

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
FACULDADE DE CIÊNCIAS DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DA SAÚDE

Patrícia Grandizoli Saletti

**Avaliação da capacidade de discriminação do
sinal cromático da “pele sexual”
de *Cebus libidinosus***

Dissertação apresentada como requisito parcial para a obtenção do Título de Mestre em Ciências da Saúde pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências da Saúde da Universidade de Brasília.

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

Brasília

2010

PATRÍCIA GRANDIZOLI SALETTI

**AVALIAÇÃO DA CAPACIDADE DE DISCRIMINAÇÃO DO SINAL CROMÁTICO DA
“PELE SEXUAL” DE *Cebus libidinosus***

Dissertação apresentada como requisito parcial para a obtenção do Título de Mestre em Ciências da Saúde pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências da Saúde da Universidade de Brasília.

Aprovada em 27 de setembro de 2010

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Valdir Filgueiras Pessoa (Presidente)
Universidade de Brasília

Prof. Dr. Francisco Dyonísio Cardoso Mendes
Universidade de Brasília

Prof. Dr. Joaquim Pereira Brasil Neto
Universidade de Brasília

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

À minha família, pelo apoio e por sempre estarem ao meu lado, sem eles nada disso seria possível;

Ao Tiago Siebert Altavini, pela paciência em me ajudar nas horas que mais precisei, pelo apoio e dedicação durante todo o mestrado;

Aos meus orientadores, Prof. Dr. Valdir Pessoa e Prof. Dr. Daniel Pessoa, por todo o conhecimento, ajuda e paciência, por todas as conversas que tanto auxiliaram para o meu crescimento profissional;

Aos alunos de graduação, Flávia Belham, Bárbara Neumann, Felipe Soares, pela ajuda na coleta dados, em especial à Laís Moreira pela ajuda na análise dos dados;

À Renata Duarte e Regina Romancini por me ajudarem na coleta quando precisei;

Aos professores e colegas do Laboratório de Neurociências e Comportamento;

Ao Rafael Ajuz e Danilo Gustavo Oliveira por todo o conhecimento compartilhado sobre espectrofotometria;

À Prof. Dr^a. Maria Clotilde Tavares, pela presteza em resolver os assuntos relativos ao Centro de Primatologia;

Aos médicos veterinários Danilo Teixeira e Raimundo Silva de Oliveira pela imensa ajuda durante a coleta;

Aos tratadores Geinaldo Vieira da Silva e Adão Pedro Nunes da Silva, pelos cuidados prestados aos sujeitos experimentais e pela captura dos animais para o experimento;

À prof. Dr^a. Maria Bernardete Cordeiro de Sousa e ao técnico Luíz Carlos Fernandes, pela análise sanguínea;

Ao Rodrigo Almeida e professores do Laboratório de Pediatria e Laboratório de Bioquímica por disponibilizarem a centrífuga para uso durante o experimento;

Às minhas amigas que sempre estão dispostas a me ouvirem contar sobre meu trabalho e se divertem com histórias sobre os macacos, em especial Rachel Colsera, Ana Claudia Kesselring, Marina Pimentel, Luisa Pimentel e Cyntia Ashiuchi;

À banca examinadora pelas sugestões que ajudaram a enriquecer o trabalho;

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de mestrado.

RESUMO

Diferentemente dos primatas do Velho Mundo que possuem tricromacia uniforme, os primatas do Novo Mundo apresentam um polimorfismo da visão de cores relacionado ao sexo, no qual todos os machos são dicromatas e as fêmeas podem ser dicromatas ou tricromatas. Estudos sugerem algumas implicações ecológicas da visão de cores na identificação de alimentos, potenciais predadores e coespecíficos. Com relação a este último item, embora haja relatos tanto de sinais cromáticos que podem ser utilizados na identificação do estado sexual de coespecíficos, bem como alterações na “pele sexual” de fêmeas de primatas do Velho Mundo, não há ainda muitos estudos que enfoquem as vantagens fenotípicas da visão dos primatas do Novo Mundo. O presente estudo teve por objetivo investigar se existe alguma vantagem entre os fenótipos visuais de *Cebus libidinosus* na detecção da alteração de coloração da “pele sexual” de fêmeas. Durante dois meses foi acompanhado o contraste de cor da região genital de seis fêmeas cativas de *Cebus libidinosus* por meio de mensurações com um espectrofotômetro. O contraste de cor, em unidades de JND (uma medida perceptual), foi estabelecido baseado na comparação de mensurações da genitália e áreas adjacentes. Os fenótipos tricromatas apresentaram maiores valores de JND (*just noticeable difference*) que os dicromatas. Entretanto, não houve diferença entre os fenótipos na capacidade de discriminação das áreas mensuradas. Para todas as condições, dicromatas e tricromatas apresentaram valores semelhantes na detecção do contraste de cor, o que permite concluir que o sinal cromático que é apresentado pela fêmea de macaco-prego pode ser

identificado tanto por outras fêmeas quanto por machos coespecíficos.

Palavras-chave: Visão de cores, pele sexual, platirrinos, *Cebus libidinosus*

ABSTRACT

In contrast to Old World primates, that have uniform trichromacy, New World primates present a sex related colour vision polymorphism, where all males are dichromats and females are dichromats or trichromats. Studies suggest ecological implications for color vision which are based on identification of food, potential predators and/or conspecifics. Regarding this last item, although several studies have described colour changes in female "sexual skin" of Old World monkeys, there are few studies that have focused on the phenotypic advantages of New World monkeys' vision. The present study aims to investigate if there is any advantage among *Cebus libidinosus* visual phenotypes in detecting color modifications of the sexual skin. During two months we measured the genitalia's colour contrast from six captive females of *Cebus libidinosus* with a spectrophotometer. Colour contrast, in JND units, was established on the comparison of measurements from genital and perigenital areas. The trichromats' phenotypes showed higher values of JND than dichromats. Nevertheless there was no difference between phenotypes in discriminative ability. For all modelled conditions, trichromats and dichromats presented similar values of colour contrast, suggesting that colour information that is displayed by female *Cebus* monkeys may be directed towards male and female conspecifics.

Keywords: Colour vision, sexual skin, platirrhines, *Cebus libidinosus*.

LISTA DE FIGURAS

	Pág
Figura 1. Capacidade de absorção de luz de dois fotorreceptores	13
Figura 2. Exemplos de possíveis genótipos de catarrinos e platirrinos	15
Figura 3. “Pele sexual” de uma fêmea de <i>Macaca mulatta</i>	19
Figura 4. <i>Cebus libidinosus</i>	21
Figura 5. Distribuição geográfica do <i>Cebus libidinosus</i>	22
Figura 6. Possíveis genótipos de visão de cores de <i>Cebus</i>	24
Figura 7. Pontos mensurados na genitália de um indivíduo	28

LISTA DE TABELAS

	Pág
Tabela 1. Número de vezes que um fenótipo (coluna) apresentou valor de JND maior do que outro (linha)	32
Tabela 2. Situações, em cada fenótipo, em que os valores de JND foram maiores que 1 unidade de JND	33
Tabela 3. Porcentagem de situações, em cada indivíduo, em que os valores de JND foram maiores que 1	34
Tabela 4. Fenótipo que superaram outro em mais de 1 JND	34

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

nm Nanômetros

JND *Just noticeable difference* (diferença mínima notável)

EIA Ensaio imunoenzimático

rpm Rotações por minuto

min Minutos

G Genitália

AG *Above genital* (acima da genitália)

UG *Under genital* (abaixo da genitália)

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
1.1. Visão de cores.....	11
1.2. Implicações ecológicas da visão de cores em primatas.....	15
1.2.1. Teorias.....	15
1.2.2. Seleção sexual em primatas.....	17
1.3. <i>Cebus libidinosus</i>	20
2. OBJETIVOS.....	25
2.1. Objetivo geral.....	25
2.2. Objetivos específicos.....	25
3. MÉTODOS.....	25
3.1. Sujeitos.....	25
3.2. Espectrofotometria.....	26
3.3.1. Distâncias cromáticas.....	29
3.3. Medidas hormonais.....	30
3.4. Análise estatística.....	31
4. RESULTADOS.....	31
5. DISCUSSÃO.....	35
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39

1. INTRODUÇÃO

1.1. Visão de cores

A luz refletida pelos objetos, quando iluminados, gera a sensação de que são coloridos. Entretanto, essa cor é uma percepção que depende dos comprimentos de onda refletidos, que são absorvidos por células da retina, comparados e interpretados pelo sistema nervoso central (1). Fisicamente, o comprimento de onda emitido que chega à retina de dois indivíduos pode ser o mesmo, porém a discriminação e a interpretação final por cada aparato neural pode ser diferente, dependendo das características anatômicas e fisiológicas de cada um.

