo *et al.* (2008).

A retina aplanada de *A. jamaicensis* apresenta 4,4 mm de diâmetro e aproximadamente 180° graus de arco (Heffner *et al.*, 2001). A densidade de células ganglionares é relativamente alta, quando comparada a morcegos da mesma família, com 9325 células/mm², e pico de densidade na região temporal, o que é um indicativo de melhor percepção visual nessa área, além da presença de uma faixa visual na região naso-temporal na qual a densidade de células ganglionares mantém-se acima de 50% (Figura 5) (Heffner *et al.*, 2001). De acordo com o tamanho do olho e densidade de células ganglionares foi sugerida uma acuidade visual de apenas 1,1 ciclos por grau (Heffner *et al.*, 2001). No tocante à percepção de cores, Zhao *et al.* (2009a) evidenciaram nessa espécie a presença dos genes para as opsinas SWS1 e LWS.

Artibeus jamaicensis apresenta olfação bem desenvolvida, com bulbo olfatório com diâmetro de 3 mm (Bhatnagar & Kallen, 1974b) e 55,9% do interior da cavidade nasal coberto por epitélio olfatório, equivalente à área de 232,4 mm² (Bhatnagar & Kallen, 1975). Bhatnagar (1975) ainda evidenciou uma boa relação entre a área ocupada por receptores olfatórios e a área da retina, representando a importância de ambas as modalidades sensoriais nessa espécie, conforme sugerido pela correlação positiva encontrada entre as áreas corticais associadas à olfação e à visão em morcegos frugívoros (Barton *et al.*, 1995) e grande número de projeções retinianas verificada em *A. jamaicensis* (Cotter, 1985).

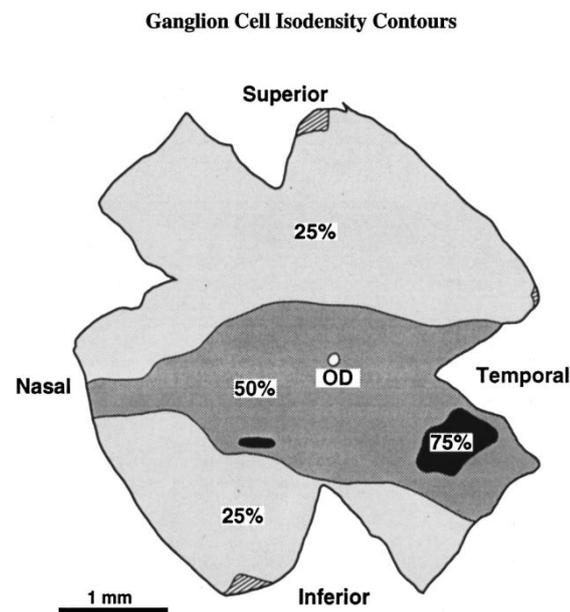


Figura 6. Contornos de isodensidade das células ganglionares na retina de *Artibeus jamaicensis*. A densidade é expressa como uma proporção da densidade máxima de 9325 células/mm². OD= disco óptico; preto indica densidades entre 75-100% do máximo; cinza escuro indica densidades entre 50-75% do máximo; cinza claro indica densidades entre 25-50% do máximo. Adaptado de Heffner *et al.* (2001).

2. Justificativa

Apesar da dificuldade de se trabalhar em campo com morcegos (Kalko *et al.*, 1996b), eles constituem excelentes modelos para estudos comparativos, sobretudo entre mamíferos de hábitos diurnos e noturnos devido a características anatômicas, morfológicas, fisiológicas, ecológicas e comportamentais únicas.

Diversos parâmetros do sistema visual de quirópteros tornaram-se objeto de estudo nas últimas décadas. Contudo, ainda há muito a ser esclarecido, especialmente no tocante à importância da visão de cores, evidenciada por estudos eletrofisiológicos, moleculares e morfológicos.

Para morcegos frugívoros, a rápida identificação e discriminação da qualidade do fruto é fundamental, pois permite maior quantidade e qualidade do alimento obtido e menor tempo de busca, uma vez que um fruto não é substituído por outro ao longo da noite. Nesse contexto, a visão e, principalmente, a visão de cores podem representar características relevantes para o forrageamento em morcegos, uma vez que se trata de uma modalidade sensorial que não envolve um custo energético adicional, permitindo a rápida identificação em meio à folhagem e discriminação do grau maturação e qualidade do alimento.

Considerando-se que o processo da percepção visual envolve não apenas a retina, mas também regiões corticais, estudos comportamentais são fundamentais para se investigar a visão de cores (Zeki, 1993), conforme corroborado por demais autores (Feller *et al.*, 2009; Müller *et al.*, 2009; Peichl, 2005; Winter *et al.*, 2003).

Além disso, uma vez que a contribuição dos cones está principalmente associada a ambientes mesópicos e que diferentes modalidades sensoriais podem estar envolvidas na detecção de itens alimentares, um estudo comportamental em percepção visual, focado principalmente nas habilidades de forrageio e realizado em condições de laboratório, com controle preciso dos níveis de luminosidade, pode contribuir significativamente para a compreensão da importância do sistema visual e da percepção de cores para morcegos frugívoros.

A espécie *A. lituratus* é frugívora, diferindo da insetivoria, hábito alimentar mais primitivo e comum entre as espécies da ordem Chiroptera, o que influencia quais modalidades sensoriais são mais importantes para as atividades de forrageio.

Assim, a investigação comportamental da visão de cores em indivíduos da espécie *Artibeus lituratus* permite o preenchimento de uma lacuna científica ainda pouco abordada em

estudos com quirópteros, representando uma grande contribuição para a literatura relativa aos estudos fisiológicos, ecológicos, evolutivos e comparativos da visão de cores não apenas para Chiroptera, mas em mamíferos como um todo.

3. Objetivos

3.1. Objetivo Geral

Investigar a percepção de cores do morcego *Artibeus lituratus* por meio de testes comportamentais, envolvendo a discriminação de alvos alimentares sob diferentes condições de luminosidade.

3.2. Objetivos Específicos

1. Caracterizar a percepção de cores do morcego *Artibeus lituratus* por meio de um protocolo de discriminação de estímulos coloridos;
2. Avaliar a utilização de pistas cromáticas pelo morcego *Artibeus lituratus* durante as atividades de forrageio;
3. Descrever os diferentes desempenhos obtidos por *Artibeus lituratus* durante as atividades de forrageio sob três diferentes condições de luminosidade, semelhantes às encontradas em condições naturais;
4. Discutir e correlacionar os resultados obtidos aos aspectos ecológicos, fisiológicos e comportamentais da visão de cores.

4. Material e Métodos

4.1. Sujeitos experimentais

Foram capturados nove indivíduos adultos da espécie *Artibeus lituratus* (cinco fêmeas e quatro machos). As fêmeas foram capturadas em 14 de dezembro de 2011, em uma área conhecida como Arboreto da Universidade de Brasília (UnB) (coordenadas -15.742907,-47.882421) (Figura 7), em frente ao Parque Olhos d'Água, nas proximidades da via L2 Norte, no Plano Piloto de Brasília – DF. Já os machos foram capturados em 6 de fevereiro de 2012, no Campus Darcy Ribeiro da UnB, na área entre o Instituto Central de Ciências (ICC) Sul e a reitoria da UnB (coordenadas -15.764017,-47.867703) (Figura 8), no Plano Piloto de Brasília. Ambas as capturas foram realizadas de acordo com a Licença Permanente para Coleta de Material Zoológico n. 10624-3, emitida pelo Sistema de Autorização e Informação da Biodiversidade (Sisbio) do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) (Anexo1).

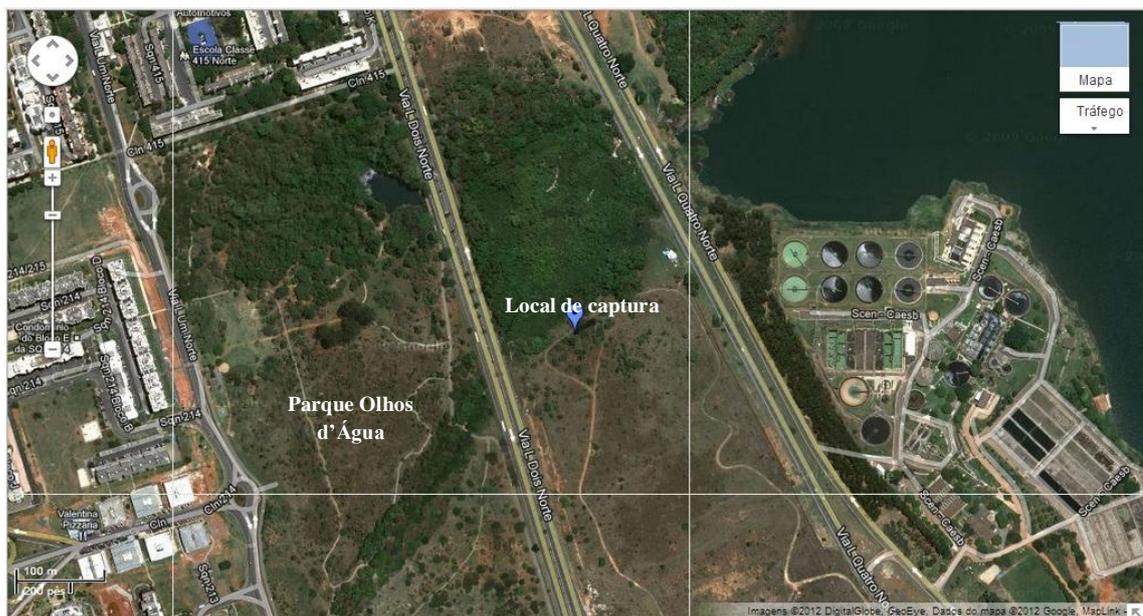


Figura 7. Mapa parcial da região do Arboreto da Universidade de Brasília (UnB) (coordenadas -15.742907,-47.882421). Destaque para o local de captura das cinco fêmeas de *Artibeus lituratus* utilizadas no estudo. Fonte: Google Maps (<<http://goo.gl/maps/cCNPr>>). Criado em: 30 de novembro de 2012.



Figura 8. Mapa parcial do Campus Darcy Ribeiro da Universidade de Brasília (UnB), Instituto Central de Ciências (ICC) Sul (coordenadas $-15.764017, -47.867703$). Destaque para o local de captura dos machos de *Artibeus lituratus* utilizados no estudo. Fonte: Google Maps (<<http://goo.gl/maps/6CfSU>>). Criado em: 30 de novembro de 2012.

Posteriormente à captura, os indivíduos foram transportados para o biotério do Instituto de Ciências Biológicas (IB) da UnB, aonde foram alojados separadamente por sexo em gaiolas de alumínio (51 cm x 51 cm x 63 cm, altura, largura, profundidade), posicionadas a 1 m do solo e forradas com jornal. Semanalmente, os animais de cada gaiola eram soltos por 24 horas na gaiola de teste (258 cm x 225 cm x 131 cm, altura x largura x profundidade), com o objetivo de se exercitarem. Todos os morcegos foram marcados no pescoço com anilhas coloridas associadas a colares de plástico, a fim de permitir a identificação individual.

Os sujeitos foram mantidos sob um ciclo claro-escuro de 12 horas para não haver alterações em seu ritmo circadiano. Contudo, a fim de facilitar a experimentação em cativeiro, os animais tiveram seu ciclo invertido. O período de escuro iniciava-se às 6 h e encerrava-se às 18 h, quando as luzes eram ligadas. A intensidade do iluminante durante o período de claro era de 158 lx. Os animais foram submetidos a um período de adaptação ao ciclo claro-escuro invertido por 20 dias até o início dos procedimentos experimentais.

A dieta consistia em frutas diversas (banana, mamão, manga, kiwi, goiaba e jambo), às quais era adicionado um suplemento polivitamínico semanalmente, e água *ad libitum*. Os animais eram alimentados diariamente após a sessão experimental. O peso dos animais foi

acompanhado mensalmente, desde o momento da captura, como um dos parâmetros para observar os efeitos do cativeiro sobre o estado nutricional dos animais (Figura 9).

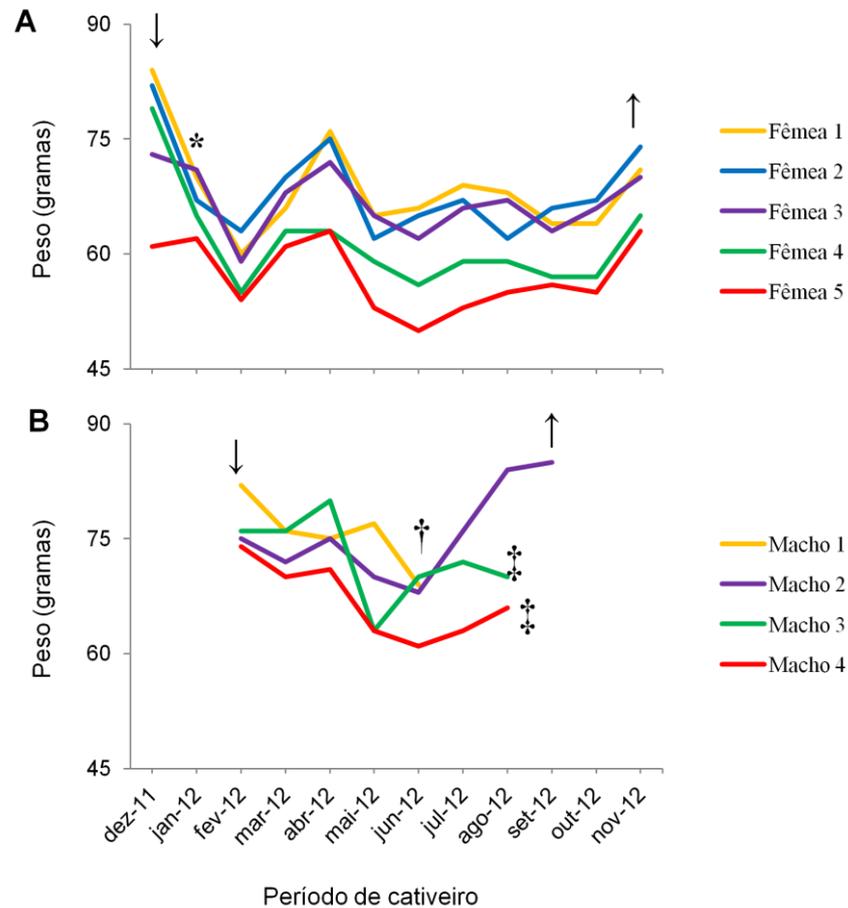


Figura 9. Peso (gramas) dos sujeitos experimentais da espécie *Artibeus lituratus*, fêmeas (A) e machos (B), durante o período de cativeiro, compreendido entre dezembro de 2011 e novembro de 2012. *aborto; †óbito; ‡eutanásia; ↑captura; ↓soltura.

Todas as fêmeas que estavam em período gestacional abortaram após 20 dias em cativeiro. Cerca de cinco meses após ser capturado, o macho 1 apresentou comportamento agressivo repentino, atacando outros animais que estavam na mesma gaiola, o que acarretou ferimentos severos nas asas dos machos 3 e 4, incapacitando-os de voar. Por esse motivo, esse animal foi isolado dos demais e veio a óbito cinco dias depois por causas desconhecidas. O quadro dos machos que foram feridos agravou-se nos dois meses subsequentes e foram eutanasiados. O macho 2, que não foi ferido, não se adaptou ao protocolo experimental e foi solto no mesmo local de captura em 7 de setembro de 2012. Assim, apenas as cinco fêmeas de

Artibeus lituratus capturadas foram utilizadas no experimento. Ao final do estudo, todos os sujeitos experimentais foram soltos no mesmo local onde foram capturados (Tabela 1).

Tabela 1. Descrição dos sujeitos experimentais utilizados no experimento para avaliação da visão de cores em morcegos *Artibeus lituratus*: animal, estado gestacional do indivíduo, peso na captura (g), anilha utilizada para soltura e peso na soltura (g). †óbito; ‡eutanásia; *não adaptação ao protocolo experimental.

Animal	Gestante	Peso na captura (g)	Anilha para soltura	Peso na soltura (g)
Fêmea 1	sim	84	44	71
Fêmea 2	sim	82	41	74
Fêmea 3	não	73	42	70
Fêmea 4	sim	79	45	65
Fêmea 5	não	61	43	63
Macho 1 [†]	-	82	-	-
Macho 2 [*]	-	75	66	83
Macho 3 [‡]	-	76	-	-
Macho 4 [‡]	-	74	-	-

4.3. Estímulos

O estudo foi baseado na discriminação de alvos alimentares coloridos sobrepostos a um fundo emborrachado. Trata-se da adaptação de um protocolo experimental já utilizado para avaliar a percepção de cores em algumas espécies de primatas neotropicais, como o *Callithrix jacchus* (Freitag & Pessoa, 2012) e *Aotus* spp. (Duarte, 2012).

Para a confecção dos elementos de fundo foi utilizada uma lâmina emborrachada na cor branca, o E.V.A. (borracha atóxica à base de etil vinil acetato). Ele foi modelado até obter um formato cúbico (1,5 cm x 1,5 cm x 1,2 cm) e pintado manualmente com tintas acrílicas comerciais, com diferentes números de demãos, até a obtenção de 18 brilhos distintos de matiz verde (Tabela 2).

Para os itens a serem forrageados (alvos), foram utilizados cubos de massa de açúcar (Massa para Flores Arcólor[®]), nas mesmas dimensões dos elementos de fundo, tingidos com corante alimentar em gel (Gel Mix[®]).

As cores desenvolvidas nos alvos e no fundo tiveram como referência a denominação do sistema de Munsell (Munsell, *Book of Color*, 1996) por meio de um processo de comparação perceptual feita por humanos tricromatas.

Tabela 2. Coloração utilizada para a pintura dos elementos de fundo (E.V.A.) utilizados no experimento para avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*: nome da coloração, referência da tinta, número de demãos e denominação da coloração no Sistema de Munsell, respectivamente.

