



Evolutionary consequences of colour perception of *Sapajus apella* (Primates, Platyrrhini)

Consecuencias evolutivas de la percepción del color en *Sapajus apella* (Primates, Platyrrhini)

P. Colmenarejo García¹, G. Bustelo González¹ & F. J. de Miguel Águeda¹

¹ Universidad Autónoma de Madrid, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. C/ Darwin 2, 28049, Madrid, Spain.

Corresponding author:

P. Colmenarejo García
pablo.colmenarejo@estudiante.uam.es

Journal webpage:

<http://cienciasdaterra.novaidfct.pt/>

Copyright:

© 2021 P. Colmenarejo García *et al.*
This is an open access article distributed under the terms and conditions of the [Creative Commons Attribution License \(CC BY\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Abstract

This study aims to understand the evolutionary implications of the intra-specific diversity in color vision in platyrrhine primates, which is determined by the middle- and long-distance opsin encoding gene. The locus responsible for trichromatic vision is found on the X chromosome, thus only heterozygous female individuals show this trait. For the study, a sample of seven *Sapajus apella* was used. All the male individuals used for the study had dichromatic vision, while some females had dichromatic vision and some others trichromatic. Behavioural studies were carried out to understand the different behaviours between the dichromatic and trichromatic individuals. While trichromatic specimens spent more time in foraging (focusing in red and orange foods), dichromatic ones spent more time in social activities. These differences are proposed to be the result of the contrasting strategies taken by dichromatic and trichromatic individuals in order to increase their food resources and chances of survival.

Keywords: Adaptation, dichromatism, trichromatism, Platyrrhini, foraging.

ISSN: 0254 - 055X
eISSN: 2183 - 4431

1. Introducción

La gran diversidad visual que muestran los primates actuales habría surgido a partir de especies adaptadas a la vida nocturna, cuyos ojos consecuentemente, estarían especializados para condiciones de escasa luz. Características como un gran diámetro corneal, el inicio de la convergencia de las cuencas oculares o la presencia de un *tapetum lucidum* son prueba de esta visión monocromática ancestral de los primates (Ravosa & Dagosto, 2007). Esta última estructura consiste en un fino tejido en la retina especializado en la visión a bajas intensidades de luz (Ollivier *et al.*, 2004). Como prueba, destacar a *Darwinius masillae*, una de las últimas especies adapoides descubierta en el Eoceno Medio de Alemania (Franzen *et al.*, 2009), que muestra una morfología muy similar a la de los actuales primates estrepsirrininos (Franzen *et al.*, 2009; Llorente-Espino, 2019). Características como la presencia del pulgar oponible, una locomoción arbórea y saltadora, así como una dieta folívora prueban tal afinidad (Franzen *et al.*, 2009).

No obstante, como consecuencia de la adaptación a un ciclo de actividad diurno, a lo largo de los años,

se han ido produciendo diferentes especializaciones hasta originar la visión tricromática tal como se conoce en la actualidad. Estas especializaciones consisten en la aparición de la fovea, procesamientos de la información visual más complejos, así como una mayor cantidad de conos (Jacobs, 2008). Sin embargo, no todos los primates haplorrininos muestran una visión tricromática, dado que el grupo ha experimentado una gran diversidad en este sentido. De esta manera, se pueden observar especies monocromáticas, dicromáticas, tricromáticas o con diferencias intraespecíficas en la visión en color. Este último caso se da en los platirrininos o monos del Nuevo Mundo (Jacobs, 1996).

El principal objetivo de este estudio ha sido determinar si existen diferencias significativas en la conducta de forrajeo entre sujetos dicromáticos y tricromáticos. En caso de tales diferencias, se pretenden conocer cuales han sido las ventajas que ha ofrecido la selección natural a ambos fenotipos. De esta manera, se podría explicar la razón por la que el polimorfismo de la visión en color continúa en la naturaleza.

	Sexo	Aciertos	Fallos	p valor	Visión
Sujeto 1	Masculino	16	14	0,856	Dicromática
Sujeto 2	Femenino	24	6	0,001	Tricromática
Sujeto 3	Femenino	23	7	0,005	Tricromática
Sujeto 4	Femenino	18	12	0,362	Dicromática
Sujeto 5	Femenino	22	8	0,016	Tricromática
Sujeto 6	Femenino	16	14	0,856	Dicromática
Sujeto 7	Masculino	17	13	0,585	Dicromática

Tab. 1. -Tipos de visión de los primates estudiados.

Tab. 1. -Vision types for the studied primates.