A capacidade que muitos animais possuem de discriminar variações na composição espectral da luz, independentemente de variações na intensidade, é conhecida como percepção ou visão de cores (2; 3). Na retina dos vertebrados são encontrados dois tipos de fotorreceptores: cones e bastonetes (3). Essas células possuem a capacidade de absorver luz por meio de pigmentos fotossensíveis. Os ftopigmentos são compostos por uma proteína conhecida como opsina, ligada covalentemente a um lipídeo (11-cis-retinal), o qual é derivado da vitamina A ou vitamina A1. Substituições de aminoácidos em alguns sítios da sequência da opsina alteram as características de absorção dos pigmentos ao mudar o ambiente elétrico que envolve o retinal (4; 5). Cada vez que o retinal absorve fótons a molécula se isomeriza e é desencadeada uma reação de transdução que gera um sinal elétrico transmitido a áreas superiores de processamento no cérebro.

O bastonete possui um fotopigmento conhecido como rodopsina (em humanos, absorve luz preferencialmente em 496nm), que confere ao olho a habilidade de absorver luz sob situações escotópicas, ou seja, com baixa intensidade luminosa. Os cones podem ser encontrados em três diferentes tipos, devido ao fato da existência de três diferentes tipos de fotopigmentos: azul (cone S - 440nm), verde (cone M - 535nm) e vermelho (cone L - 560nm) (valores do pico das curvas de absorção para humanos). Esses pigmentos promovem a visão sob situações fotópicas, ou seja, com intensa luminosidade. A maior parte dos cones está concentrada em uma pequena área da retina conhecida como fóvea. Nesta área a acuidade visual é alta e há ausência de bastonetes (6).

Para que ocorra a visão de cores, o indivíduo deve possuir, pelo menos, dois tipos diferentes de fotorreceptores para que suas respostas sejam comparadas pelo sistema nervoso (7). A resposta desses fotopigmentos resulta em duas curvas de absorção. Essas curvas espectrais devem então possuir um grau de sobreposição, para que haja comparação do sinal gerado pelos fotorreceptores e então seja processado pelo sistema nervoso (Figura 1).

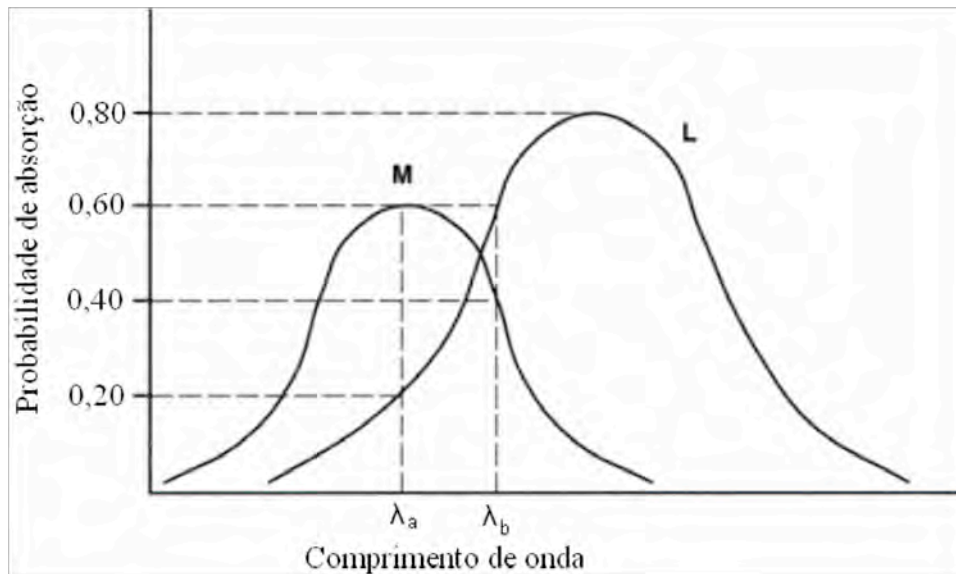


Figura1. Capacidade de absorção de luz de dois fotorreceptores. M = curva espectral para comprimentos de onda médios; L = curva espectral para comprimentos de onda longos (adaptado (6)).

De acordo com a percepção de cores, os mamíferos podem ser categorizados como monocromatas, dicromatas ou tricromatas. O conceito original dessas categorias foi decorrente de uma abordagem comportamental, a partir do número de luzes primárias utilizadas no pareamento de cores (8). Atualmente, o número de classes de cones ou de fotorreceptores permite inferir, com algumas limitações, se um indivíduo é monocromata, dicromata ou tricromata (9). Por possuírem apenas um tipo de cone, e consequentemente uma curva espectral, indivíduos monocromatas não possuem a habilidade em discriminar cores. Os dicromatas, apesar de possuírem duas diferentes respostas de fotorreceptores, apresentam dificuldades para discriminar cores na faixa espectral que é servida por um cone apenas. Assim, no caso do dicromata para a faixa vermelho-verde, há dificuldades para discriminar cores relacionadas com comprimentos

de onda médio ou longo. Essa é a condição encontrada em alguns humanos daltônicos.

O dicromatismo é a condição encontrada na maioria dos mamíferos (2). Entretanto, em primatas, a visão de cores ocorre de forma mais complexa. Nos catarrinos existe um tricromatismo uniforme (presente em machos e fêmeas), enquanto que nos platirrininos, em geral, ocorre um polimorfismo da visão de cores. Apesar do polimorfismo encontrado na maioria dos platirrininos, há duas exceções: o suposto monocromatismo do gênero *Aotus* e o tricromatismo uniforme do gênero *Alouatta* (10; 11; 12). O *Aotus* possui um único cone M/L com pico de absorção em 539nm (13) e estima-se que os picos de absorção para as duas opsinas M/L do *Alouatta* sejam em torno de 530nm e 562nm, respectivamente. No entanto, não existem medidas acuradas a esse respeito (9).

O polimorfismo ocorre nas espécies que possuem apenas dois *loci* para produção de opsinas. Um deles está no cromossomo autossômico sete, e produz a opsina S (S de “short”, que absorve luz, preferencialmente, na faixa de comprimento de onda curto do espectro). O outro está no cromossomo sexual X. Logo, a regra é de que as fêmeas homozigotas para o gene das opsinas M/L (M de “middle” e L de “large”) e todos os machos são dicromatas, enquanto que as fêmeas heterozigotas para as opsinas M/L são tricromatas (figura 2) (14).

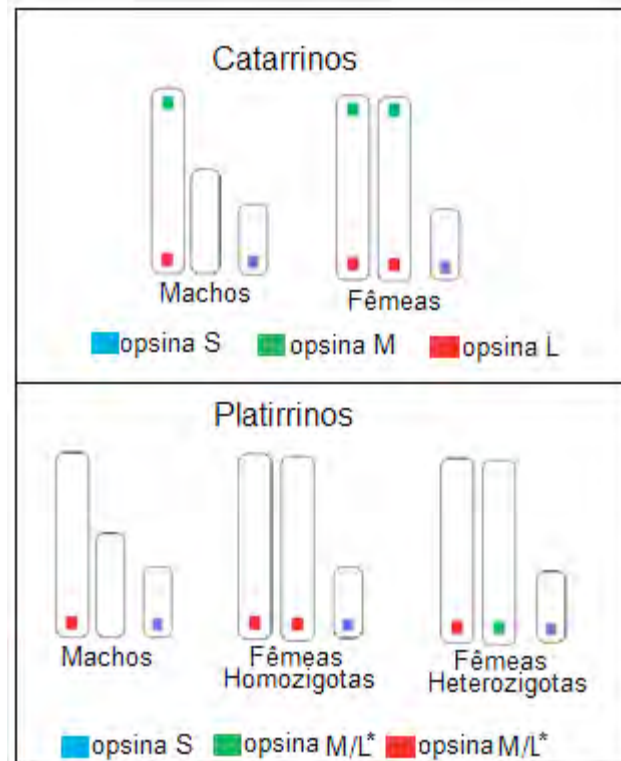


Figura 2: Exemplos de possíveis genótipos de catarrinos e platirrínos. As colunas representam os cromossomos e os quadrados coloridos representam os alelos de genes que codificam as opsinas. *genes diferentes, codificam opsinas que absorvem comprimentos de ondas diferentes.

1.2. Implicações ecológicas da visão de cores em primatas

1.2.1. Teorias

Há algumas teorias a respeito das implicações da utilização da visão de cores por animais na natureza. Estudos sugerem que os animais possam utilizar a visão de cores para identificar alimentos, possíveis predadores, animais da mesma espécie e diferenciá-los pelo sexo e seu estado sexual (15; 16).

