

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EFECTO DE LA VISTA A COLOR POLIMÓRFICA Y LOS CARBOHIDRATOS
SOLUBLES EN LA SELECCIÓN DE FRUTOS POR EL MONO ARAÑA
(Ateles geoffroyi).

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado
en Biología para optar al grado de *Magister Scientiae*

José Pablo Riba Hernández

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2003

AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIA

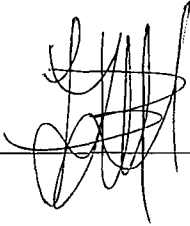
Primero quiero agradecer a mi tutora, Dra. Kathryn Stoner no solo por introducirme al tema de la ecología de primates, sino también por su invaluable y desinteresado apoyo y dedicación, como también por su guía y discusión de ideas durante todas las fases de este proyecto. También quiero agradecer profundamente al Prof. Peter Lucas de la Universidad de Hong Kong, no solo por introducirme al proyecto Pantropical de Primates, sino también por su generosidad, apoyo intelectual y logístico para llevarlo a cabo. A Silvia Solís y Wanda Petersen les agradezco por su compañerismo e invaluable apoyo en la asistencia de toma de datos en el campo. Al Prof. Daniel Osorio, le agradezco por utilizar sus modelos con los datos de este proyecto. A Mabel Ip y Lawrence Ramsden por realizar el análisis cromatográfico de azúcares solubles en la Universidad de Hong Kong. A Mauricio Jiménez y Barbara Novak de la Universidad Nacional por su apoyo veterinario durante los intentos de colocar radio collares en los monos, como al MINAE por otorgar los permisos para la colocación de los collares. A la Familia Miranda, le agradezco por permitirme realizar esta investigación en el Refugio de Vida Silvestre Río Claro. A Germán Llano y Clara Fernández propietarios de Finca Nirvanita y Franklin Araya por permitirme seguir los monos en sus propiedades.

Este proyecto se realizó gracias al apoyo financiero de Research Grants Council de Hong Kong, National Geographic Society y al Albergue de playa y Montaña Marengo.

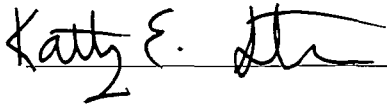
Por último, quiero dedicar este trabajo a mis padres, Jorge y Ana y a Lucía, por apoyarme a seguir adelante. También, quiero dedicar esta tesis a la memoria de mi amigo Eduardo Miranda.

Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de *Magister Scientiae*.


Dr. Gilbert Barrantes Montero
En representación del Decano del
Sistema de Estudios de Posgrado.



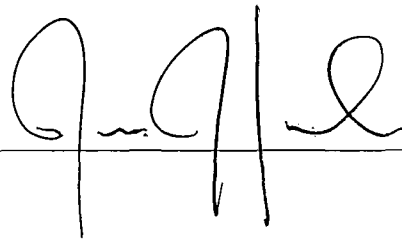
Dra. Kathryn Elizabeth Stoner Smith
Directora de Tesis.



MSc. Federico Bolaños Vives
Asesor.



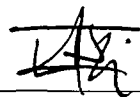
Dr. Jorge Arturo Lobo Segura
Asesor.



Dra. Virginia Solís Alvarado
Directora del Programa de Posgrado
en Biología.



José Pablo Riba Hernández
Candidato



ÍNDICE	páginas
Título	i
Dedicatoria y agradecimientos	ii
Aprobación	iii
Índice	iv
RESUMEN	1- 43
Información descriptiva	1
Revisión bibliográfica	1 - 6
Metodología	7 - 15
Resultados	16 - 19
Conclusiones	19 - 20
Bibliografía	20 - 26
Cuadros y figuras	27 - 42
Palabras claves	43
Artículos científicos	44 - 93
ARTÍCULO: The sugar composition of fruits in the diet of spider monkeys (<i>Ateles geoffroyi</i>) in tropical humid forest in Costa Rica	44 - 72
ARTÍCULO: The effect of polymorphic color vision in fruit detection by the spider monkey (<i>Ateles geoffroyi</i>)	73 - 93

INFORMACIÓN DESCRIPTIVA

Riba Hernández, José Pablo

Efecto de la vista a color polimórfica y los carbohidratos solubles en la selección de frutos por el mono araña (*Ateles geoffroyi*).

Tesis *Magister Scientiae*. San José, Costa Rica.:

J. P. Riba H., 2003.

93 h.:il. - 61 refs.

RESUMEN

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

A pesar de que los primates se han considerado como frugívoros especialistas, poco se conoce de los factores que determinan la escogencia de los frutos de su dieta. Algunos autores han concluido que, en general, el tamaño de la cosecha de los frutos está altamente relacionado con el grado de escogencia de las especies (Nunes 1998, Leighton 1993, Janson *et al.* 1986). Sin embargo, a escala más fina, cuando se analizan las características de los frutos, se ha encontrado que algunas variables morfológicas y nutritivas están relacionadas significativamente con su escogencia (Howe & Vande Kerckhone 1980, Willson *et al.* 1990). En especial, la concentración de carbohidratos no-estructurales y el color pueden influir particularmente en el proceso de escogencia por los primates frugívoros (Janson 1983, Janson *et al.* 1986, Leighton 1993, Sour & Gaultier 1986, Laska *et al.*, 1996, 1998, 1999).

Carbohidratos solubles como factor de escogencia de los frutos

En vista de que los carbohidratos solubles se producen en mayor concentración que otros compuestos en la pulpa de los frutos, son fácilmente asimilables y proveen grandes

cantidades de energía a sus consumidores (Jordano 2000), se han considerado un factor significativo en la atracción de los primates frugívoros (Laska *et al.*, 1996, 1998, 1999). Aunque los carbohidratos no son los únicos nutrientes que podrían afectar la escogencia de los frutos, debido a que los frutos poseen otros nutrientes que también pueden influir en la escogencia (e.g. lípidos y minerales) (Chen *et al.* 2001, O'Brien *et al.* 1998), se ha encontrado que en general, los primates frugívoros muestran preferencias por los frutos cuya pulpa presenta niveles altos de azúcares (Sourd & Gautier-Hion, 1986, Leighton 1993, Janson *et al.* 1986; Garber 1987). En particular, se ha determinado que la escogencia está relacionada con ciertos tipos específicos de carbohidratos solubles.

Los frutos contienen una variedad de carbohidratos solubles (Kinghorn & Soejart, 1986), de los cuales, la sacarosa, fructosa y glucosa constituyen cerca del 90% de la concentración total de azúcares (Nagy & Shaw, 1980). Se ha especulado que los primates que poseen estómagos simples, escogen los frutos que se caracterizan principalmente por poseer una mayor concentración de sacarosa (Dennys & Hladik 1988; Sunderland & Sclafani 1988). Los estudios en cautiverio, han confirmado que varias especies de primates frugívoros muestran preferencia por este disacárido (Laska *et al.* 1999). Entre las especies estudiadas, en especial, *Ateles geoffroyi* no solo mostró preferencia por la sacarosa en lugar de la glucosa y fructosa, sino también mostró poseer umbrales bajos para la detección de la misma. Estos resultados sugieren que este disacárido podría jugar un papel importante en la escogencia de los frutos por este primate (Laska *et al.* 1998). Sin embargo, se desconoce la función que desempeña este azúcar en la escogencia de los frutos en sus ambientes naturales, debido principalmente, a que la mayoría de los estudios de campo solo prestan atención a la concentración total de carbohidratos en la pulpa de los frutos, obviando la

concentración de los azúcares particulares (Janson *et al.* 1986, Wrangham *et al.* 1991, Leighton 1993).

Recientemente se ha encontrado que a pesar de que algunos frugívoros vertebrados tienen preferencias por azúcares específicos a nivel experimental, las dietas en sus ambientes naturales no muestran el mismo patrón. Tal es el caso de los murciélagos neotropicales, que en cautiverio han mostrado preferencia por la sacarosa, al igual que los primates. Contrariamente, los frutos que consumen los murciélagos frugívoros en sus ambientes naturales tienen una concentración de azúcares dominada por glucosa y fructosa (Herrera 1999). Este hallazgo sugiere que aunque en general los carbohidratos influyen en la escogencia de los frutos, en particular, no es clara la funcionalidad de los azúcares específicos, como la sacarosa, como un factor influyente en la escogencia de los frutos en condiciones naturales.

Color como factor de escogencia de los frutos

Entre algunas de las funciones que cumple el color de los frutos (Willson & Whelan 1990), este puede jugar un papel importante en su escogencia, debido a que permite que los frutos sean conspicuos, de manera que estos sean fácilmente detectados entre las hojas de los árboles por sus consumidores (Wheelwright & Janson, 1985). Sin embargo, la posibilidad de que el color sea un factor en la escogencia de los frutos radica principalmente en la posibilidad de percibir colores por sus consumidores. Entre los frugívoros vertebrados, hasta el momento, sólo las aves y primates poseen esta capacidad (Yokoyama y Yokoyama 1996). Se ha encontrado que las aves frugívoras muestran preferencia por los frutos de colores rojos y negros tanto a nivel de cautiverio (McPherson 1988, Willson *et al.* 1990, Willson & Comet 1993), como en los ambientes naturales

(Alves-Costa & Lopes 2001, Wheelwright & Janson 1985). Por su parte, los primates muestran preferencia por los frutos de colores rojo, anaranjado, amarillo, verde y café (Sour & Gautier 1986, Lambert & Garber 1998, Janson 1983).

La percepción de los colores en los primates es una característica particular entre los mamíferos (Jacobs 1993). Los catarrinos (primates del Viejo Mundo) poseen vista a color, mientras que la mayoría de los platirrininos (primates del Nuevo Mundo) poseen vista a color polimórfica, exceptuando el género *Alouatta*, que posee visión a color semejante a la de los catarrinos (Jacobs *et al.* 1996) y el género *Aotus* de primates nocturnos que presenta vista monocromática (Jacobs *et al.* 1993).

Se ha propuesto un modelo de un locus polimórfico ligado a un único gen en el cromosoma X, para explicar las bases genéticas del polimorfismo en los platirrininos. Los platirrininos poseen solamente un gen en el cromosoma X que codifica las opsinas sensibles en las regiones medias y altas del espectro de luz. Este locus posee tres alelos que codifican las opsinas sensibles a 532 nm (M), 550 nm (A) y 562 nm (L), mientras que la opsina sensible en la región baja del espectro 430 nm (S) es codificada por un gen autosómico (Figura 1). Los machos al poseer solamente un cromosoma X, solamente obtienen una de las tres opsinas que codifican los alelos, esta opsina, junto a la opsina producida por el cromosoma autosómico dan como resultado la vista dicromática (Figura 1). Las hembras al poseer dos cromosomas X va a tener dos posibilidades, una, si heredan el mismo alelo en ambos cromosomas X van a adquirir vista dicromática al igual que los machos, la otra posibilidad es que hereden dos alelos distintos y por procesos de inactivación aleatoria de cromosomas X van a adquirir dos tipos distintos de opsinas, que junto con la opsina S, van a adquirir vista tricromática (Jacobs 1998) (Figura 1). Además, debido a que existen tres alelos en este locus, es posible encontrar seis fenotipos, tres

tricromáticos y tres dicromáticos con diferente sensibilidad espectral. Este polimorfismo en platirrinos es diferente al polimorfismo humano, ya que en los humanos existen dos genes que codifican las opsinas sensibles en la región media (M) y alta (L) en un mismo cromosoma X. Estos genes se encuentran yuxtapuestos. El alto grado de homología entre los genes M y L y su posición cercana hacen posibles que las recombinaciones desiguales sean comunes, lo que produce que muchas veces se pierda los genes M y L normales o que se produzcan genes híbridos, que contienen parte del gene L y parte del gen M. De este modo se produce el polimorfismo en humanos.

Se ha establecido la hipótesis de que la vista tricromática favorece la detección de frutos de color anaranjado, rojo y amarillo, contra el fondo verde de las hojas de los árboles (Allen 1879; Polyak 1957). En contraste, la vista dicromática se ha considerado desventajosa en la detección de los frutos de estos colores (Mollon, 1991). Se han sugerido que el polimorfismo en los platirrinos es poco útil para un frugívoro, debido a la incapacidad de la vista dicromática para distinguir algunos colores (Jacobs 1998) (ver figura 8). Esta aseveración se ha apoyado indirectamente por algunos estudios (Regan *et al.* 1998, Osorio & Vorobyev 1996). Por ejemplo, Regan *et al.* (1998) utilizando modelos de discriminación de colores a partir de frutos neotropicales, concluyeron que los primates con vista dicromática no podrían detectar ningún fruto entre las hojas de los árboles. Por su parte, Osorio & Vorobyev (1996) también utilizando modelos de discriminación, pero con frutos cultivados, determinaron que la vista tricromática es más ventajosa que la vista dicromática en la detección de los frutos entre el follaje.

Contrariamente, algunas evidencias apoyan la idea de que la vista dicromática no es del todo desventajosa para escoger frutos. Por ejemplo, Snodderly (1979) justificó la utilidad de la vista dicromática en la detección de frutos, debido a que *Callicebus torquatus*

consumió principalmente frutos que presentaron coloración en la región baja y media del espectro de luz. Por su parte, Dominy & Lucas (2001), determinaron que las opsinas presentes en los primates dicromáticos podrían servirles para detectar los frutos de su dieta. Regan *et al.* (2001) documentaron que los individuos dicromáticos de *Ateles paniscus* y *Cebus apella* pueden detectar de un 8% a un 26% de los frutos de su dieta, indicando que la vista dicromática podría ser funcional bajo algunas condiciones en la escogencia de los frutos. Por último, Sumner & Mollon (2000) mostraron que la sensibilidad de los pigmentos en los fenotipos tricromáticos no han sido seleccionados para determinar el estado de madurez de los frutos y además sugirieron que los primates con vista dicromática puede discernir el estado de madurez de los frutos, utilizando el color. No obstante, a pesar de las evidencias existentes, no se ha demostrado la ventaja o desventaja del polimorfismo en los platirrinos en la utilización del color en la escogencia de los frutos bajo condiciones naturales.

Objetivo General

Determinar la funcionalidad del color y la concentración de carbohidratos solubles en la escogencia de los frutos por *A. geoffroyi*.

Objetivos Específicos

- 1) Evaluar la capacidad de la vista dicromática y tricromática en la discriminación y escogencia de los frutos en la dieta de *A. geoffroyi*.
- 2) Determinar si los frutos consumidos por *A. geoffroyi* tienen concentraciones más altas de sacarosa que de otros azúcares solubles y si *A. geoffroyi* escoge los frutos con mayor concentración de sacarosa.

METODOLOGÍA

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Refugio de Vida Silvestre Punta Río Claro, situado en Punta San José de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica (8°39'N, 83°44'O) (Figura 2). De acuerdo al sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge (1967), la vegetación presente se clasifica dentro de la zona de vida de Bosque Húmedo Tropical. Se ha registrado una precipitación media de 3400 mm anuales, con una estación seca marcada desde enero hasta marzo (Hartshorn, 1983). Este Refugio comprende un total de 700 ha de bosque en diferentes estados de alteración. El bosque maduro comprende por lo menos 400 ha. De las 300 ha restantes, unas 200 ha se encuentran en estado avanzado de regeneración, y el resto lo constituyen bosques maduros sometidos a corta selectiva.

Colecta de datos de consumo de los frutos

Se estudió una tropa de monos araña constituida al menos por 30 individuos. Debido a que el género *Ateles* presenta una estructura social flexible, llamada "fusión y fisión", los individuos de la comunidad tienen la tendencia de formar subgrupos flexibles en composición y raramente se observa toda la comunidad (Klein 1972, Symington 1987, Chapman 1990). Por lo tanto, las observaciones se basaron en subgrupos. El muestreo de forrajeo de los subgrupos se efectuó dos veces a la semana de 6-17 h. Para localizar los subgrupos se caminó por los senderos del Refugio y una vez localizados se siguieron durante todo el día o hasta perder contacto. Se realizaron observaciones continuas de individuos focales por períodos de 2 minutos (Altman 1974). Los individuos focales se identificaron por sexo y edad, aunque sólo se tomaron datos para el análisis de individuos

adultos. El estudio se realizó entre los meses de mayo de 1999 hasta mayo del 2000. Todas las plantas utilizadas como alimento por los monos fueron identificadas y se marcaron con placas de aluminio numeradas. En total se mantuvo contacto con los monos por 65 días, durante los cuales se acumuló un total de 460 horas de observación. Los subgrupos fueron seguidos por un aproximado de 7 horas de observación diaria (rango 4-11 hrs.). Se obtuvo un total de 745 eventos focales para hembras (1490 minutos focales), mientras que solo 75 eventos focales ocurrieron en machos (150 minutos focales). Los monos araña consumieron los frutos de 63 especies de plantas en el sitio de estudio.