Coloração	Referência	Demão	Denominação de Munsell
Verde Pastel	LOC 94YY46/629.9452	1	2.5GY 9/6
Paradise claro	SWB 6720	2	5GY 5/8
Paradise intermediário	SWB 6720	3	5GY 4/8
Paradise escuro	SWB 6720	4	5GY 4/6
Casa da Árvore claro	LOC 90GY21/472.6678	2	2.5G 6/10
Casa da Árvore intermediário	LOC 90GY21/472.6678	3	2.5G 5/10
Casa da Árvore escuro	LOC 90GY21/472.6678	4	2.5G 5/12
Verde Tecno claro	Coral Dulux 70YY39/613	2	10Y 7/8
Verde Tecno intermediário	Coral Dulux 70YY39/613	3	10Y 7/10
Verde Tecno escuro	Coral Dulux 70YY39/613	5	10Y 6/8
Festival Green claro	SWB 6923	2	10GY 6/10
Festival Green escuro	SWB 6923	3	10GY 6/12
Bonsai claro	Coral Dulux 90YY29/464	2	10Y 6/10
Bonsai escuro	Coral Dulux 90YY29/464	6	5GY 5/6
Verde Cítrico claro	Coral Dulux 70YY53/638	2	10Y 8/8
Verde Cítrico escuro	Coral Dulux 70YY53/638	4	10Y 8/10
C 9738 claro	SWBC 9738	1	2.5GY 8/12
C 9738 escuro	SWBC 9738	2	5GY 6/10

4.3.1. Seleção do matiz dos alvos alimentares

Inicialmente, foram confeccionados 75 alvos com colorações distintas nos matizes laranja, verde e azul. Desses, foram selecionadas seis colorações distintas no matiz laranja, seis colorações no matiz verde e três no matiz azul, a partir da comparação de colorações entre alvos e entre alvos e elementos de fundo por um humano dicromata. Essa primeira etapa de seleção teve como objetivo avaliar a dificuldade de segregação do alvo contra o fundo por um sujeito humano.

A refletância espectral dos alvos e dos elementos de fundo (Figura 10) foi medida por um espectrofotômetro (USB 4000, Ocean Optics) conectado a uma fonte luminosa balanceada de deutério-tungstênio (DH-2000 BAL, Ocean Optics), que emite comprimentos de onda entre 210 e 1700 nm. Para o procedimento, foi utilizada uma fibra ótica resistente a solarização extrema (QP450-2-XSR, Ocean Optics), posicionada a um ângulo de 45 ° da superfície do objeto.

Com base na refletância espectral, foi possível construir o diagrama de cromaticidade baseado nos prováveis picos de sensibilidade espectral dos cones para a espécie *Artibeus lituratus* (360 nm e 558 nm). O pico de sensibilidade 360 nm para cones S foi baseado no consenso apresentado por estudos moleculares e eletrofisiológicos em várias espécies de morcegos (Müller *et al.*, 2009; Winter *et al.*, 2003; Zhao *et al.*, 2009a). Já o pico de sensibilidade de 558 nm para cones L foi obtido do estudo molecular realizado na espécie *Myotis velifer* (Wang *et al.*, 2004).

O diagrama de cromaticidade é obtido por meio da captação quântica (captura de quanta ou de fótons) dos fotorreceptores (Q_i) presentes na retina do animal estudado (nesse caso, do morcego *Artibeus lituratus*). O cálculo de Q_i é obtido por meio da fórmula (Endler, 1990):

$$Q_i = \int_{\lambda_{min}}^{\lambda_{max}} S_i(\lambda)R(\lambda)I(\lambda)$$

na qual λ corresponde ao comprimento de onda; $S_i(\lambda)$ é a sensibilidade espectral do fotorreceptor i ; $R(\lambda)$ é o espectro de refletância da superfície (alvos e elementos de fundo); $I(\lambda)$ é o espectro do iluminante; $\lambda_{min} = 300,16$ nm e $\lambda_{max} = 700,13$ nm. Assim, para cada uma

das superfícies mensuradas, foi obtido o Q_{360} e o Q_{558} correspondentes aos prováveis picos de sensibilidade espectral presentes em *A. lituratus*.

Além disso, para espécies cujas curvas de sensibilidade espectral dos fotorreceptores ainda não foram medidas em experimentos eletrofisiológicos, é necessário efetuar a dedução de tais curvas para cada fotorreceptor. Isso é realizado a partir dos picos de sensibilidade dessas curvas por meio da seguinte fórmula (Baylor *et al.*, 1987):

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

na qual S_i é a sensibilidade do fotorreceptor i para cada comprimento de onda λ ; a_n representa os valores de n de 0 a 6 ($a_0 = -5,2734$; $a_1 = -87,403$; $a_2 = 1228,4$; $a_3 = -3346,3$; $a_4 = 5070,3$; $a_5 = 30881$ e $a_6 = -31607$); λ_{max} é o pico de sensibilidade do fotorreceptor i (em nm) e $1/\lambda$ equivale ao comprimento de onda (em μm).

Essa fórmula polinomial proposta por Baylor *et al.* (1987) produz uma curva de sensibilidade para apenas uma fina camada de fotopigmento. Todavia, a luz que chega a camadas inferiores de fotopigmento no segmento externo do fotorreceptor já foi filtrada ao passar pelas camadas superiores. Portanto, é necessário ajustar a fórmula para produzir uma curva que expresse a verdadeira sensibilidade do fotorreceptor na retina (Sr_i), conforme o proposto por Sumner & Mollon (2000):

$$Sr_i(\lambda) = 1 - 10^{-aS_i(\lambda)}$$

na qual S_i é a sensibilidade do fotorreceptor i para cada comprimento de onda λ e a é a densidade ótica dos fotorreceptores, estimada em 0,3 (Sumner & Mollon, 2000). Esse valor foi estimado a partir dos dados obtidos por Bowmaker *et al.* (1985) para o comprimento do segmento externo, largura e absorvância transversal dos fotorreceptores em *Saimiri sciureus*.

Além da densidade dos fotorreceptores, outros fatores como o cristalino, a córnea e a mácula (*i.e.* área pigmentada da retina) podem influenciar a sensibilidade dos fotorreceptores. Contudo, Müller *et al.* (2009) verificaram que a transmitância do cristalino e da córnea em morcegos é 80% para comprimentos de onda de 300 nm e aumenta progressivamente até 100% para comprimentos de onda até 750 nm. Dessa forma, é possível perceber que comprimentos de onda na faixa do ultravioleta (UV), assim como nas demais faixas

espectrais, alcançariam os fotorreceptores e os estimulariam. Por isso, as propriedades dos filtros do meio óptico não foram consideradas (Sumner & Mollon, 2000).

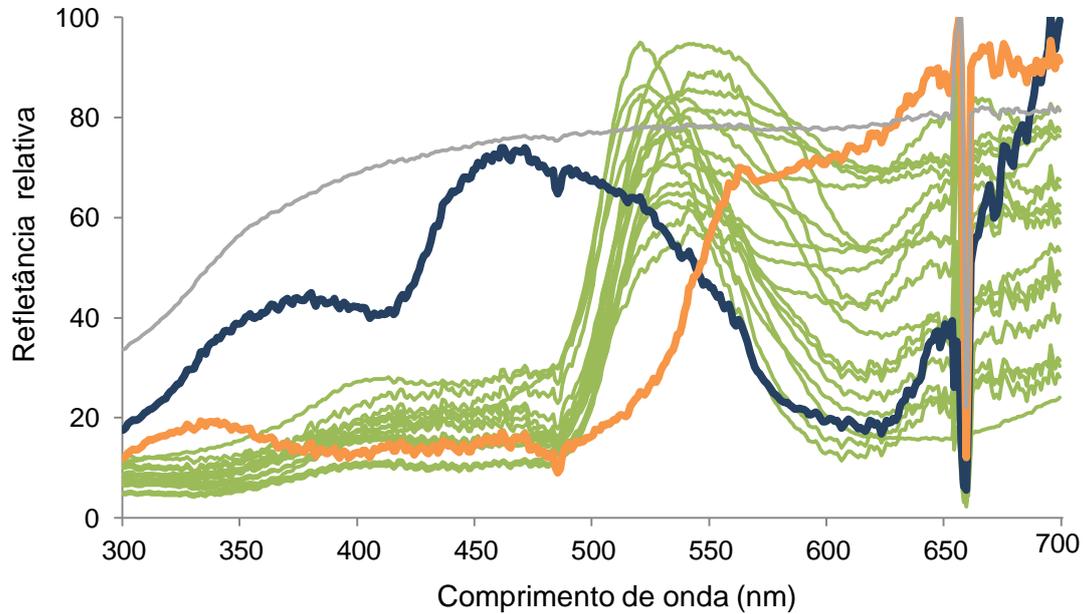


Figura 10. Refletância relativa dos estímulos (alvos e elementos de fundo) utilizados no experimento para avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. As linhas azul e laranja indicam a refletância relativa dos alvos azul e laranja selecionados com base no diagrama de cromaticidade. As linhas verdes indicam a refletância relativa dos elementos de fundo de matiz verde. A linha cinza indica a refletância relativa do E.V.A. branco que não recebeu qualquer tratamento.

Com base na captação quântica dos cones, foi possível construir o diagrama de cromaticidade para a espécie *Artibeus lituratus* (Figura 11). Esse modelo foi inicialmente descrito para humanos tricromatas (MacLeod & Boyton, 1979). Quirópteros, assim como a maioria dos mamíferos, apresentam duas classes de cones em suas retinas e são, portanto, classificados como dicromatas. O diagrama de cromaticidade para animais com esse tipo de visão é representado bidimensionalmente, no qual o eixo y corresponde à captação quântica no subcanal primitivo, ou seja, o canal de oponência azul-amarelo (Q_S/Q_L), e o eixo x , ao canal de luminância (Q_L).

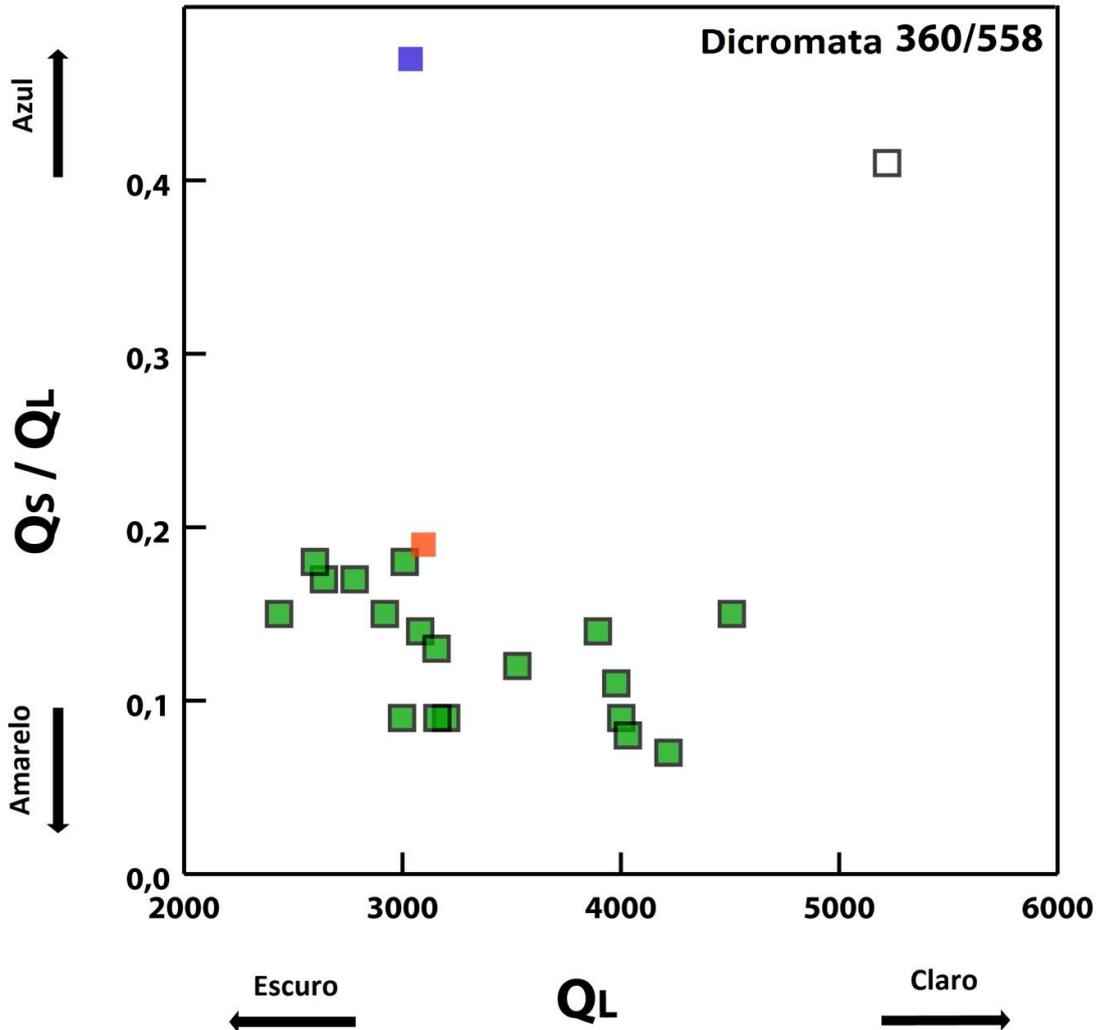


Figura 11. Diagrama de cromaticidade dos estímulos (alvos e elementos de fundo) utilizados no experimento para os prováveis cones S (360 nm) e cones L (558 nm) encontrados no quiróptero *Artibeus lituratus*. Os quadrados verdes representam os elementos de fundo de matiz verde. Os quadrados laranja e azul representam o alvo laranja (críptico) e o alvo azul (conspícuo) quando comparados aos elementos de fundo verdes. O quadrado branco indica o E.V.A. branco que não recebeu qualquer tratamento. Q_s/Q_L indica o canal de oposição azul-amarelo. Q_L indica o canal de luminância.

De acordo com o verificado pela composição do diagrama de cromaticidade, foram selecionados dois alvos: um de matiz laranja e um de matiz azul. O alvo laranja foi selecionado por ser aquele de difícil discriminação (críptico) quando sobreposto aos elementos de fundo verdes, ou seja, a sobreposição ocorreu tanto para o matiz – Q_s/Q_L – quanto para o brilho – Q_L . Já o alvo azul apresentava fácil discriminação (conspícuo) quando sobreposto ao mesmo fundo, i.e. a sobreposição ocorreu apenas para o brilho (Q_L). Todavia, ambos os alvos eram conspícuos quando comparados ao E.V.A. branco que não foi tingido.

Além disso, tanto o alvo laranja quanto o azul apresentavam o mesmo brilho, ou seja, eram equiluminantes.

Para a confecção do alvo azul foram utilizados 0,0241 g de corante Azul Anis Gel Mix ® para cada 4 g da Massa para Flores Arcólor ®. Já para o alvo laranja, foram usados 0,0061 g de corante Amarelo Gema também para cada 4 g da Massa para Flores Arcólor ® (Tabela 3).

Tabela 3. Coloração dos alvos utilizados no estudo para avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*: nome do corante Gel Mix ®, massa do corante (g), quantidade de Massa para Flores Arcólor ® (g) e denominação no Sistema de Munsell, respectivamente.

Corante Gel Mix ®	Massa do corante (g)	Massa para Flores	
		Arcólor ® (g).	Munsell
Azul anis	0,0241	4	7.5 B 3/8
Amarelo gema	0,0061	4	10 YR 7/14

4.4. Ambiente experimental

Os experimentos comportamentais no morcego *Artibeus lituratus* foram realizados em uma gaiola de teste (258 cm x 225 cm x 131 cm, altura x largura x profundidade) adjacente ao recinto no qual os animais eram mantidos, em uma sala do biotério do Instituto de Ciências Biológicas da UnB.

Para maior controle da iluminação, todas as janelas foram cobertas por material do tipo *blackout*, impedindo entrada de luz externa. A fonte luminosa consistia em um iluminante D-65 (Modelo Sylvania Professional Activa 172 36 W - Alemanha), que emite luz branca de composição espectral homogênea, fixado ao teto da gaiola de teste.

A regulação da intensidade luminosa foi obtida pela interposição de folhas de papel vegetal entre o iluminante e o ambiente, bloqueando parcialmente a luz de forma homogênea. A intensidade do iluminante foi aferida com o auxílio de um luxímetro (Digital Light Meter TENMA 72-7250).

Uma câmera filmadora (Sony Handycam HDD DCR-SR87 ou Sony Handycam MiniDV DCR-HC38) associada a um tripé dentro da gaiola de teste permitia a filmagem das sessões.

O teste discriminatório (alvos sobrepostos ao fundo de E.V.A.) era apresentado sobre uma plataforma (65 cm x 95 cm, largura x comprimento), a 67 cm do chão, recoberta por tecido não tecido (TNT) na cor cinza neutro (Figura 12).