Um experimento realizado em condições naturais, com animais do gênero *Saguinus* não identificou diferenças entre machos e fêmeas nas pistas utilizadas para

forrageio (17). No entanto, Smith e colaboradores (18), em um experimento de cativeiro com animais do mesmo gênero, evidenciaram que os tricromatas possuíam uma habilidade maior para encontrar alimentos maduros. Outros estudos evidenciaram diversas vantagens e desvantagens dos tricromatas. Esses possuem dificuldade para detectar objetos camuflados (19) e mais facilidade para identificar alimentos de coloração conspícua numa folhagem verde (20), conforme sugerido por estudos de modelagem visual (21; 22; 23; 24). Estudos realizados mostram que dicromatas podem detectar alvos crípticos com mais facilidade que tricromatas (19; 25; 26; 27; 28). Melin e colaboradores (29) encontraram diferenças em *Cebus capucinus* no forrageio de invertebrados. Nesse estudo, machos e fêmeas dicromatas capturaram de forma mais eficiente invertebrados expostos sobre o chão do que tricromatas, isso porque apresentam maior facilidade para quebrar camuflagem. Já as fêmeas tricromatas apresentaram maior facilidade na captura de invertebrados escondidos e passaram mais tempo forrageando visualmente.

A diversidade encontrada na visão de cores dos platirrinos reforça a importância de se realizar novos estudos que procurem compreender o papel adaptativo desse polimorfismo visual. O papel que a visão de cores exerce sobre as interações sociais e a seleção de parceiros nesses animais ainda não foi amplamente abordado (15; 30). Os mico-leões (gênero *Leontopithecus*), por exemplo, que possuem coloração conspícua para humanos, podem ser crípticos em meio à folhagem para todos os machos e para fêmeas coespecíficas com visão dicromática (9; 15).

1.2.2. Seleção sexual em primatas

Há ainda sugestões a respeito da importância da visão de cores na seleção sexual. Segundo Alcock (31), a seleção sexual é um componente de seleção individual, que é criado pela pressão que machos e fêmeas exercem em coespecíficos para que estes compitam e/ou escolham entre parceiros potenciais.

Exibições brilhantes da coloração sexual secundária ocorrem freqüentemente no Reino Animal, embora entre os mamíferos essa exibição seja limitada aos primatas (32; 33), que são os únicos entre os placentários a possuírem visão tricromática (2). A coloração sexual secundária da face e/ou da região genital ocorre em várias espécies de primatas (34). Há uma discussão a respeito da função dessa coloração e do inchaço perineal em fêmeas de primatas, e como a cor pode aumentar a atração, ou estimular competição entre machos (34; 35; 36; 37).

Fêmeas de várias espécies de primatas possuem “peles sexuais” na região genital e na face, que varia em coloração conforme o estado reprodutivo. Essas mudanças de coloração da pele são reguladas por hormônios estrógenos (38), que atuam no aumento da vascularização sob a superfície da pele, o que resulta numa coloração rosa avermelhada (34). Em algumas espécies de catarrinos, a coloração da pele da região genital das fêmeas varia durante o ciclo ovulatório e durante a fase folicular, tendo seu pico no período pré-ovulatório e diminuindo na fase lútea (39; 40; 41).

Apesar de existirem muitos estudos a respeito da mudança da coloração da pele de fêmeas durante o período reprodutivo, as respostas comportamentais provocadas por essa variação foram pouco estudadas. Waitt e colaboradores (42) estudaram a

atuação que imagens de fêmeas, com essa coloração variada, possui sobre a atenção dos machos de *Macaca mulatta*. A atenção dos machos não foi significativamente influenciada pela cor da face das fêmeas, no entanto, a coloração avermelhada da região genital foi preferida pelos machos, em detrimento das genitálias não avermelhadas. Esses resultados indicam que a coloração avermelhada sozinha não é suficiente para chamar a atenção dos machos e que talvez, animais vivos sejam mais eficazes na produção de respostas comportamentais do que imagens de animais, devendo-se dar importância ao ambiente natural onde o animal é visto (42; 43).

Gerald e colaboradores (44) também estudaram a influência da alteração artificial de cores de imagens de filhotes de *M. mulatta*, e relataram que esta não possui influência significativa na atenção de fêmeas. Por outro lado, um estudo posterior, realizado na mesma espécie, mostrou que fêmeas com a face e a região genital avermelhadas, um sinal indicativo da fase reprodutiva, chamam mais atenção de outras fêmeas (45). Além disso, fêmeas são mais atentas a machos com a face avermelhada quando comparados a machos com a face pálida (16). Gerald e colaboradores (46) identificaram alteração no comportamento de fêmeas de *Chlorocebus arthiops* quando alterada a coloração da área genital dos machos. Machos podem variar o grau de coloração conforme a taxa de testosterona, hormônio que foi relatado como tendo efeitos imunossupressores (47), o que significa que somente machos em boa condição de saúde são capazes de manter a coloração avermelhada. Isso sugere que a coloração de machos pode servir como um sinal honesto para a escolha de parceiros por fêmeas de primatas (16). Recentemente, o estudo de Dubuc e colaboradores (48), relataram que a coloração da “pele sexual” da face e da área genital indicam o período reprodutivo de fêmeas da espécie *Macaca mulatta* (figura 3).

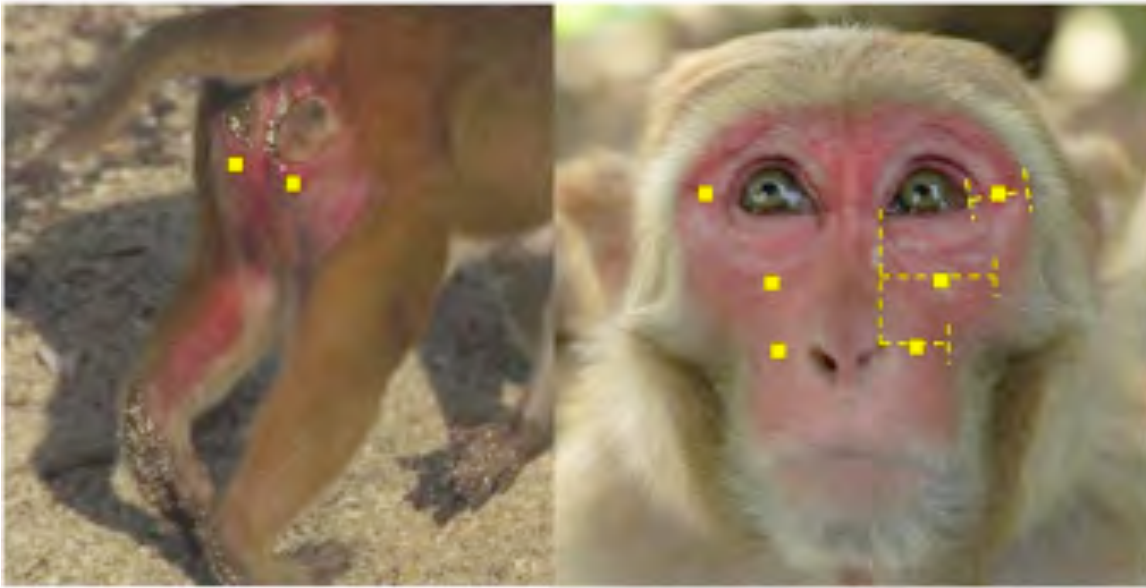


Figura 3. “Pele sexual” de uma fêmea de *Macaca mulatta* (adaptado (49)).

Realmente, uma importante utilização da visão de cores para animais sociais, como os primatas, é a identificação de indivíduos coespecíficos. As modificações da coloração da pele de primatas podem fornecer informações a respeito do estado fisiológico e do temperamento de outro indivíduo. Changizi e colaboradores (49) relacionaram a quantidade de pêlos na face de primatas com a visão de cores. Notaram que aquelas espécies que possuem um maior potencial de discriminação de cores (tricromatas) apresentam menos pêlos na face, enquanto os dicromatas possuem mais pêlos. Os autores consideram que a pele de tricromatas está mais exposta, pois está mais suscetível à discriminação pela cor vermelha. Consideram ainda a possibilidade de que essa seja a situação observada em humanos, como uma explicação para a pouca quantidade de pêlos apresentada pelo *Homo sapiens*.

A importância da coloração da pelagem, pele e plumagem de animais na camuflagem e escolha de parceiros tem sido reconhecida cientificamente há tempos.