Escogencia de los frutos

Azúcares solubles en frutos

Para determinar si *A. geoffroyi* consumió frutos que tenían mayor concentración de sacarosa que de otros azúcares solubles, y si además, escogieron frutos con mayor concentración de sacarosa tanto a nivel intra como inter-específico, se establecieron dos categorías de acuerdo a la manipulación que los monos les daban a los frutos cuando estaban forrajeando en un mismo árbol. A) "fruto consumido" cuando los monos mordían el fruto más de una vez y la pulpa fue consumida o cuando el fruto entero fue llevado a la boca y consumido en su totalidad, y b) "frutos no-consumidos" eran los frutos más cercanos a los frutos consumidos en una misma rama en un mismo árbol, pero que no fueron consumidos. Las muestras de los frutos escogidos procedían ya sea, de los frutos que los monos botaron accidentalmente mientras los consumían o de la cáscara de los frutos que estos pelaban antes de consumir la pulpa. En el caso de los "frutos no-consumidos", los frutos se colectaron cuando los monos quebraban las ramas o accidentalmente caían cuando los monos estaban consumiéndolos. En el caso que no se obtuvo una muestra cuando los

monos consumían los frutos, se colectó muestras del mismo árbol el día siguiente utilizando una podadora. Las muestras fueron colocadas en bolsas de plástico independientes.

Por otro lado, a nivel ínter específico, las especies de plantas cuyos frutos fueron consumidos por los monos se clasificaron de acuerdo al grupo de vertebrados que consumen cada especie, esto debido a que se ha encontrado que diferentes grupos de vertebrados tienen preferencias por diferentes tipos de azúcares solubles, por ejemplo las aves prefieren glucosa y fructosa en lugar de sacarosa (Martínez del Río & Restrepo 1993) y murciélagos frugívoros neotropicales prefieren sacarosa en lugar de glucosa y fructosa (Herrera 1999). Las categorías utilizadas fueron las siguientes: 1) especies consumidas principalmente por primates, 2) especies consumidas principalmente por aves y primates, y 3) especies principalmente consumidas por aves, primates y murciélagos. Esta clasificación fue basada en observaciones de campo y literatura (Skutch 1980, Estrada *et al.* 1984, Palmeirim *et al.* 1989, Worthington 1990, Handley *et al.* 1991, Levey *et al.* 1994, Quesada *et al.* 1997). La categoría 1 se reconoció cuando durante el período de estudio, las especies observadas no fueron consumidas por otros vertebrados o no existía información publicadas sobre otros vertebrados. Para las categorías 2 y 3 se consideró como los principales consumidores, aves y primates, y aves, primates y murciélagos, respectivamente; sin embargo, no se descarta que otros vertebrados también puedan consumir dichos frutos. La importancia de cada especie de fruto en la dieta de *A. Geoffroyi* fue calculado como el porcentaje de tiempo invertido en consumir cada especie, en relación al tiempo total invertido en consumir todas las especies de frutos en la dieta.

Para medir la concentración de los carbohidratos solubles, se separó manualmente la cáscara de la pulpa de las muestras. La cáscara se utilizó posteriormente para realizar las

medidas de color. De la pulpa se hizo un extracto, pesando 0.1 g de muestra diluido en 5 ml de metanol 50%. La muestra se trituró utilizando un homogenizador de tejido (Tissue Tearor, Dremel, Racine, Wisc., USA) por dos minutos. El extracto se dejó reposar por al menos dos horas, y luego se filtró utilizando papel de filtro de fibra de vidrio SIGMA F-6786, de microporo tipo 1. El filtrado se almacenó en refrigeración en un Eppendroff de 1.5 ml (Lucas *et al.* 2001). La concentración de azúcares solubles se midió utilizando cromatografía líquida de alta resolución (Dionex Corp. Sunnyvale, California, USA) equipado con una columna Carbo Pac PA-1 (4 x 250 mm). Se corrió una muestra de 10 μ l con una solución isocrática de NaOH 4mM (1 ml min⁻¹). Se utilizó un detector electroquímico ED40 equipado con una celda amperométrica de pulso. Se utilizó sacarosa, glucosa y fructosa como estándares para calibrar las lecturas. Otros estándares fueron utilizados cuando aparecieron azúcares no identificadas en concentraciones apreciables. La concentración de cada azúcar se reportó en términos de molaridad, para que los resultados tengan mayor correspondencia con los mecanismos del gusto de los primates.

Color de los frutos consumidos por *A. geoffroyi*

El color de la cáscara de los frutos consumidos y las hojas de fondo fueron medido el mismo día de la colecta utilizando un equipo diseñado por Lucas *et al.* (2001). El equipo consta de un espectrómetro (S2000, Ocean Optics, Dunedin, Fla., USA) conectado a través de una tarjeta PCMCIA (DAQCard 1200, National Instruments,) a una computadora portátil. Las muestras fueron colocadas en una cámara oscura, que fue conectada al espectrómetro con cables de fibra óptica (200-400 μ m), y a su vez a una fuente de luz

(bombillo halógeno de tungsteno 3100k de 12 voltios (LS-1, Ocean Optics). Se utilizó Sulfato de Bario, como estándar blanco.

Se midió el espectro de luz reflejado tanto de los frutos consumidos como del haz de las hojas que constituyeron el fondo cuando los monos escogieron los frutos (Figura 3a). A partir del espectro de reflexión obtenido se modeló el color que perciben los primates de estos ítems, tomando en cuenta la sensibilidad de las opsinas presentes en sus conos. Se utilizó el modelo de Osorio & Vorobyev (1996) que describe los umbrales cromáticos tanto para los humanos como para otros animales. Este modelo asume que los umbrales cromáticos son determinados por color y no por señales de luminosidad (Vorobyev & Osorio 1998; Vorobyev *et al.* 2001; Kelber *et al.* 2003). Este modelo multiplica el espectro de luz reflejado por un objeto por el espectro de la fuente de iluminación (cielo abierto) (Figura 3b). El resultado es el espectro de radiación ajustado, que luego es integrado por longitudes de onda de las opsinas. El resultado final, Q_i es la absorción de cuantos en la retina de los primates, determinado por la sensibilidad de las opsinas presentes en los conos, que en el caso de *A. geoffroyi* presentan los siguientes valores de sensibilidad máxima S = 430nm, M = 535nm, A = 550nm y L = 562 nm. El valor de Q_i fue calculado para cada una de las especies de frutos consumidos como del haz de las hojas que constituyeron el fondo al escoger los frutos.

A partir de dicha información, se calculó los canales neurales correspondientes a cada tipo de visión. En el sistema visual de los primates existen dos clases de ganglios o canales neurales que transmiten la información cromática desde la retina hasta el cerebro. Uno es el ganglio "enano", considerado el canal Verde-Rojo, ya que compara la

información de los conos sensibles en la zona media y alta del espectro de luz, y el otro el ganglio biestratificado, considerado el canal Amarillo-Azul, debido a que compara la información de los conos sensibles en las regiones bajas y medias del espectro de luz (Regan *et al* 1998). Los individuos tricromáticos poseen ambos canales neurales, mientras que los individuos dicromáticos poseen solamente el canal Amarillo-Azul activo. Dichos canales se calcularon mediante la fórmula:

$$\text{Canal Amarillo-Azul} = Q_s / (Q_l + Q_m);$$

$$\text{Canal Verde-Rojo} = Q_l / (Q_l + Q_m),$$

Donde Q_i , representa la absorción de cuantos por los conos, de acuerdo a la sensibilidad de las opsinas. Los subíndices, M, L, S, representan la sensibilidad máxima de las opsinas, para la que se calculó la absorción de cuantos.

Una vez obtenidos estos valores, se caracterizó el color de los frutos consumidos por *A. geoffroyi* en relación al color del haz de las hojas de las cuales los monos detectaron los frutos. Para dicha caracterización se construyeron los canales utilizando la sensibilidad de los conos de un individuo tricromático normal, S (430 nm), M (535 nm) y L (562 nm), tanto de los frutos como de las hojas. Luego los datos fueron graficados en un diagrama de MacLeod-Boynton (1979), para mostrar la distribución del color de los frutos en relación al color de las hojas. En el canal verde-rojo, los valores mayores de 0.5 representan colores rojos, mientras que los valores menores de 0.5 representan colores verdes. En el canal Amarillo-Azul, los valores menores de 0.5 representan colores amarillos, mientras que los valores mayores de 0.5 representan colores azules. Con el fin de cuantificar la relación

cromática entre los frutos y las hojas, se calculó la “diferencia cromática” del promedio del color de cada especie de fruto escogido en relación al promedio del color del haz de las hojas de fondo. Dicha diferencia se calculó para ambos canales. El valor final de esta diferencia permite describir el color de los frutos como azules o amarillos y verdes o rojos en relación al color del haz de las hojas (Regan *et al* 1998; Lucas *et al.* 2003).

Estimación del desempeño en la detección de frutos por los diferentes fenotipos

Se utilizó el modelo de Osorio & Vorobyev (1996) para determinar el desempeño en la detección de frutos por los fenotipos que *A. geoffroyi* posee. El desempeño en la detección de los frutos se define como la diferencia cromática mínima que permite que un fruto sea diferenciado de las hojas del fondo por color. Entre mayor la diferencia sobre este umbral, mayor es la facilidad con que se detectan los frutos por un fenotipo. Para calcular la distancia cromática entre los frutos y las hojas se utilizó las siguientes fórmulas:

Para la vista dicromática:

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

y para la vista tricromática:

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

Donde la señal del receptor es dada por $f_i = \ln(Q_i)$, y Δf_i demuestra la relación cromática entre los frutos y las hojas. Los sub-índices S, M, L, representan la sensibilidad de las opsinas en los conos. Además, e_i , denota el ruido cromático en los receptores mediante la fórmula:

$$e_i = \delta Q_i / Q_i = (1/Q_i^2 + \sigma_i^2)^{0.5}$$

Donde Q_i es el promedio de de la captura de cuantos de los frutos y las hojas.

Los resultados del presente modelo predicen la discriminación de dos espectros cromáticos dados. Los resultados son expresados en unidades de diferencias apenas notables (“just noticeable differences” o “jnd’s”). El valor mínimo de 1jnd representa el desempeño de un observador para detectar un objetivo en un fondo dado. Un fruto es detectado cuando el estímulo cromático del fruto excede una unidad jnd en relación al estímulo cromático de las hojas. Entre mayor la diferencia, más fácilmente se detectan los frutos de las hojas.

El desempeño en la detección de frutos de cada fenotipo se calculó para cada especie de fruto consumido. Luego para comparar el desempeño entre fenotipos, se calculó la diferencia entre fenotipos para cada especie, cuando la diferencia fue mayor de 1 jnd, se considero que el fenotipo con el valor más alto se desempeño mejor en la detección de frutos, el valor final es el porcentaje de especies que fueron mejor detectadas por un fenotipo A sobre un fenotipo B (Osorio & Vorobyev, 1996).

Análisis estadístico

Para determinar si los monos araña consumieron frutos cuya pulpa es dominada por sacarosa, se utilizó una ANDEVA de una vía comparando la concentración promedio de sacarosa, fructosa y glucosa de cada especies de fruto consumidos por *A. geoffroyi*. Posteriormente, se realizó una prueba de Tukey, para determinar cual azúcar se encontraba en mayor concentración. La concentración de glucosa, fructosa y sacarosa fueron transformadas por medio de logaritmos, para normalizar su distribución. Además, para evaluar si la sacarosa se encontraba en mayor concentración cuando los monos araña

escogían frutos a nivel intra-específico, se comparó la concentración de glucosa, fructosa y sacarosa entre "frutos consumidos" y "frutos no-consumidos". Esta comparación se realizó utilizando una prueba de T de Student pareada. Para determinar si existió relación entre la concentración de glucosa, fructosa o sacarosa con la importancia de las especies en la dieta, se evaluó la relación por medio de coeficientes de correlación de Spearman. Además, se utilizó una ANDEVA de una vía, para evaluar la importancia de la sacarosa en la escogencia de los frutos a nivel inter-específico comparando la concentración de sacarosa, glucosa y fructosa entre y dentro de las categorías de consumidores principales de las especies de frutos. Además se utilizó la prueba de chi-cuadrado para determinar si los monos araña prefirieron especies de frutos que son consumidas por un grupo de vertebrados en particular.

Por otro lado, se utilizó una prueba no paramétrica de Mann-Whitney para: a) determinar si la "diferencia cromática" entre el color de los frutos y el de las hojas, era semejante entre los canales neurales; b) determinar si la "diferencia cromática" entre el color de los frutos y el color de las hojas era igual en la región amarilla o azul en el canal de los dicromáticos; y c) determinar si la "diferencia cromática" entre el color de los frutos y el color de las hojas era igual en la región verde o roja en el canal de los tricromáticos. Se utilizó la prueba no paramétrica de signos, tanto para determinar si el desempeño en la detección de frutos era semejante entre la vista tricromática y la vista dicromática, como también para determinar si existió diferencia entre los fenotipos de la vista dicromática como en la vista tricromática. Debido a que no se obtuvieron suficientes muestras del comportamiento de forrajeo de machos, no se realiza una comparación estadística entre las machos y hembras, pero si se hace una comparación descriptiva en la figura 7.

RESULTADOS

Concentración de azúcares solubles en frutos consumidos por *A. geoffroyi*.

De las 32 especies más importantes en la dieta de *A. geoffroyi*, seis no contenían sacarosa, mientras que todas las especies presentaron concentraciones apreciables tanto de glucosa como fructosa (Cuadro 1). Del mismo modo, la glucosa y fructosa se encontraron en mayores porcentajes del total de azúcares solubles ($45\% \pm 17.5$ y $47\% \pm 19.3$, respectivamente), de lo que se encontró la sacarosa ($7.7\% \pm 12.4$).

La concentración de sacarosa, fructosa y glucosa en las especies de frutos consumidos por *A. geoffroyi* fue diferente en sí ($F_{(2,72)} = 34.5$, $P < 0.0001$) encontrándose la sacarosa en concentraciones significativamente menores que la concentración de glucosa y la concentración de fructosa (Prueba de Tukey, $P < 0.0001$; $P < 0.001$, respectivamente). Sin embargo, la concentración de glucosa no mostró diferencias significativas con la concentración de fructosa (Prueba de Tukey, $P = 0.982$) (Figura 4, Cuadro 1).

Por otra parte, los "frutos consumidos" mostraron una concentración mayor de fructosa (T de Student = 1.16, $P < 0.05$, g.l. = 12) y glucosa (T de Student = 2.87, $P < 0.01$, g.l. = 12) que los frutos "no-consumidos", mientras que la concentración de sacarosa no fue significativamente diferente entre ambas categorías de manipulación de frutos (T de Student = 2.16, $P > 0.05$, g.l. = 12; Figura 4).

No se encontró correlación significativa entre la importancia de la especie de fruto en la dieta con la concentración total de azúcares solubles (coeficiente de Spearman = 0.112, $P > 0.05$, $N = 27$). Del mismo modo, tampoco se encontró correlación entre la concentración de glucosa (Coeficiente de Spearman = 0.212, $P > 0.05$, $N = 27$), fructosa

(Coeficiente de Spearman = 0.179, $P > 0.05$, $N = 27$) o sacarosa (Coeficiente de Spearman = 0.107, $p > 0.05$, $N = 27$) con la importancia de las especies de fruto en la dieta (Figura 6).

Los monos araña dedicaron un 48% del tiempo total de su dieta de frutos, en consumir frutos consumidos principalmente por primates (13 especies), mientras que un 43% fue utilizado en consumir frutos consumidos principalmente por aves y primates (12 especies), el tiempo restante un 9.1%, lo dedicaron en consumir frutos consumidos por primates, aves y murciélagos (7 especies) (Cuadro No.1), sin embargo no existió diferencia significativa en la utilización de las categorías (Prueba de Chi-cuadrado = 1.93, g. l.=2 $p > 0.05$). Los frutos que fueron consumidos principalmente por primates presentaron una mayor concentración de sacarosa ($F_{(2,22)} = 13.2$, $P < 0.005$) que las otras dos categorías. No obstante, la concentración de sacarosa en estos frutos no fue significativamente mayor que la concentración de glucosa y fructosa ($F_{(2,27)} = 3.1$, $P > 0.05$). De hecho, tanto la concentración de glucosa, como la concentración de fructosa dominaron la concentración total de azúcares en los frutos consumidos principalmente por primates ($35.7\% \pm 14.9$ y $46.6\% \pm 24.09$, respectivamente), mientras que sacarosa solo se encontró en un $17.7\% \pm 15.4$ del total de azúcares solubles en dichos frutos (Figura 5).

La concentración de fructosa ($F_{(2,22)} = 0.6$, $P = 0.541$) o glucosa ($F_{(2,22)} = 0.5$, $P = 0.626$) no varió significativamente entre las tres categorías de consumo por vertebrados frugívoros. Sin embargo, la glucosa y fructosa se encontraron en concentraciones significativamente mayores que la concentración de sacarosa, tanto en los frutos consumidos por aves y primates ($F_{(2,30)} = 29.2$, $P < 0.0001$) como en los frutos consumidos por aves, primates y murciélagos ($F_{(2,9)} = 759.6$, $P < 0.0001$; Figura 5).