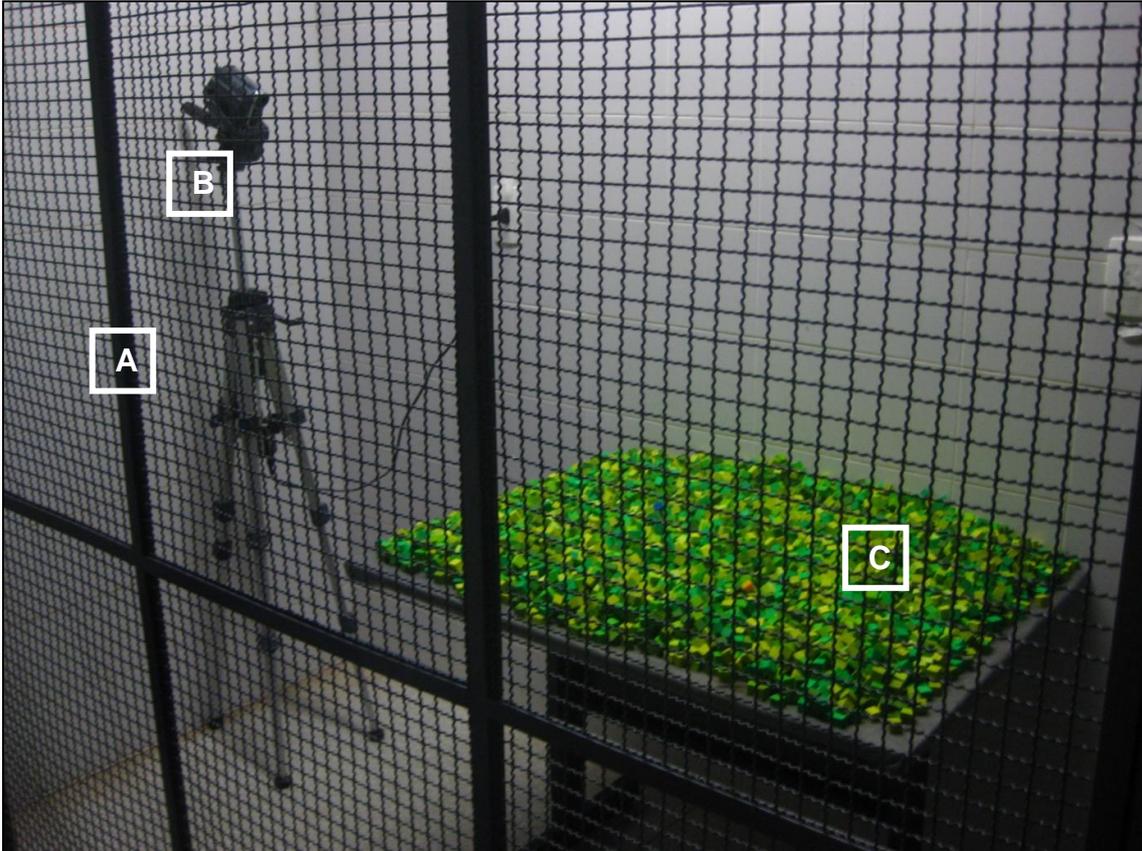


Figura 12. Vista parcial do ambiente experimental utilizados no experimento para avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. A) gaiola de teste (258 cm x 225 cm x 131 cm, altura x largura x profundidade); B) câmera filmadora associada ao tripé e C) plataforma sobre a qual era apresentado o teste discriminatório. Foto: Eduardo Gutierrez

4.5. Procedimento

O procedimento para avaliação da percepção de cores do morcego frugívoro *Artibeus lituratus* (Figura 13) envolveu três etapas experimentais (adaptação, modelagem e teste discriminatório), iniciadas vinte dias após a habituação dos animais ao ciclo claro-escuro invertido de 12 horas.

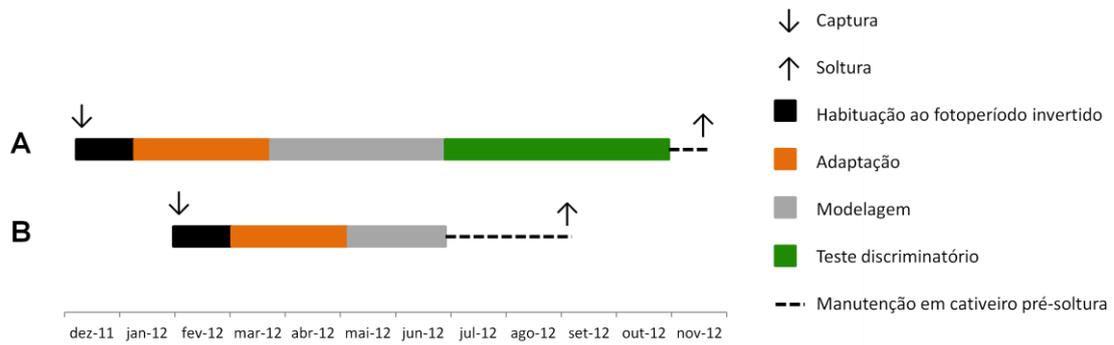


Figura 13. Linha do tempo representativa do período experimental para avaliação da percepção de cores de fêmeas (A) e machos (B) da espécie *Artibeus lituratus*, entre os meses de dezembro de 2011 e novembro de 2012.

4.5.1. Adaptação

A etapa de adaptação consistiu em um período de um a dois meses após a captura dos animais, na qual eles eram alimentados manualmente pelo experimentador. Durante esse período, os animais também foram soltos semanalmente na gaiola de teste, a fim de reduzir o estresse causado pelo transporte dos animais da gaiola utilizada como abrigo para o ambiente experimental. Frutas (mamão, melão e banana) foram colocadas em placas de Petri e sobrepostas à plataforma, a mesma onde seria disposto o teste discriminatório, para condicionar o animal ao local onde ele deveria buscar alimento nas etapas seguintes (Figura 14).



Figura 14. Fêmea de *Artibeus lituratus* alimentando-se de frutas dispostas em placas de Petri durante a etapa de adaptação ao ambiente experimental para avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. Foto: Eduardo Gutierrez.

Cerca de uma semana após o início da fase de adaptação, todas as fêmeas gestantes abortaram.

4.5.2. Modelagem

A etapa de modelagem foi realizada subsequentemente à adaptação. O objetivo dessa etapa era estimular o sujeito experimental a aprender a discriminar um alvo comestível de um fundo não comestível. Para tal, foram confeccionados alvos com a Massa para Flores Arcolor® tingidos com o corante Preto ameixa Gel Mix®. Seis alvos de coloração preta (1,5 cm x 1,5 cm x 1,2 cm) foram distribuídos aleatoriamente sobre um fundo composto por elementos de E.V.A. branco, que não foi pintado, nas mesmas dimensões dos alvos (Figura 14). Os estímulos foram apresentados sobre a plataforma, no interior da gaiola de teste.

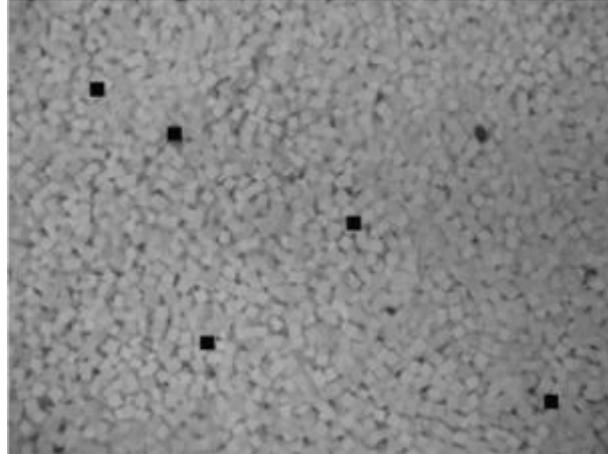


Figura 15. Pareamento entre alvos pretos e fundo branco apresentados aos sujeitos experimentais na etapa de modelagem para o teste de avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. Foto: Eduardo Gutierrez.

As condições supracitadas representam o teste mais fácil para discriminação visual, uma vez que alvo e fundo apresentavam brilhos extremamente distintos, independentemente do tipo de visão de cores apresentado pelo animal.

O critério para encerramento da fase de modelagem era a captura de no mínimo um alvo alimentar em cinco sessões consecutivas. Cada sessão tinha duração de 20 minutos. Enquanto os machos 1 e 4 e as fêmeas 1 e 5 atingiram esse critério em cerca de 2 meses, o macho 3 e as fêmeas 2, 3 e 4 demoraram até 4 meses após o início da modelagem para aprender a discriminar o alvo comestível. O macho 2 nunca se adaptou ao protocolo experimental.

Durante a etapa de modelagem, foi necessário excluir os machos do experimento, conforme o explicado no subitem 4.1.

4.5.3. Teste discriminatório

A etapa de teste discriminatório foi realizada no período de quatro meses, de julho a outubro de 2012, e tinha como objetivo avaliar a percepção de cores do morcego *Artibeus lituratus* com base no desempenho observado para captura dos alvos alimentares coloridos.

A cada sessão experimental, um alvo azul e um alvo laranja eram apresentados aleatoriamente sobre um fundo composto por elementos nas mesmas proporções dos alvos. Foram utilizados dois fundos distintos: um composto por 18 brilhos distintos no matiz verde e outro formado somente por elementos de E.V.A. não tingido na cor branca, o mesmo fundo utilizado na etapa de modelagem (Figura 16).

De acordo com esse protocolo baseado no diagrama de cromaticidade, foi possível traçar as seguintes previsões:

- a) se os indivíduos se comportassem como dicromatas, esperar-se-ia que os alvos laranja (críticos) fossem de difícil discriminação e os alvos azuis (conspícuos), de fácil discriminação quando sobrepostos ao fundo verde. Entretanto, ambos seriam facilmente discriminados quando sobrepostos ao fundo branco;
- b) se os indivíduos se comportassem como monocromatas, esperar-se-ia que eles apresentassem dificuldade para discriminar ambos os alvos sobrepostos ao fundo verde, uma vez que a única pista visual disponível para esses animais, o brilho, estaria pareada entre alvos e elementos de fundo. Esses animais teriam maior facilidade para capturar os alvos sobrepostos ao fundo branco;
- c) se os indivíduos se comportassem como tricromatas, esperar-se-ia que eles teriam facilidade para capturar quaisquer alvos independentemente do fundo, uma vez que tanto o alvo azul quanto o laranja estariam conspícuos em qualquer pareamento.

Todos os animais foram submetidos individualmente a 30 sessões para cada pareamento de alvo vs fundo (alvos vs fundo verde e alvos vs fundo branco), com duração de 10 minutos. Cada pareamento foi realizado sob três diferentes condições de luminosidade: crepuscular (18 lx), lua cheia (2 lx) e escuro (0 lx). A intensidade do iluminante para a condição crepuscular foi obtida em ambiente natural com o auxílio de um luxímetro (Digital Light Meter TENMA 72-7250), enquanto a intensidade da condição de lua cheia foi baseada na literatura (Clarke *et al.*, 1996; Falkenberg & Clarke, 1998). Para a condição de escuro, todas as luzes no interior do ambiente experimental foram desligadas. Essa condição foi utilizada como controle para pistas visuais, com o objetivo de avaliar a utilização de outras modalidades sensoriais (como olfação e ecolocalização) para a discriminação dos alvos alimentares.

As sessões foram repetidas alternadamente, tanto em relação ao tipo de fundo apresentado quanto à condição luminosa utilizada, e realizadas duas vezes por dia com cada sujeito, nos períodos entre a 3^a e 5^a hora de escuro e entre a 9^a e 11^a hora de escuro. Todas as sessões foram filmadas por duas câmeras de vídeo: uma Sony Handycam HDD DCR-SR87, para as condições luminosas crepuscular e lua cheia, e uma Sony Handycam MiniDV DCR-HC38, com função para registro em infravermelho, para a condição de escuro.

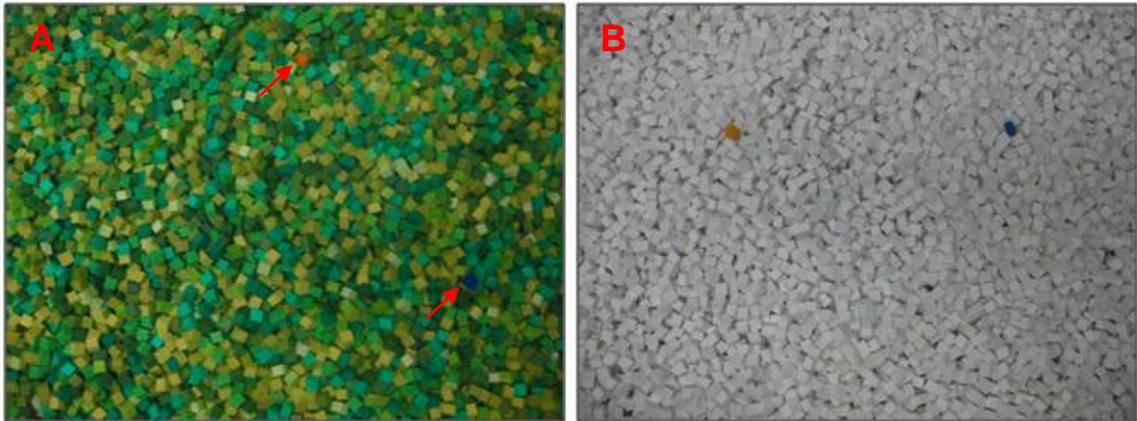


Figura 16. Pareamentos entre alvo e fundo apresentados aos sujeitos experimentais na etapa de teste discriminatório para avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. A) Alvos azul e laranja vs fundo verde e B) alvos azul e laranja vs fundo branco. Foto: Eduardo Gutierrez.

4.6. Análise estatística

O comportamento dos sujeitos em todas as sessões experimentais foi registrado e gravado com o auxílio de uma câmera filmadora, sendo as filmagens analisadas posteriormente pelo experimentador.

Ao final de cada sessão, o desempenho de cada animal em cada pareamento de alvos vs fundo e nas três condições luminosas, foi comparado com base nos seguintes parâmetros: 1) *Número total de alvos capturados* – total de alvos azuis e laranja capturados sobre o fundo verde ou branco nas diferentes condições luminosas; 2) *Latência de captura do alvo* – tempo em segundos decorrido do início da sessão até a captura do primeiro alvo; e 3) *Eficiência de forrageio* – razão entre o número de alvos capturados e a latência de captura do alvo.

Para a análise do número total de alvos capturados, foi utilizado o teste de qui quadrado. Já para a análise da latência de captura do alvo e para a eficiência de forrageio, foi utilizada a Análise de Variância (ANOVA) multifatorial, seguida do teste de Tukey. Para ambos os testes, foram considerados como significativos valores de $p < 0,05$.

Todas as análises estatísticas foram realizadas com o programa *R statistics* versão 2.15.2.

4.7. Considerações éticas

Todos os procedimentos experimentais em quirópteros foram avaliados e aprovados pela Comissão de Ética no Uso Animal (CEUA) do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília (UnBDoc n.55911/2011) (Anexo 2).

5. Resultados

5.1. Número total de alvos capturados

Os resultados obtidos quanto ao número total de alvos capturados pelos cinco sujeitos estudados estão representados na Tabela 4. Pode ser observado que não foram verificadas diferenças estatisticamente significativas entre esse parâmetro e os fatores condição luminosa, tipo de fundo e matiz do alvo.

Tabela 4. Número total de alvos capturados pelos cinco sujeitos estudados para os fatores condição luminosa, fundo e alvo, utilizados na avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. Valores de $p < 0,05$ indicam diferenças estatisticamente significativas. Abreviação: GL= graus de liberdade.

Condição luminosa	Fundo	Alvo	Número de alvos capturados	χ^2	GL	p
Crepuscular	Verde	Azul	68	2,1628	3	0,5393
		Laranja	83			
	Branco	Azul	80			
		Laranja	70			
Lua cheia	Verde	Azul	82	1,3333	3	0,7312
		Laranja	68			
	Branco	Azul	76			
		Laranja	74			
Escuro	Verde	Azul	79	2,7124	3	0,4381
		Laranja	70			
	Branco	Azul	66			
		Laranja	84			

5.2. Latência de captura do alvo

Na Tabela 5 estão os resultados obtidos para o parâmetro latência de captura do alvo para os cinco sujeitos estudados. De acordo com o observado, houve maior influência da condição luminosa ($p < 0,001$), do sujeito ($p < 0,001$) e da interação de ambos os fatores ($p < 0,01$) sobre esse parâmetro.

Segundo os resultados obtidos, os sujeitos capturaram mais lentamente os alvos alimentares na condição crepuscular quando comparados à condição de escuro ($p < 0,01$) e à condição lua cheia ($p < 0,001$) (Figura 17). Contudo, não foram verificadas diferenças

significativas entre a latência de captura do alvo na condição de lua cheia e latência de captura do alvo no escuro.

Com relação às diferenças entre sujeitos, foi verificado que a latência de captura do alvo para as três condições luminosas foi menor ($p < 0,001$) para a fêmea 2 e fêmea 3 quando comparada à dos demais indivíduos. No entanto, como pode ser observado na Figura 18, não foram observadas diferenças significativas entre a latência de captura da fêmea 2 e fêmea 3 e entre a fêmea 1, fêmea 4 e fêmea 5.

Tabela 5. Latência média de captura do alvo observada para os cinco sujeitos estudados, associada aos fatores condição luminosa, alvo, fundo e sujeito, e suas respectivas interações, para a avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. Abreviações: GL= grau de liberdade; SQ= soma dos quadrados; MQ= média dos quadrados. Diferenças estatisticamente significativas indicadas por ** $p < 0,01$ e *** $p < 0,001$.

Fatores	GL	SQ	MQ	F	p	
Condição	2	265716	132858	17,396	<0,001	***
Alvo	1	5464	5464	0,715	0,39778	
Fundo	1	21	21	0,003	0,95785	
Sujeito	4	700388	175097	22,927	<0,001	***
Condição :Alvo	2	15339	7669	1,004	0,36655	
Condição :Fundo	2	9007	4503	0,59	0,55463	
Alvo:Fundo	1	7729	7729	1,012	0,31455	
Condição :Sujeito	8	176741	22093	2,893	0,00333	**
Alvo:Sujeito	4	6564	1641	0,215	0,93026	
Fundo:Sujeito	4	26074	6518	0,854	0,49129	
Condição :Alvo:Fundo	2	8744	4372	0,572	0,56424	
Condição :Alvo:Sujeito	8	21665	2708	0,355	0,94403	
Condição :Fundo:Sujeito	8	28305	3538	0,463	0,88241	
Alvo:Fundo:Sujeito	4	47407	11852	1,552	0,18471	
Condição :Alvo:Fundo:Sujeito	8	35753	4469	0,585	0,79085	
Resíduos	1740	13288877	7637			

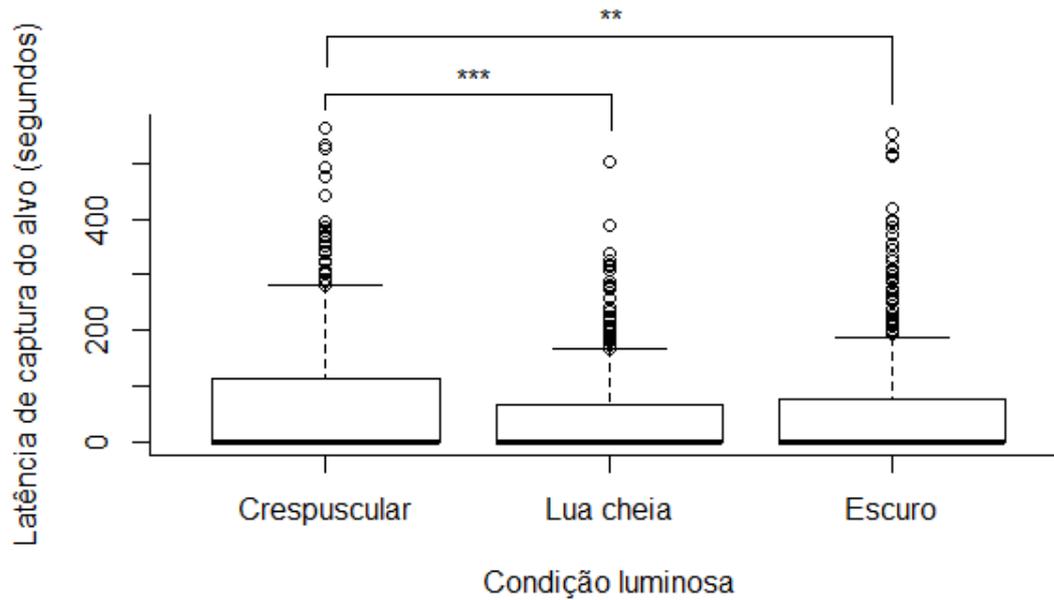


Figura 17. Latência média de captura do alvo (segundos) para todos os sujeitos de *Artibeus lituratus* em cada uma das três condições luminosas: crepuscular (18 lx), lua cheia (2 lx) e escuro (0 lx), utilizadas para avaliação da percepção de cores. Diferenças estatisticamente significativas são indicadas por ** $p < 0,01$ e *** $p < 0,001$.