No entanto, existem poucos estudos realizados enfocando o significado adaptativo das cores da pelagem de primatas. Além do mais, geralmente os estudos realizados utilizam nomes de cores e categorias baseadas em julgamentos humanos (50; 51), não se interessando em investigar a real estimulação que essas cores produziram no sistema visual dos indivíduos que as exibem. Vários estudos enfocando o papel potencial da visão de cores sobre a escolha de parceiros sexuais já foram realizados em catarrinos (16; 42; 45; 49; 52; 53). Contudo, há apenas um estudo relacionado a esse tema com platirrinos, e que foi realizado no *Callithrix jacchus* (54), onde encontrou-se alteração da coloração da “pele sexual” de fêmeas da referida espécie. Assim, ocorre ainda uma lacuna no conhecimento a respeito dos primatas do Novo Mundo, que apresentam polimorfismo na visão de cores e que, portanto, podem se comportar de forma diferenciada dos primatas do Velho Mundo.

1.3. *Cebus libidinosus*

Os macacos-prego da espécie *Cebus libidinosus* (figura 4) são encontrados no Nordeste e partes centrais do Brasil, em algumas regiões do Peru, da Bolívia, do Paraguai e da Argentina (figura 5) (55).



Figura 4. *Cebus libidinosus*.



Figura 5. Distribuição geográfica do *Cebus libidinosus* (modificado (55)).

O gênero *Cebus* possui o ciclo reprodutivo semelhante ao de humanos (56). A fase folicular inicia-se no primeiro dia de sangramento do endométrio, e termina no último dia do período pré-ovulatório, com secreção de estrógenos para a maturação e expulsão do folículo (ovulação). Após a ovulação, o folículo rompido é imediatamente preenchido com sangue e posteriormente substituído por células lúteas, que formam o corpo lúteo, caracterizando a fase lútea. Nessa fase ocorre excessiva liberação de estrógenos e progesterona (57). O ciclo reprodutivo das fêmeas de *Cebus* varia de 16 a 24 dias, sendo mais comum a duração de 21 dias (56; 58; 59).

Em estudo com macacos-prego cativos, Ortiz e colaboradores (56) encontraram que a fase folicular tem duração de aproximadamente 8 dias, a fase lútea de 11 dias, o

período antecedente à descamação do endométrio aproximadamente de 4 dias e a menstruação dura em média 3 dias e meio, podendo variar de 1 a 5 dias, dependendo do indivíduo.

Em estudos correlacionando apresentação de comportamento sexual de *Cebus* com o ciclo reprodutivo, encontrou-se um aumento desses comportamentos das fêmeas direcionados aos machos durante a fase pré-ovulatória e um aumento de comportamentos relacionados a “grooming” de machos para fêmeas (60). Carosi e colaboradores (59) identificaram o aparecimento de comportamentos sexuais e o aumento da taxa de progesterona em fêmeas de macaco-prego com ciclos semelhantes, 21,3 e 21,9 dias respectivamente. Esses dados indicam que o comportamento dos indivíduos é um bom indicador do período ovulatório em *Cebus*.

Vários estudos de visão de cores já foram realizados com o gênero *Cebus*. Esses animais foram os mais estudados dentre os platirrinos nessa área, devido à sua ampla distribuição geográfica, sua grande capacidade adaptativa (61), à abundância de indivíduos encontrada em cativeiro, e principalmente, pela sua alta capacidade cognitiva e de memória operacional, comparável a de macacos do gênero *Macaca* (62), o que facilita a realização de testes comportamentais.

Estudos utilizando técnicas de eletrorretinografia, genética molecular e estudos comportamentais evidenciaram o polimorfismo visual em *Cebus* (26; 30; 63; 64; 65). Foram identificados três diferentes alelos que produzem opsinas na faixa M/L com picos de absorção em 536nm, 549nm e 563nm (66),. Portanto, são encontrados seis diferentes fenótipos entre machos e fêmeas de *Cebus* (67), conforme ilustrado na figura 6.

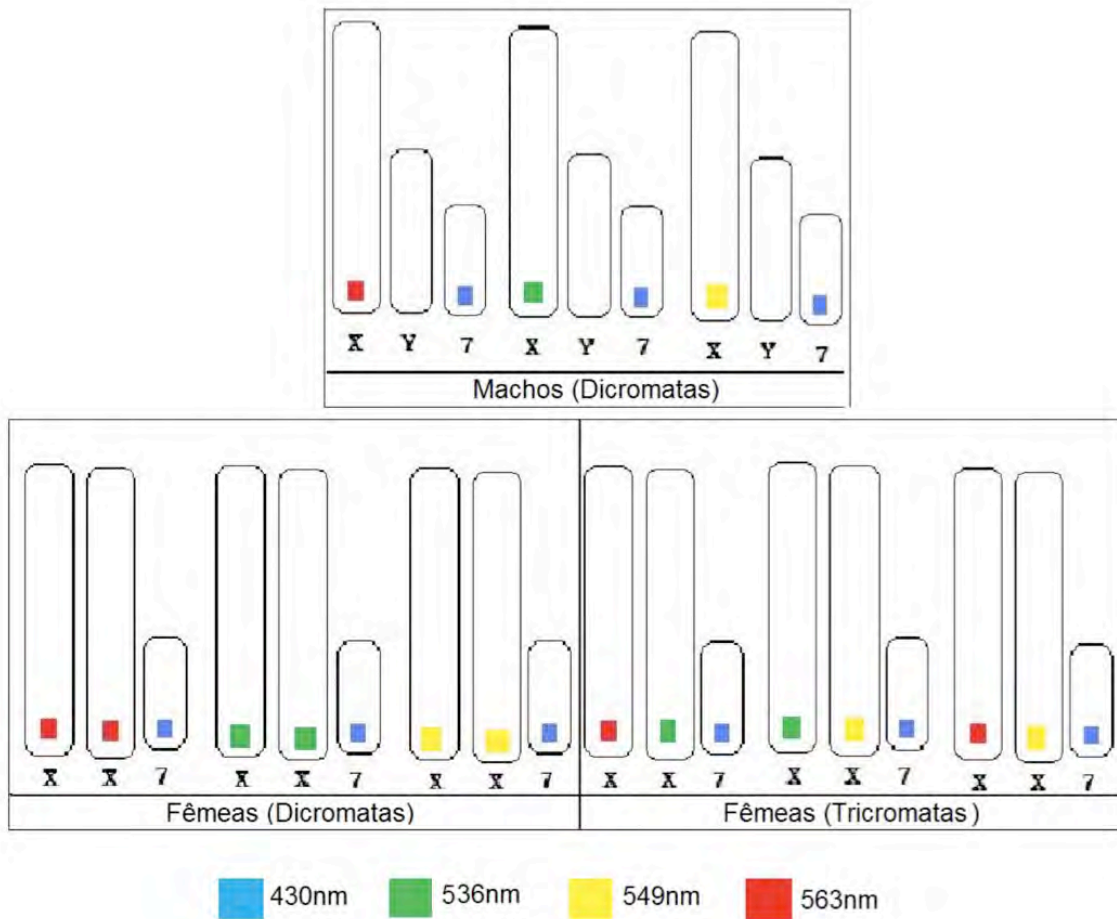


Figura 6: Possíveis genótipos de visão de cores de *Cebus*. As barras representam os cromossomos e os quadrados representam os alelos para a produção de opsinas.

Considerando a figura acima conclui-se que os machos de *Cebus* podem ser do fenótipo 536, 549 ou 563 dependendo de qual gene possui, assim como as fêmeas dicromatas. Já as fêmeas tricromatas, que são heterozigotas, podem ser encontradas nos fenótipos 536/549, 536/563 ou 549/563.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

- Avaliar se a visão de cores pode exercer algum papel na seleção sexual de platirrinos.

2.2. Objetivos específicos

- Comparar as capacidades que dicromatas e tricromatas apresentam em detectar diferenças cromáticas da região genital das fêmeas, a partir de um modelo teórico;
- Determinar se as composições espectrais da região genital de fêmeas de *Cebus libidinosus* diferem entre a fase reprodutiva e a não reprodutiva.

3. MÉTODOS

3.1. Sujeitos

Foram utilizadas seis fêmeas de *Cebus libidinosus* em idade reprodutiva para a mensuração das composições espectrais da genitália. O experimento foi realizado no Centro de Primatologia na Fazenda Água Limpa - Universidade de Brasília, durante os períodos de maio a junho de 2009, e fevereiro a abril de 2010.

3.2. Espectrofotometria

Foram realizadas mensurações das curvas espectrais da área genital das fêmeas. Para tanto foi utilizado um cabo de fibra ótica ligado a um espectrofotômetro portátil *Ocean Optics*, modelo USB2000 (VIS/NIS), conectado a um *notebook*. A calibração do espectrofotômetro foi realizada a partir de um branco padrão, composto por sulfato de bário, e de um preto padrão, pela obstrução da abertura da fibra.