Color de los frutos consumidos por *A. geoffroyi*

Del total de especies que *A. geoffroyi* consumió en el sitio de estudio, se midió el color a 37 especies de frutos más importantes en la dieta, de las cuales se obtuvo 369 medidas cromáticas. Estas especies representaron más del 80% del tiempo dedicado a consumir frutos de su dieta frugívora.

Se encontró que la "diferencia cromática" fue significativamente diferente entre el canal amarillo-azul con respecto al canal rojo-verde (Prueba de Mann-Whitney, $U = 418.5$, $p=0.04$, $g.l.=1$), presentando el canal amarillo-azul mayor magnitud en la "diferencia cromática" entre el color del fruto y el fondo de las hojas (Figura 7). En el canal amarillo-azul no se encontró diferencia significativa en la distribución del color de los frutos con respecto a las hojas (Prueba de Mann-Whitney, $U = 189$, $p = 0.38$, $g. l.=1$). Sin embargo, en el canal rojo-verde se encontró que los frutos presentaron tonalidades más rojas que las hojas (Prueba de Mann-Witney, $U = 0.00$, $p = 0.02$, $d.f.=1$). De las 37 especies analizadas, los tres fenotipos de la vista tricromática pueden detectar las 37 especies (Figura 9a), por su parte, el fenotipo dicromático SL puede detectar 36 especies, mientras que los fenotipos SM y SA pueden detectar 35 especies (Figura 9b). Los machos consumieron 20 especies de frutos que también fueron consumidos por las hembras (Cuadro 3, Figura 7). Entre ellas *Mortoni dendron anisophyllum* y *Elaeoluma glabrescens* que fueron, en general, las especies más utilizadas como recurso alimenticio por *A. geoffroyi*. Importante también resaltar que los machos consumieron los frutos de *Rubia sp*, que presentó el valor más alto en el eje X. De hecho, la mayoría de especies también consumidas por los machos presentaron valores superiores de 0.5 en el eje verde-rojo (Figura 7).

Desempeño en la discriminación de los frutos

Se encontró diferencia significativa en el desempeño en la detección de frutos entre ambos tipos de vista a color, los fenotipos tricromáticos (SML, SAL, SMA) siempre presentaron valores mayores en la detección de frutos que los dicromáticos (SL, SA, SM) (Cuadro 2a, Figura 9ab). Entre los fenotipos, el fenotipo tricromático que posee los pigmentos sensibles a 532 nm y 562 nm (SML), no solo fue mejor que los fenotipos dicromáticos, sino que también fue mejor que los otros dos fenotipos tricromáticos (Cuadro 2b, Figura 9b). Por otro lado, ningún fenotipo dicromático mostró diferencia en la capacidad de detectar frutos (Cuadro 2c, Figura 9a).

CONCLUSIONES

Contrario a lo esperado, en general, los monos araña no mostraron evidencia de consumir frutos ricos en sacarosa en su dieta. De hecho en la pulpa de los frutos consumidos por este primate predominó la concentración de glucosa y fructosa. Estos resultados sugieren que la sacarosa no cumple un papel importante en la escogencia de los frutos por los primates y que por el contrario, otros factores más que la concentración de azúcares específicos determinan la escogencia de los frutos. No obstante, esta conclusión no debe ser generalizada a toda la dieta de este primate, ya que algunas especies de plantas probablemente utilicen la sacarosa para atraer primates debido a que sus frutos no puedan ser consumidos por otros vertebrados frugívoros. Por otra parte, es posible que los monosacáridos puedan jugar un papel importante en la atracción de los vertebrados frugívoros a nivel general. Desde el punto de vista del frugívoro, los monosacáridos le proveen energía rápidamente asimilable y desde el punto de vista de la planta, esta pueda

atraer mayor variedad de frugívoros que potencialmente la beneficien en la dispersión de sus semillas.

Por otro lado, es probable que el color desempeñe un papel importante en la escogencia de los frutos, debido a que tanto la vista dicromática como la vista tricromática pueden detectar los frutos de la dieta de este primate. De este modo, la vista dicromática no es del todo desventajosa en la escogencia de los frutos por color, como se ha establecido anteriormente, y por consiguiente, la vista a color polimórfica en primates es útil para la escogencia de los frutos para un frugívoro. Sin embargo, al igual que se ha encontrado en otros estudios (Osorio & Vorybyev, 1996, Sumner & Mollon, 2000, Regan *et al.* 1998) y a pesar que los individuos dicromáticos pueden detectar los frutos de la dieta, estos detectan los frutos con mayor dificultad que los individuos tricromáticos. Sin embargo, la ventaja que tienen los individuos tricromáticos sobre los individuos dicromáticos, se puede ver disminuida por el efecto de las relaciones agonísticas entre individuos del género *Ateles*.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, G. 1879. The colour sense: its origin and development. Londres: Trübner.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. Behaviour 49:227-267.
- Alves-Costa, C. P & A. V. Lopes. 2001. Using artificial fruits to evaluate fruit selection by birds in the field. Biotropica 33:713-717.
- Chapman, C. L. 1990. Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. Behav. Ecol. Sociobiol. 26:409-414.

- Chen, J., X.B Deng, Z. L. Bai, Q. Yang, G. Q. Chen, Y. Liu & Z.-Q. Liu. 2001. Fruit characteristics and *Muntiacus muntjak vaginalis* (Muntjac) visits to individual plants of *Choerospondias axillaris*. *Biotropica* 33:718-722.
- Dennys, V. & C. M. Hladik. 1988. Le seuil préférence du saccharose chez les prosimiens de Madagascar et son implication dans le comportement alimentaire. *Biol. Behav.* 13:43-48.
- Dominy, N. J. & P. W. Lucas. 2001. Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature* 410:363-366.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, C. Vázquez-Yáñez & A. Orozco-Segovia. 1984. Comparison of frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and bats (*Artibeus jamaicensis*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Am. J. Primatol.* 7:3-13.
- Garber, P. 1987. Foraging strategies among living primates. *Ann. Rev. Anthropol.* 16:339-364.
- Handley, C. O., A. L. Gardner, & D. E. Wilson. 1991. Food habits. En *Demography and natural history of the common fruit bat, Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama (eds. C. O. Handley, D. E. Wilson & A. L. Gardner) pp. 141-146. Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Hartshorn, G. S. 1983. Plants: Introduction. En *Costa Rican natural history* (ed. D. H. Janzen) pp. 118-157. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Herrera M., L. G. 1999. Preferences for different sugars in Neotropical nectarivorous and frugivorous bats. *J. Mammal.* 80:683-688.
- Hladik, A. & Hladik, C. M. 1969. Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *Terre Vie* 23:25-117.

- Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang & J. A., Jr., Tosi. 1971 Forest environments in tropical life zones: A pilot study. Oxford: Pergamon Press.
- Howe, H. F & G. A. Vande Kerckhove. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science* 210:925-927.
- Jacobs, G.H. 1993. The distribution and nature of color vision among mammals. *Biol. Review.* 68:413-471.
- Jacobs, G. H. 1998. A perspective on color vision in platyrrhine monkeys. *Vision Res.* 38: 3307-3313.
- Jacobs, G.H., J. F. Deegan III, J. Neitz, M. A. Crognale & M. Neitz. 1993. Photopigments and color vision in the nocturnal monkey, *Aotus*. *Vision Res.* 33:17773-17783.
- Jacobs, G. H., M. Neitz, J. F. Deegan II & J. Neitz. 1996 Trichromatic colour vision in New World monkeys. *Nature* 382: 156–158.
- Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science* 219:187-189.
- Janson, C. H., E. W. Stiles & D. W. White. 1986. Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkey: A multivariate approach. En *Frugivores and seed dispersal* (eds. A. Estrada y T. H. Fleming.) pp. 83-92. Junk, Dordrecht.
- Jordano, P. 2000 Fruits and frugivory. En *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition (ed. M. Fenner), pp. 125–166. Wallingford, UK: CABI Publications.
- Kelber, A., M. Vorobyev, and D. Osorio. 2003. Animal colour vision: behavioural tests and physiological concepts. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 78: 81-118.
- Kinghorn, A. D. & D. D. Soejart. 1986. Sweetening agents of plant origin. *CRC critical review in plant science* 4:79-120.

- Klein, L. L. 1972. The ecology and social organization of the spider monkey *Ateles belzebuth*. Ph.D. Dissertation, University of California, Berkeley.
- Lambert, J. & P. Garber. 1998. Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. *Am. J. Primatol.* 45:9-28.
- Laska, M., E. Carrera-Sánchez, J. A. Rodríguez-Rivera & E. Rodríguez-Luna. 1996. Gustatory thresholds for food-associated sugars in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Am. J. Primatol.* 39:189-193.
- Laska, M., E. Carrera-Sánchez & E. Rodríguez-Luna. 1998. Relative taste preferences for food associated sugars in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Primates* 39:91-96.
- Laska, M., E. Schull & H.-P. Scheuber. 1999. Taste preference thresholds for food-associated sugars in Baboons (*Papio hamadryas anubis*). *Inter. J. Primatol.* 20:25-34.
- Leighton, M. 1993. Modeling dietary selectivity by Bornean orangutans: evidence for integration of multiple criteria in fruit selection. *Inter. J. Primatol.* 14:257-313.
- Levey, D. J., T. C. Moermond & J. S. Denslow. 1994. Frugivory: an overview. En *La Selva: ecology and natural history of a neotropoical rain forest* (eds. L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn) pp. 282-294. Chicago: The University of Chicago Press.
- Lucas, P. W., T. Beta, B. W. Darvell, N. J. Dominy, H. C. Essackjee, P. K. Lee, D. Osorio, L. Ramsden, N. Yamashita & T. D. B. Yuen. 2001. Field kit to characterize physical, chemical and spatial aspects of potential foods of primates. *Folia Primatol.* 72:11-15.
- Lucas, P. W., Dominy, N. J., Riba-Hernández, P., Stoner, K. E., Yamashita, N., Loría-Calderon, E., Petersen-Pereira, W., Rojas-Durán, Y., Salas-Pena, R., Solis Madrigal,

- S., Osorio, D. & Darvell, B. W. 2003. Evolution and function of routine trichromatic vision in primates. *Evolution*, en prensa.
- MacLeod, D. I. & R. M. Boyton. 1979. Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. *F. Opt. Soc. Am.* 69:1183-1186.
- Martínez Del Río, C. & Restrepo, C. 1993. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. *Vegetatio* 107/108:205-216.
- McPherson, J. M. 1988. Preferences of Cedar Waxwing in the laboratory for fruit species, colour and size: a comparison with field observations. *Animal Behavior* 36:961-969.
- Mollon, J.D. 1991. Uses and evolutionary origins of primate color vision. En *Evolution of the eye and visual system* (eds. Cronly-Dillon, J.R. & Gregory R.L.) pp. 306-319. London:Macmillan..
- Nagy, S. & P.E. Shaw. 1980. Tropical and subtropical fruits: composition nutritive values, properties and uses. Westport, Connecticut: Avi Publishing Company.
- Nunes, A. 1998. Diet and feeding ecology of *Ateles belzebuth* at Maracá Ecological Station, Roraima, Brazil. *Folia Primatol.* 69:61-76.
- O'Brien, T. G., M. F. Kinnaird, E. S. Dierenfeld, N. L. Conklin-Brittain, R. W. Wrangham & S.C. Silver. 1998. What's so special about figs? *Nature* 392:668.
- Osorio, D. & M. Vorobyev. 1996. Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proc R. Soc. Lond. B.* 263:593-599.
- Palmeirim, J. M., D. L. Gorchoy, & S. Stoelson. 1989. Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats? *Oecologia* 79:403-411.
- Polyak, S. 1957. The vertebrate visual system. Chicago: Chicago University Press.

- Quesada, F. J., Q. Jiménez. N. Zamora, R. Aguilar & J. González. 1997. Árboles de la Península de Osa. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Regan, B. C., C. Julliot, B. Simmen, F. Viénot, P. Charles-Dominique, & J.D. Mollon. 1998. Frugivory and colour vision in *Alouatta seniculus*, a trichromatic platyrrhine monkey. *Vision Res.* 38:3321-3327.
- Regan, B. C., C. Julliot, B. Simmen, F. Viénot, P. Charles-Dominique & J. D. Mollon. 2001. Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 356:229–283.
- Skutch, A. F. 1980. Arils as food of tropical American birds. *Condor* 82:31- 42.
- Snodderly, D. M. 1979 Visual discriminations encountered in food foraging by a neotropical primate: implications for the evolution of color vision. En *The behavioral significance of color* (ed. E. H. J. Burt), pp. 238–279. New York & London: Garland STMP Press.
- Sumner, P. & J. D. Mollon. 2000. Catarrhine photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. *J. Exp. Biol.* 203:1963–1986.
- Sunderland, G. & A. Sclafani. 1988. Taste preferences of squirrel monkeys and bonnet macaques for polycose, maltose and sucrose. *Phys. Behav.* 43:685-690.
- Sour, C. y A. Gautier-Hion. 1986. Fruit selection by a forest guenon. *J. of Animal Ecol.* 55:235-244.
- Symington. M. 1987. Ecological and social correlates of party size in the black spider monkey, *Ateles paniscus chamek*. Ph D. Dissertation, Princeton University, Princeton.
- Vorobyev, M., Brandt, R., Peitsch, D., Laughlin, S. & R. Menzel. 2001. Colour thresholds and receptor noise: behaviour and physiology compared. *Vision Res.* 41: 639-653.

- Vorobyev, M. & D. Osorio. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 265: 351-358.
- Wheelwright, N. T. & C. H. Janson. 1985. Color of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forest. *Am. Nat.* 126:777-799.
- Willson, M. F. & C. J. Whelan. 1990. The evolution of fruit color in fleshy fruited . *Am. Nat.* 136:790-809.
- Willson, M. F., D. A. Graft & C. J. Whelan. 1990. Color preferences of frugivorous birds in relation to the colors of fleshy fruits. *Condor* 92:545-555.
- Willson, M. F. & T. A. Comet. 1993. Food choices by northwestern crows: experiments with captive, free ranging and hand-raised birds. *Condor* 95:596-615.
- Worthington, A. 1990. Comportamiento de forrajeo de dos especies de saltarines en respuesta a la escasez de frutos. En *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo* (eds. E. G. Leigh, R. Stanley & D. M. Windsor) pp. 285-304. Panama: Smithsonian Tropical Research Institute.
- Wrangham, R. W., N. L. Conklin, G. Etot, J. Obua, K. D. Hunt, M. D. Hausser & A. P. Clark. 1991. The value of figs to chimpanzees. *Inter. J. Primatol.* 14:243-256.
- Yokoyama, S. & R. Yokohama. 1996. Adaptive evolution of photoreceptors and visual pigments in vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:543-567.

CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. Concentración de carbohidratos solubles (mM) en la pulpa de las especies de frutos consumidos por *A. geoffroyi*, porcentaje de tiempo utilizado en el consumo de frutos y clasificación de las especies consumidas de acuerdo al o a los grupos de consumidores principales de frugívoros (A: Aves, P: Primates, M: murciélagos). Los valores de concentración de los azúcares representan el promedio \pm la desviación estándar.