2. Material y métodos

Se han estudiado siete individuos de monos capuchinos (*Sapajus apella*) pardo adultos del Centro de Rescate de Primates Rainfer (Madrid). Esta especie es originaria de Brasil, Guayana Francesa, Surinam y Venezuela (Estalrriich *et al.*, 2015). Todos los ensayos (descritos a continuación) fueron realizados en las instalaciones exteriores, con unas dimensiones de 15m², un suelo natural y numerosas estructuras artificiales de diversas alturas. Se prefirieron instalaciones exteriores para así conseguir realizar el ensayo en condiciones lo más naturales posibles. A su vez, los datos se tomaron a plena luz del día, en los meses de junio y julio, entre las 10:00 y las 12:00 de la mañana y en días soleados con el fin de evitar que variables externas como la intensidad de luz o el tiempo atmosférico afectasen a los resultados.

El trabajo constó de dos tests no invasivos. El primero, “Test de visión en color”, tuvo como objetivo determinar el tipo de visión (tricromática o dicromática) de cada animal. Para este primer test se contó con dos pequeños cubiletes cilíndricos (de radio 1 cm y altura 4,5 cm) de colores rojo y verde. Se escogieron estos dos colores debido a que los tricromáticos deberían poder diferenciar sin problema ambos colores, mientras que un dicromático no (Ravosa & Dagosto, 2007). Durante el ejercicio se mostraron ambos cubiletes y, sin que el animal pudiera cogerlos, se introducía un trozo de manzana en el cubilete verde. Posteriormente, se ocultaron los cubiletes al primate. En ese instante, de forma aleatoria, se procedía a cambiar el orden y lado (izquierdo y derecho) con el que se presentaban los cubiletes al animal. Una vez mostrados los cubiletes

al sujeto, motivado por la búsqueda del trozo de manzana, tenía que escoger uno de los dos cubiletes. En caso de error, se retiraba el cubilete no escogido y se le mostraba al animal el trozo de manzana que contenía en su interior. Nuestra predicción fue que en los sujetos tricromáticos el índice de acierto fuese muy alto, mientras que en los dicromáticos rondase el 50%. Este ejercicio se repitió un total de treinta veces por sujeto.

No obstante, se ejecutó un control positivo para comprobar la validez de los datos obtenidos en el anterior experimento. Con el control positivo, nos asegurábamos de que la dicromatía había sido la única causante de que algunos sujetos no hubiesen podido distinguir los cubiletes rojo y verde. De esta manera, se rechazaban otras posibles causas como la falta de motivación o de atención. La única diferencia de este experimento con el original era el color elegido para los cubiletes. En este caso, se contó con uno de color verde y otro azul. Según Jacobs (2008), cualquier platirrino es capaz de distinguir estas dos gamas cromáticas. Por lo tanto, la tasa de acierto esperada debería aproximarse al 100%. Este ejercicio se repitió un total de veinte veces por sujeto.

El objetivo del segundo experimento “Test de comportamiento” fue detectar diferencias en el comportamiento entre los dicromáticos y tricromáticos. Se llevaron a cabo dieciséis muestreos focales de cinco minutos donde se observaron diecinueve comportamientos agrupados en cinco categorías principales: alimentación, forrajeo, inactividad, locomoción y actividades sociales. Para este segundo test se llevó a cabo, una prueba no paramétrica para analizar las medias de las duraciones

Actividades	U	p valor	μ <i>S. apella</i>	μ Tricromáticos	μ Dicromáticos
Forrajeo	-2,121	0,034	27,28 min.	36,91 min	20,05 min
Alimentación	-0,354	0,724	3,88 min	2,13 min	5,18 min
Locomoción	-0,707	0,48	18,92 min	20,68 min	17,58 min
Inactividad	-2,121	0,034	19,02 min	13 min	23,54 min
Social	-1,768	0,034	8,02 min	2,39 min	12,24 min

Tab. 2. -Duración de las actividades de dicromáticos y tricromáticos en *S. apella*.

Tab. 2. -Dichromatic and trichromatic activity durations of *S. apella*.

Actividades	U	p valor	μ <i>S. apella</i>	μ Tricromáticos	μ Dicromáticos
Forrajeo	-2,121	0,034	104 min	145 min	73,25 min
Alimentación	-2,121	0,034	110,57 min	164,33 min	70,25 min
Locomoción	-0,707	0,48	66 min	70,33 min	62,75 min
Inactividad	-1,768	0,077	70 min	55,33 min	81 min
Social	-1,768	0,077	70 min	55,33 min	81 min

Tab. 3. -Frecuencia de las actividades de dicromáticos y tricromáticos en *S. apella*.