As mensurações foram realizadas nas segundas e sextas-feiras no período vespertino, entre 14h e 16h durante um período de dois meses, tendo-se assim 16 coletas de cada indivíduo. Primeiramente as medidas de quatro fêmeas (Maneca, Drica, Délia e Aurora) foram realizadas no viveiro, utilizando iluminante natural. As medidas foram realizadas apenas em condições de iluminação uniforme. Essas medidas foram realizadas no período de 04 de maio a 26 de junho de 2009. Posteriormente, visando minimizar o estresse dos animais, foram realizadas novas medidas, com os animais anestesiados e utilizando-se um iluminante artificial, uma lâmpada D65, indicada para experimentos de visão de cores. Nessa coleta, o experimento foi repetido com duas fêmeas (Délia e Aurora) e realizados com outras duas (Chiquinha e Talita). Os experimentos com o iluminante artificial ocorreram entre 8 de fevereiro e 22 de abril de 2010. Devido ao fato de duas fêmeas terem sido utilizadas duas vezes no experimento (Délia e Aurora) para a análise dos dados da composição espectral foi considerado um total de oito indivíduos, isso porque os dados do espectro de refletância da genitália dessas duas fêmeas foram obtidos em dois períodos diferentes.

Durante todo o procedimento de mensuração da composição espectral da genitália dos animais, estes permaneceram anestesiados com anestésico inalatório isoflurano, e o procedimento sempre foi acompanhado pelo veterinário competente.

Essa medição foi realizada com o objetivo primeiramente de identificar se havia ou não alteração na coloração da genitália das fêmeas. Além disso, esses dados foram utilizados para estabelecer comparações entre os possíveis fenótipos da espécie *Cebus libidinosus*, de forma a observar se algum fenótipo pode possuir vantagens na detecção da cor da região genital dessas fêmeas utilizadas como modelo.

Para esses espectros de refletância medidos da genitália dos indivíduos foi utilizada uma metodologia de coleta que possibilitou a análise do padrão da coloração da pelagem/pele e não somente pontos isolados. Para tanto, a coleta foi realizada em três pontos da genitália que podem ser observados na figura 7. Esses pontos foram comparados da seguinte forma: genitália contra área acima da genitália e genitália contra área abaixo da genitália; para determinar o contraste de cor entre eles.

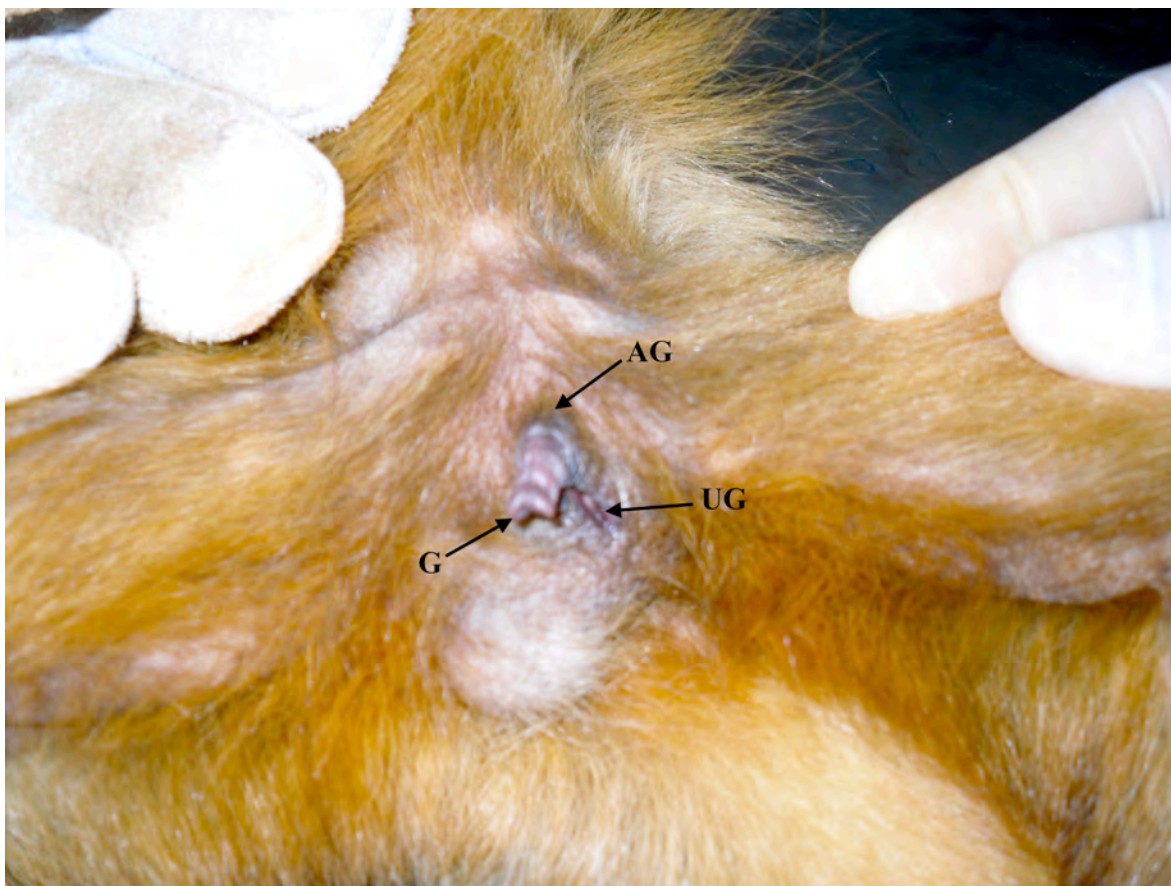


Figura 7. Pontos mensurados na genitália de um indivíduo. AG: área acima da genitália; UG: área abaixo da genitália; G: genitália.

Os espectros foram analisados em um modelo matemático, que se baseia no cálculo da captação quântica dos fotorreceptores. Dessa forma:

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

onde Q_i é a captação quântica do cone i , λ é o comprimento de onda, $R(\lambda)$ é o espectro de refletância da superfície, $S(\lambda)$ é a curva de sensibilidade dos cones, e $I(\lambda)$ é o espectro do iluminante (43).

O cálculo da sensibilidade de cada cone do *Cebus libidinosus* foi calculada a partir da fórmula a seguir (68):

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

onde S_i é a sensibilidade do cone i para cada λ , a_n representa os valores de n (de 0 a 6), λ_{\max} é o pico de sensibilidade do cone i (nm), λ representa os comprimentos de onda da curva do cone (μm). Como essa fórmula representa uma curva de sensibilidade de uma fina camada de fotorreceptores e a luz é filtrada pelos fotorreceptores antes de atingir as camadas mais profundas da retina, para obter um valor mais real da sensibilidade da retina do animal é necessário que seja feito um ajuste. Para tanto foi considerada a densidade óptica dos cones como sendo 0,3 (69). Então, a sensibilidade dos cones na retina é dada pela seguinte fórmula:

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

3.3.1. Distâncias cromáticas

Este modelo matemático visa obter a distância entre dois pontos situados em um espaço cromático. Portanto, assume-se que, para que haja distinção entre duas cores é necessária uma determinada distância entre elas no espaço cromático. Os valores encontrados na aplicação desse modelo são expressos em JND (*just noticeable difference*) Quando o JND encontrado é acima de 1 unidade, considera-se que há percepção de diferença de coloração entre os dois pontos comparados (24).

Esse modelo desconsidera a variação de brilho, porque considera que a detecção da cor depende de diferenças na cromaticidade, ou seja, matiz e saturação.

Além disso considera que o que determina o limiar de discriminação é o ruído dos fotorreceptores, uma vez que o ruído é dependente da intensidade de luz (24), portanto intensidades de luz diferentes afetam os fotorreceptores de maneiras diferentes. Como geralmente em condições naturais encontra-se iluminação intermediária, para esse cálculo foi utilizada a condição intermediária e o iluminante mensurado em uma área de Mata de Galeria, localizada na Fazenda Água Limpa – UnB.

As distâncias cromáticas entre a genitália e seus dois pontos adjacentes foram calculadas para dicromatas e para tricromatas, respectivamente, a partir das seguintes fórmulas (8):

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

e

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

onde: ΔS é a distância entre o par de cores, $f_i = \ln(Q_i)$, Δf_i é a diferença entre as duas superfícies em relação ao fotorreceptor i e e_i é o ruído do fotorreceptor i (70). Para a condição de iluminação intermediária: $e_i = (1/Q_i + w_i^2)^{0,5}$ (24).

A partir dos valores de JND obtidos realizou-se comparações dos possíveis fenótipos encontrados na espécie *C. libidinosus*, tanto de machos quanto de fêmeas dicromatas e tricromatas.