Familia	Especie	%	N	Glucosa	Sucrosa	Fructosa	Consumidor
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i> L.	2.3	18	113.7 \pm 24.4	0.3 \pm 0.77	114.9 \pm 28.7	A ⁹ , P ⁸ , M ^{1,3}
Apocynaceae	<i>Lacmellea panamensis</i> (Woodson) Markgr.	1.8	7	74.3 \pm 23.8	4.5 \pm 8.2	112 \pm 35.5	P ⁹
Araceae	<i>Anthurium</i> sp.	0.4	1	210.8	0	24.84	A ⁸ , P ⁹
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	1.2	5	78.4 \pm 54.4	2.1 \pm 2.2	25.1 \pm 112.7	A ⁷ , P ⁴
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) DC.	1.5	1	79.4	17.4	24.1	A ⁹ , P ⁹
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	0.2	2	121.4 \pm 23.1	0	87.1 \pm 20.1	A ² , P ² , M ¹
	<i>Pourouma bicolor</i> Mart.	0.7	1	9.0	1.9	100.4	A ⁹ , P ⁹
Chrysobalanaceae	<i>Licania</i> sp.	0.4	4	87.2 \pm 84.5	0.7 \pm 1.5	101.4 \pm 100.5	A ¹ , P ⁹ , M ¹
Clusiaceae	<i>Clusia rosea</i> Jacq.	1.2	1	4.9	0.2	4.4	A ⁵ , P ⁹
	<i>Garcinia madruno</i> (Kunth) Hammel	0.4	2	0.4 \pm 0.1	0.2 \pm 0.8	59.5 \pm 82.7	P ⁹
Convolvulaceae	Unidentified species 1	1.1	7	19.7 \pm 25.8	25.1 \pm 33.3	24.2 \pm 35.9	P ⁹
	Unidentified species 2	1.4	18	83.4 \pm 38.5	80.1 \pm 25.4	81.5 \pm 53.2	P ⁹
Humiriaceae	<i>Humiriastrium diguense</i> Cuatrec.	1.4	3	19.7 \pm 9.5	44 \pm 5.5	19.4 \pm 12.1	P ⁹
Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i> sp (<i>B. crispa</i> A. Juss.)	2.4	2	77.2 \pm 19.8	4.4 \pm 7.8	75.3 \pm 20.7	A ⁷ , P ⁹
Marcgraviaceae	<i>Souroubea vallicola</i> Woodson ex de Rooy	1.8	14	27.2 \pm 39.9	2.1 \pm 2.8	33.4 \pm 47.2	A ⁵ , P ⁹
Melastomataceae	Unidentified species 3	0.2	3	79.1 \pm 23.2	2.9 \pm 11.9	80.3 \pm 27.5	A ⁸ , P ⁹
Mimosaceae	<i>Inga</i> sp.	3.8	1	59.7	49.2	98.8	P ⁹
Moraceae	<i>Brosimum</i> sp. (<i>B. costaricanum</i> Liebm.)	1.2	4	59.3 \pm 28.7	0	23.1 \pm 32	A, P ^{8,1} , M ¹

	<i>Ficus colubrinae</i> Standl.	0.2	3	77.3 ± 59.2	0	20.2 ± 42.2	A ⁶ , P ² , M ¹
	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	1.3	3	99.1 ± 44.1	0	99.3 ± 44.0	A ¹ , P ¹ , M ¹
Myristicaceae	<i>Virola</i> sp. (<i>V. sebifera</i> Aubl.)	2.3	13	20.2 ± 21.5	0.2 ± 0.5	12.4 ± 17.3	A ⁵ , P ⁹
Rubiaceae	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.	0.9	3	125.0 ± 28.4	8.4 ± 14.2	222.7 ± 21.4	P ⁹
	Unidentified species 4.	0.3	3	217.4 ± 54.2	0	245.4 ± 71.7	A ⁹ , P ⁹
Sapindaceae	<i>Dilodendron costaricense</i> (Radlk.) A.H. Gentry & Steyerm	0.5	5	112.7 ± 47.2	98.2 ± 25.1	32.7 ± 32.3	P ⁹
Sapotaceae	<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	1.2	3	70.45 ± 78.3	100.2 ± 72.3	74.1 ± 72.8	P ⁹
	<i>Elaeoluma glabrescens</i> (Mart. & Eichler) Aubrév.	22.5	2	99.3 ± 39.5	23.1 ± 12.4	101.1 ± 42.3	P ⁹
Tiliaceae	<i>Mortonioidendron anisophyllum</i> (Standl.) Standl & Steyerm.	23.7	9	328.2 ± 110.5	0	432.1 ± 82.2	A ⁹ , P ⁹

Fuente de información para la clasificación de las especies de acuerdo al o a los grupos de consumidores que se han reportado que consumen principalmente dichas especies: Estrada *et al.* 1984¹, Levey *et al.* 1994², Handley *et al.* 1991³, Hladik & Hladik 1969⁴, Skutch 1980⁵, Palmeirim 1989⁶, Quesada *et al.* 1997⁷, Worthington 1990⁸, observaciones personales⁹.

Cuadro 2. Comparación en el desempeño en la detección de frutos de los seis fenotipos de vista a color presentes en *A. geoffroyi*. Los números representan el porcentaje de especies de la dieta de *A. geoffroyi* que los fenotipos en las hileras detectan mejor (la diferencia en el desempeño > 1 jnd) que los fenotipos en las columnas.

A) Vista tricromática vs. Vista dicromática *

wavelength	535	550	562
535/562	74 %	72 %	62 %
535/550	50 %	41 %	44 %
550/562	41 %	38 %	35 %

B) Fenotipos tricromáticos

wavelength	535/562	535/550	550/562
535/562	X	61 %	64 %
535/550	0 %	X	15 %
550/562	0 %	0 %	X

C) Fenotipos dicromáticos

	535	550	562
535	X	10 %	17 %
550	25 %	X	7
562	33 %	25 %	X

* = en ningún caso la vista dicromática no fue mejor que la vista tricromática.

Cuadro 3. Especies de fruto que fueron consumidos por los machos de *A. geoffroyi*.

* = especies en las que los machos utilizaron más tiempo en consumir frutos del total de 2 hr. y 30 min de observación del comportamiento de forrajeo.

Especies	Porcentaje de tiempo
Convolvulaceae Spl	3
<i>Byrsonima crisper</i>	0.96
<i>Clusia rosea</i>	1
<i>Compsoeura sprucei</i>	0.48
<i>Elaeoluma glabrescens</i>	12.54*
<i>Dendropanax arboreus</i>	1.47
<i>Dilodendron costarricense</i>	0.89
<i>Guarea grandifolia</i>	0.79
<i>Inga sp</i>	9.4*
<i>Jacaratia spinosa</i>	0.96
<i>Lacmellea panamensis</i>	5.36*
<i>Mortoniendron anisophyllum</i>	22.66*
<i>Pourouma bicolor</i>	2.3
<i>Pouteria torta</i>	1.6
<i>Rubia sp</i>	0.55
<i>Souroubea vallicola</i>	0.25
<i>Spondias mombin</i>	2.13
<i>Humiriastrum diguense</i>	2.5*
<i>Viola koschnyi</i>	3.95*
<i>V. sebifera.</i>	1.45

Figura 1. Modelo de herencia de los pigmentos retinales (opsinas) en primates platirrinios. El cromosoma autosómico codifica invariablemente opsinas sensibles a 430 nm (S), mientras que las opsinas sensibles en la región media (M) y alta (L) del espectro de luz son codificadas por un gen en el cromosoma X. En los platirrinios existe un locus polimórfico en el cromosoma X, usualmente de tres alelos (M, A, L) que codifican dichas opsinas. Los machos al poseer un solo cromosoma X van a tener vista dicromática ya que solamente van a poseer una opsina sensible en las regiones altas del espectro y otra opsina sensible en regiones bajas del espectro de luz. En el caso de las hembras, aunque tienen dos cromosomas X, es posible que hereden la misma opsina en ambos cromosomas, de modo que adquieren vista dicromática al igual que los macho. Por el contrario, si heredan dos opsinas diferentes, puede adquirir vista tricromática por procesos de inactivación aleatoria del cromosoma X.

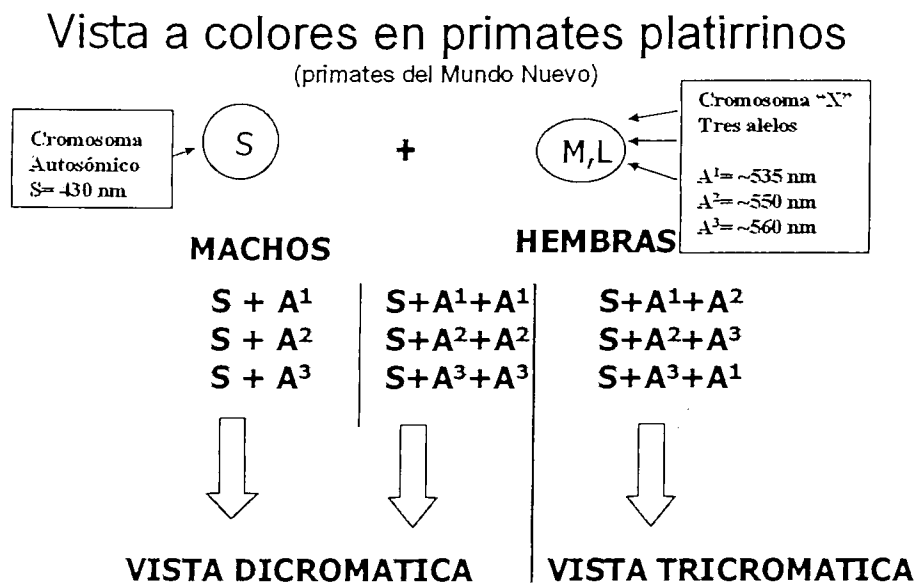


Figura 2. Localización del sitio de estudio.

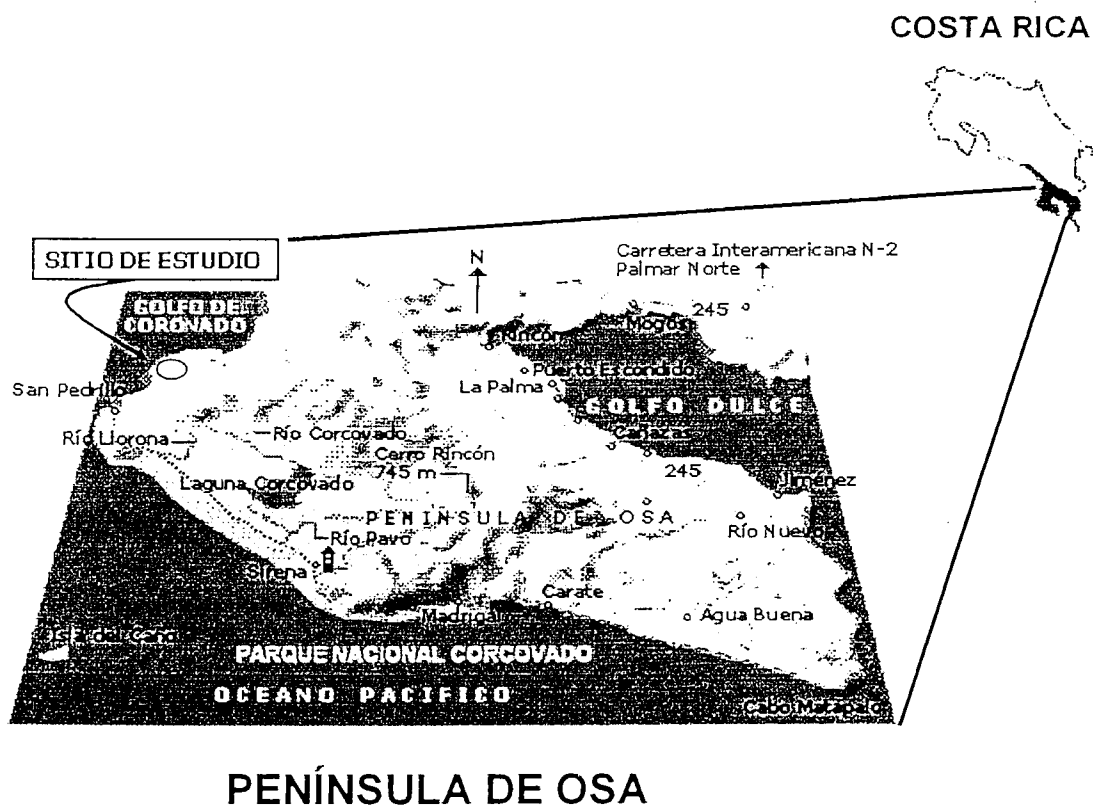
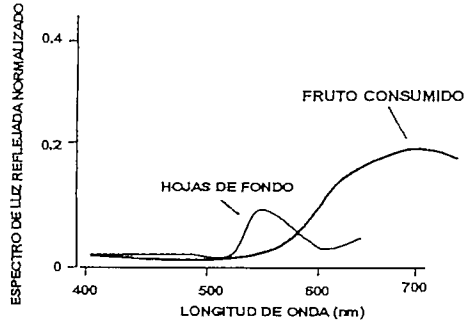


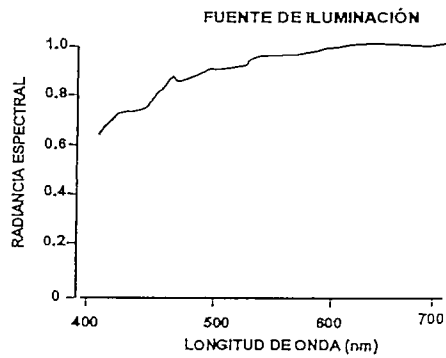
Figura 3. Modelo de percepción de colores por primates.

A) Espectro de la luz reflejada por los frutos consumidos y las hojas de fondo

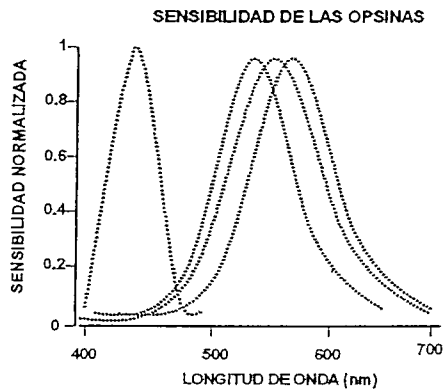


Multiplicado por

B) Espectro de la fuente de iluminación, en este caso es el espectro de luz a cielo abierto.



Multiplicado por e integrado por
C) Sensibilidad de las opsinas en los conos



E) Absorción de cuantos por los conos

$$(Q_s, Q_m, Q_a, Q_l)$$

Figura 4. Comparación de la concentración de glucosa, fructosa y sacarosa (mM) en la pulpa de los "frutos consumidos" y "frutos no-consumidos" por *A. geoffroyi*. Los "cuadros" representan el valor del promedio \pm el error estándar, las "patillas" representan el promedio \pm la desviación estándar, y los círculos representan el promedio ($N = 13$ especies, * $P < 0.05$, Prueba de T de Student pareada). Los cuadros blancos representan los frutos "consumidos" y los cuadros negros representan los frutos "no-consumidos".

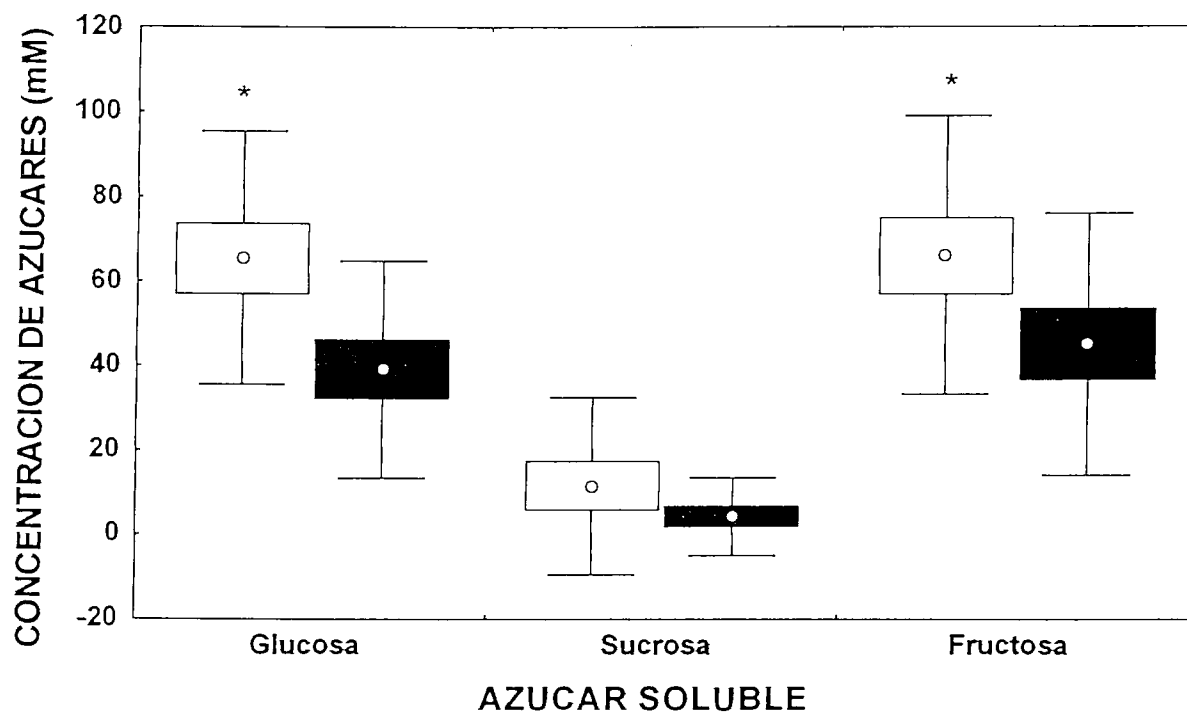


Figura 5. Comparación de la concentración de glucosa, fructosa y sacarosa (mM) en los frutos consumidos por *A. geoffroyi*. Los frutos se categorizaron de acuerdo al grupo(s) principal de vertebrados consumidores. Los "cuadros" representan el promedio \pm el error estándar, las "patillas" representan el promedio \pm la desviación estándar, y los círculos representan el promedio. Los "cuadros" blancos representan los valores de glucosa, los "cuadros" negros representa los valores de sacarosa y los "cuadros" con líneas diagonales representan los valores de fructosa (N = 26 especies; *P < 0.05, **P < 0.005, ANDEVA).