Tab. 3. -Dichromatic and trichromatic activity frequency of *S. apella*.

de las diferentes actividades entre los tricromáticos y los dicromáticos. Se ejecutó una prueba no paramétrica debido al bajo tamaño muestral que se disponía. Los análisis estadísticos de los dos test se ejecutaron con un índice de significación $\alpha= 0,05$ a través del software IBM SPSS Statistics (versión 23).

3. Resultados

A través del Test de visión en color se observó que hasta tres sujetos mostraron altas tasas de acierto, por lo que puede considerarse que tendrían una visión tricromática (Tab. 1). No obstante, se observó como todos los sujetos que mostraron bajas tasas de acierto en este test con respecto a la totalidad de las repeticiones, presentaron elevados porcentajes de acierto en el control. De esta manera se pudo rechazar la posibilidad de que otros factores como la falta de atención fuesen los culpables de las bajas tasas de acierto de algunos de los sujetos estudiados. Por consiguiente, estos fueron considerados como dicromáticos. Por otro lado, mediante el Test de comportamiento se observó como la actividad principal de *Sapajus apella* fue el forrajeo (Fig. 1), aunque se mostraron claras diferencias entre tricromáticos y dicromáticos. Mientras que en los

primeros la actividad más destacada pareció ser el forrajeo, en los segundos se pudo observar como la mayor parte del tiempo la podrían pasar inactivos (Tab. 2). Por otro lado, se observaron diferencias significativas en la actividad de forrajeo ($U= 2,121$; $p\text{ valor} < 0,034$), por lo que se puede determinar que los tricromáticos podrían forrajear más que los dicromáticos. Sin embargo, no es la única actividad que pudo haber mostrado diferencias, ya que tanto la inactividad como los comportamientos sociales también lo hicieron ($U= -2,121$; $p\text{ valor}= 0,034$).

Para estas dos actividades, fueron los dicromáticos los que mostraron medias más altas. No obstante, al ser una mera observación, no se pudo invocar una relación causa-efecto, ya que otras posibles variables pudieron entrar en juego en el estudio manipulando los resultados.

Sin embargo, el análisis de la frecuencia de aparición de las diferentes actividades otorgó resultados un tanto diferentes en comparación con el estudio de la duración. Aunque eran los tricromáticos los que forrajearan significativamente con mayores frecuencias que los dicromáticos ($U=-2,121$; $p\text{ valor}= 0,034$), los tricromáticos también se alimentaban ($U=-2,121$; $p\text{ valor}= 0,034$) (Tab. 3).

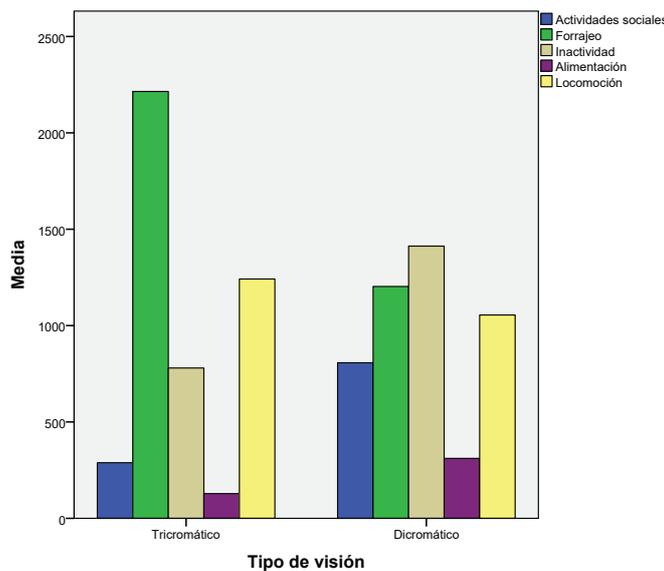


Fig. 1. -Average durations (in minutes) of observed behaviors for dichromatic and trichromatic *Sapajus apella*.

Fig. 1. -Duración media (en minutos) del comportamiento dicromático y tricromático observado en *Sapajus apella*.

4. Discusión y conclusiones

Los monos capuchinos destacan por ser una especie muy activa con elevadas tasas metabólicas. Para suplir sus requerimientos energéticos deben forrajear intensamente durante todo el día. No obstante, los datos ofrecidos por la literatura arrojan mayores valores a los observados (Gómez-Posada, 2009). Esto podría deberse al hecho de que el estudio fue tomado en un clima muy diferente al habitual, o que los datos fueron obtenidos en cautividad, pudiendo modificar sus comportamientos naturales. Sin embargo, los tricromáticos sí presentaron valores similares a los que muestra la literatura previa. Estas diferencias entre tricromáticos y dicromáticos han surgido paulatinamente como consecuencia de la aparición de estos dos tipos de visión. Una de las hipótesis que explica la naturaleza de esta visión se basa en una posible coevolución entre la visión de los primates y las angiospermas de sus hábitats (Polyak, 1957). Por consiguiente, los animales tricromáticos se beneficiarán más que los dicromáticos de esta coevolución, ya que podrían aprovechar una mayor gama cromática para distinguir mayores cantidades de frutos. Sin embargo, la visión tricromática no solo ofrece ventajas para encontrar mayores cantidades de fruta. La mayor parte de la fruta torna de color verde a rojo al madurar (Dominy *et al.*, 2002). Por consiguiente, los tricromáticos tendrían una mejor visión para detectar frutos maduros y, por lo tanto, azúcares como la sacarosa, fructosa o glucosa.