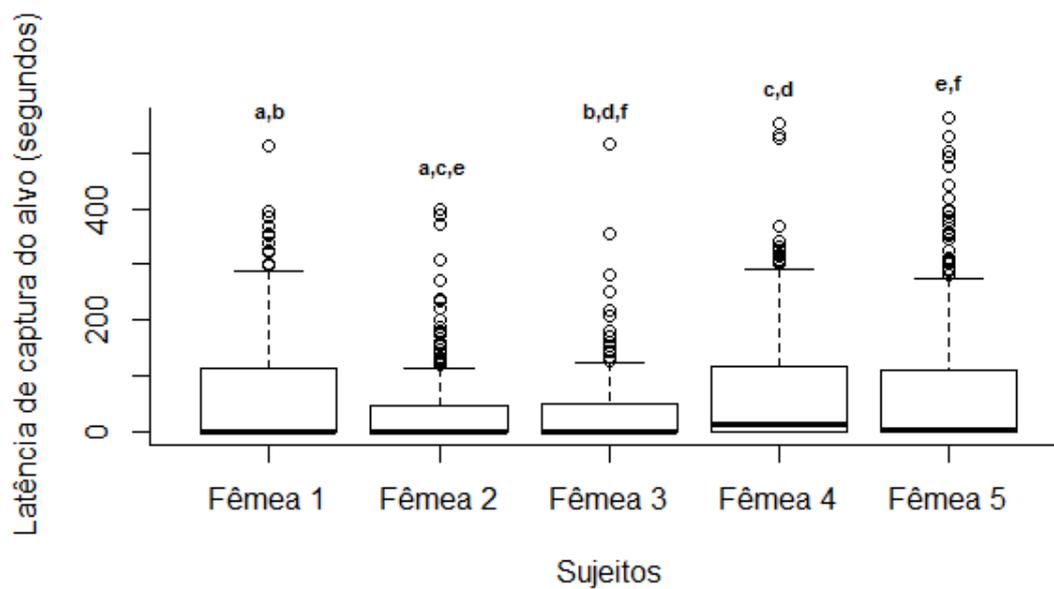


Figura 18. Latência média de captura do alvo (segundos) para cada sujeito da espécie *Artibeus lituratus* nas três condições luminosas (crepuscular, lua cheia e escuro), utilizadas para avaliação da percepção de cores. Letras iguais indicam diferenças estatisticamente significativas, nas quais $p < 0,001$.

5.3. Eficiência de forrageio

A Tabela 6 apresenta os resultados da eficiência de forrageio para os cinco indivíduos estudados. Foi observada influência apenas dos fatores condição luminosa e sujeito ($p < 0,001$) sobre diferenças significativas quanto à proporção de alvos capturados sobre o tempo para captura do alvo.

Foi verificado que os sujeitos apresentaram, em média, maior eficiência de forrageio para alvos capturados na condição luminosa de lua cheia quando comparada às condições de escuro ($p < 0,05$) e crepuscular ($p < 0,001$). Não foram observadas diferenças significativas entre a eficiência de forrageio nas condições de escuro e crepuscular (Figura 19).

Em relação às diferenças entre sujeitos, verificou-se que a fêmea 2 apresentou maior eficiência de forrageio quando comparada à fêmea 4 ($p < 0,001$) e à fêmea 5 ($p < 0,001$). Ambos os sujeitos também apresentaram menor eficiência de forrageio quando comparados à fêmea 3 ($p < 0,001$ e $p < 0,05$, respectivamente). Não foram observadas diferenças significativas entre o desempenho da fêmea 1 e os demais indivíduos, bem como entre o desempenho da fêmea 2 e fêmea 3. Também não houve diferença significativa entre a eficiência de forrageio da fêmea 4 e fêmea 5 (Figura 20).

Tabela 6. Eficiência média de captura do alvo observada para os cinco sujeitos estudados, associada aos fatores condição luminosa, alvo, fundo, sujeito e suas respectivas interações, para a avaliação da percepção de cores em morcegos *Artibeus lituratus*. Abreviações: GL= grau de liberdade; SQ= soma dos quadrados; MQ= média dos quadrados. Diferenças estatisticamente significativas indicadas por *** $p < 0,001$.

Fatores	GL	SQ	MQ	F	p	
Condição	2	0,058	0,028803	7,06	0,000884	***
Alvo	1	0,006	0,005535	1,357	0,244271	
Fundo	1	0,004	0,004229	1,037	0,308761	
Sujeito	4	0,12	0,030051	7,366	<0,001	***
Condição :Alvo	2	0,013	0,006748	1,654	0,19159	
Condição :Fundo	2	0,013	0,006486	1,59	0,204245	
Alvo:Fundo	1	0,001	0,001468	0,36	0,548679	
Condição :Sujeito	8	0,031	0,003814	0,935	0,486325	
Alvo:Sujeito	4	0,01	0,00251	0,615	0,651748	
Fundo:Sujeito	4	0,013	0,003232	0,792	0,530182	
Condição :Alvo:Fundo	2	0,013	0,006435	1,577	0,20685	
Condição :Alvo:Sujeito	8	0,01	0,001224	0,3	0,966095	
Condição :Fundo:Sujeito	8	0,032	0,003948	0,968	0,459571	
Alvo:Fundo:Sujeito	4	0,004	0,000981	0,240	0,915527	
Condição :Alvo:Fundo:Sujeito	8	0,016	0,002022	0,496	0,860091	
Resíduos	1740	7,099	0,00408			

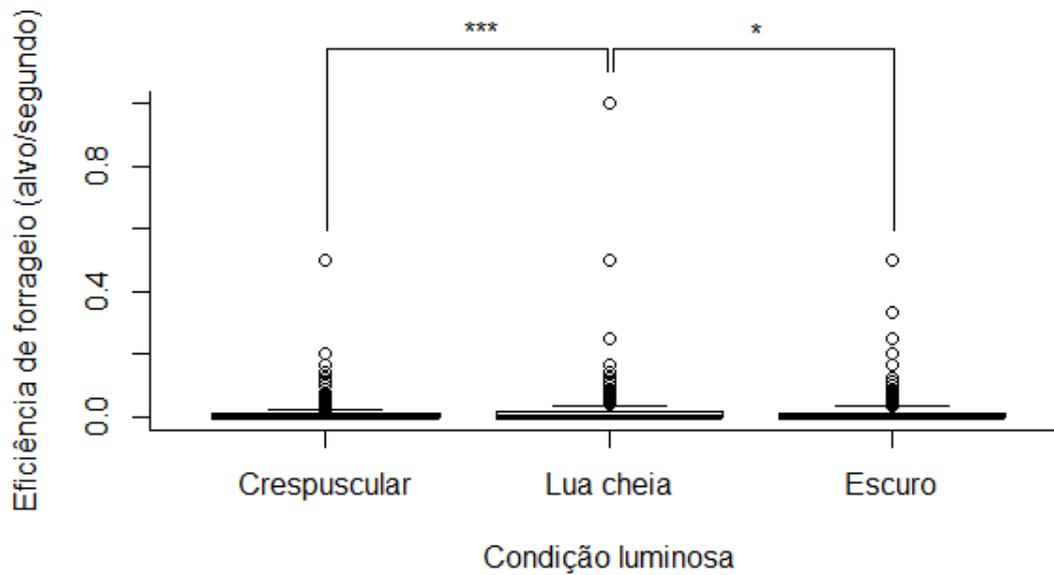


Figura 19. Eficiência de forrageio (alvo/segundo) para todos os sujeitos de *Artibeus lituratus* em cada uma das três condições luminosas: crepuscular (18 lx), lua cheia (2 lx) e escuro (0 lx), utilizadas para avaliação da percepção de cores. Diferenças estatisticamente significativas são indicadas por * $p < 0,05$ e *** $p < 0,001$.

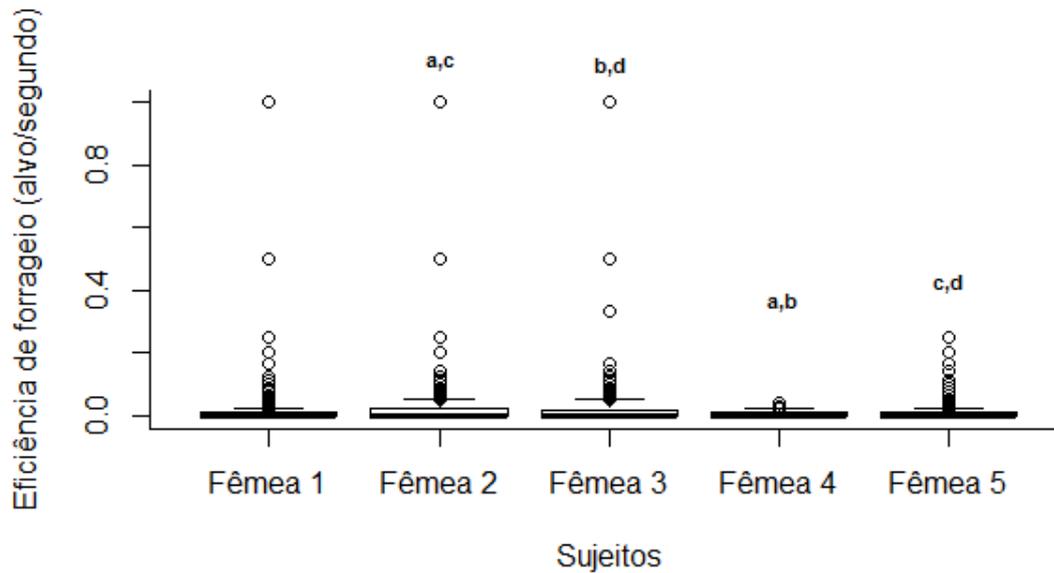


Figura 20. Eficiência de forrageio (alvo/segundo) para cada sujeito de *Artibeus lituratus* nas três condições luminosas (crepuscular, lua cheia e escuro), utilizadas para avaliação da percepção de cores. Letras iguais indicam diferenças estatisticamente significativas: ^{a,b} $p < 0,001$, ^c $p < 0,01$ e ^d $p < 0,05$.

6. Discussão

6.1. Número total de alvos capturados

A análise desse parâmetro tinha como objetivo avaliar o número total de alvos capturados de cada matiz (azul ou laranja), sobrepostos a cada um dos fundos (verde ou branco), sob cada uma das três condições de luminosidade (crepuscular, lua cheia e escuro). Uma vez que uma sessão experimental consistia na apresentação simultânea de um alvo de matiz azul e um alvo de matiz laranja, dispostos aleatoriamente sobre o mesmo fundo, em determinada condição luminosa, esperava-se que os animais capturassem em maior número alvos de fácil discriminação e em menor número, alvos de difícil discriminação. Assim, diferenças entre o número total de alvos capturados sob situações distintas, correspondentes a combinações entre esses três fatores (matiz do alvo, fundo e condição luminosa), poderiam indicar o tipo de visão de cores da espécie de estudo, o morcego *Artibeus lituratus*, baseado em seu comportamento de forrageio.

O gênero *Artibeus* é frugívoro, abriga-se em grupos com 8-10 indivíduos que se dispõem nos galhos de árvores (Munõz-Romo, 2006) e emite sinais multi-harmônicos curtos, de banda larga e alta frequência e apresenta ecolocalização de frequência modulada (Jennings *et al.*, 2004). De acordo com Zhao *et al.* (2009a), são características relacionadas a animais que apresentam o gene SWS1 conservado, além do gene LWS. Assim, a espécie *Artibeus lituratus* apresenta características moleculares que a classificariam como um animal dicromata.

Para o protocolo utilizado nesse estudo, esperava-se que, caso os indivíduos se comportassem como dicromatas, ou seja, os alvos laranja (crípticos) sobrepostos ao fundo verde seriam de difícil discriminação, e assim seriam menos capturados. Comparativamente, os alvos azuis (conspícuos) quando sobrepostos ao fundo verde seriam de fácil discriminação, ou seja, seriam mais capturados. Entretanto, ambos os alvos seriam facilmente capturáveis quando sobrepostos ao fundo branco, pois poderiam ser discriminados tanto por pistas cromáticas (matiz e saturação) quanto por pistas acromáticas (brilho). Além disso, tal diferença entre o número de alvos capturados sobre o fundo verde seria mais evidente nas condições luminosas crepuscular e lua cheia, as quais permitiriam a utilização de pistas visuais. Por outro lado, o número de alvos capturados no escuro seria indiferente com relação ao fundo.

Todavia, o número de alvos azuis capturados sobre o fundo verde não foi estatisticamente diferente do número de alvos laranja capturados sobre o mesmo fundo. Também não foram observadas diferenças significativas quanto ao número de alvos de cada matiz, capturados sobre o fundo branco. Por último, não foram verificadas diferenças significativas entre o número de alvos azuis capturados no fundo verde e no fundo branco, semelhantemente ao observado para os alvos laranja (Tabela 4). Nesse contexto, os animais seriam classificados como tricromatas, pois os alvos laranja e azul foram igualmente discriminados, independentemente do fundo ao qual estavam sobrepostos.

Apesar da proposta de um animal noturno e tricromata parecer improvável, já foi verificada a co-expressão de duas opsinas com picos de sensibilidade distintos em um único cone em morcegos (Müller *et al.*, 2009). Tal característica poderia contribuir para a formação de uma curva de sensibilidade distinta, que somada às curvas produzidas pelos cones S e L, poderiam ampliar o espectro visível para a espécie (Parry & Bowmaker, 2002).

Tais resultados devem ser analisados com cautela. Apesar do número de alvos capturados ter sido independente do matiz e do fundo sobre o qual estavam sobrepostos, também não houve diferença entre número de alvos capturados sob as condições luminosas crepuscular e lua cheia quando comparado à condição de escuro. Assim, o parâmetro analisado também foi independente da condição luminosa da sala de teste, podendo indicar que outras modalidades sensoriais bastante desenvolvidas em quirópteros, como a olfação e a ecolocalização, teriam sido possivelmente utilizadas para discriminar os alvos comestíveis, mesmo na presença de pistas visuais.

Portanto, de acordo com os resultados obtidos, o número total de alvos capturados não compreende um parâmetro suficiente e concreto para permitir a caracterização da percepção de cores da espécie *Artibeus lituratus*.

6.2. Latência de captura do alvo

Complementarmente à análise do número de alvos capturados, foi aferida a latência de captura. Esse parâmetro teve como objetivo verificar o tempo utilizado pelo animal para a captura do primeiro alvo, contado a partir do início da sessão experimental. Assim, em determinado contexto envolvendo o matiz do alvo, o tipo de fundo e a condição luminosa, era esperado que alvos de fácil discriminação fossem capturados mais rapidamente, ou seja, teriam menor latência de captura, do que alvos de difícil discriminação, os quais apresentariam maior latência de captura.

De acordo com os resultados observados, a latência de captura do alvo foi influenciada somente pela condição luminosa da sessão experimental, independentemente do matiz do alvo e do fundo sobre o qual os alvos estavam dispostos (Tabela 6). De forma geral, os alvos foram capturados mais lentamente sob a condição crepuscular e mais rapidamente sob as condições de lua cheia e escuro (Figura 13). Pode-se então depreender que a condição de luminosidade crepuscular dificultou a captura dos alvos.

No presente estudo, foi utilizado um iluminante com intensidade de 18 lx, conforme as condições crepusculares aferidas em ambiente natural. O gênero *Artibeus* apresenta maior atividade nas primeiras 3-5 horas após o por do sol em florestas (Aguiar & Marinho-Filho, 2004; Ortega & Castro-Arellano, 2001; Ramírez-Pullido & Armella, 1987). Contudo, já foi observado o início das atividades desses animais em condições crepusculares, primeiramente por dois batedores, seguidos pelo restante do grupo, nas primeiras horas da noite (Oprea *et al.*, 2007). Portanto, esperar-se-ia que condições luminosas semelhantes ao crepúsculo não interferissem no comportamento dos animais. De fato, há indícios de que apenas iluminantes de alta intensidade (377 lx), em condições fotópicas, afetam o comportamento de morcegos (Bradbury & Nottebohm, 1969). Até mesmo condições fotópicas não tão intensas (160 lx) permitiram o estudo comportamental em quirópteros, em testes de discriminação visual (Chase & Suthers, 1969). Em contrapartida, há evidências de que, em condições laboratoriais, o comportamento de *Artibeus lituratus* seja inibido por luminosidades superiores à da lua cheia (2 lx) (Haeussler & Erkert, 1978). Assim, é possível que a maior latência de captura observada para a captura de alvos na condição crepuscular seja decorrente de uma inibição causada pela intensidade do iluminante.

Olhos de animais noturnos apresentam marcadamente maior densidade de bastonetes em relação a cones, com cerca de 200:1, o que corresponde a cerca de 97% a 99,5% de bastonetes presentes na retina (Ahnelt & Kolb, 2000; Peichl, 2005). Morcegos ecolocalizadores apresentam retinas compostas predominantemente por bastonetes, correspondendo a aproximadamente 97% da população total de fotorreceptores (Kim *et al.*, 2008; Müller *et al.*, 2009). Altas densidades de bastonetes na retina são um indicativo de maior investimento em sensibilidade visual, a qual está associada à somação dos sinais de vários fotorreceptores, de modo a otimizar a relação entre sinal e ruído, conforme o verificado na convergência de sinais da via dos bastonetes (Peichl, 2005). Portanto, morcegos apresentam olhos com alta sensibilidade visual, de modo que luminosidades mais intensas podem inibir seu comportamento (Haeussler & Erkert, 1978).