3.3. Medidas hormonais

Nos mesmos dias em que foi mensurada a composição espectral da genitália dos indivíduos, quatro fêmeas (Aurora, Délia, Drica e Maneca) tiveram amostras de sangue coletadas nas segundas e sextas-feiras, para medição da taxa de progesterona, durante dois meses. O procedimento de coleta de sangue foi realizado por veterinários do Centro de Primatologia, utilizando, para a imobilização dos animais, o anestésico inalatório isoflurano. Todas as amostras foram coletadas à tarde, entre 14h e 16h, por venipuntura femoral para minimizar variação circadiana de progesterona plasmática. As amostras de 2,0 ml de sangue de cada animal, essas amostras foram centrifugadas a 3000 rpm por 10 min e congeladas a -20°C e analisadas posteriormente no Laboratório de Medidas Hormonais do Departamento de Fisiologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Para determinar a concentração de progesterona, o material passou por um método de Ensaio Imunoenzimático (EIA) validado a partir de Munro & Stabenfeldt (71) e modificado pelo centro regional de pesquisas em primatas de Wisconsin, para descobrir a concentração de progesterona.

3.4. Análise estatística

Para comparar os valores de JND das condições nas quais cada fenótipo conseguiu detectar a diferença de coloração nos pontos estudados entre os seis fenótipos do *Cebus libidinosus* foi realizado um teste qui-quadrado ($X^2=3,84$; $\alpha = 0,05$).

4. RESULTADOS

Foi realizada uma comparação, considerando todos os valores de JND, entre todos os fenótipos, para determinar quantas vezes um fenótipo particular apresentava

valor maior que qualquer outro fenótipo. A tabela 1 mostra a quantidade de vezes que o fenótipo da coluna foi maior do que o da linha. Nas duas situações, G vs. AG (genitália vs. área acima da genitália) e G vs. UG (genitália vs. área abaixo da genitália), os tricromatas apresentaram maiores valores de JND que os dicromatas ($p < 0,0001$). Comparando o desempenho de cada fenótipo, o único caso que não houve diferença significativa foi entre 563nm comparado com 536/549nm, tanto para G vs. AG quanto para G vs. UG ($X^2=3,61$, $p=0,057$; $X^2=2,45$, $p=0,118$ respectivamente).

Tabela 1: Número de vezes que um fenótipo (coluna) apresentou valor de JND maior do que outro (linha)¹.

	GXAG						GXUG					
	Dicromatas			Tricromatas			Dicromatas			Tricromatas		
	536	549	563	536/549	536/563	549/563	536	549	563	536/549	536/563	549/563
Dicromatas												
536	■	109	106	128	127	115	■	110	106	126	126	113
549	19	■	104	128	128	128	17	■	106	124	127	127
563	22	23	■	46	119	122	21	21	■	44	115	125
Tricromatas												
536/549	0	0	82	■	111	106	1	6	83	■	108	103
536/563	1	0	9	17	■	96	1	0	12	19	■	90
549/563	13	0	6	22	32	■	16	0	2	24	37	■
Total ²	55	132	307*	341*	517	567	56	137	309**	337**	513	558

¹Foram realizadas 16 coletas de 8 indivíduos, totalizando 128 valores de JND, número máximo que um fenótipo pode obter quando comparado com outro, isso se todas as vezes ele apresentar valor maior.

²Número de vezes que um fenótipo foi maior do que qualquer outro. Valor máximo: 640.

* Não houve diferença significativa. $X^2=3,61$; $p=0,057$.

** Não houve diferença significativa. $X^2=2,45$; $p=0,118$.

Tanto os dicromatas quanto os tricromatas apresentaram valores que demonstraram a capacidade de discriminar os pontos. Como observado nas tabelas 2 e 3, não houve diferenças significativas entre dicromatas e tricromatas na detecção do contraste entre a genitália e as áreas adjacentes ($X^2=2,49$; $p=0,115$). A tabela 2 mostra que, entre os dicromatas, o fenótipo 563nm pode detectar a diferença de coloração

entre a genitália e as áreas adjacentes com maior frequência que os outros dicromatas. Entre os tricromatas, o 536/563nm se mostrou o mais eficiente para detectar a diferença entre G vs. UG, enquanto que o 549/563nm tem maior eficiência para distinguir o G vs. AG. Apesar disso, em nenhum dos casos observou-se diferença significativa entre os fenótipos ($X^2=2,19$; $p>0,139$).

É importante observar que o G vs. UG se mostrou mais detectável que o G vs. AG para todos os fenótipos ($X^2=13,5$; $p<0,0001$). Isso significa que a diferença de coloração da genitália e a área abaixo dela foi mais fácil de discriminar tanto para dicromatas quanto para tricromatas.

Tabela 2: Situações, em cada fenótipo, em que os valores de JND foram maiores que 1 unidade de JND.

	Dicromatas			Tricromatas			Total ²
	536(nm)	549(nm)	563(nm)	536/549(nm)	536/563(nm)	549/563(nm)	
GXAG	35	43	44	44	45	46	257*
GXUG	48	52	55	55	58	59	327*
Total ¹	83	95	99	99	103	105	

¹Total máximo:128 (16 coletas de 8 fêmeas)

²Total máximo:768 (Total máximo de 128 de 6 fenótipos)

*Diferença significativa ($X^2=13,5$ $p<0,0001$)

Tabela 3: Porcentagem de situações, em cada indivíduo, em que os valores de JND foram maiores que 1 (Total:128).

	Dicromatas	Tricromatas
Aurora 09	17	21
Délia 09	41	44
Drica 09	56	64
Maneca 09	48	55
Aurora 10	49	50
Chiquinha 10	42	47
Délia 10	26	28
Talita 10	11	13
Média	36	40

Apenas em cinco de 256 casos (16 coletas de 8 indivíduos para os dois pontos G vs. AG e G vs. UG) um fenótipo superou algum outro em mais de 1 unidade de JND. O fenótipo 549/563nm excedeu o 536nm no caso da Drica 09 e os fenótipos 536/549nm, 536/563nm e 549/563nm superaram os fenótipos 536nm e 549nm no caso da Delia 10, como observado a seguir na tabela 4.

Tabela 4. Fenótipos que superaram outro em mais de 1 JND.

Data	Indivíduo	Ponto	Fenótipo com maior JND	Fenótipo com menor JND	Superou em (unid de JND)
22.05.09	Drica	GxUG	549/563	536	1,0786
05.04.10	Délia	GxAG	536/549	536	1,0713
05.04.10	Délia	GxAG	536/563	536	1,2453
05.04.10	Délia	GxAG	549/563	536	1,3775
05.04.10	Délia	GxAG	549/563	549	1,0592

Foi comparado a variação do JND com a alteração da taxa de progesterona de cada fêmea separadamente pela correlação de Pearson, não se encontrando significância ($p > 0,140$).

5. DISCUSSÃO

Em várias situações foram observados valores de JND acima de uma unidade (tabela 2), sugerindo que existe uma alteração da coloração das áreas genitais de fêmeas *Cebus libidinosus*. No entanto não encontrou-se correlação significativa entre a variação hormonal e a variação de coloração da genitália. O fato disso ter ocorrido pode ser explicado pela quantidade de coletas ter sido baixa para esse tipo de análise estatística (16 coletas). Analisando de forma conjunta as 16 coletas dos 8 indivíduos pode-se encontrar significância entre as variáveis como realizado por Oliveira (54).

Não foram encontradas diferenças entre os fenótipos na capacidade perceptual de contraste entre a genitália e áreas adjacentes, o que significa que todos os seis fenótipos do macaco-prego são igualmente eficientes na discriminação da área perigenital.

Em raras ocasiões, os tricromatas superaram os dicromatas em mais de 1 JND. Como um desempenho somente pode ser considerado significativamente melhor que o outro quando a diferença encontrada é de pelo menos 1 JND (24), conclui-se que geralmente dicromatas e tricromatas são igualmente capazes de detectar a coloração da “pele sexual” em *Cebus*. Ainda assim, em apenas 5 de 256 casos, ou seja, aproximadamente 2% dos casos, tricromatas puderam superar os dicromatas. Como visto nos resultados, para todos os fenótipos, houve contraste visível entre a genitália e a área inferior à genitália em mais ocasiões durante o período experimental do que entre a genitália e a área superior. Em conformidade, a área inferior é mais frequentemente visível quando a fêmea caminha do que a área superior. Se a alteração de cor da “pele sexual” realmente funciona como um sinal para a seleção sexual de

macacos-prego, a área mais visível é a que apresenta maior alteração de cor, o que parece fazer sentido, tendo em vista que esta é a área da vagina.

Considerando que algumas fêmeas de *Cebus libidinosus* possuem visão de cores tricromática, a boa performance dos tricromatas na distinção da coloração das áreas genitais corrobora estudos que confirmam que fêmeas identificam a coloração avermelhada de outras fêmeas (45). Como identificado por Changizi e colaboradores (49), os tricromatas possuem uma boa capacidade para discriminar variação na saturação de oxigênio no sangue em pele nua. Portanto, para efeitos competitivos relacionado à procriação, as fêmeas podem utilizar a coloração da genitália, que se tornam avermelhadas com o aumento da vascularização na superfície da pele (34), para identificar o período do ciclo reprodutivo de outras fêmeas (38; 45).