De acuerdo con las ideas previamente expuestas, la tricromatía ofrece diversas ventajas adaptativas frente a la dicromatía. No obstante, han tenido que surgir diferentes mecanismos adaptativos en los dicromáticos con el fin de contrarrestar la ventaja en el forrajeo de los tricromáticos, ya que de no ser así, la selección natural debería haber fijado los fenotipos tricromáticos (algo que no ha ocurrido). La primera de estas adaptaciones consiste en una mayor predisposición hacia las actividades sociales afiliativas. De esta manera, aumentan en mayor medida las acciones altruistas, recibiendo alimentos que visualmente son incapaces de encontrar (Schino & Aureli, 2009). Por otro lado, se ha observado que los dicromáticos poseen la capacidad de encontrar con mayor facilidad frutas maduras (Morgan *et al.*, 1992).

Por consiguiente, todas estas adaptaciones pueden ser el resultado de un proceso de cooperación grupal (Morgan *et al.*, 1992). La selección natural ha favorecido la cooperación grupal a través de dos

comportamientos totalmente complementarios. Mientras que los tricromáticos destinan más tiempo al forrajeo de frutos rojos, los dicromáticos realizan mayores actividades sociales afiliativas y forrajeo de alimentos verdes. De esta manera la cooperación entre dicromáticos y tricromáticos supondría una adaptación de cara a ampliar los recursos alimenticios y aumentar las posibilidades de supervivencia.

Agradecimientos

Agradecer al Centro de Rescate de Primates Rainfer por su incondicional ayuda al proyecto, así como a la Universidad Autónoma de Madrid por permitir la ejecución de este trabajo.

Referencias

- Dominy N. J., Lucas P. W., Ramsden L., Riba-Hernandez P., Stones K. E. & Turner I. M. (2002) - Why are Young leaves red? *Oikos* 98, 163–176.
- Estalrich A., Young M. B., Teaford M. F. & Ungar P. S. (2015) - Environmental perturbations can be detected through microwear texture analysis in two platyrrhine species from Brazilian Amazonia. *Am. J. Primatol.* 77, 1230–1237.
- Franzen J. L., Gingerich P. D., Habersetzer J., Hurum J. H., von Koenigswald W. & Smith B. H. (2009) - Complete Primate Skeleton from the Middle Eocene of Messel in Germany: Morphology and Paleobiology. *PLoS One* 4(2), e5723. doi:10.1371/journal.pone.0005723.
- Gómez-Posada C. (2009) - Patrón de actividad y de alimentación de un grupo aprovisionado de *Cebus apella* en un bosque húmedo tropical (Meta, Colombia). *Bol. Cient. Mus. His. Nat.* 13(1), 49H.62.
- Jacobs G. H. (1996) - Primate photopigments and primate color vision. *PNAS* 93, 577–581.
- Jacobs G. H. (2008) - Primate color vision: A comparative perspective. *Vis. Neurosci.* 25, 619–633.
- Llorente-Espino M. (2019) - *Primates: Biología, comportamiento y evolución*. Lynx Edicions, 97 p.
- Morgan M. J., Adam A. & Mollon J. D. (1992) - Dichromats Defect Colour-Camouflaged Objects that are not Detected by Trichromats. *Proc. Royal Soc. B.* 248, 291–295.
- Ollivier F. J., Samuelson D. A., Brooks D. E., Lewis P. A., Kallberg M. E. & Komáromy A. M. (2004) - Comparative morphology of the *tapetum lucidum* (among selected species). *Vet. Ophthalmol.* 7(1), 11–22.
- Polyak S. (1957) - *The Vertebrate Visual System*. The University of Chicago Press, 1408 p.
- Ravosa M. J. & Dagosto M. (2007) - *Primate Origins. Adaptations and Evolution*. New York, 805–816.
- Schino G. & Aureli F. (2009) - Reciprocal Altruism in Primates: Partner Choice, Cognition and Emotions. *Adv. Stud. Behav.* 39, 45–69.