6.3. Eficiência de forrageio

A eficiência de forrageio foi definida como a razão do número de alvos capturados pelo tempo investido na busca do alimento, nesse caso, a latência de captura do alvo. Ecologicamente, animais evoluíram de modo a otimizar a atividade de forrageamento, por meio de uma relação adequada de custo-benefício, na qual a energia empregada na busca e aquisição do alimento não deve ser maior do que a própria energia contida no item alimentar (McArthur & Pianka, 1966). Assim, indivíduos foram selecionados para maximizar a quantidade de energia obtida por meio do alimento por unidade de tempo (Emlen, 1966). Portanto, um indivíduo é considerado mais eficiente quanto maior o número de alvos capturados no menor tempo de forrageio (Duarte, 2012). No presente estudo, os sujeitos experimentais capturavam apenas um alvo alimentar em cada sessão, de modo que quanto menor a latência de captura do alvo, maior a eficiência.

De acordo com os resultados obtidos, foi observada influência apenas da condição luminosa sobre a eficiência de forrageio dos animais (Tabela 7). Os sujeitos foram mais eficientes na captura de alvos sob a condição luminosa de lua cheia e menos eficientes sob as condições crepuscular e escuro (Figura 19). Assim, é possível depreender que a condição luminosa de lua cheia favoreceu a captura de mais alvos alimentares em menor intervalo de tempo.

Animais noturnos alteram seu padrão de atividade de acordo com o ciclo lunar (Lang *et al.*, 2006). Quando a alteração comportamental é caracterizada por uma redução na atividade do animal decorrente da alta intensidade da iluminação da lua, tem-se um caso de fobia lunar (Morrison, 1978a), a qual foi verificada tanto em morcegos (Elangovan & Marimuthu, 2001; Fleming & Heithaus, 1986; Lang *et al.*, 2006; Morrison, 1978a,b, 1980) quanto em roedores (Daly *et al.*, 1992; Wolfe & Summerlin, 1989). Todavia, fatores distintos podem estar envolvidos nessa alteração comportamental. Lang *et al.* (2006) observaram redução na atividade de *Lophostoma silvicolum*, a qual estava associada à redução na disponibilidade de grilos, suas presas preferenciais, durante os estágios de maior luminosidade da lua. Paralelamente, Morrison (1978b) discute a inibição da atividade de *Artibeus jamaicensis* como uma forma de reduzir o risco de predação por corujas, marsupiais e até mesmo morcegos carnívoros de maior porte. Cabe ressaltar que a redução de atividade nessa espécie foi verificada apenas durante as sete primeiras horas da noite, período no qual a iluminação do luar estava mais intensa. Ainda assim, os animais deixavam o abrigo diurno em

direção à área de alimentação no crepúsculo e continuavam forrageando após a sétima hora da noite (Morrison, 1978a,b; 1980).

No presente estudo, os animais já estavam adaptados ao ambiente experimental e, não havendo qualquer risco de predação, a condição luminosa utilizada, semelhante à intensidade luminosa da lua cheia, não inibiu o comportamento dos animais. Pelo contrário, foi sob a condição luminosa de lua cheia (2 lx) que os sujeitos experimentais apresentaram melhor desempenho na captura dos alvos alimentares. Diversos estudos realizados com enfoque no sistema visual de morcegos utilizaram intensidades luminosas inferiores a 0,1 lx (Bell & Fenton, 1986; Chase, 1981; Eklöf & Jones, 2003). Contudo, Bradbury & Nottebohm (1969) verificaram que o desempenho visual de morcegos ao evitar obstáculos era melhor sob a intensidade luminosa de 1 lx. Complementarmente, Ruczynski *et al.* (2011) observaram que a utilização de pistas visuais era favorecida por intensidades luminosas de até 10 lx. Portanto, uma vez que a eficiência de forrageio dos animais no escuro (0 lx) foi inferior ao desempenho observado sob a condição luminosa de lua cheia (2 lx), é possível inferir que tal condição favoreceu a utilização de pistas visuais para a discriminação dos alvos.

6.4. Diferenças entre sujeitos experimentais

Além da condição luminosa, foi observado que os sujeitos experimentais apresentaram desempenhos significativamente distintos entre si quanto aos parâmetros latência de captura do alvo (Tabela 6) e eficiência de forrageio (Tabela 7). De forma geral, as fêmeas 2 e 3 capturaram mais rapidamente os alvos alimentares, apresentando também maior eficiência de forrageio, quando comparadas às fêmeas 4 e 5 (Figuras 18 e 20). A fêmea 1 apresentou desempenho intermediário ao dos demais indivíduos.

Em experimentos comportamentais, a fome é um fator motivador (Berridge, 2004), e pode estimular o animal a aumentar sua atividade devido à possibilidade de conseguir mais alimento (Mrosovsky, 1964). Portanto, é possível que um animal menos saciado apresente maior atividade que um animal mais saciado na tentativa de obter alimento mais rapidamente.

Todos os sujeitos experimentais eram alojados na mesma gaiola e eram alimentados diariamente após o teste. Assim, esperava-se que os animais consumissem aproximadamente a mesma quantidade de alimento. Contudo, havia diferenças com relação à massa corporal entre os indivíduos: as fêmeas 2 e 3 apresentaram maior massa corporal durante o período dos testes discriminatórios e as fêmeas 4 e 5, a menor massa corporal, enquanto a fêmea 1 apresentou massa corporal intermediária. Assim, é possível supor que os animais de maior

massa corporal estavam menos saciados no momento do teste e, portanto, mais motivados a buscar alimento, o que explicaria a menor latência de captura e maior eficiência de forrageio para as fêmeas 2 e 3. Em contrapartida, os animais de menor massa corporal estariam mais saciados no momento do teste, elucidando o comportamento das fêmeas 4 e 5.

Deficiências nutricionais também estão associadas a alterações comportamentais e motivacionais em morcegos (Kwiecinski & Dierenfeld, 2011). A síndrome de alopecia, caracterizada pela perda de pelo nas regiões do peito, abdome e costas, e está relacionada a deficiências endócrinas e nutricionais e ao estresse. Bello-Gutiérrez *et al.* (2010) relataram a prevalência da síndrome 5,6% na espécie *Artibeus lituratus* em regiões urbanas no México. A alopecia também foi verificada nos indivíduos utilizados no presente estudo. Contudo, uma vez que todos os indivíduos apresentaram a síndrome, não é possível atribuir as diferenças comportamentais apenas a deficiências nutricionais ou ao estresse.

6.5. Utilização de outras modalidades sensoriais para a captura dos alvos alimentares

A realização de testes discriminatórios no escuro visava avaliar a utilização de outras modalidades sensoriais na busca e aquisição de alimento quando pistas visuais não estivessem disponíveis. Mesmo na ausência de pistas visuais os animais foram capazes de discriminar os alvos alimentares. Além disso, os sujeitos também conseguiram obter os alvos em condições nas quais não seria possível discriminá-los por meio de pistas visuais cromáticas ou acromáticas (e.g. alvos laranja sobrepostos ao fundo verde). Logo, é possível inferir que outras modalidades sensoriais foram utilizadas para permitir a discriminação do alimento.

O protocolo utilizado foi controlado para pistas visuais cromáticas e acromáticas. Contudo, a massa de açúcar utilizada para a confecção dos alvos comestíveis possuía odor particular e densidade distinta dos elementos de fundo, e essas características poderiam ser utilizadas pelos animais para a detecção dos alvos por meio da ecolocalização e olfação.

A ecolocalização, apesar de ser uma modalidade sensorial bastante desenvolvida em quirópteros (Altringham, 2011), apresenta diversas limitações, sobretudo quanto a sua área de ação (Griffin, 1971) e pela sobreposição entre ecos gerados pelo alvo e substrato para morcegos que ecolocalizam próximo à vegetação (Schnitzler & Kalko, 2001). Para superar tal limitação, diversas espécies que capturam insetos próximos à vegetação utilizam a movimentação e sons produzidos pelas presas para determinar sua posição (Arlettaz *et al.*, 2001; Eklöf *et al.*, 2002; Fiedler, 1979; Grant, 1991; Jensen *et al.*, 2001). Dentre essas

espécies, a *Megaderma lyra* (Megadermatidae) foi inicialmente destacada por sua capacidade de capturar presas em escuridão total com base apenas na audição passiva, sem emissão de quaisquer sinais para ecolocalização (Fiedler, 1979). Posteriormente, todavia, foi verificado que indivíduos dessa espécie emitem sinais curtos, de baixa intensidade, durante todos os estágios de localização da presa (Schmidt *et al.*, 2000).

Sinais de baixa intensidade, de banda larga, curta duração e frequência modulada (FM) são comuns a diversos morcegos que forrageiam próximo à vegetação (Schmidt *et al.*, 2000). Tais características são similares aos sinais emitidos pelo gênero *Artibeus* (Brinklov *et al.*, 2009; Korine & Kalko, 2005). A sobreposição entre o sinal e entre os diversos ecos gerados por um substrato complexo pode ser reduzida por meio da emissão de sinais muito curtos (Schmidt *et al.*, 2000). Além disso, sinais curtos e de banda larga são melhor adaptados para determinar a dimensão e posição de alvos (Simmons & Stein, 1980). Sinais de banda larga permitem ainda a percepção de textura, forma e movimento, de modo que a interferência entre os ecos gerados por objetos complexos pode permitir a discriminação entre alvos (Falk *et al.*, 2011; Habersetzer & Vogler, 1983; Schmidt *et al.*, 1988; Simmons *et al.*, 1974). Assim, é possível inferir que esse tipo de sinal está adaptado para permitir o forrageio em ambientes complexos, como no interior ou próximo à vegetação, semelhante ao verificado para *Megaderma lyra* por Schmidt *et al.* (2000). Todavia, Arlettaz *et al.* (2001) verificaram que morcegos do gênero *Myotis*, os quais emitem sinais com características semelhantes às citadas, não eram capazes de determinar a posição de presas com base apenas na ecolocalização.

No presente estudo, os alvos alimentares eram apresentados sobre um fundo complexo, de modo que o uso exclusivo da ecolocalização tornaria difícil a detecção do alimento, semelhantemente ao mascaramento gerado pela vegetação na identificação de frutos em ambiente natural (Korine & Kalko, 2005). Os alvos apresentavam também o mesmo formato e as mesmas dimensões dos elementos de fundo, dificultando a discriminação pelo tamanho (Helvesen, 2004). Além disso, os alvos apresentavam textura semelhante à dos elementos de fundo, o que tornava improvável a detecção do alimento com base nessa característica (Falk *et al.*, 2011).

A característica que possibilitaria melhor discriminação do alimento por meio da ecolocalização é a densidade, decorrente de diferenças nos materiais utilizados para confecção dos alvos e elementos de fundo. Contudo, até o momento, ainda não foi descrita a habilidade de discriminação entre materiais de diferentes densidades por morcegos com base apenas na

ecolocalização. Essa habilidade foi descrita somente para golfinhos (Au, 1997), grupo no qual a ecolocalização é bastante desenvolvida. Golfinhos são capazes de discriminar objetos com base em seu formato, tamanho, material e estrutura interna, baseado apenas nos ecos gerados pelos alvos (Au, 1997).

Recentemente, alguns estudos apresentaram evidências de convergência evolutiva do gene *Prestina*, associado à audição, entre golfinhos e morcegos da superfamília *Rhinolophoidea* (Li *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2010), podendo indicar semelhanças na capacidade de percepção dos ecos captados por ambos os grupos. A superfamília *Rhinolophoidea*, entretanto, apresenta ecolocalização distinta dos demais morcegos ecolocalizadores (Jones & Teeling, 2006) e estão filogeneticamente mais distantes (Jones *et al.*, 2002), o que torna improvável que determinadas habilidades observadas em golfinhos, como a discriminação de materiais, esteja presente no gênero *Artibeus*.

Além disso, alguns morcegos reduzem a utilização da ecolocalização para a detecção de alimento quando as condições luminosas permitem a utilização de pistas visuais (Bell, 1985; Bell & Fenton, 1986; Eklöf & Jones, 2003; Grant, 1991). Complementarmente, morcegos frugívoros e nectarívoros tendem a utilizar pistas espaciais para localizar áreas de alimentação durante atividades de forrageio em ambiente familiares (Carter *et al.*, 2010). Uma vez que os sujeitos utilizados no presente estudo já estavam adaptados ao ambiente experimental e que a disposição no interior da gaiola de teste permaneceu inalterada durante todas as sessões, é possível que os indivíduos tenham se guiado por pistas espaciais para localizar a plataforma sobre a qual eram dispostos os alvos alimentares.

Assim, apesar de não se ter efetuado gravações para sons de alta frequência, os resultados discutidos na literatura apontam para a improbabilidade da utilização da ecolocalização no protocolo proposto para o presente estudo.

Já as pistas químicas, apesar de sua limitação quanto à dispersão e à persistência (Bloss, 1999), são apontadas na literatura como elementos de grande importância para o forrageamento em morcegos frugívoros, devido ao sistema olfatório desenvolvido e utilização de pistas olfativas (Acharya *et al.*, 1998; Bhatnagar, 1975; Bhatnagar & Kallen, 1974a,b, 1975; Barton *et al.*, 1995; Baron & Jolicoeur, 1980; Elangovan *et al.*, 2006; Hodgkison *et al.*, 2007; Hutcheon *et al.*, 2002; Jolicoeur & Baron, 1980; Kalko *et al.*, 1996a; Korine & Kalko, 2005; Laska, 1990a,b; Luft *et al.*, 2003; Rieger & Jakob, 1988; Stephan & Pirlot, 1970; Tang *et al.*, 2007; Thies *et al.*, 1998).

Dentre os quirópteros, espécies da família Pteropodidae apresentam os sistemas olfatórios mais desenvolvidos, tanto em relação ao tamanho do bulbo olfatório (Bhatnagar & Kallen, 1974a; Jolicoeur & Baron, 1980; Stephan & Pirlot, 1970) quanto em relação ao número de perfurações da placa cribiforme (Bhatnagar & Kallen, 1974a). Além disso, já foi demonstrada a utilização exclusiva de pistas olfativas para a localização e discriminação do grau de maturação do fruto (Hodgkison *et al.*, 2007; Luft *et al.*, 2003; Tang *et al.*, 2007). A espécie *Cynopterus sphinx*, por exemplo, apresenta olfação desenvolvida e capacidade para discriminar diferentes odores em um ambiente olfativo complexo (Elangovan *et al.*, 2006) e responde a pistas olfativas em distâncias entre 20 e 40 cm, indicando a importância da olfação para detecção de alimentos nessa espécie (Acharya *et al.*, 1998). Similarmente, foi observado no presente estudo que alguns sujeitos apresentaram o comportamento de pousar sobre a plataforma de teste e arrastar-se até o alvo, posicionado geralmente a distâncias inferiores a 40 cm do local de pouso.

Em relação aos demais quirópteros ecolocalizadores, os frugívoros (Phyllostomidae) apresentam as estruturas olfatórias mais desenvolvidas (Bhatnagar & Kallen, 1974a,b, 1975; Baron & Jolicoeur, 1980; Stephan & Pirlot, 1970), o que pode representar uma adaptação para o forrageio, uma vez que frutos dispersados por morcegos tendem a apresentar odores intensos (Bestmann *et al.*, 1997; Kalko & Condon, 1998; Kalko *et al.*, 1996a; Rieger & Jakob, 1988; Thies *et al.*, 1998). Frutos maduros dispostos no interior da vegetação (e.g. *Ficus* sp) produzem odores intensos, facilitando sua detecção em um ambiente no qual a ecolocalização não é eficaz (Kalko *et al.*, 1996a). Logo, o odor do fruto permite a distinção quanto ao seu grau de maturação, conforme observado para *Carollia perspicillata* (Laska, 1990a). A espécie *C. perspicillata* apresenta também maior sensibilidade olfatória para a detecção de compostos odoríferos presentes em frutos que fazem parte de sua dieta (Laska, 1990b).

A relação entre utilização da ecolocalização e da olfação já foi verificada em diversos estudos em quirópteros e está associada ao formato do fruto e à sua maturação e grau de exposição contra a vegetação (Kalko & Condon, 1998; Kalko *et al.*, 1996a; Thies *et al.*, 1998). *Carollia perspicillata* e *Carollia castanea* (frugívoros) utilizaram pistas olfativas apenas para determinar a localização de infrutescências de *Piper* maduros, alternando para a ecolocalização para detecção precisa do fruto que se destaca da vegetação com seu formato de lança (Thies *et al.*, 1998). *Carollia* sp e *Artibeus jamaicensis* (frugívoros) aproximam-se de objetos saturados com o odor de frutos, mas ignoram frutos e objetos em forma de fruto quando pistas odoríferas estão ausentes (Kalko *et al.*, 1996a; Thies *et al.*, 1998) Todavia,

Phyllostomus hastatus (onívoro) utiliza a ecolocalização para localização de frutos dispostos em pêndulos, mas ignora demais alimentos com odor dos frutos pendulares e formatos diferentes (Kalko & Condon, 1998). Assim, juntamente às características morfológicas (Bhatnagar & Kallen, 1974a,b, 1975; Baron & Jolicoeur, 1980; Stephan & Pirlot, 1970), é possível perceber a importância da olfação para o forrageamento em morcegos frugívoros. Korine & Kalko (2005) ainda explicitam a importância da olfação para discriminação entre frutos infestados ou não por lagartas.

O protocolo utilizado no presente estudo apresentou como limitação a dificuldade de controle de pistas olfativas. Enquanto a aplicação de protocolo semelhante em primatas permitiu a quantificação do uso de pistas olfativas (Duarte, 2012), o mesmo não pôde ser realizado nesse estudo devido a diferenças comportamentais entre os dois grupos (Chiroptera e Primates). Entretanto, de acordo com a vasta literatura disponível quanto às habilidades olfatórias em quirópteros e limitações da ecolocalização, acredita-se que a olfação tenha sido a principal modalidade sensorial utilizada para discriminação do alimento quando os alvos estavam camuflados visualmente ou na ausência de pistas visuais.