Assim como tricromatas, dicromatas também são eficientes para discriminar a área genital de fêmeas. Se essa mudança de coloração funciona como um sinal para a seleção sexual, os resultados demonstram que tanto os machos quanto as fêmeas dicromatas são capazes de percebê-lo. No entanto, mais estudos com platirrinos são necessários, isso porque as evidências existentes até o momento a respeito do papel exercido pela coloração da “pele sexual” foram observadas em catarrinos, tricromatas uniformes (16; 42; 46; 48).

Embora não tenham sido encontradas diferenças significativas entre os fenótipos na situação em que os valores de JND foram acima de 1 unidade (tabela 2), a tabela 1, que apresenta a comparação entre os fenótipos, levando em conta todos os valores de JND, mostra que quase todos os fenótipos apresentaram valores estatisticamente diferentes entre si. Apenas os fenótipos 563nm e 563/549nm comparados entre si

apresentaram valores estatisticamente semelhantes, tanto para G vs. AG quanto G vs. UG.

Em um experimento de campo com *Cebus capucinus*, Hiramatsu e colaboradores (72) encontraram que o alelo com maior pico de absorção (560nm) é o de maior frequência na população, enquanto que o alelo com o menor pico de absorção (530nm) tem a menor frequência. Observa-se que os fenótipos dicromatas, que no presente estudo tiveram os maiores e menores valores de JND, são justamente o de maior e o de menor pico de absorção, coincidentemente o de maior e menor frequência alélica na população do estudo acima citado. Adicionalmente, esses mesmos autores também encontraram que 83% das fêmeas são tricromatas naquela população, os mesmos fenótipos que, neste estudo, tiveram os maiores valores de JND comparados com os dicromatas ($p < 0.0001$). Considerando que existem seis possíveis fenótipos de fêmeas, três dicromatas e três tricromatas, o esperado ao acaso seria de 50% de tricromatas, porém essa porcentagem se apresenta desequilibrada na prática, portanto esse fenômeno pode ser consequência de seleção natural, ocasionada por questões alimentares, predatórias ou de seleção sexual.

Os tricromatas apresentaram pequenas vantagens sobre os dicromatas por apresentarem em 2% dos casos valores de JND que superaram em mais de 1 unidade os valores dicromatas. Entretanto, apesar disso, a quantidade de vezes que os valores de JND foram maiores do que o limiar de 1 unidade, foi estatisticamente semelhante tanto para dicromatas, quanto para tricromatas. Esse resultado permite concluir que machos e fêmeas de macaco-prego são capazes de discriminar a variação da coloração da genitália das fêmeas, e se realmente existe um sinal de seleção sexual que altera essa coloração, tanto dicromatas quanto tricromatas podem percebê-lo,

sendo que o macho pode perceber por meio da visão quando uma fêmea está no período exato para reprodução, ou uma fêmea pode adquirir informações visuais da fase reprodutiva de outras fêmeas. Esses dados apresentados corroboram as observações realizadas em experimento conduzido no *Callithrix jacchus* por Oliveira (54).

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Zeki, S. The physiology of the colour pathways. In: A vision of the brain, Blackwell Scientific Publications. Oxford UK; 1993. 256-263.
2. Jacobs, GH. The distribution and nature of color vision among the mammals. *Biological Reviews*; 1993. 68:413-471.
3. Jacobs, GH; Rowe, MP. Evolution of the vertebrate colour vision. *Clinical and experimental optometry*; 2004. 87:206-216.
4. Shyue, SK; Boissinot, S; Schneider, H; Sampaio, I; Schneider MP; Abee, CR; Williams, L; Hewett-emmett, D; Sperling, HG; Cowing, JA; Dulai, KS; Hunt, D.M; Li, WH. Molecular genetics of spectral tuning in New World monkey color vision. *Journal of Molecular Evolution*; 1998. 46:697-702.
5. Yokoyama S, Radlwimmer F. The molecular genetics of red and green color vision in mammals. *Genetics*; 1999.153:919-932.
6. Schwartz, SH. *Visual Perception: a clinical orientation*. McGraw-Hill Professional; 2004. 471p.
7. Gegenfurtner, KR; Kiper, DC. Color vision. *Annual Reviews of Neuroscience*; 2003. 26: 181-206.

8. Kelber, A, Vorobyev, M; Osorio, D. Animal colour vision – behavioral tests and physiological concepts. *Biological Reviews*; 2003. 78: 81-118.
9. Jacobs, GH. New World Monkeys and color. *International Journal of Primatology*; 2007. 28: 729-759.
10. Jacobs, GH; Deegan II, JF; Neitz, J; Crognale, MA; Neitz, M. Photopigments and color vision in the nocturnal monkey, *Aotus*. *Vision Research*; 1993. 33:1773-1783.
11. Jacobs, GH; Neitz, M; Deegan II, JF; Neitz, J. Trichromatic colour vision in New World monkeys. *Nature*; 1996. 382:156-158.
12. Araújo Jr, AC; Didonet, JJ; Araújo, C; Saletti, PG; Borges, TRJ.; Pessoa, VF. Color vision in black howler monkey. *Vision Neuroscience*; 2008. 25:243-248.
13. Hiramatsu, C; Radlwimmer, FB; Yokoyama, S; Kawamura, S. Mutagenesis and reconstitution of middle-to-long-wave-sensitive visual pigments of New World monkeys for testing the tuning effects of residues at sites 229 and 233. *Vision Research*; 2004. 44:225-231.
14. Jacobs, GH. Primate photopigments and primate color vision. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*; 1996. 93:577-581.

15. Sumner, P; Mollon, JD. Colors of primates pelage and skin: objective assessment of conspicuousness. *American Journal of Primatology*; 2003. 59:67-91.
16. Waite, C; Little, AC; Wolfensohn, S; Honess, P; Brown, AP; Buchanan-Smith, HM; Perret, DL. Evidence from rhesus macaques suggests that male coloration plays a role in female primate mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London – Biological Sciences*; 2003. 270:144-146.
17. Dominy, NJ; Garber, PA; Bicca-Marques, JC; Azevedo-Lopes, MAO. Do female tamarins use visual cues to detect fruit rewards more successfully than do males? *Animal Behaviour*; 2003. 66:829-837.
18. Smith, AC; Buchanan-Smith, H; SurrIDGE, AK; Osorio, D; Mundy, NI. The effect of colour vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus spp.*). *The Journal of Experimental Biology*; 2003. 206:3159-3165.
19. Caine, NG; SurrIDGE, AK; Mundy, NI. Dichromatic and trichromatic *Callithrix geoffroyi* differ in relative foraging ability for red-green color-camouflaged and non-camouflaged food. *International Journal of Primatology*; 2003. 24:1163-1175.
20. Caine, NG; Mundy, NI. Demonstration of a foraging advantage for trichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) dependent on food colour. *Proceedings of the Royal Society of London – Biological Sciences*; 2000. 267:439-444.

21. Sumner, P; Mollon, JD. Chromaticity as a signal of ripeness in fruits taken by primates. *Journal of Experimental Biology*; 2000a. 203:1987-2000.
22. Dominy, NJ; Lucas, PW. Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature*; 2001. 410:363-366.
23. Regan, BC; Julliot, C; Simmen, B; Vienot, F; Charles-Dominique, P; Mollon, JD. Fruits, Foliage and Evolution of Primate Colour Vision. *Proceedings of The Royal Society of London*; 2001. 356:229-283.
24. Osorio, ; Smith, AC; Vorobyev, M; Buchanan-Smith, HM. Detection of fruit and the selection of primate visual pigments for color vision. *The American Naturalist*; 2004. 164:696-708.
25. Morgan, MJ; Adam, A; Mollon, JD. Dichromats detect colour-camouflaged objects that are not detect by thricromats. *Proceedings: Biological Sciences*; 1992. 248:291-295.
26. Saito, A; Kawamura, S; Mikami, A; Hiramatsu, C; Koida, K; Fujita, K; Kuroshima, H; Hasegawa, T. Demonstration of a genotype-phenotype correlation in the polymorphic color vision of a non-callitrichine New World monkey, capuchin (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*; 2005a. 66:471-485.