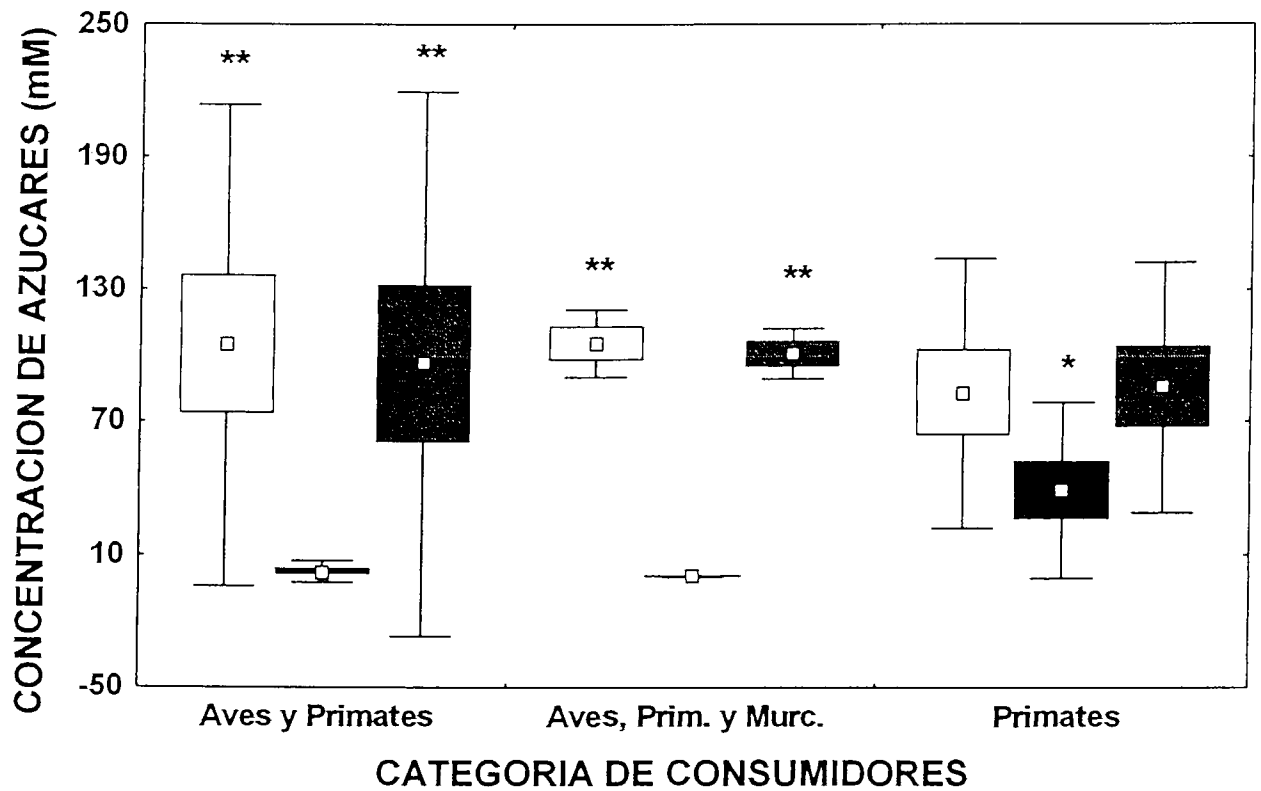


Figura 6. Relación entre la concentración de azúcares solubles y el porcentaje de tiempo utilizado en consumir frutos por *A. geoffroyi*. A) Glucosa ($r = 0.212$, $p > 0.05$, $N = 27$), B) Sacarosa ($r = 0.107$, $p > 0.05$, $N = 27$), y C) Fructosa ($r = 0.179$, $p > 0.05$, $N = 27$), Coeficientes de rangos de Spearman.

A)

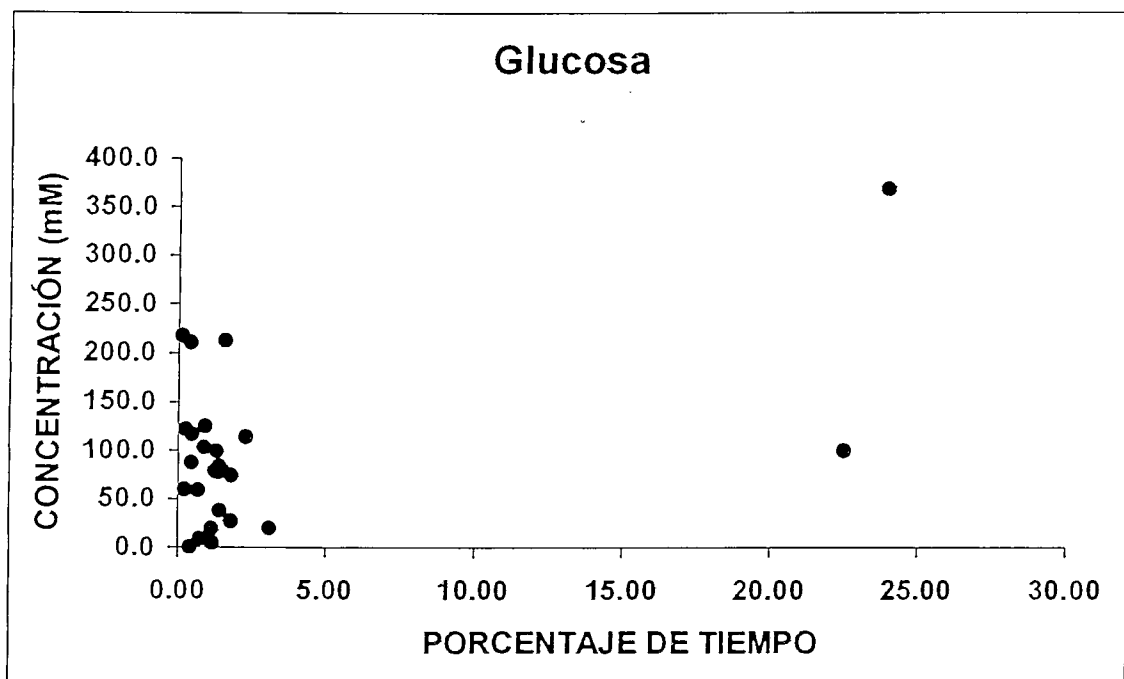


Figura 7. Distribución del color de los frutos consumidos por los monos araña (*A. geoffroyi*) en relación al color de las hojas que constituyeron el fondo cuando escogieron los frutos. Los valores fueron calculados utilizando la sensibilidad de los conos de un ojo tricromático normal (S = 430nm, M = 535nm, L = 562nm). Los círculos negros representan el promedio del color de las hojas, mientras que los círculos blancos representan el promedio del color de las especie de fruto consumidas (N = 39 especies). Los círculos marcados con un punto representan las especies de fruto que también fueron consumidas por los machos. Los puntos marcados con letras corresponden a las especies más importantes de la dieta de frutos de *A. geoffroyi*. En orden de importancia Ma = *Mortioniodendron anisophyllum*, Eg = *Elaeoluma glabrescens*, Isp = *Inga sp.* Vs = *Virola sebifera* y Vk = *Virola koschnyi*.

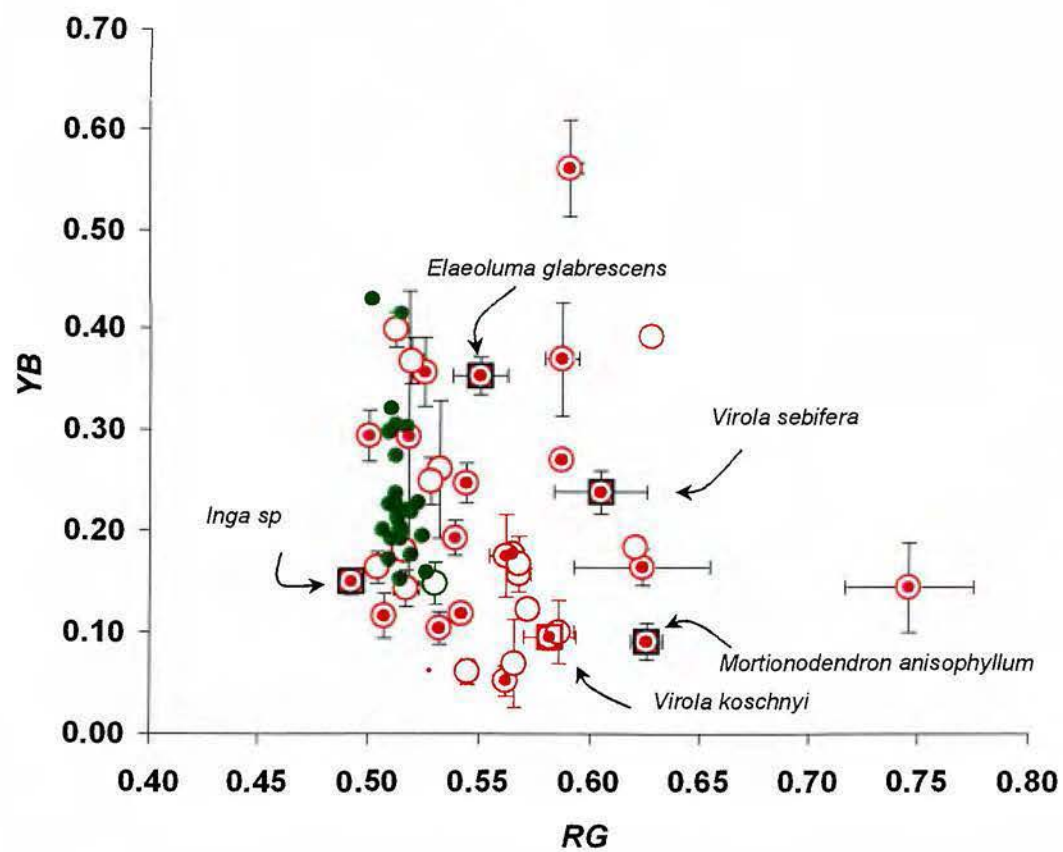


Figura 8. Simulación de la diferencia en la percepción de colores entre individuos con vista tricromática e individuos con vista dicromática. (Tomado de <http://www.vischeck.com>).



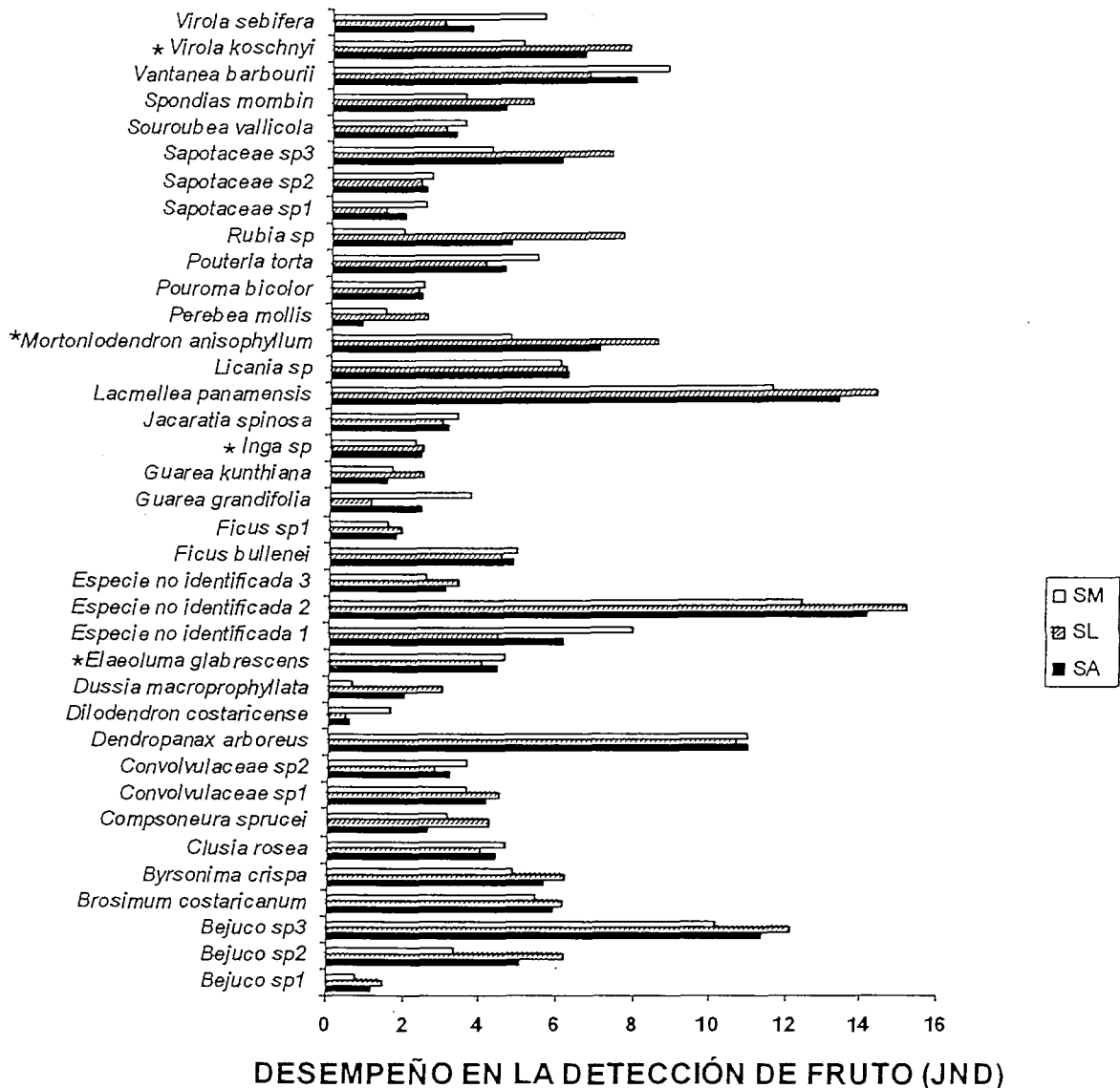
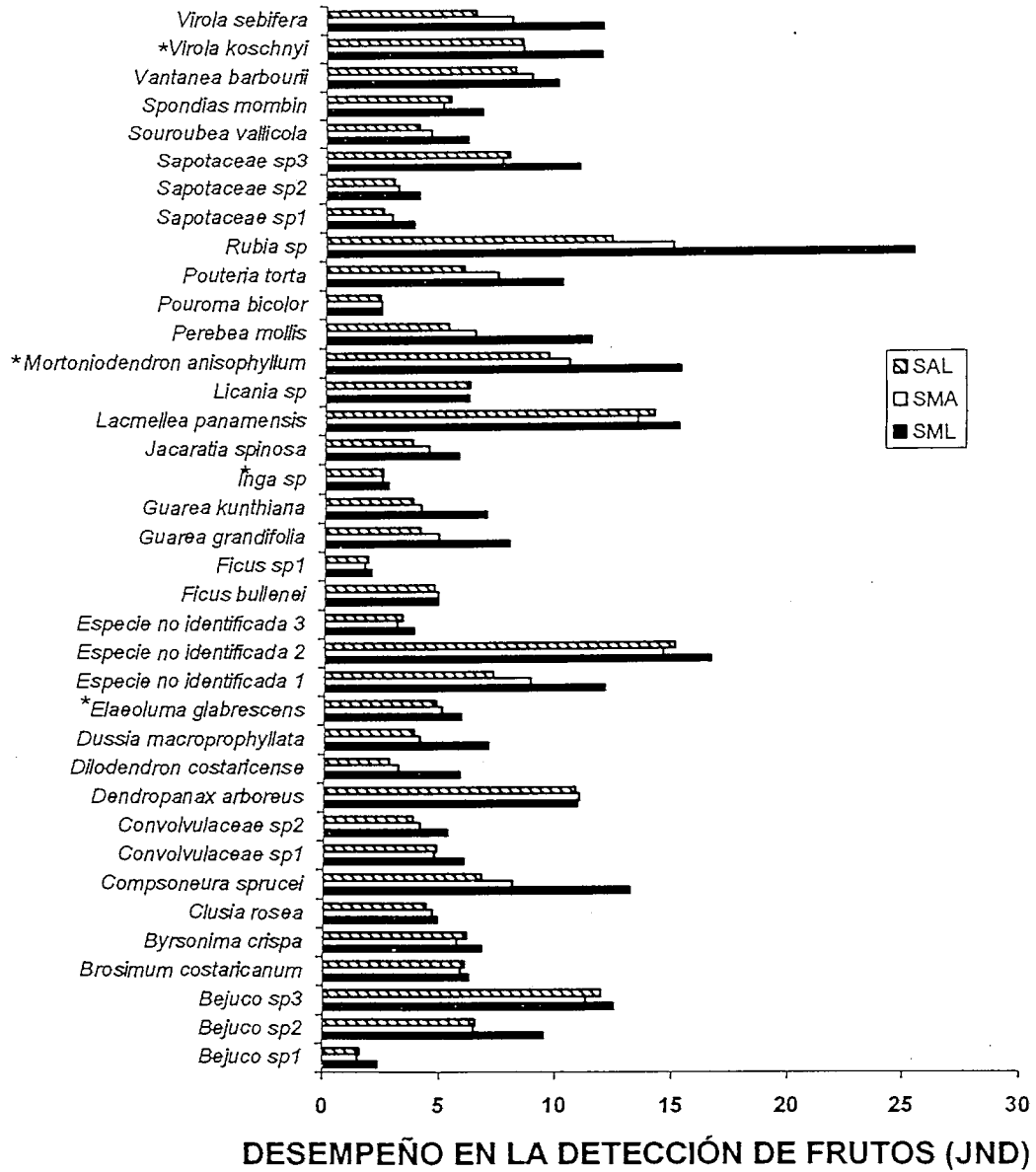
VISTA TRICROMÁTICA NORMAL (430nm, 532nm, 562nm)	VISTA DICROMÁTICA (430nm, 562 nm)
 A photograph of a flower bud with green sepals and a red and white petal, set against a background of green leaves. This image represents normal trichromatic vision.	 The same flower bud as in the left image, but perceived by a dichromat. The red petal appears as a blueish-purple, and the green leaves appear as various shades of brown and tan.