6.6. Visão de cores em quirópteros?

Diversos estudos sugerem que morcegos apresentam características moleculares, histológicas e fisiológicas associadas à percepção de cores (Feller *et al.*, 2009; Hope & Bhatnagar, 1979; Müller *et al.*, 2007, 2009; Wang *et al.* 2004; Zhao *et al.*, 2009a,b). Todavia, a capacidade para discriminação de cores ainda não foi evidenciada comportamentalmente (Winter *et al.*, 2003).

O presente estudo investigou a percepção de cores do morcego frugívoro *Artibeus lituratus* por meio de testes comportamentais, baseados na discriminação de alvos alimentares. Contudo, não foi possível determinar o grau de utilização de pistas cromáticas para a captura dos alvos e, conseqüentemente, o tipo de visão de cores dessa espécie, uma vez que não foi verificada influência da interação entre matiz dos alvos e tipo do fundo nos resultados observados. Tais resultados evidenciam ainda a utilização de outras modalidades para a detecção dos alvos, decorrente de limitações no protocolo utilizado.

Apesar de vários estudos evidenciarem a utilização de pistas visuais para o forrageio em morcegos insetívoros (Bell, 1985; Bell & Fenton, 1986; Eklöf *et al.*, 2002; Eklöf & Jones, 2003; Grant, 1991; Rydell & Eklöf, 2003), o forrageamento de morcegos frugívoros baseado em pistas cromáticas é questionado (Kalko *et al.*, 1996a; Korine *et al.*, 2000; Korine & Kalko,

2005), sobretudo devido à coloração dos frutos consumidos por morcegos e à baixa luminosidade verificada no interior de florestas.

Frutos consumidos por morcegos apresentam, geralmente, coloração amarronzada ou esverdeada e odor intenso quando estão maduros (Fleming & Williams, 1990; Kalko *et al.*, 1996a; Thies *et al.*, 1998), sugerindo maior importância de pistas olfativas para a detecção de alimento. Contudo, estudos realizados com primatas indicam que animais dicromatas apresentam melhor desempenho na detecção de frutos crípticos, os quais apresentam coloração verde ou marrom (Caine *et al.*, 2003, 2010; Dominy *et al.*, 2003; Leonhardt *et al.*, 2008; Lucas *et al.*, 2003; Saito *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2003). Caine *et al.* (2010) sugerem que, sob determinadas condições luminosas, pistas acromáticas podem ser utilizadas por animais dicromatas para a detecção de alimentos. Assim, é possível que morcegos frugívoros utilizem pistas visuais para a detecção de frutos que aparentam ser crípticos para animais tricromatas. Cabe ressaltar ainda que não consta na literatura estudos que relacionem a composição espectral de frutos forrageados por quirópteros aos picos de sensibilidade dos cones desses animais.

Intensidades luminosas muito baixas estão associadas à baixa disponibilidade de fótons (Kelber & Lind, 2010; Kelber & Roth, 2006). Sob tais condições, a somação dos sinais gerados por apenas um tipo de fotorreceptor aumenta a relação entre sinal e ruído. Contudo, a visão de cores é extremamente limitada pelo ruído dos fotorreceptores (Vorobyev & Osorio, 1998). Nessa situação, o sinal é dividido entre ao menos dois tipos de fotorreceptores, o que reduz o sinal e aumenta o ruído (Kelber & Lind, 2010; Kelber & Roth, 2006). Todavia, animais noturnos apresentam fotorreceptores mais sensíveis, aumentando a relação entre sinal e ruído (Kelber & Lind, 2010; Kelber & Roth, 2006). Além disso, sob condições luminosas de baixa intensidade, com a luz do luar, a visão de cores permite melhor identificação de objetos, ao contrário de pistas acromáticas que estão sujeitas a variações na luminosidade (Johnsen *et al.*, 2006). Assim, percebe-se que a percepção de cores é possível mesmo sob baixas intensidades luminosas e já foi verificada em alguns animais noturnos, como mariposas (Kelber *et al.*, 2002), abelhas (Somanathan *et al.*, 2008), *geckos* (Roth & Kelber, 2004) e lêmures (Melín *et al.*, 2012). Veilleux & Cummings (*no prelo*) observaram ainda que a composição espectral da luz no interior de florestas durante a noite apresenta pico em 560 nm. Tal valor está em conformidade com o pico de sensibilidade dos cones L de 32 espécies de mamíferos noturnos, indicando uma possível adaptação para maximizar a captura de fótons

em ambiente noturno. As autoras relatam ainda que a detecção de flores e frutos pode estar associada ao pico de sensibilidade dos cones S.

Nesse contexto, a visão de cores em quirópteros e, principalmente, nos quirópteros frugívoros ainda é possível e deve ser intensamente investigada. Existe uma hierarquia entre diferentes modalidades sensoriais e essa hierarquia pode ser alterada dependendo do contexto ao qual o animal é submetido (Chase, 1983). Suthers *et al.* (1969) relatam que os sujeitos experimentais só utilizaram pistas visuais no momento em que pistas olfativas e de ecolocalização foram excluídas. Portanto, considerando-se que morcegos frugívoros apresentam estruturas neurais associadas à visão muito desenvolvidas (Barton *et al.*, 1995), estudos futuros para a avaliação da percepção de cores nesses animais devem apresentar rígido controle para as demais pistas sensoriais.

Futuras avaliações comportamentais da percepção de cores em quirópteros devem considerar métodos nos quais o estímulo visual e o reforço alimentar não correspondam a um único estímulo, permitindo o controle para pistas olfativas. Dentre essas alternativas, pode-se citar o método de aprendizagem discriminativa, amplamente utilizado em primatas (Araújo Jr. *et al.*, 2008; Pessoa *et al.*, 2003, 2005a,b,c; Prado *et al.*, 2007), marsupiais (Arrese *et al.*, 2006; Gutierrez *et al.*, 2011) e lagartos (Roth & Kelber, 2004).

Além disso, uma vez que pouco é sabido sobre os parâmetros óticos, estruturais e genéticos da espécie *Artibeus lituratus*, estudos posteriores devem envolver a determinação do mapa topográfico para as células ganglionares e células fotorreceptoras, a avaliação morfológica dos fotorreceptores, identificação dos picos de sensibilidade espectral e sequenciamento das opsinas presentes nesse táxon.

7. Conclusões

De acordo com os resultados observados no presente estudo, foi possível expor as seguintes conclusões:

- pistas cromáticas não limitaram a discriminação de alvos camuflados visualmente para os animais estudados, uma vez que a detecção e captura dos alvos alimentares ocorreu independentemente da matiz do alvo, do tipo de fundo e da combinação de ambos os fatores, inclusive na ausência de pistas visuais;
- sob condições luminosas crepusculares, os sujeitos experimentais demoraram mais tempo para detectar e capturar os alvos alimentares, podendo representar uma inibição comportamental decorrente da alta sensibilidade do sistema visual de morcegos a iluminantes intensos;
- os sujeitos experimentais foram mais eficientes na captura dos alvos comestíveis sob condições luminosas de lua cheia, indicando que a fobia lunar pode ser suprimida em um ambiente seguro e livre de predadores;
- o protocolo utilizado não permitiu a caracterização da percepção de cores do morcego *Artibeus lituratus*, devido a limitações que não permitiram controlar a utilização de outras modalidades sensoriais, como a olfação, para a detecção e captura dos alvos;
- a maior eficiência de forrageio verificada sob a condição luminosa de lua cheia corrobora evidências presentes na literatura de que morcegos podem utilizar pistas visuais sob condições luminosas adequadas.

Portanto, pode-se concluir que os resultados obtidos no presente estudo são inconclusivos no tocante à caracterização da percepção de cores do morcego *Artibeus lituratus*. Todavia, a visão de cores nesse grupo é ainda passível de investigação e estudos futuros devem apresentar rígido controle para pistas sensórias não visuais.

8. Referências Bibliográficas

- ACHARYA, K. K.; ROY, A.; KRISHNA, A. Relative role of olfactory cues and certain non-olfactory factors in foraging of fruit-eating bats. **Behavioral Processes**, v. 44, p. 59-64, 1998.
- AGUIAR, L. M. S.; MARINHO-FILHO, J. S. Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic Forest in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 2, p. 385-390, 2004.
- AGUIAR, L. M. S.; MARINHO-FILHO, J. S. Bat frugivory in a remnant of southeastern Brazilian Atlantic forest. **Acta Chiropterologica**, v. 9, p. 251-260, 2007
- AHNELT, P. K.; KOLB, H. The Mammalian photoreceptor mosaic-adaptive design. **Progress in Retinal and Eye Research**, v. 19, n. 6, p. 711-777, 2000.
- ALTRINGHAM, J. D. Echolocation and other senses. In:_____. **Bats: from ecology to conservation**. Reino Unido: Oxford University Press, 2011, 2 ed, p. 61-96.
- ALTRINGHAM, J. D.; FENTON, M. B. Sensory ecology and communication in the Chiroptera. In: KUNZ, T. H.; FENTON, M. B (Eds). **Bat ecology**. EUA: The University of Chicago Press, 2003, p. 90-127.
- ARAÚJO JR., A. C. *et al.* Color vision in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). **Visual Neuroscience**, v. 25, p. 243-248, 2008.
- ARLETTAZ, R.; JONES, G.; RACEY, P. A. Effect of acoustic clutter on prey detection by bats. **Nature**, v. 414, p. 742-745, 2001.
- ARRESE, C. A.; BEAZLEY, L. D.; NEUMEYER, C. Behavioural evidence for marsupial trichromacy. **Current Biology**, v. 16, n. 6, p. R193-R194, 2006.
- ARRESE, C. A. *et al.* Trichromacy in Australian marsupials. **Current Biology**, v. 12, p. 657-660, 2002.
- ARRESE, C. A. *et al.* Cone topography and spectral sensitivity in two potentially trichromatic marsupials, the quokka (*Setonix brachyurus*) and quenda (*Isoodon obesulus*). **Proceedings of the Royal Society B**, v. 272, n. 1565, p. 791-796, 2005.
- AU, W. L. W. Echolocation in dolphins with a dolphin-bat comparison. **Bioacoustics**, v. 8, n. 1-2, p. 137-162, 1997.
- BAKER, R. J.; NOVACEK, M. J.; SIMMONS, N. B. On the monophyly of bats. **Systematic Zoology**, v. 40, n. 2, p. 216-231, 1991.
- BARON, G.; JOLICOEUR, P. Brain structure in Chiroptera: some multivariate trends. **Evolution**, v. 34, n. 2, p. 386-393, 1980.

BARRIBOU, T. **Plants evolve special leaves to make sounds that bats enjoy**. Disponível em: <<http://io9.com/5825279/plants-evolve-specialized-leaves-to-make-sounds-that-bats-enjoy>> Acesso em: 7 mar. 2013.

BARTON, R. A.; PURVIS, A.; HARVEY, P. H. Evolutionary radiation of visual and olfactory brain systems in primates, bats and insectivores. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences**, v. 348, n. 1326, p. 381-392, 1995.

BAYLOR, D. A.; NUNN, B. J.; SCHNAPF, J. L. Spectral sensitivity of cones of the monkey *Macaca fascicularis*. **Journal of Physiology**, v. 390, p. 145-160, 1987.

BELL, G. P. The sensory basis of prey location by the California leaf-nosed bat *Macrotus californicus* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 16, p. 343-347, 1985.

BELL, G. P.; FENTON, M. B. Visual acuity, sensitivity and binocularity in a gleaning insectivorous bat, *Macrotus californicus* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Animal Behaviour**, v. 34, p. 409-414, 1986.

BELLO-GUTIÉRREZ, J. *et al.* Alopecia in Bats from Tabasco, Mexico. **Journal of Wildlife Diseases**, v. 46, n. 3, p. 1000-1004, 2010.

BERRIDGE, K. C. Motivation concepts in behavioral neuroscience. **Physiology & Behavior**, v. 81, n. 2, p. 179-209, 2004.

BERSON, D. Strange vision: ganglion cells as circadian photoreceptors. **Trends in Neurosciences**, v. 26, n. 6, p. 314-320, 2003.

BESTMANN, H., J.; WINKLER, L.; HELVERSEN, O. V. Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat-pollinated plants. **Phytochemistry**, v. 46, n. 7, p. 1169-1172, 1997.

BHATNAGAR, K. P. Olfaction in *Artibeus jamaicensis* and *Myotis lucifugus* in the context of vision and echolocation. **Experientia**, v. 31, n. 7, p. 856, 1975.

BHATNAGAR, K. P.; KALLEN, F. C. Cribriform plate of ethmoid, olfactory bulb and olfactory acuity in forty species of bats. **Journal of Morphology**, v. 142, p. 71-90, 1974a.

_____. Morphology of the nasal cavities and associated structures in *Artibeus jamaicensis* and *Myotis lucifugus*. **American Journal of Anatomy**, v. 139, p. 167-190, 1974b.

_____. Quantitative observations on the nasal epithelia and olfactory innervation in bats: suggested design mechanisms for the olfactory bulb. **Acta Anatomica**, v. 91, n. 2, p. 272-282, 1975.

BIZERRIL, M. X. A.; RAW, A. Feeding behaviour of bats and the dispersal of *Piper arboreum* seeds in Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 14, n. 1, p. 109-114, 1998.

BLOSS, J. Olfaction and use of chemical signals in bats. **Acta Chiropterologica**, v. 1, n. 1, p. 31-45, 1999.

BOWMAKER, J. K. *et al.* Two types of trichromatic squirrel monkey share a pigment in the red-green spectral region. **25**, v. 12, n. 1937-1946, 1985.

BRADBURY, J. W.; NOTTBOHM, F. The use of vision by the little brown bat, *Myotis lucifugus*, under controlled conditions. **Animal Behaviour**, v. 17, p. 480-485, 1969.

BRAEKEVELT, C. R. Fine structure of the tapetum cellulosum of the grey seal. **Acta Anatomica**, v. 127, p. 81-86, 1986.

BRINKLOV, S.; KALKO, E. K.; SURLYKKE, A. Intense echolocation calls from two 'whispering' bats, *Artibeus jamaicensis* and *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae). **The Journal of Experimental Biology**, v. 212, n. Pt 1, p. 11-20, 2009.

BROWN, T. M. *et al.* Melanopsin contributions to irradiance coding in the thalamo-cortical visual system. **PLoS Biology**, v. 8, n. 12, p. e1000558, 2010.

BURGESS, A. "*Myotis sodalis*" (On-line), **Animal Diversity Web**, 2011. Disponível em: <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Myotis_sodalis/>. Acesso em: 23 dez. 2012.

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

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

CARTER, G. G.; RATCLIFFE, J. M.; GALEF, B. G. Flower bats (*Glossophaga soricina*) and fruit bats (*Carollia perspicillata*) rely on spatial cues over shapes and scents when relocating food. **PLoS One**, v. 5, n. 5, p. 1-6, 2010.

CHASE, J. **The role of vision in echolocating bats**. 1972. Tese (Ph.D.) – Universidade de Indiana, Bloomington. Citado por: BELL, G. P.; FENTON, M. B. Visual acuity, sensitivity and binocularity in a gleaning insectivorous bat, *Macrotus californicus* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Animal Behaviour**, v. 34, p. 409-414, 1986.

_____. Visually guided escape responses of microchiropteran bats. **Animal Behaviour**, v. 29, p. 708-713, 1981.

_____. Differential responses to visual and acoustic cues during escape in the bat *Anoura geoffroyi* - cue preferences and behaviour. **Animal Behaviour**, v. 31, p. 526-531, 1983.

CHASE, J.; SUTHERS, R. A. Visual obstacle avoidance by echolocating bats **Animal Behaviour**, v. 17, p. 201-207, 1969.

CLARKE, J. A.; CHOPKO, J. T.; MCKESSY, S. P. The effect of moonlight on activity patterns of adult and juvenile prairie rattlesnakes *Crotalus viridis viridis*. **Journal of Herpetology**, v. 30, n. 2, p. 192-197, 1996.

- CLOUTIER, D.; THOMAS, D. W. *Carollia perspicillata*. **Mammalian Species**, v. 417, p. 1-9, 1992.
- COTTER, J. R. Retinofugal projections of the big brown bat, *Eptesicus fuscus* and the neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. **The American Journal of Anatomy**, v. 172, p. 105-124, 1985.
- COTTER, J. R.; PENTNEY, R. J. P. Retinofugal projections of nonecholocating (*Pteropus giganteus*) and echolocating (*Myotis lucifugus*) bats. **Journal of Comparative Neurology**, v. 184, p. 381-400, 1979.
- DACEY, D. M. Circuitry color coding in the primate retina. **Proclaimers of the National academy of Sciences USA**, v. 93, p. 582-588, 1996.
- DACEY, D. M.; LEE, B. B. The blue-on opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type. **Nature**, v. 367, p. 731-735, 1994.
- DALY, M. *et al.* Behavioural modulation of predation risk: moonlight avoidance and crepuscular compensation in a nocturnal desert rodent, *Dipodomys merriami*. **Animal Behaviour**, v. 44, p. 1-9, 1992.
- DAVIS, R. Homing performance and homing ability in bats. **Ecological Monographs**, v. 36, n. 3, p. 201-277, 1966.
- DAVIS, W. H.; BARBOUR, R. W. The use of vision in flight by the bat *Myotis sodalis*. **American Midland Naturalist**, v. 74, n. 2, p. 497-499, 1965.
- DECOURSEY, G.; DECOURSEY, P. J. Adaptive aspects of activity rhythms in bats. **Biological Bulletin**, v. 126, n. 1, p. 14-27, 1964.
- DOMINY, N. J. *et al.* Do female tamarins use visual cues to detect fruit rewards more successfully than do males? **Animal Behaviour**, v. 66, n. 5, p. 829-837, 2003. ISSN 00033472.
- DUARTE, R. B. M. **Análise da percepção de cores em macaco da noite (*Aotus spp*) e humanos: uma abordagem comportamental sob diferentes condições luminosas**. 2012, 117 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília.
- EBELING, W.; NATOLI, R. C.; HEMMI, J. M. Diversity of color vision - not all Australian marsupials are trichromatic. **PLoS One**, v. 5, n. 12, p. e14231, 2010.
- ECKER, J. L. *et al.* Melanopsin-expressing retinal ganglion-cell photoreceptors: cellular diversity and role in pattern vision. **Neuron**, v. 67, n. 1, p. 49-60, 2010.
- EKLÖF, J.; JONES, G. Use of vision in prey detection by brown long-eared bats, *Plecotus auritus*. **Animal Behaviour**, v. 66, n. 5, p. 949-953, 2003.
- EKLÖF, J.; SVENSSON, A. M.; RYDELL, J. Northern bats, *Eptesicus nilssonii*, use vision but not flutter-detection when searching for prey in clutter. **OIKOS**, v. 99, p. 347-351, 2002.