27. Saito, A; Mikami, A; Hosokawa, T; Hasegawa, T. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in humans. *Perceptual and motor skills*; 2006. 10:23-12.
28. Melin, AD; Fedigan, LM; Hiramatsu, C; Sendall, CL; Kawamura, S. Effects of colour vision phenotype on insect capture by a free-ranging population of white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*; 2007. 73:205-214.
29. Melin, AD; Fedigan, LM; Young, HC Kawamura, S. Color vision variation explain sex differences in vertebrate foraging by capuchin monkeys? *Current Biology*; 2010. 56:300-312.
30. Surridge, AK; Osorio, D; Mundy, NI. Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in Ecology and Evolution*; 2003. 18:198-205.
31. Alcock, J. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. 9ed., Sunderland E.U.A.: Editora Sinauer Associates; 2009. 606p.
32. Caro, T. The adaptative significance of coloration in mammals. *BioScience*; 2005. 55:125-136.
33. Bradley, BJ; Mundy, NY. The primate palette: the evolution of primate coloration. *Evolutionary Anthropology*; 2008. 17:97-111.

34. Dixson, AF. Primate sexuality: comparative studies of prosimians, monkeys, apes, and human beings. Oxford University Press, New York; 1998.
35. Nunn, CL. The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded signal hypothesis. *Animal Behavior*; 1999. 58:229-246.
36. Domb, LG; Pagel, M. Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature*; 2001. 410:204-206.
37. Stallmann, RR; Froehlich, JW. Primate sexual swellings as coevolved signal systems. *Primates*; 2000. 41:1-16.
38. Czaja, JA; Pobinson, JA; Eisele, SG; Scheffler, G; Goy, RW. Relationship between sexual skin colour of female rhesus monkeys and midcycle plasma levels of oestradiol and progesterone. *Journal of Reproduction and Fertility*; 1977. 49:147-150.
39. Baulu, J.. Seasonal sex skin coloration and hormonal fluctuations in free-ranging and captivity monkeys. *Hormones and Behavior*; 1976. 7:481-494.
40. Dixson AF.. Observations on the evolution and behavioral significance of “sexual skin” in female primates. *Advanced Study in Behavioral Sciences*; 1983. 13:63–106.

41. Wallner, B; Aspernig, D; Dittami, J; Moestl, E. Secondary sex characteristics in Japanese macaques: a function of rank, age or sex steroids? *Advances in Ethology*; 2002. 37:153.
42. Waitt, C; Gerald, MS; Little, AC; Kraiselburd, E. Selective attention to female secondary sexual coloration among male rhesus macaques. *American Journal of Primatology*; 2006. 68:738-744.
43. Endler, JA. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*; 1990. 41:315-352.
44. Gerald, MS; Waitt, C; Maestripieri, D. An experimental examination of female responses to infant face coloration in rhesus macaques. *Behavioural Processes*; 2006. 73:253-256.
45. Gerald, MS; Waitt, C; Little, AC; Kraiselburd, E. Females pay attention to female secondary sexual color: an experimental study in *Macaca mulatta*. *International Journal of Primatology*; 2007. 28:1-7.
46. Gerald, MS; Ayala, J; Ruíz-Lambides, A; Waitt, C; Weiss, A. Do females pay attention to secondary sexual coloration in vervet monkeys (*Chlorocebus arthiops*)? *Naturwissenschaften*; 2009. 97:89-96.


47. Folstad, I; Karter, AJ. Parasites, bright males and the immunocompetence handicap. *American Naturalist*; 1992. 139:603-622.
48. Dubuc, C; Brent, LJM; Accamando, AK; Gerald, MS; MacLarnon, A; Semple, S; Heistermann, M; Engelhardt, A. Sexual skin color contains information about the timing of the fertile phase in free-ranging *Macaca mulatta*. *International Journal of Primatology*; 2009. 30:777-789.
49. Changizi, MA; Zhang, Q; Shimojo, S. Bare skin, blood and the evolution of primate colour vision. *Biology Letters*; 2006.
50. Treves, A. Primate natal coats: a preliminary analysis of distribution and function. *American Journal of Physical Anthropology*; 1997. 104:47-70.
51. Ross, C; Regan, G. Allocare, predation risk, social structure and natal coat colour in anthropoid primates. *Folia Primatologica*; 2000. 71:67-76.
52. Setchell, JM. Do Female Mandrills Prefer Brightly Colored Males? *International Journal of Primatology*; 2005. 26:715-735.
53. Setchell, JM; Wickings, EJ; Knapp, LA. Signal content of red facial coloration in female mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Proceedings of the Royal Society*; 2006. 273:2395-2400.

54. Oliveira, DRO. Papel de sinais cromáticos na identificação de parceiros sexuais em sagui comum (*Callithrix jacchus*). Dissertação (Mestrado). Universidade Federal do Rio Grande do Norte – Natal; 2009.
55. Fragaszy, DM; Visalberghi, E Fedigan, LM. The Complete Capuchin – The Biology of the Genus *Cebus*. Ed. Cambridge University Press; 2004.
56. Ortiz, RE; Ortiz, AC; Gajardo, G; Zepeda, AJ; Parraguez, VH; Ortiz, ME; Croxatto, HB. Cytologic, hormonal, and ultrasonographic correlates of the menstrual cycle of the New World monkey *Cebus apella*. *American Journal of Primatology*; 2005. 66:233-244.
57. Ganong, WF. Fisiologia Médica. Ed. McGraw-Hill; 2006. 778p.
58. Nagle, CA; Denari, JH; Quiroga, S; Riarte, A; Merlo, A; Germino, NI; Gómez-Argaña, F; Rosner, JM. The plasma pattern of ovarian steroids during the menstrual cycle in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Biology of Reproduction*; 1979. 21:979-983.
59. Carosi, M; Heistermann, M; Visalberghi, E. Display of proceptive behaviors in relation to urinary and fecal progesterin levels over the ovarian cycle in female tufted capuchin monkeys. *Hormones and Behavior*; 1999. 36:252-265.
60. Carnigie, SD; Fedigan, LM; Ziegler, TE. Behavioral indicators of ovarian phase in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*; 2005. 67:51-68.

61. Janson, CH; Boinski, S. Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalist primates: the case of cebines. *American Journal of Physical Anthropology*; 1992. 88: 483-498.
62. Tavares, MCH; Tomaz, C. Working memory in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Brain Research*; 2002. 131: 131-137.
63. Jacobs, GH; Neitz, J. Polymorphism of the middle wavelength cone in two species of South American monkey: *Cebus apella* and *Callicebus moloch*. *Vision Research* ;1987. 27:1263-1268.
64. Gomes, UR; Pessoa, DMA; Tomaz, C; Pessoa VF. Color vision perception in the capuchin monkey (*Cebus apella*): a re-evaluation of procedures using Munsell papers. *Behavioural Brain Research*; 2002. 129:153-157.
65. Jacobs, GH; Deegan II, JF. Cone pigment variations in four genera of New World monkeys. *Vision Research*; 2003. 43:227-236.
66. Boissinot, S, Tan, Y, Shyue, SK, Schneider, H, Sampaio, I, Neiswanger, K. Origins and antiquity of X-linked triallelic color vision systems in New World monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*; 1998. 95:13749–13754.

67. Saito, A; Mikami, A; Kawamura, S; Ueno, Y; Hiramatsu, C; Widayati, KA; Suryobroto, B; Teramoto, M; Mori, Y; Nagano, K; Fujita, K; Kuroshima, H; Hasegawa, T. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in nonhuman primates. *American Journal of Primatology*; 2005b. 67: 425-436.
68. Baylor, DA; Nunn, BJ; Schnapf, JL. Spectral sensitivity of the cones of the monkey *Macaca fascicularis*. *Journal of Physiology*; 1987. 390:145-160.
69. Sumner, P; Mollon, JD. Catarrhine photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. *The Journal of Experimental Biology*; 2000b. 203:1963-1986.
70. Endler, JA; Mielke Jr, PW. Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society*; 2005. 86:405-431.
71. Munro, C; Stabenfelt, G. Development of a microtitre plate enzyme immunoassay for the determination of progesterone. *Journal of Endocrinology*; 1984. 101:41-49.
72. Hiramatsu, C; Tsutsui, T; Matsumoto, Y; Aureli, F; Fedigan, LM; Kawamura, S. Color vision polymorphism in wild capuchins (*Cebus capucinus*) and spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology*; 2005. 67:447-461.

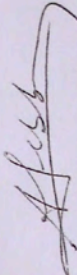
7. ANEXO - DECLARAÇÃO DO COMITÊ DE ÉTICA NO USO ANIMAL DA UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA


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

Brasília, 23 de dezembro de 2008.

DECLARAÇÃO

Declaramos que o projeto intitulado "**Influência do ciclo estral sobre a variação de coloração da genitália e face de fêmeas de *Cebus apella*.**", UnBDOC nº 81680/2008, sob responsabilidade do Prof. Valdir Filgueiras Pessoa, foi avaliado e aprovado pelo Comitê de Ética no Uso Animal (CEUA) do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.


Prof. Antonio Sebben
Coordenador do CEUA