Figura 9. Desempeño en la detección de frutos por los seis fenotipos de vista a color presentes en *A. geoffroyi*. S = 430 nm, M = 535 nm, A = 550 nm y L = 562 nm. A) Desempeño por los fenotipos dicromáticos (SM, SA, SL). B) Desempeño por los fenotipos tricromáticos (SML, SAL, SMA). Las especies son detectadas cuando presentan valores mayores de 1 jnd. *= especies más importantes en la dieta de *A. geoffroyi*.

A) Vista dicromática



B) Vista tricromática



Palabras Claves: *Ateles geoffroyi*, Costa Rica, primates frugívoros, composición de azúcares solubles en frutos, síndromes de dispersión, monos Araña, preferencia de azúcares, Platirrinos, detección de frutos, polimorfismo de la vista a color, vista a color, frugivoría.

Dra. Kathryn E. Stoner Smith, Directora de la investigación

Escuela de Biología

ARTÍCULOS CIENTÍFICOS

The sugar composition of fruits in the diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in tropical humid forest in Costa Rica

PABLO RIBA-HERNÁNDEZ

Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología, San Pedro, Costa Rica

Running Title: Sugars in fruits consumed by spider monkeys

KEY WORDS: *Ateles geoffroyi*, Costa Rica, frugivorous primates, fruit sugar composition, seed dispersal syndromes, spider monkeys, sugar preferences

ABSTRACT. Spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) detect sucrose at a threshold lower than any primate yet tested and prefer sucrose to glucose or fructose in laboratory tests. This preferential selection of sucrose led to the hypothesis that such acute discrimination is related to a diet of sucrose-rich fruits. Furthermore, it has been suggested that fruit sugars may be related to distinct guilds of vertebrate seed-dispersers. The objectives of this study were: (1) to test if spider monkeys select sucrose-rich fruits both within and among plant species, and (2) to test the hypothesis that sugar concentration is related to bird, bat, or monkey seed dispersal syndromes. Data were collected from one troop of spider monkeys in south-western Costa Rica. Interspecific comparison of ingested fruits shows that spider monkeys consumed species with significantly higher concentrations of glucose and fructose than sucrose. Similarly, at the intraspecific level, food-fruits had significantly more fructose and glucose than non-food fruits, but no difference was found for sucrose. The three different sugar types were not correlated with the importance of the species in the diet based on the amount of time they spent consuming each species. Although sucrose concentrations were significantly higher in primate-dispersed species compared to those dispersed by other vertebrates, soluble carbohydrates in primate-dispersed fruits were principally composed of glucose and fructose. Neither fructose nor glucose concentrations showed significant differences across the three categories of seed dispersal.

INTRODUCTION

Soluble carbohydrates are a key biochemical reward in fruits, being reported to influence fruit choice by a wide variety of vertebrate frugivores, including birds, bats and primates (Herrera 1987, Janson *et al.* 1986, Johnson *et al.* 1985, Leighton 1993, Wendeln *et al.* 2000, Wrangham *et al.* 1991). More specifically, there is some evidence for selective preferences for particular sugars in frugivorous vertebrates. Passerine frugivorous birds prefer glucose and fructose to sucrose (Martínez del Rio & Restrepo 1993), while frugivorous bats prefer sucrose to fructose and glucose (Herrera 1999a, Herrera M. *et al.* 2000). With respect to primates, there is little detailed information available regarding specific sugar preferences. In fact, the sugar composition of primate fruits is largely unknown due to the historic reliance on total soluble carbohydrates to characterize pulp reward (Janson *et al.* 1986, Leighton 1993, Wrangham *et al.* 1991).

Recently, laboratory studies on spider monkeys (*Ateles geoffroyi*), baboons (*Papio hamadryas anubis*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) have shown that simple-stomached primates prefer sucrose to either fructose or glucose (Laska 1997, Laska *et al.* 1996, 1998, 1999a, 1999b). In particular, one experiment on three spider monkeys showed an exceptionally low taste threshold for sucrose (3 mM), compared to fructose (15 mM) and glucose (20 mM) (Laska *et al.* 1996). This sucrose threshold is the lowest for any primate yet tested, and it has been hypothesized that such acute discrimination may be related to their natural diet of fruits (Laska *et al.* 1996).

It has been suggested that vertebrate sugar preferences have evolutionary implications for fruit sugar composition as a means to attract seed dispersers (Baker *et al.* 1998, Herrera M. 1999a, Martínez del Río *et al.* 1992). In contrast, several studies have concluded that other factors override the effect of food composition in the natural diet. For example, Herrera (1999b) found that Neotropical frugivorous bats have different sugar preferences in experimental trials than the distribution of sugars in their natural diet. For some vertebrate species, other factors, such as the crop size of individual trees, have been recognized as important in determining which species of fruit are selected (Korine *et al.* 2000, Leighton 1993). In sum, it is unclear whether sugar concentrations are important in defining either fruit consumption by vertebrates or seed dispersal guilds.

The objectives of this study were: (1) to test if the diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) is dominated by sucrose-rich fruits, both within and among plant species; and (2) to test the hypothesis that sugar concentration is related to seed dispersal syndromes. We predict concordance with laboratory tests: that spider monkeys will consume fruit species with higher concentrations of sucrose in relation to other sugars, and that, within individual trees, they will prefer fruits with higher sucrose concentration (i.e. sucrose concentration in food will be greater than non-food). Finally, we predict that species whose fruits are only consumed by monkeys will have a higher concentration of sucrose, in relation to other sugars, than species whose fruits are consumed by other vertebrates.

METHODS

Study site

The study was conducted at Punta Rio Claro Wildlife Refuge (8°39'N, 83°44'E) on the Osa Peninsula in south-western Costa Rica. The vegetation in this area is classified as tropical humid forest (Holdridge *et al.* 1971). The mean annual rainfall is 3000 mm in the lowlands and 4000 mm in the uplands, with a marked dry season from December to April (Hartshorn 1983). The refuge encompasses an area of 700 ha including 300 ha of mature forest, 200 ha of forest in advanced regeneration or mature forest that has only experienced selective logging, and the rest being open areas or pastures.

This area has a relatively intact fauna being found approximately 5 km from Corcovado National Park, which encompasses a protected area of 41,788 ha (Franke 1993). Other vertebrates in the region that consume fruit, at least seasonally, include mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*), white-faced capuchin monkeys (*Cebus capuchinus*), coatimundis (*Nasua narica*), kinkajous (*Potos flavus*), and approximately 20 species of frugivorous bats (Riba & Stoner, pers. obs. based on unpublished mist-net data). Squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) and Baird's tapir (*Tapirus bairdii*) are no longer found in the refuge. However, both species are common in some areas of Corcovado and presumably were previously present at this site. At least 63 species of birds are found in the region that consume fruits, including the chestnut-mandibled toucan (*Ramphastos swainsonii*) and the scarlet macaw (*Ara macao*) (Stiles & Skutch 1989).

Data collection of foraging

The foraging behaviour of one troop of *A. geoffroyi* containing 30 individuals was studied from May 1999 through May 2000. Data were collected using 2-min focal animal observations to obtain information on fruit consumption (Altmann 1974). All individuals were identified to sex and age-class and focal animals were randomly changed after each 2-min observation. Only data from adults were included in the analysis because of the infrequent observations on juveniles. Data were collected two days per week from 600h -1800h.

Fruits were considered consumed (food) when monkeys bit into the fruit more than twice and swallowed the pulp or when the entire fruit was swallowed. Samples of food fruits were collected when monkeys accidentally dropped fruits or fruit pieces before consuming the entire fruit. Non-food fruits were the closest fruits on the branch to the fruit that was eaten. Samples of non-food fruits were obtained when monkeys were foraging and broke off a piece of the branch. When non-food fruit samples could not be obtained while collecting foraging data, we returned to the same tree the following day and used a telescopic tree pruner to collect samples. The importance of each fruit species in the diet was calculated as the percentage of feeding time spent on each fruit species with respect to time spent feeding on all fruit species.

Fruit samples were placed in separate plastic bags and extracts from pulp were prepared on the day of collection. We used a tissue homogenizer (Tissue-Tearor, Dremel, Racine, WISC, USA) to extract 0.1 g of fruit pulp in 5 ml of 50%

methanol (Lucas *et al.* 2001). After homogenization, pulp material was stored for 2 h to allow sedimentation and then filtered and stored in a refrigerator at 4° C.

To determine the role of sugars in targeting particular frugivorous vertebrates, we classified each species of fruit consumed by spider monkeys into one of three categories: (1) principally consumed by primates, 2) principally consumed by birds and primates, and 3) principally consumed by birds, primates, and bats. These data were compiled using personal observations and the published literature about seed dispersal (Estrada *et al.* 1984, Handley *et al.* 1991, Levey *et al.* 1994, Palmeirim *et al.* 1989, Quesada *et al.* 1997, Skutch 1980, Worthington 1990). Category 1 was only recognized when no observations of other consumers were made during our study and there were no published records of the species being consumed by other vertebrates. Other vertebrates may have consumed categories 2 and 3, but the main consumers were: birds and primates, and birds, primates and bats, respectively.

Laboratory method

Sugar concentration in fruit pulp was determined using a Dionex HPLC system (Dionex Corp. Sunnyvale, California, USA.) fitted with a Carbo Pac PA-1 column (4 x 250 mm), and a 10 µl sample loop with 4 mM NaOH isocratic solution (1 ml min⁻¹). An ED40 electrochemical detector fitted with a pulsed amperometric cell was used (Ko *et al.* 1998, Lee 1990). Sucrose, glucose and fructose were used as standards to calibrate the output. Other sugar standards were only used when unidentified sugars in the extracts appeared in appreciable concentrations.

The only example of this was arabinose, present in *Lacmellea panamensis* pulp.

To obtain the best correspondence with laboratory information and the mechanism of taste sensations, we recorded sugar concentrations in terms of molarity.

Statistical analysis

To test the hypothesis that spider monkeys consume sucrose-rich fruits, we used an ANOVA to compare the concentration of sucrose, glucose and fructose in food fruits, then we used a Tukey test to determine which pairs of sugar concentrations were significantly different from each other. Results on sugar concentration were log-transformed prior to analysis to normalize the data. To further evaluate if spider monkeys consume sucrose-rich fruits, paired t-tests were used to compare sugar concentrations of the three different sugar types in food versus non-food fruits for individual trees. Spearman rank correlation coefficients were used to evaluate if the concentration of different sugars was correlated with the importance of the species in the diet.

To test the hypothesis that the concentration of sucrose, fructose and glucose depends upon the dispersal syndrome, ANOVA tests were used to compare sugar concentration of the different sugar types across and within dispersal syndromes. Finally, to specifically test the hypothesis of Baker *et al.* (1998) that the *ratio* of sugars is important for different vertebrate dispersers we compared the ratio of glucose + fructose / sucrose among dispersal syndromes using a Kruskal-Wallis test and then used Mann-Whitney tests for pairwise comparisons to determine which pairs were significantly different from each other. Systat (1998) was used for all statistical comparisons.

RESULTS

Foraging data were collected over 64 days (24 days in the dry season and 42 in the rainy season) for a total of 460 contact hours. Observations were made for approximately 7 h per day (range 4-11 h). Fruits were consumed from 63 species with 32 of these species accounting for 80% of the time that spider monkeys dedicated to fruit consumption. The percentage of time devoted to feeding on each fruit species was calculated from a total of 1490 minutes of focal animal observations (745 events) (Table 1). Six species did not contain sucrose, while glucose and fructose were present in all consumed fruits (Table1). Species consumed contained a relatively greater amount of monosaccharides: 45% \pm 17.5 of total sugars was glucose, 47% \pm 19.3 fructose, and only 7.7% \pm 12.4 was sucrose. Sixty-two per cent of the species consumed had ratios that were approximately 1:1 for glucose and fructose, while 19% had more fructose than glucose and 19% had more glucose than fructose (Table 1).

The concentration of each sugar type, within the species consumed by spider monkeys, was significantly different ($F_{(2,72)} = 34.5$, $P < 0.0001$), with sucrose at lower concentrations than glucose and fructose (Tukey test, $P < 0.0001$; $P < 0.001$, respectively). However, the concentration of these two monosaccharides was not significantly different (Tukey test, $P = 0.982$). Similarly, the comparison within species showed that food fruits had significantly more fructose ($t = 1.16$, $P < 0.05$, $df = 12$) and glucose ($t = 2.87$, $P < 0.01$, $df = 12$) than non-food fruits, but no difference was found for sucrose concentration ($t = 2.16$, $P > 0.05$, $df = 12$; Figure 1).

Total sugar concentration was not correlated with the importance of fruit species in the diet ($r = 0.112$, $P > 0.05$, $N = 27$). Similarly, neither glucose concentration, ($r = 0.212$, $P > 0.05$, $N = 27$), fructose concentration ($r = 0.179$, $P > 0.05$, $N = 27$), nor sucrose concentration ($r = 0.107$, $P > 0.05$, $N = 27$) was correlated with the importance of the species in the diet. Approximately 48 % of spider monkeys' foraging time on fruits (12 species) was concentrated on species that are principally dispersed by primates in this area. Similarly, they spent 43% of their time (13 species) foraging on fruit species that are principally dispersed by primates and birds, while they only spent 9.1% of their foraging time (7 species) on fruits dispersed by primates, birds and bats (Table 1). Primate-dispersed fruits had a significantly higher concentration of sucrose ($F_{(2,22)} = 13.2$, $P < 0.005$) than fruits dispersed by other vertebrates; however, sucrose concentration was not significantly different from the concentration of glucose and fructose ($F_{(2,27)} = 3.1$, $P > 0.05$) in this group of fruit. In fact, monosaccharides dominated sugar concentration in primate-dispersed fruits ($35.7\% \pm 14.9$ of glucose and $46.6\% \pm 24.09$ of fructose, but only $17.7\% \pm 15.4$ of sucrose, Figure 2). Neither fructose ($F_{(2,22)} = 0.6$, $P = 0.541$) nor glucose ($F_{(2,22)} = 0.5$, $P = 0.626$) showed significant differences across the three categories of seed dispersal; however fructose and glucose were found at higher concentrations than sucrose in species dispersed by birds and primates ($F_{(2,30)} = 29.2$, $P < 0.0001$) and species dispersed by birds, primates, and bats ($F_{(2,9)} = 760$, $P < 0.0001$; Figure 2). The ratio of glucose + fructose / sucrose among dispersal syndromes was significantly different (Kruskal - Wallis $H = 7.8$, $P < 0.05$, Table 2) with pairwise comparisons showing that primate-

dispersed species had a significantly lower ratio than species dispersed by birds, bats and primates (Table 3).

DISCUSSION

Laska *et al.* (1996, 1998) have hypothesized that frugivorous primates use sweetness as a criterion for food choice. Sucrose may be especially important in the fruit choices of *A. geoffroyi* because this species prefers sucrose over glucose and fructose in laboratory trials, and detects sucrose at much lower concentrations than these other sugars (Laska *et al.* 1996, 1998). However, we found no evidence that spider monkeys consume sucrose-rich fruits in their natural diets. In fact, fruits dominated by monosaccharides predominated in the natural diet of *A. geoffroyi* (Figure 1). We should mention that time spent feeding on a particular fruit species does not necessarily reflect the amount ingested per unit time, as handling time of food items varies between species and over time (Altmann 1998).

Our observation that spider monkeys do not seek out sucrose-rich fruits is consistent with results obtained for neotropical frugivorous bats. In a laboratory study using the frugivorous bats, *Artibeus jamaicensis* and *Sturnira lilium*, Herrera (1999a) expected that these species would show preferences for the most common sugars in their natural diet (glucose and fructose). However, they showed preferences for sucrose, suggesting that other factors influence preference for sugar in neotropical bats that override the effect of food composition in their natural diet. This also may be the case of spider monkeys, which have shown preference for food with higher energy content and minerals in laboratory trials, but not for higher concentration of individual sugars (Laska *et al.* 2000).

The explanation for this may lie in whether sugars are distinguishable. Breslin *et al.* (1996) have suggested that sucrose, fructose and glucose are all probably detected by the same receptor in humans. These are thus qualitatively indistinguishable, perceived differences relating only to the intensity of receptor binding. They note, however, that the sweetness of maltose deviates from that of other sugars at high concentrations and that its detection must also involve some other mechanism. Rats can taste oligosaccharides, derived from starch, contained in a commercial corn starch syrup called Polycose (Sciafani 1991). Laska *et al.* (2001) recently have investigated this in four primates, the pigtailed macaque (*Macaca nemestrina*), the olive baboon (*Papio anubis*), a species of squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) and spider monkey (*Ateles geoffroyi*), showing that macaques prefer these oligosaccharides and maltose to simple sugars.