- ELANGOVAN, V.; MARIMUTHU, G. Effect of moonlight on the foraging behaviour of a megachiropteran bat *Cynopterus sphinx*. **Journal of the Zoological Society of London**, v. 253, p. 347-350, 2001.
- ELANGOVAN, V.; PRIYA, E. Y. S.; MARIMUTHU, G. Olfactory discrimination ability of the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx*. **Acta Chiropterologica**, v. 8, n. 1, p. 247-253, 2006.
- EMLLEN, J. M. The role of time and energy in food preference. **The American Naturalist**, v. 100, n. 916, p. 611-617, 1966.
- ENDLER, J. A. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 41, p. 315-352, 1990.
- FALKENBERG, J. C.; CLARKE, J. A. Microhabitat use of deer mice - effects of interspecific interaction risks. **Journal of Mammology**, v. 79, n. 2, p. 558-565, 1998.
- FELLER, K. D. *et al.* Characterization of photoreceptor cell types in the little brown bat *Myotis lucifugus* (Vespertilionidae). **Comparative Biochemistry and Physiology Part B** v. 154, n. 4, p. 412-418, 2009.
- FENTON, M. B. *et al.* Compromises: sound frequencies used in echolocation by aerial-feeding bats. **Canadian Journal of Zoology**, v. 76, p. 1174-1178, 1998.
- FIEDLER, J. Prey catching with and without echolocation in the Indian false vampire bat (*Megaderma lyra*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 6, p. 155-160, 1979.
- FLEMING, T. H.; HEITHAUS, E. R. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. **Biotropica**, v. 13, n. 2, p. 45-53, 1981.
- _____. Seasonal foraging behavior of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. **Journal of Mammology**, v. 67, n. 4, p. 660-671, 1986.
- FLEMING, T. H.; WILLIAMS, C. F. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican Tropical Dry Forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, n. 2, p. 163-178, 1990.
- FREITAG, F. B.; PESSOA, D. M. A. Effect of luminosity on color discrimination of dichromatic marmosets (*Callithrix jacchus*). **Journal of Optical Society of America A**, v. 29, n. 2, p. A216-A222, 2012.
- GARDNER, A. L. Feeding habits. In: BAKER, R. J.; JONES, J. K.; CARTER, D. C. (Eds) **Biology of Bats of The New World Family Phyllostomidae**. Lubock, Texas: Special Publications of Museum Texas Tech University, 1977, p. 293-350.
- GEGENFURTNER, K. R. Cortical mechanisms of colour vision. **Nature Reviews Neuroscience**, v. 4, n. 7, p. 563-572, 2003.
- GRANT, J. D. A. Prey location by 12 Australian long-eared bats, *Nyctophilus gouldi* and *N. geoffroyi*. **Australian Journal of Zoology**, v. 39, n.1, p. 45 – 56, 1991.

GRIFFIN, D. R. The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats. **Animal Behaviour**, v. 19, p. 55-61, 1971.

GRIFFIN, D. R.; NOVICK, A.; KORNFIELD, M. The sensitivity of echolocation in the fruit bat, *Rousettus*. **Biological Bulletin**, v. 115, n. 1, p. 107-113, 1958.

GUTIERREZ, E. A. *et al.* Behavioural evidence of dichromacy in a species of South American marsupial. **Animal Behaviour**, v. 81, n. 5, p. 1049-1054, 2011.

HABER, W. A. *Merinthopodium neuranthum*. Disponível em: <http://bdei2.cs.umb.edu:8080/efg2/Redirect.jsp?displayFormat=html&dataSourceName=sola_1282360447710&uniqueID=1282360447735> Acesso em: 7 mar. 2013.

HABERSETZER, J.; VOGLER, B. Discrimination of surface-structured targets by the echolocating bat *Myotis myotis* during flight. **Journal of Comparative Physiology** v. 152, p. 275-282, 1985.

HAEUSSLER, U.; ERKERT, H. Different direct effects of light intensity on the entrained activity rhythm in neotropical bats (Chiroptera, Phyllostomidae). **Behavioural Processes**, v. 3, p. 223-239, 1978.

HALL, L.; RICHARDS, G. **Flying foxes: fruit and flying bats of Australia**. Australia: University of New South Wales Press, 2000.

HEFFNER, R. S.; KOAY, G.; HEFFNER, H. E. Sound localization in a new-world frugivorous bat, *Artibeus jamaicensis*: Acuity, use of binaural cues, and relationship to vision. **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 109, n. 1, p. 412, 2001.

HELVERSEN, D. V. Echoes of bat-pollinated bell-shaped flowers: conspicuous for nectar-feeding bats? **The Journal of Experimental Biology**, v. 206, n. 6, p. 1025-1034, 2003.

HELVERSEN, D. V. Object classification by echolocation in nectar feeding bats: size-independent generalization of shape. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 190, n. 7, p. 515-521, 2004.

HELVERSEN, D. V.; HELVERSEN, O. V. Acoustic guide in bat-pollinated flower. **Nature**, v. 398, p. 759-760, 1999.

_____. Object recognition by echolocation: a nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 189, n. 5, p. 327-336, 2003.

HEMMI, J. M. Dichromatic vision in a Australian marsupial, the tammar wallaby. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 185, p. 509-515, 1999.

HERREID, C. F. I.; DAVIS, R. B. Flight patterns of bats. **Journal of Mammology**, v. 47, n. 1, p. 78-86, 1966.

HESSEL, K.; SCHMIDT, U. Multimodal orientation in *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). **Folia Zoologica**, v. 43, p. 339-346, 1994. Citado por: ALTRINGHAM, J. D.; FENTON, M. B. Sensory ecology and communication in the Chiroptera. In: KUNZ, T. H.; FENTON, M. B (Eds). **Bat ecology**. EUA: The University of Chicago Press, 2003, p. 90-127.

HODGKISON, R. *et al.* Chemical ecology of fruit bat foraging behavior in relation to the fruit odors of two species of paleotropical bat-dispersed figs (*Ficus hispida* and *Ficus scortechinii*). **Journal of Chemical Ecology**, v. 33, n. 11, p. 2097-110, 2007.

HOLDERIED, M. **Vine uses petals to lure bats**. Disponível em: <<http://www2.mcdaniel.edu/Biology/botf99/flowernew/flowerstructure.htm>> Acesso em: 7 mar. 2013.

HOLLAND, R. A.; WATERS, D. A.; RAYNER, J. M. Echolocation signal structure in the Megachiropteran bat *Rousettus aegyptiacus* Geoffroy 1810. **The Journal of Experimental Biology**, v. 207, n. Pt 25, p. 4361-4369, 2004.

HOPE, G. M.; BHATNAGAR, K. P. Electrical response of bat retina to spectral stimulation: comparison of four microchiropteran species. **Experientia**, v. 35, p. 1189-1191, 1979.

HUBEL, D. H.; WIESEL, T. N. Effects of varying stimulus size and color on single lateral geniculate cells in rhesus monkeys. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 55, n. 6, p. 1345-1346, 1966.

HUNT, D. M. *et al.* Cone visual pigments in two species of South American marsupials. **Gene**, v. 433, n. 1-2, p. 50-5, 2009.

HUTCHEON, J. M.; KIRSCH, J. A. W.; GARLAND JR, T. A comparative analysis of brain size in relation to foraging ecology and phylogeny in the Chiroptera. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 60, n. 3, p. 165-180, 2002.

JACOBS, G. H. Evolution of colour vision in mammals. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 364, n. 1531, p. 2957-67, 2009.

JACOBS, G. H.; DEEGAN II, J. F. Cone photopigments in nocturnal and diurnal procyonids. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 171, p. 351-358, 1992.

JACOBS, G. H. *et al.* Photopigments and colour vision in the nocturnal monkey, *Aotus trivirgatus*. **Vision Research**, v. 33, n. 13, p. 1773-1783, 1993.

JACOBS, G. H. *et al.* Trichromatic color vision in new world monkeys. **Nature**, v. 382, p. 156-158, 1996.

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

JENNINGS, N. B. *et al.* Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. **Acta Chiropterologica**, v. 6, n. 1, p. 75-90, 2004.

JEON, C. J.; STRETTOI, E.; MASLAND, R. H. The major cell populations of the mouse retina. **The Journal of Neuroscience**, v. 18, n. 21, p. 8936-8946, 1998.

JOHNSEN, S. *et al.* Crepuscular and nocturnal illumination and its effects on color perception by the nocturnal hawkmoth *Deilephila elpenor*. **The Journal of Experimental Biology**, v. 209, n. Pt 5, p. 789-800, 2006.

JOLICOEUR, P.; BARON, G. Brain center correlations among Chiroptera. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 17, n. 419-431, 1980.

JONES, G. Echolocation. **Current Biology**, v. 15, n. 13, p. R484-R488, Jul 12 2005.

JONES, G.; TEELING, E. C. The evolution of echolocation in bats. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 3, p. 149-156, 2006.

JONES, K. E. *et al.* A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 77, n. 2, p. 223-259, 2002.

KALKO, E. K. V.; CONDON, M. A. Echolocation, olfaction and fruit display: how bats find fruit of flagelliferous cucurbits. **Functional Ecology**, v. 12, p. 364-372, 1998.

KALKO, E. K. V.; HERRE, E. A.; HANDLEY, J., C. O. H. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. **Journal of Biogeography**, v. 24, n. 4, p. 565-576, 1996a.

KALKO, E. K. V.; HANDLEY, J., C. O.; HANDLEY, D. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. In: CODY, M. L.; SMALWOOD, J. A. (Eds). **Long-term studies of vertebrate communities**. San Diego, EUA: Academic Press, 1996b, p.503-553.

KELBER, A.; BALKENIUS, A.; WARRANT, E. J. Scotopic colour vision in nocturnal hawkmoths. **Nature**, v. 419, p. 922-925, 2002.

KELBER, A.; LIND, O. Limits of colour vision in dim light. **Ophthalmic Physiological Optics**, v. 30, n. 5, p. 454-459, 2010.

KELBER, A.; ROTH, L. S. Nocturnal colour vision -not as rare as we might think. **The Journal of Experimental Biology**, v. 209, n. Pt 5, p. 781-788, 2006.

KELBER, A.; VOROBYEV, M.; OSORIO, D. Animal colour vision – behavioural tests and physiological concepts. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 78, n. 1, p. 81-118, 2003.

KIM, T. J. *et al.* The photoreceptor populations in the retina of the greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum*. **Molecules and Cells**, v. 26, p. 373-379, 2008.

KORINE, C.; KALKO, E. K. V. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 59, n. 1, p. 12-23, 2005.

- KRUGER, J. L. *et al.* Nuclear organization of cholinergic, putative catecholaminergic and serotonergic systems in the brains of five microchiropteran species. **Journal of Chemical Neuroanatomy**, v. 40, n. 3, p. 210-222, 2010.
- KWIECINSKI, G. G.; DIERENFELD, E. S. New World Fruit Bats. In: BARNARD, S. M. (Ed). **Bats in Captivity: Diet and Feeding – Environment and Housing**. EUA: Logos Press, Washington DC, 2011, v. 3, p.71-79.
- LANG, A. B. *et al.* Activity levels of bats and katydids in relation to the lunar cycle. **Oecologia**, v. 146, n. 4, p. 659-666, 2006.
- LASKA, M. Olfactory discrimination ability in *Carollia perspicillata*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 16, n. 12, p. 3291-3299, 1990a.
- _____. Olfactory sensitivity to food odor components in *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae, Chiroptera). **Journal of Comparative Physiology A**, v. 166, p. 395-399, 1990b.
- LAYNE, J. N. Evidence for the use of vision in diurnal orientation of the bat *Myotis austroriparius*. **Animal Behaviour**, v. 15, p. 409-415, 1967.
- LENNIE, P. Color vision. In: KANDEL, E. R., SCHWARTZ, J. H.; JESSELL, T. M. (Eds.) **Principles of Neural Science**. Estados Unidos: MacGraw-Hill Medicine, 2000, p. 572-589.
- LEONHARDT, S. D. *et al.* Seeing red: behavioral evidence of trichromatic color vision in strepsirrhine primates. **Behavioral Ecology**, v. 20, n. 1, p. 1-12, 2008.
- LEVENSON, D. H.; DIZON, A. Genetic evidence for the ancestral loss of short-wavelength-sensitive cone pigments in mysticete and odontocete cetaceans. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 270, n. 1516, p. 673-679, 2003.
- LI, Y. *et al.* The hearing gene Prestin unites echolocating bats and whales. **Current Biology**, v. 20, n. 2, p. R55-R56, 2010.
- LIU, Y. *et al.* Convergent sequence evolution between echolocating bats and dolphins. **Current Biology**, v. 20, n. 2, p. R53-R54, 2010.
- LUCAS, P. W. *et al.* Evolution and function of routine trichromatic vision in primates. **Evolution**, v. 57, n. 11, p. 2636-2643, 2003.
- LUFT, S.; CURIO, E.; TACUD, B. The use of olfaction in the foraging behaviour of the golden-mantled flying fox, *Pteropus pumilus*, and the greater musky fruit bat, *Ptenochirus jagori* (Megachiroptera: Pteropodidae). **Naturwissenschaften**, v. 90, n. 2, p. 84-87, 2003.
- MACLEOD, D. I. A.; BOYNTON, R. M. Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. **Journal of Optical Society of America** v. 69, n. 8, p. 1183-1186, 1979.
- MCARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**, v. 100, n. 916, p. 603-609, 1966.

- MELIN, A. D. *et al.* Why Aye-Ayes See Blue. **American Journal of Primatology**, v. 74, n. 3, p. 185-192, 2012.
- MIKICH, S. B. *et al.* Attraction of the fruit-eating bat *Carollia perspicillata* to *Piper gaudichaudianum* essential oil. **Journal of Chemical Ecology**, v. 29, n. 10, p. 2379-2383, 2003.
- MORRISON, D. W. Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. **Journal of Mammology**, v. 59, n. 3, p. 622-624, 1978a.
- _____. Lunar phobia in a neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Animal Behaviour**, v. 26, p. 852-855, 1978b.
- _____. Foraging and Day-Roosting Dynamics of Canopy Fruit Bats in Panama. **Journal of Mammology**, v. 61, n. 1, p. 20-29, 1980.
- MROSOVSKY, N. The performance of dormice and other hibernators on tests of hunger motivation. **Animal Behaviour**, v. 12, n. 4, p. 454-469, 1964.
- MÜLLER, B. *et al.* Bat eyes have ultraviolet-sensitive cone photoreceptors. **PLoS One**, v. 4, n. 7, p. e6390, 2009.
- MÜLLER, B.; GOODMAN, S. M.; PEICHL, L. Cone photoreceptor diversity in the retinas of fruit bats (Megachiroptera). **Brain, Behavior and Evolution**, v. 70, n. 2, p. 90-104, 2007.
- MUÑOZ-ROMO, M. Ethogram and diurnal activities of a colony of *Artibeus lituratus*. **Acta Chiropterologica**, v. 8, n. 1, p. 231-238, 2006.
- NEUWEILLER, G. Vision, olfaction and taste. In:_____.**The Biology of Bats**. EUA: Oxford University Press, 1993, p. 210-235.
- NORMAN, A. P.; JONES, G.; ARLETTAZ, R. Noctuid moths show neural and behavioural responses to sounds made by some bat-marking rings. **Animal Behaviour**, v. 57, p. 829-835, 1999.
- NOVAES, R. L. M.; NOBRE, C. C. Dieta de *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) em área urbana na cidade do Rio de Janeiro: frugivoria e novo registro de folivoria. **Chiroptera Neotropical**, v. 15, n. 2, p. 487-493, 2009.
- OLLIVIER, F. J. *et al.* Comparative morphology of the *tapetum lucidum* (among selected species). **Veterinary Ophthalmology**, v. 7, n. 1, p. 11-22, 2004.
- OPREA, M. *et al.* A note on the diet and foraging behavior of *Artibeus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomidae) in an urban park in southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 2, p. 297-300, 2007.
- ORBACH, D. N.; FENTON, M. B. Vision Impairs the Abilities of Bats to Avoid Colliding with Stationary Obstacles. **PLoS One**, v. 5, n. 11, p. e13912, 2010.