In contrast to Breslin *et al.*'s (1996) findings, recent research on taste receptors in mice has shown that one 'broadly tuned' sweet receptor, involving T1R2 and T1R3 gene products, responds strongly and evenly to sucrose and fructose, but not at all to glucose or maltose (Nelson *et al.* 2001). The equivalent study for human taste cells has yet to be performed. They might respond differently because genes coding for chemosensory G proteins are very variable between species (Nelson *et al.* 2001). The most parsimonious suggestion at present is to suggest that glucose, galactose, maltose and some oligosaccharides are all detected by a separate sweetness receptor from that which detects sucrose and fructose. However, it seems wiser at this stage not to generalize and to treat each sugar separately.

Evolutionary patterns of seed dispersal by other vertebrates may partially explain the dominance of glucose and fructose in the natural diet of spider monkeys. In passerine frugivorous birds, avoidance of sucrose has been partially explained because many species lack sucrase, the enzyme responsible for hydrolyzing sucrose into glucose and fructose (Martinez del Rio & Restrepo 1993). Interestingly, even birds that have a significant amount of sucrase avoid sucrose (Martínez del Río & Restrepo 1993). It appears that the fast passage rate of food constrains efficient hydrolysis of sucrose, thus causing many species of birds to avoid consuming this disaccharide, and increase the consumption of monosaccharides that can be assimilated quickly (Martínez del Río & Karasov 1990).

Although it is unlikely that these two physiological constraints are present in spider monkeys, it is possible that the physiological constraints of frugivorous passerine birds for metabolizing sucrose may have contributed to the dominance of monosaccharides in fruits in early angiosperms (Baker *et al.* 1998). As a consequence, the fruit diet of *A. geoffroyi* might have evolved in a predominantly bird-fruit dispersal system dominated by monosaccharides. Over time, some fruits may have increased husk protection as a defense against other selective pressures such as seed depredation by insect herbivores (Herrera 1982). These fruits, originally principally consumed by birds, would have been more difficult for birds to manipulate and thus these species would have been targeted by other animals for seed dispersal. As the change from monosaccharides to sucrose-rich fruits may respond quickly to natural selection (Ko *et al.* 1998), these newly protected fruits likely produced sucrose in their pulp to target primates and other

mammals that possess bony jaws, complex teeth and manipulative tongues that facilitate fruit processing (Janson 1983). This possible scenario could explain why primate-dispersed fruits had a significantly higher concentration of sucrose than fructose or glucose, in spite of the fact that they were principally dominated by glucose and fructose.

We suggest that monosaccharides in fruits may play an important role in overall attractiveness, not only to spider monkeys, but also to other frugivores in the Neotropics. Maintaining the strategy of attractiveness by monosaccharides may have benefits, both for the nutritional needs of frugivores and plant reproduction. In the case of frugivores, consuming sugar-rich fruits allows them to exploit a readily usable energy source that can be either used directly or stored as fats. Glucose and fructose are readily absorbed and can be metabolized directly. Furthermore, since glucose and fructose are rapidly absorbed in the small intestine, this allows frugivores to pass bulky materials like seeds more rapidly, allowing them to increase energy intake (Milton 1981). From the plant's point of view, sugar-rich fruits increase fruit removal from parent trees by being attractive to a variety of potential dispersers such as birds, primates and other mammals (Wheelwright & Orians 1982). Moreover, due to the rapid assimilation of these sugars, quicker seed passage rates through frugivores' intestines reduce seed damage by digestive processes.

The presence of low sensitivity thresholds for sugars and especially for sucrose in spider monkeys may represent a response to the high seasonality and unpredictable production of fruits in the Neotropics (Frankie *et al.* 1974, Newstrom *et al.* 1994). Low sensitivity thresholds broaden the perception of potential foods in

a changing environment by intensifying responses to foods of lower sugar concentration. Accordingly, subsistence human populations living in the dry, seasonal habitats of Africa (where fruits are less available) have a much lower detection threshold for sucrose and glucose (but not fructose) than those living in rain forests (Hladik & Simmen 1996). Laboratory studies have shown that lean mouse lemurs (*Microcebus murinus*) have a lower threshold for fructose (28–45 mM) than obese mouse lemurs (77–105 mM) (Hellekant *et al.* 1993), indicating that behavioural responses are plastic enough to respond to physiological conditions. In fact, some birds are able to compensate behaviourally for dietary changes in sugar concentrations (Witmer 1998). The adaptive significance of such acute sensory and behavioural mechanisms is clear given that even soluble sugars themselves may fluctuate in an unpredictable manner (Simmen & Sabatier 1996).

Since primates are more generalized feeders with respect to fruit syndromes than some other vertebrates (Janson 1983, present study) and the change from monosaccharides to sucrose-rich fruits may respond quickly to natural selection (Ko *et al.* 1998), maintaining low sugar thresholds is particularly important for a specialized frugivorous primate to facilitate the recognition of potential food items in periods of low resource availability. Future studies should evaluate the distribution of sugars in all available fruits with regard to seed dispersal syndrome.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Silvia Solis Madrigal and Wanda Petersen Pereira for their invaluable field assistance and Mabel Ip and Lawrence Ramsden for HPLC sugars analysis. We are grateful to the Research Grants Council of Hong Kong, National Geographic Society, and Marengo Beach and Rainforest lodge for providing financial assistance for this research. We thank German Llano, Clara Fernández and Franklin Araya for allowing us to work on their property when monkeys moved out of the wildlife refuge. We thank Nathaniel Dominy, Nayuta Yamashita, and three anonymous reviewers for helpful comments on a previous draft of this manuscript. This manuscript is dedicated to the memory of our friend Eduardo Miranda.

LITERATURE CITED

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- ALTMANN, S. A. 1998. *Foraging for survival: yearling baboons in Africa*. University of Chicago Press, Chicago. 610 pp.
- BAKER, H. G., BAKER, I. & HODGES, S. A. 1998. Sugar composition of nectar and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30:559-586.
- BRESLIN, P. A. S., BEAUCHAMP, G. K. & PUGH, E. N. 1996 Monoguesia for fructose, glucose, sucrose, and maltose. *Perception & Psychophysics* 58:327-341.
- ESTRADA, A., COATES-ESTRADA, R., VÁZQUES-YANEZ, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1984. Comparison of frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and bats (*Artibeus jamaicensis*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 7:3-13.
- FRANKE, J. 1993. *Costa Rica's national parks and preserves: a visitor's guide*. The Mountaineers, Seattle, Washington. 223 pp.
- FRANKIE, G. W., BAKER, H. G. & OPLER, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- HANDLEY, C. O., GARDNER, A. L. & WILSON, D. E. 1991. Food habits. Pp. 141-146 in Handley, C. O., Wilson, D. E. & Gardner, A. L. (eds). *Demography*

- and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- HARTSHORN, G. S. 1983. Plants: introduction. Pp. 118-157 in Janzen, D. H. (ed.). *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago.
- HELLEKANT, G., HLADIK, C. M., DENNYS, V., SIMMEN, B., ROBERTS, T. W. & GLASER, D. 1993. On the relationship between sweet taste and seasonal body weight changes in a primate (*Microcebus murinus*). *Chemical Senses* 18:27-33.
- HERRERA, C. 1982. Defenses of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-disperser interaction. *American Naturalist* 120:218-241.
- HERRERA, C. M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57:305-331.
- HERRERA M., L. G. 1999a. Sugar composition of fruit and nectar and preferences of bats: causes and consequences. *Acta Chiropterologica* 1:201-208.
- HERRERA M., L. G. 1999b. Preferences for different sugars in Neotropical nectarivorous and frugivorous bats. *Journal of Mammalogy* 80:683-688.
- HERRERA M., L. G., LEBLANC, D. & NASSAR, J. 2000. Sugar discrimination and gustatory thresholds in captive-born frugivorous Old World bats. *Mammalia* 64:135-143.
- HLADIK, A. & HLADIK, C. M. 1969. Rapports trophiques entre vegetation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *Terre et Vie* 23:25-117.
- HLADIK, C. M. & SIMMEN, B. 1996. Taste perception and feeding behavior in nonhuman primates and human populations. *Evolutionary Anthropology* 5:58-71.

- HOLDRIDGE, L. R., GRENKE W. C., HATHEWAY, W. H., LIANG, T. & TOSI, J. A. 1971. *Forest environments in tropical life zones: a pilot study*. Pergamon Press: Oxford. 747 pp.
- JANSON, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science* 219:187-189.
- JANSON, C. H., STILES, E. W. & WHITE, D. W. 1986. Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkey: a multivariate approach. Pp. 82-92 in Estrada, A. & Fleming, T. H. (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- JOHNSON, R. A., WILLSON, M. F. & THOMPSON, J. N. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology* 66:819-827.
- KO, I. W. P., CORLETT, R. T. & XU, R.-J. 1998. Sugar composition of wild fruits in Hong Kong, China. *Journal of Tropical Ecology* 14:381-387.
- KORINE, C. E., KALKO, K. V. & HERRE, E. A. 2000. Fruit characteristics and factors affecting fruit removal in a Panamanian community of strangler figs. *Oecologia* 123:560-568.
- LASKA, M. 1997. Taste preferences for five food-associated sugars in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Primates* 37:93-97.
- LASKA, M., CARRERA-SÁNCHEZ, E., RODRÍGUEZ-RIVERA, J. A. & RODRÍGUES-LUNA, E. 1996. Gustatory thresholds for food-associated sugars in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology* 39:189-193.

- LASKA, M., CARRERA-SÁNCHEZ, E. & RODRÍGUEZ-LUNA, E. 1998. Relative taste preferences for food associated sugars in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Primates* 39:91-96.
- LASKA, M., SCHEUBER, H.-P., CARRERA-SÁNCHEZ, E. & RODRÍGUEZ-LUNA, E. 1999a. Taste difference thresholds for sucrose in two species of nonhuman primates. *American Journal of Primatology* 48:153-160.
- LASKA, M., SCHÜLL, E. & SCHEUBER, H.-P. 1999b. Taste preference thresholds for food-associated sugars in baboons (*Papio hamadryas anubis*). *International Journal of Primatology* 20:25-33.
- LASKA, M., HERNANDEZ-SALAZAR, L. T., RODRIGUEZ-LUNA, E., & HUDSON, R. 2000. Food preferences and nutrient composition in captive spider monkeys, *Ateles geoffroyi*. *International Journal of Primatology* 21:671-683.
- LASKA, M., KOHLMANN, S., HERNANDEZ-SALAZAR, L. T. & RODRÍGUEZ-LUNA, E. 2001. Gustatory responses to polycose in four species of non-human primates. *Folia Primatologica* 72:171-172.
- LEE, Y. C. 1990. High-performance anion-exchange chromatography for carbohydrate analysis. *Analytical Biochemistry* 189:151-162.
- LEIGHTON, M. 1993. Modeling dietary selectivity by Bornean orangutans: evidence for integration of multiple criteria in fruit selection. *International Journal of Primatology* 14:257-313.
- LEVEY, D. J., MOERMOND, T. C. & DENSLOW, J. S. 1994. Frugivory: an overview. Pp. 282-294 in McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespeneide, H. A. & Hartshorn, G. S. (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, Chicago.

- LUCAS, P. W., BETA, T., DARVELL, B. W., DOMINY, N. J., ESSACKJEE, H. C., LEE, P. K. D., OSORIO, D., RAMSDEN, L., YAMASHITA, N. & YUEN, T. D. B. 2001. Field kit to characterize physical, chemical and spatial aspects of potential foods of primates. *Folia Primatologica* 72:11-15.
- MARTÍNEZ DEL RÍO, C. & KARASOV, W. H. 1990. Digestion strategies in nectar and fruit eating birds and the sugar composition of plant reward. *American Naturalist* 136:618-637.
- MARTÍNEZ DEL RÍO, C., BAKER, H. G. & BAKER, I. 1992. Ecological and evolutionary implications of digestive processes: bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48:544-551.
- MARTÍNEZ DEL RÍO, C. & RESTREPO, C. 1993. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. *Vegetatio* 107/108:205-216.
- MILTON, K. 1981. Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *American Naturalist* 117:496-505.
- NELSON, G., HOON, M. A., CHANDRASHEKAR, J., ZHANG, Y., RYBA, N. J. P. & ZUKER, C. S. 2001. Mammalian sweet taste receptors. *Cell* 106:381-390.
- NEWSTROM, L. E., FRANKIE, G. W., BAKER, H. G. & COLWELL, R. K. 1994. Diversity of long-term flowering patterns. Pp. 142-160 in McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespenheide, H. A. & Hartshorn, G. S. (eds). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago.

- PALMEIRIM, J. M., GORCHOV, D. L. & STOLESON, S. 1989. Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats? *Oecologia* 79:403-411.
- QUESADA, F. J., JIMÉNEZ, Q., ZAMORA, N., AGUILAR, R. & GONZÁLEZ, J. 1997. *Árboles de la Península de Osa*. Instituto Nacional de Biodiversidad. Heredia, Costa Rica. 411 pp.
- SCLAFANI, A. 1991. Starch and sugar tastes in rodents: an update. *Brain Research Bulletin* 27: 383-386
- SIMMEN, B. & SABATIER, D. 1996. Diets of some Guianan primates: food composition and food choices. *International Journal of Primatology* 17:661-692.
- SKUTCH, A. F. 1980. Arils as food of tropical American birds. *Condor* 82:31- 42.
- STILES, G. F. & SKUTCH, A. F. 1989. *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University Press, Ithaca. 511 pp.
- SYSTAT 1998. *Systat 9.0 for Windows*. SPSS Inc. Chicago.
- WENDELN, M. C., RUNKLE, J. R. & KALKO, E. V. 2000. Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica* 32:489-501.
- WHEELWRIGHT, N. T. & ORIAN, G. H. 1982. Seed dispersal by animals: contrast with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist* 119:402-413.
- WITMER, M. C. 1998. Ecological and evolutionary implications of energy and protein requirements of avian frugivores eating sugary diets. *Physiological Zoology* 71:599-610.

- WORTHINGTON, A. 1990. Comportamiento de forrajeo de dos especies de saltarines en respuesta a la escasez de frutos. Pp. 285-304 in Leigh, E. G., Stanley, R. & Windsor, D. M. (eds). *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, Panama.
- WRANGHAM, R. W., CONKLIN, N. L., ETOT, G., OBUA, J., HUNT, K. D., HAUSSEER, M. D. & CLARK, A. P. 1991. The value of figs to chimpanzees. *International Journal of Primatology* 14:243-256.

Fig. 1. Comparison of glucose, fructose and sucrose concentration (mM) of fruit pulp in food (open white boxes) and non-food (solid black boxes) fruits used by spider monkeys in a tropical humid forest. Boxes represent means \pm standard error; whiskers represent means \pm standard deviation, and circles represent mean values (N = 13 species, * P < 0.05, paired t-tests).

Fig. 2. Comparison of glucose, fructose and sucrose concentration (mM) in fruits consumed by spider monkeys in a tropical humid forest classified by dispersal mode. Classification is based on observation from the present study and the literature. Boxes represent means \pm standard error; whiskers represent means \pm standard deviation, and circles represent mean values. White open boxes represents glucose values, black solid box represents sucrose values, and diagonal-lined boxes represents fructose values (N = 26 species; *P < 0.05).