- ORTEGA, J.; CASTRO-ARELLANO, I. *Artibeus jamaicensis*. **Mammalian Species**, v. 662, p. 1-9, 2001.
- PAGLIA, A. P. *et al.* Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil 2ª Edição/Annotated Checklist of Brazilian Mammals 2nd Edition. In: **Ocasional Ocasional Papers in Conservation Biology**, n. 6. Arlington, Virginia: Conservation International, 2012, 76p.
- PALACIOS, A. G. *et al.* Retinal photoreceptor arrangement, SWS1 and LWS opsin sequence, and electroretinography in the South American marsupial *Thylamys elegans* (Waterhouse, 1839). **Journal of Comparative Neurology**, v. 518, n. 9, p. 1589-1602, 2010.
- PARRY, J. W. L.; BOWMAKER, J. K. Visual pigment coexpression in guinea pig cones a microspectrophotometric study. **Investigative Ophthalmology & Visual Science**, v. 43, n. 5, p. 1662-1665, 2002.
- PASSOS, F. C.; GRACIOLLI, G. Observações da dieta de *Artibeus lituratus* (Olfers)(Chiroptera, Phyllostomidae) em duas áreas do sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 3, p. 487-489, 2004.
- PEDLER, C.; TILLEY, R. The retina of a fruit bat (*Pteropus giganteus*). **Vision Research**, v. 9, p. 909-922, 1969.
- PEICHL, L. Diversity of mammalian photoreceptor properties: adaptations to habitat and lifestyle? **The anatomical record. Part A**, v. 287, n. 1, p. 1001-1112, 2005.
- PEICHL, L.; BEHRMANN, G.; KRÖGER, R. H. H. For whales and seals the ocean is not blue: a visual pigment loss in marine mammals. **European Journal of Neuroscience**, v. 13, p. 1520-1528, 2001.
- PEICHL, L.; MOUTAIROU, K. Absence of short-wavelength sensitive cones in the retinæ of seals (Carnivora) and African giant rats (Rodentia). **European Journal of Neuroscience**, v. 10, p. 2586-2594, 1998.
- PEICHL, L.; POHL, B. Cone types and cone/rod ratios in the crab eating raccoon and coati (Procyonidae). **Investigative Ophthalmology and Visual Science**, v. 41, p. S494, 2000.
- PERACCHI, A. L. *et al.* Ordem Chiroptera. In: REIS, N. R., PERACCHI, A. L., PEDRO, W. A. ;LIMA, I. P. (Eds). **Mamíferos do Brasil**. Londrina, Paraná: Universidade Estadual de Londrina. 2011, 2 ed, p. 155-234.
- PESSOA, D. M. A. *et al.* Colour discrimination learning in black-handed tamarin (*Saguinus midas niger*). **Primates**, v. 44, n. 4, p. 413-418, 2003.
- PESSOA, D. M. A. *et al.* Colour discrimination in the black-tufted-ear marmoset (*Callithrix penicillata*): ecological implications. **Folia Primatol (Basel)**, v. 76, n. 3, p. 125-134, 2005a.
- PESSOA, D. M. A. *et al.* Color Vision in *Leontopithecus chrysomelas*: A Behavioral Study. **International Journal of Primatology**, v. 26, n. 1, p. 147-158, 2005b.

- PESSOA, D. M. A.; TOMAZ, C.; PESSOA, V. F. Color vision in marmosets and tamarins: behavioral evidence. **American Journal of Primatology**, v. 67, n. 4, p. 487-495, 2005c.
- PETTIGREW, J. D. Flying Primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. **Science**, v. 231, p. 1304-1306, 1986.
- PETTIGREW, J. D. *et al.* Peak density and distribution of ganglion cells in the retinae of microchiropteran bats: implications for visual acuity. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 32, p. 39-56, 1988.
- PRADO, C. C. *et al.* Behavioural evidence of sex-linked colour vision polymorphism in the squirrel monkey *Saimiri ustus*. **Folia Primatologica**, v. 79, n. 3, p. 172-84, 2008.
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A Vida dos Vertebrados**. 4 ed. São Paulo: Atheneu, 2008. 684 p.
- RAMIREZ-PULLIDO, J.; ARMELLA, M. A. Activity patterns of neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomatidae) in Guerrero, Mexico. **The Southwestern Naturalist**, v. 32, p. 363-370, 1987.
- RATCLIFFE, J. M. *et al.* Hunting in unfamiliar space: echolocation in the Indian false vampire bat, *Megaderma lyra*, when gleaning prey. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 58, n. 2, p. 157-164, 2005.
- REDONDO, R. A. *et al.* Molecular systematics of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 49, n. 1, p. 44-58, 2008.
- REIMER, K. Retinofugal projections in the rufous horseshoe bat, *Rhinolophus rouxi*. **Anatomy and Embriology**, v. 180, p. 89-98, 1989.
- RIEGER, J. F.; JAKOB, E. M. The use of olfaction in food location by frugivorous bats. **Biotropica**, v. 20, n. 2, p. 161-164, 1988.
- ROTH, L. S.; KELBER, A. Nocturnal colour vision in geckos. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 271 Suppl 6, p. S485-S487, 2004.
- ROWE, M. P.; JACOBS, G. H. Cone pigment polymorphism in New World monkeys: Are all pigments created equal?. **Visual Neuroscience**, v. 21, p. 217-222, 2004.
- RUCZYŃSKI, I.; SZARLIK, A.; SIEMERS, B. M. Conspicuous visual cues can help bats to find tree cavities. **Acta Chiropterologica**, v. 13, n. 2, p. 385-389, 2011.
- RYDELL, J.; EKLÖF, J. Vision complements echolocation in an aerial-hawking bat. **Naturwissenschaften**, v. 90, n. 10, p. 481-483, 2003.
- SAITO, A. *et al.* Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in nonhuman primates. **American Journal of Primatology**, v. 67, n. 4, p. 425-436, 2005.

- SANTOS, M. *et al.* *Phyllostomus hastatus*. **Mammalian Species**, v. 722, p. 1-6, 2003.
- SCHMIDT, S. Evidence for a spectral basis of texture perception in bat sonar. **Nature**, v. 331, p. 617-619, 1988.
- SCHMIDT, S.; HANKE, S.; PILLAT, J. The role of echolocation in the hunting of terrestrial prey - new evidence for an underestimated strategy in the gleaning bat, *Megaderma lyra*. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 186, p. 975-988, 2000.
- SCHNITZLER, H. U.; KALKO, E. K. Echolocation by Insect-Eating Bats. **BioScience**, v. 51, n. 7, p. 557-569, 2001.
- SILBERNAGEL, E. "Pteropus giganteus" (On-line), **Animal Diversity Web**, 2005. Disponível em: <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Pteropus_giganteus/>. Acesso em: 23 dez. 2012.
- SIMMONS, N. B. Order Chiroptera. In: WILSON, D. E. & REEDER, D. M. (Eds.) **Mammal Species of the World: A Geographic and Taxonomical Reference**. Estados Unidos: The John Hopkins University Press. 2005, v. 01, p. 312-529.
- SIMMONS, J. A. *et al.* Target Structure and Echo Spectral Discrimination by Echolocating Bats. **Science**, v. 186, n. 4169, p. 1130-1132, 1974.
- SIMMONS, J. A.; STEIN, R. A. Acoustic Imaging in Bat Sonar: Echolocation Signals and the Evolution of Echolocation. **Journal of Comparative Physiology**, v. 135, p. 61-84, 1980.
- SIMON, R. *et al.* Floral acoustics: conspicuous echoes of a dish-shaped leaf attract bat pollinators. **Science**, v. 333, n. 6042, p. 631-633, 2011.
- SMITH, A. C. The effect of colour vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus* spp.). **The Journal of Experimental Biology**, v. 206, n. 18, p. 3159-3165, 2003.
- SMITH, C. U. M. Other Vertebrate Visual Systems. In: SMITH, C. U. M. (Ed.) **Biology of Sensory Systems**. Reino Unido: John Wiley and Sons Ltda. 2008, 2 ed., p. 379-396.
- SOMANATHAN, H. *et al.* Nocturnal bees learn landmark colours in starlight. **Current Biology**, v. 18, n. 21, p. R996-R997, 2008
- STEPHAN, H.; PIRLOT, P. Volumetric comparisons of brain structure in bats. **Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung**, v. 8, p. 200-236, 1970.
- SUMNER, P.; MOLLON, J. D. Catarrhine photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. **The Journal of Experimental Biology**, v. 203, p. 1963-1986, 2000.
- SURRIDGE, A. K.; OSORIO, D.; MUNDY, N. I. Evolution and selection of trichromatic vision in primates. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 4, p. 198-205, 2003.

SUTHERS, R. A. Vision, Olfaction, Taste. In: WIMSATT, W. A. (Ed). **Biology of Bats**. New York: Academic Press, 1970. p. 265-304.

SUTHERS, R. A.; CHASE, J.; BRADFORD, B. Visual form discrimination by echolocating bats. **Biological Bulletin**, v. 137, p. 535-546, 1969.

SUTHERS, R. A.; WALLIS, N. E. Optics of the eyes of echolocating bats. **Vision Research**, v. 10, p. 1165-1173, 1970.

SZÉL, A.; RÖHLICH, P. Two cone types of rat retina detected by anti-visual pigment antibodies. **Experimental Eye Research**, v. 55, p. 47-52, 1992.

SZMAJDA, B. A. *et al.* Genuiculocortical relay of blue-off signals in the primate visual system. **Proclaimers of the National academy of Sciences USA**, v. 103, n. 51, p. 19512-19517, 2006.

TANG, Z. H. *et al.* Fruit-feeding behaviour and use of olfactory cues by the fruit bat *Rousettus leschenaulti* - an experimental study **Acta Theriologica**, v. 52, n. 3, p. 285-290, 2007.

TEELING, E. C. Hear, hear: the convergent evolution of echolocation in bats? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 7, p. 351-354, 2009.

TEELING, E. C. *et al.* Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats. **Nature**, v. 403, p. 188-192, 2000.

TEELING, E. C., *et al.* Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid bats. **PNAS**, v. 99, p. 1431-1436, 2002.

TEELING, E. C. *et al.* A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. **Science**, v. 307, p. 580-584, 2005.

TEMPLE, S. E. *et al.* Ontogenetic changes in photoreceptor opsin gene expression in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*, Walbaum). **The Journal of Experimental Biology**, v. 211, n. Pt 24, p. 3879-3888, 2008.

TESSIER-LAVIGNE, M. Visual processing by the retina. In: KANDEL, E. R., SCHWARTZ, J. H., JESSELL, T. M. (Eds.) **Principles of Neural Science**. Estados Unidos: MacGraw-Hill Medicine, 2000, p. 507-522.

THIES, W.; KALKO, E. K. V.; SCHNITZLER, H. U. The roles of echolocation and olfaction in two Neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, feeding on *Piper*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 42, p. 397-409, 1998.

VAN DEN BUSSCHE, R. A.; HOOFER, S. R. Phylogenetic relationships among recent chiropteran families and the importance of choosing appropriate out-group taxa. **Journal of Mammology**, v. 85, n. 2, p. 321-330, 2004.

VEILLEUX, C. C.; CUMMINGS, M. E. Nocturnal Light Environments and Species Ecology: Implication for Nocturnal Color Vision in Forreests. **The Journal of Experimental Biology**. *no prelo.*

- VIEIRA, M. F.; CARVALHO-OKANO, R. M. Pollination Biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in Southeastern Brazil. **Biotropica**, v. 28, n. 1, p. 61-68, 1996.
- VOROBYEV, M.; OSORIO, D. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 265, n. 1394, p. 351-358, 1998.
- WANG, D. *et al.* Molecular evolution of bat color vision genes. **Molecular Biology and Evolution**, v. 21, n. 2, p. 295-302, 2004.
- WETTERER, A. L.; ROCKMAN, M. V.; SIMMONS, N. B. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 248, p. 1-200, 2000.
- WIKLER, K. C.; RAKIC, P. Distribution of photoreceptor subtypes in the retina of diurnal and nocturnal primates. **The Journal of Neuroscience**, v. 10, n. 10, p. 3390-3401, 1990.
- WILLIAMS, T. C.; WILLIAMS, J. M. Radio tracking of homing and feeding flights of a neotropical bat, *Phyllostomus hastatus*. **Animal Behaviour**, v. 18, p. 302-309, 1970.
- WILLIAMS, T. C.; WILLIAMS, J. M.; GRIFFIN, D. R. The homing ability of the neotropical bat *Phyllostomus hastatus*, with evidence for visual orientation. **Animal Behaviour**, v. 14, p. 468-473, 1966.
- WINTER, Y.; LÓPEZ, J.; HELVERSEN, O. V. Ultraviolet vision in a bat. **Nature**, v. 425, p. 612-614, 2003.
- WOLFE, J. L.; SUMMERLIN, C. T. The influence of lunar light on nocturnal activity of the old-field mouse. **Animal Behaviour**, v. 37, p. 410-414, 1989.
- XUAN, F. *et al.* Behavioral evidence for cone-based ultraviolet vision in divergent bat species and implications for its evolution. **Zoologia**, v. 29, n. 2, p. 109-114, 2012a.
- XUAN, F. *et al.* Immunohistochemical evidence of cone-based ultraviolet vision in divergent bat species and implications for its evolution. **Comparative Biochemistry and Physiology B**, v. 161, n. 4, p. 398-403, 2012b.
- YAMAMOTO, M. E.; ADES, C. Vocabulário Inglês/Português de Termos da Área de Etologia. **Revista de Etologia**, v. 4, n. 2, p. 75-94, 2002.
- YOKOYAMA, S. Molecular evolution of color vision in vertebrates. **Gene**, v. 300, p. 69-78, 2002.
- ZEKI, S. The physiology of the colour pathways. In: _____. **A vision of the brain**. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1993, p. 256-263
- ZHAO, H. *et al.* The evolution of color vision in nocturnal mammals. **Proclaimers of the National academy of Sciences USA**, v. 106, n. 22, p. 8980-8985, 2009a.

ZHAO, H., XU, D., ZHOU, Y., FLANDERS, J. & ZHA, S. Evolution of opsin genes reveals a functional role of vision in the echolocating little brown bat (*Myotis lucifugus*). **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 34, p. 154-161, 2009b.

ZORTÉA, M. Subfamília Stenodermatinae. In: REIS, N. R., PERACCHI, A. L., PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. (Eds). **Morcegos do Brasil**. Londrina: Universidade Estadual de Londrina. 2007, p. 107-128.

ZORTEA, M.; MENDES, S. L. Folivory in the big fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 9, n. 1, p. 117-120, 1993.

Anexo I - Licença Permanente para Coleta de Material Zoológico n. 10624-3

SIBIO/ICMBio



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

Licença permanente para coleta de material zoológico

Número: 10624-3	Data da Emissão: 19/11/2009 09:45
Dados do titular	
Nome: Ludmilla Moura de Souza Aguiar	CPF: 609.697.506-25
Nome da Instituição: FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA	CNPJ: 00.038.174/0001-43

Observações e ressalvas

1	As atividades de campo exercidas por pessoa natural ou jurídica estrangeira, em todo o território nacional, que impliquem o deslocamento de recursos humanos e materiais, tendo por objeto coletar dados, materiais, espécimes biológicos e minerais, peças integrantes da cultura nativa e cultura popular, presente e passa da, obtidos por meio de recursos e técnicas que se destinem ao estudo, à difusão ou à pesquisa, estão sujeitas a autorização do Ministério de Ciência e Tecnologia.
2	A licença permanente não é válida para: a) coleta ou transporte de espécies que constem nas listas oficiais de espécies ameaçadas de extinção; b) manutenção de espécimes de fauna silvestre em cativeiro; c) recebimento ou envio de material biológico ao exterior; e d) realização de pesquisa em unidade de conservação federal ou em cavema. A restrição prevista no item d não se aplica às categorias Reserva Particular do Patrimônio Natural, Área de Relevante Interesse Ecológico e Área de Proteção Ambiental constituídas por terras privadas.
3	O pesquisador titular da licença permanente, quando acompanhado, deverá registrar a expedição de campo no Sisbio e informar o nome e CPF dos membros da sua equipe, bem como dados da expedição, que constarão no comprovante de registro de expedição para eventual apresentação à fiscalização;
4	Esta licença permanente não exime o seu titular da necessidade de obter as anuências previstas em outros instrumentos legais, bem como do consentimento do responsável pela área, pública ou privada, onde será realizada a atividade.
5	Esta licença permanente não poderá ser utilizada para fins comerciais, industriais, esportivos ou para realização de atividades inerentes ao processo de licenciamento ambiental de empreendimentos.
6	Este documento NÃO exime o pesquisador titular da necessidade de atender ao disposto na Instrução Normativa Ibama nº 27/2002, que regulamenta o Sistema Nacional de Anilhamento de Aves Silvestres.
7	O pesquisador titular da licença permanente será responsável pelos atos dos membros da equipe (quando for o caso)
8	O órgão gestor de unidade de conservação estadual, distrital ou municipal poderá, a despeito da licença permanente e das autorizações concedidas pelo Ibama, estabelecer outras condições para a realização de pesquisa nessas unidades de conservação.
9	O titular de licença ou autorização e os membros da sua equipe deverão optar por métodos de coleta e instrumentos de captura direcionados, sempre que possível, ao grupo taxonômico de interesse, evitando a morte ou dano significativo a outros grupos; e empregar esforço de coleta ou captura que não comprometa a viabilidade de populações do grupo taxonômico de interesse em condição in situ.
10	O titular da licença permanente deverá apresentar, anualmente, relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias após o aniversário de emissão da licença permanente.
11	O titular de autorização ou de licença permanente, assim como os membros de sua equipe, quando da violação da legislação vigente, ou quando da inadequação, omissão ou falsa descrição de informações relevantes que subsidiaram a expedição do ato, poderá, mediante decisão motivada, ter a autorização ou licença suspensa ou revogada pelo Ibama e o material biológico coletado apreendido nos termos da legislação brasileira em vigor.
12	A licença permanente será válida enquanto durar o vínculo empregatício do pesquisador com a instituição científica a qual ele estava vinculado por ocasião da solicitação.
13	Este documento não dispensa o cumprimento da legislação que dispõe sobre acesso a componente do patrimônio genético existente no território nacional, na plataforma continental e na zona econômica exclusiva, ou ao conhecimento tradicional associado ao patrimônio genético, para fins de pesquisa científica, biosprossecção e desenvolvimento tecnológico.
14	As atividades contempladas nesta autorização NÃO abrangem espécies brasileiras constante de listas oficiais (de abrangência nacional, estadual ou municipal) de espécies ameaçadas de extinção, sobreexploradas ou ameaçadas de sobreexploração.

Outras ressalvas

1	A licença permanente não poderá ser utilizada para fins comerciais, industriais, esportivos ou para realização de atividades inerentes ao processo de licenciamento ambiental de empreendimentos.
---	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Táxons autorizados


#	Nível taxonômico	Táxon(s)
1	ORDEM	Diptera, Chiroptera
2		

Destino do material biológico coletado

#	Nome local destino	Tipo Destino
1	FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA	colecção

Este documento (Licença permanente para coleta de material zoológico) foi expedido com base na Instrução Normativa nº154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 39725252



Página 1/2

Anexo II – Declaração de aprovação do Comitê de Ética no Uso Animal – IB



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


Brasília, 24 de fevereiro de 2012.



DECLARAÇÃO

Declaramos que o projeto intitulado “CARACTERIZAÇÃO DA PERCEÇÃO DE CORES DO MICROQUIRÓPTERO FRUGÍVORO PLATYRRHINUS LINEATUS”, UnBDOC n.º 55911/2011, sob responsabilidade do Prof. Valdir Filgueiras Pessoa, foi avaliado e aprovado pela Comissão de Ética no Uso Animal (CEUA) do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.




 Profa. Aline Pic-Taylor
 Coordenadora da CEUA