Fig. 1

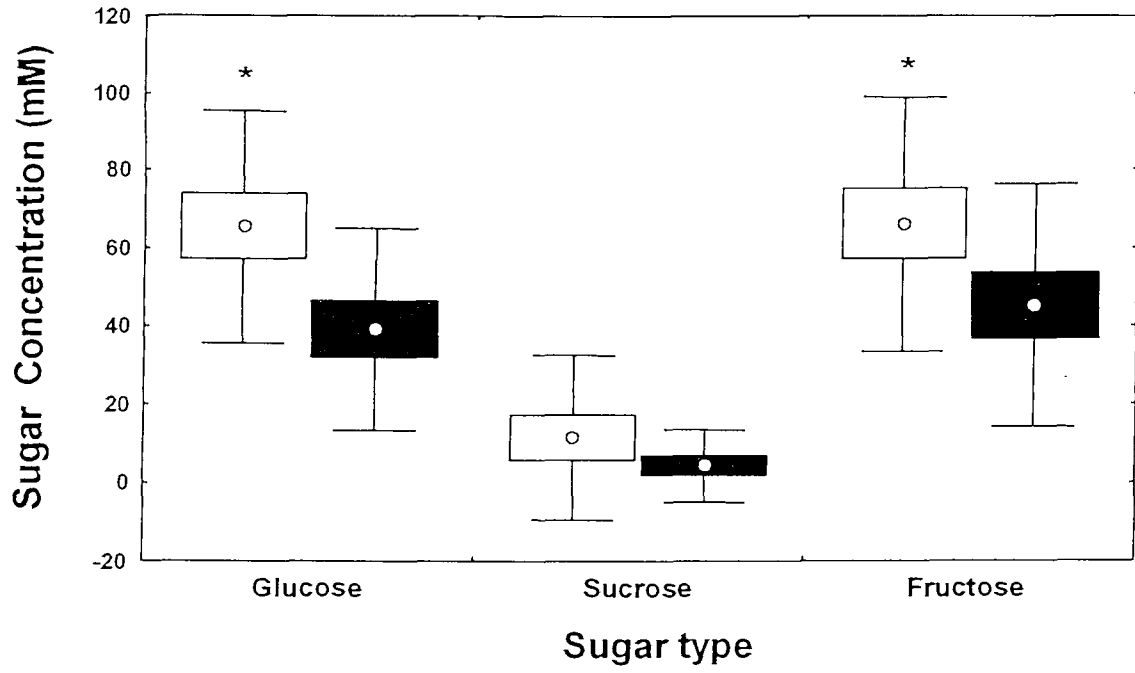


Fig. 2

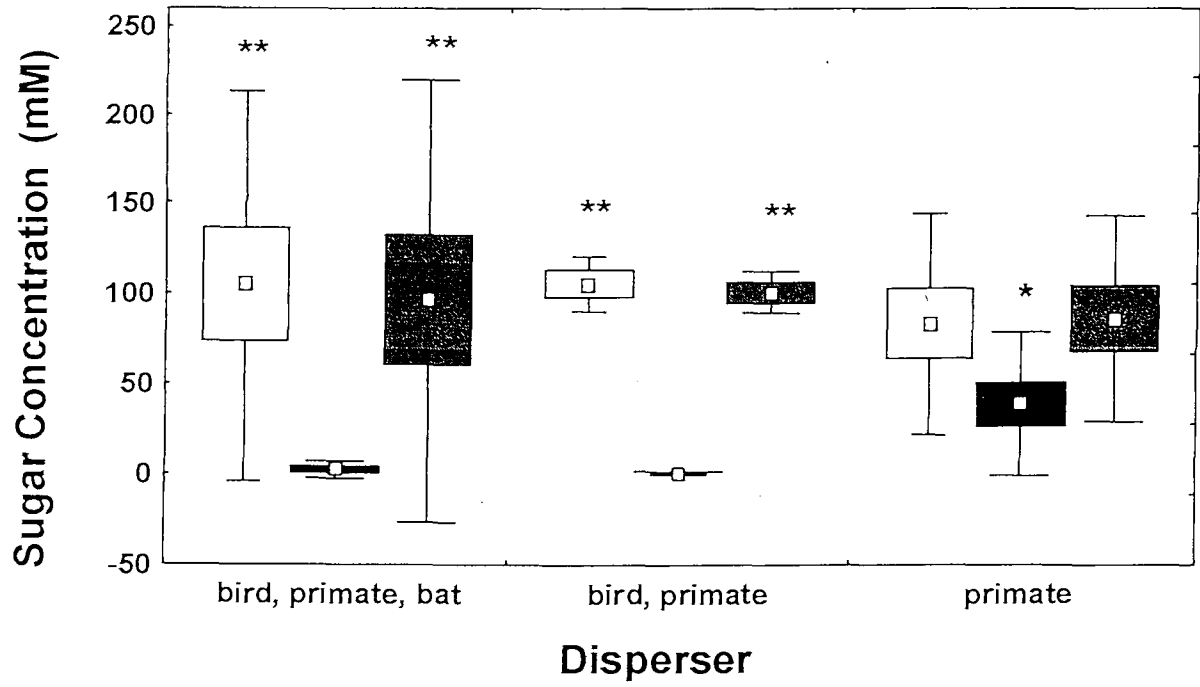


Table 1. Soluble carbohydrate concentration in fruit pulp of species consumed by spider monkeys, per cent feeding time on each species in the fruit diet, and seed dispersal mode for each species (B: bird, P: primate, C: chiroptera). Sugar concentrations are mean \pm standard deviation.

Family	Species	N fruits	Glucose (mM)	Sucrose (mM)	Fructose (mM)	Per cent feeding Time	Principal dispersal agent
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i> L.	18	113.7 \pm 24.4	0.3 \pm 0.77	114.9 \pm 28.7	2.3	B ¹ , P ² , C ^{2,4}
Apocynaceae	<i>Lacmellea panamensis</i> (Woodson) Markgr.	7	74.3 \pm 23.8	4.5 \pm 8.2	112 \pm 35.5	1.8	P ¹
Araceae	<i>Anthurium</i> sp.	1	210.8	0	24.84	0.4	B ² , P ¹
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	5	78.4 \pm 54.4	2.1 \pm 2.2	25.1 \pm 112.7	1.2	B ⁵ , P ⁶
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) DC.	1	79.4	17.4	24.1	1.5	B ¹ , P ¹
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	2	121.4 \pm 23.1	0	87.1 \pm 20.1	0.3	B ⁷ , P ⁷ , C ³
	<i>Pourouma bicolor</i> Mart.	1	9.0	1.9	100.4	0.7	B ¹ , P ¹
Chrysobalanaceae	<i>Licania</i> sp.	4	87.2 \pm 84.5	0.7 \pm 1.5	101.4 \pm 100.5	0.4	B ³ , P ¹ , C ³
Clusiaceae	<i>Clusia rosea</i> Jacq.	1	4.9	0.2	4.4	1.2	B ⁸ , P ¹
	<i>Garcinia madruno</i> (Kunth) Hammel	2	0.4 \pm 0.1	0.2 \pm 0.8	59.5 \pm 82.7	0.4	P ¹
Convolvulaceae	Unidentified species 1	7	19.7 \pm 25.8	25.1 \pm 33.3	24.2 \pm 35.9	1.1	P ¹
	Unidentified species 2	18	83.4 \pm 38.5	80.1 \pm 25.4	81.5 \pm 53.2	1.4	P ¹
Humiriaceae	<i>Humiriastrum diguense</i> Cuatrec.	3	19.7 \pm 9.5	44 \pm 5.5	19.4 \pm 12.1	1.4	P ¹
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crispera</i> A. Juss.	2	77.2 \pm 19.8	4.4 \pm 7.8	75.3 \pm 20.7	2.4	B ⁵ , P ¹
Marcgraviaceae	<i>Souroubea vallicola</i> Woodson ex de Roon	14	27.2 \pm 39.9	2.1 \pm 2.8	33.4 \pm 47.2	1.8	B ⁸ , P ¹
Melastomataceae	Unidentified species 3	3	79.1 \pm 23.2	2.9 \pm 11.9	80.3 \pm 27.5	0.2	B ² , P ¹
Mimosaceae	<i>Inga</i> sp.	1	59.7	49.2	98.8	3.8	P ¹
Moraceae	<i>Brosimum costaricanum</i> Liebm.	4	59.3 \pm 28.7	0	23.1 \pm 32	1.2	B, P ^{1,3} , C ³
	<i>Ficus colubrinae</i> Standl.	3	77.3 \pm 59.2	0	20.2 \pm 42.2	0.2	B ⁹ , P ⁷ , C ³
	<i>Pseudolmedia</i> <i>oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	3	99.1 \pm 44.1	0	99.3 \pm 44.0	1.3	B ³ , P ³ , C ³

Myristicaceae	<i>Virola sebifera</i> Aubl.	13	20.2 ± 21.5	0.2 ± 0.5	12.4 ± 17.3	2.3	B ⁸ , P ¹
Rubiaceae	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.	3	125.0 ± 28.4	8.4 ± 14.2	222.7 ± 21.4	0.9	P ¹
	Unidentified species 4	3	217.4 ± 54.2	0	245.4 ± 71.7	0.3	B ¹ , P ¹
Sapindaceae	<i>Dilodendron</i> <i>costaricense</i> (Radlk.) A.H. Gentry & Steyerm L	5	112.7 ± 47.2	98.2 ± 25.1	32.7 ± 32.3	0.5	P ¹
Sapotaceae	<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	3	70.45 ± 78.3	100.2 ± 72.3	74.1 ± 72.8	1.2	P ¹
	<i>Elaeoluma glabrescens</i> (Mart. & Eichler) Aubrév.	2	99.3 ± 39.5	23.1 ± 12.4	101.1 ± 42.3	22.5	P ¹
Tiliaceae	<i>Mortonioidendron</i> <i>anisophyllum</i> (Standl.) Standl & Steyerm.	9	328.2 ± 110.5	0	432.1 ± 82.2	23.7	B ¹ , P ¹

Source reference for dispersal mode: present study¹, Worthington 1990², Estrada *et al.* 1984³, Handley *et al.* 1991⁴, Quesada *et al.* 1997⁵, Hladik & Hladik 1969⁶, Levey *et al.* 1994⁷, Skutch 1980⁸, Palmeirim 1989⁹.

Table 2. Mean values of the ratio of glucose + fructose / sucrose in fruit pulp of fruits consumed by spider monkeys classified by dispersal mode (data from Table 1). Kruskal-Wallis $H = 7.8$, $P < 0.05$.

Dispersal mode	N ¹ fruits	Glucose + Fructose / Sucrose (Mean \pm s.d)
Bird, primate, bat	2	525.8 \pm 443
Primate	10	24.05 \pm 34
Bird, primate	8	92.05 \pm 140

¹ The number of fruits was reduced due to the absence of sucrose in fruit pulp of some species (see Table.1)

Table 3. Results of pair-wise comparisons of the ratio of glucose + fructose / sucrose between dispersal syndromes using the Mann-Whitney Test (* $P < 0.05$).

Dispersal Mode	Bird, primate, bat	Bird, primate
Primate	0.03*	0.05
Bird, primate	0.07	

Effect of polymorphic colour vision for fruit detection in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*)

Pablo Riba-Hernández

Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología, San Pedro, Costa Rica

Summary

Most platyrrhine monkeys have an X-linked tri-allelic polymorphism for medium and long wavelength (M/L) sensitive cone photopigments, with sensitivity maxima (λ_{\max}) in the range from 535 to 562 nm. All animals also have an autosomally coded short wavelength sensitive (S) cone pigment. In populations with three M/L alleles there are six different colour vision phenotypes. Heterozygous females have trichromatic colour vision, while males and homozygous females are dichromats. The selective basis for this phenotypic polymorphism is not understood, but is probably affected by the costs and benefits of trichromatic compared to dichromatic colour vision. For example, it has been suggested that the polymorphism is not optimal for frugivory since trichromats are better equipped than dichromats to detect fruit against the leaf background. To investigate this possibility, we modelled fruit detection by various color vision phenotypes found in the frugivorous spider monkey, *Ateles geoffroyi*. We assume that, our study population had three M/L alleles with cone pigment λ_{\max} values close to 535, 550 and 562 nm. We found that all trichromat phenotypes had an advantage over dichromats, and the 535/562 nm phenotype performed best. Nevertheless, the model predicted that dichromats could detect all of the fruit species consumed by spider monkeys. Thus dichromacy may adequately serve frugivory as a short distance cue and, coupled with a plausible advantage of dichromacy over trichromacy for other visual tasks, this may account for the maintenance of this polymorphism in *Ateles geoffroyi*.

Keywords: Costa Rica, primate, fruit, color vision, genetic polymorphism

1. INTRODUCTION

Most species of platyrrhine (New World) primates have one cone photopigment opsin gene located on the X chromosome (Jacobs & Neitz 1985, 1987). This locus is polymorphic and frequently contains up to three alleles encoding opsins with light sensitivities in the middle-to-long (M/L) wavelength range with sensitivity maxima from 535 nm - 562 nm (Jacobs *et al.* 1996). As a result of this polymorphism, there is intraspecific variation in color vision; while all males and homozygous females are dichromats, heterozygous females possess trichromatic colour vision (Jacobs 1998). The presence of three alleles gives six possible color vision phenotypes. Conventionally, these alleles are specified by the (approximate) wavelength of maximum sensitivity (λ_{\max}) for the photopigment. In our study population of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) there were 535 nm, 550 nm and 562 nm alleles (W-H Li personal communication; c.f. Jacobs & Deegan 1999).

As all diurnal primates have an autosomally coded 425 nm cone pigment, primates with two M/L opsins are trichromatic. Trichromacy allows animals to discriminate colours that we recognize as red, yellow and green (Mollon 1991), which may be confused by dichromats. The suggestion that trichromacy is advantageous for frugivory (Allen 1879; Polyak 1957; Regan *et al.* 2001) is supported by modeling studies which estimate receptor responses to fruit and leaf spectra, either for market fruits (Osorio & Vorobyev 1996) or for food eaten by wild primates (Regan *et al.* 1998; Sumner & Mollon (2000a,b). Two recent experimental studies on captive animals support these findings, showing that trichromatic individuals of marmosets (*Callithrix geoffroyi*) and tamarins (*Saguinus spp.*)

were better than dichromatic individuals at finding food objects with orange hues at >5m distance (Caine & Mundy 2000; Smith *et al.* 2003).

If trichromatic color vision is advantageous for finding fruit, how can we explain why most New World monkeys are polymorphic? Mollon *et al.* (1984) put forward two main types of explanations. Firstly, the fitness of various color vision *phenotypes* may be frequency dependent, perhaps because this allows them to exploit different types of food. Alternatively, polymorphism might be maintained by the advantage that trichromacy gives to heterozygote females (overdominance). These two possible explanations are not mutually exclusive (Mollon *et al.* 1984; Surridge & Mundy 2002; Surridge *et al.* 2003).

To understand the evolution of M/L pigments, it is necessary to determine the advantage of trichromacy in natural conditions. Spider monkeys, *Ateles* spp. are highly frugivorous with different species spending between 57% and 77% of their total feeding time on fruit (Cant 1977; Chapman 1987; Symington 1988). They prefer ripe to unripe fruit, or to any other food (Symington 1988). Laboratory tests on two individuals of *Ateles geoffroyi* suggest that this species has more acute color discrimination than most platyrrhines (Blakeslee & Jacobs 1982).

This study evaluates the use of polymorphic color vision for fruit detection by modelling the performance of the different types of spider monkey color vision in detecting fruit against a background of leaves. We assume that the contrast sensitivity of the animals is independent of stimulus intensity (i.e. Weber's law holds), which is likely to be the case in bright viewing conditions (Rovamo *et al.* 2001), and that a fruit is detectable if its difference from the leaf background exceeds a specific threshold (1 just noticeable difference; jnd). This threshold is based on data from human laboratory studies (Wyszecki & Stiles 1982; Vorobyev & Osorio 1998).

2. Methods

(a) Study site and species

The study site was Punta Rio Claro Wildlife Refuge (8°39'N, 83°44'E) on the Osa Peninsula in Southwestern Costa Rica. This area is classified as tropical humid forest (Holdridge *et al.* 1971). Mean annual rainfall is 3,000 mm, but with a marked dry season from December-April (Hartshorn 1983). *Ateles geoffroyi*, one of four species in its genus, is distributed from Tamaulipas and Jalisco, Mexico on both coasts, to Oaxaca and southeastern Panama (Reid 1997).

(b) Foraging data collection

The foraging behavior of one troop of *Ateles geoffroyi* containing 30 individuals was studied from May 1999 to May 2000. Data were collected two days per week from 6:00-18:00 using 2-minute continual focal animal observations to obtain information on fruit consumption (Altmann 1974). All individuals were identified to sex and age-class; focal animals were randomly changed after each 2-minute observation. Only data from adults were included in the analysis because juveniles were infrequently observed.

Fruits were considered consumed when monkeys bit into the fruit more than twice, swallowing either the pulp or the entire fruit. Samples of food fruits were mostly collected when monkeys accidentally dropped fruit pieces before consuming it. However, when the entire fruit was consumed, samples were collected from fresh fruits that fell off the branch while the monkey was foraging. When fruit samples could not be obtained while collecting foraging data, we returned to the same tree the following day and used a telescopic tree pruner to collect samples from the same part of the tree. To describe the background colors

from which fruits were detected, we collected two mature leaves surrounding the fruits where monkeys were feeding. Only the upper surfaces of these leaves, those which we presumed the monkeys to be observing, were recorded.

(c) Color measurement

We recorded the reflectance spectra of consumed fruits and background leaves in the field by using a portable field kit (Lucas *et al.* 2001) that incorporates a fiber optic spectrometer (S2000, Ocean Optics, Dunedin, FL, USA) connected to a laptop portable computer via a PCMCIA card (DAQCard1200, National Instruments). Samples were placed in a purpose-built chamber connected to the spectrometer with illumination provided by a 12-volt 3100k tungsten halogen lamp (LS-1, Ocean Optics). Spectra were referenced to a standard flat surface of barium sulfate paste.

(d) Estimating performance of phenotypes

To compare different visual phenotypes we use a model that accurately describes color thresholds of humans and other animals. The model assumes that these thresholds are set by photoreceptor noise in chromatic (i.e. color opponent) mechanisms, and that the achromatic (brightness) signal is not used (Vorobyev & Osorio 1998; Kelber *et al.* 2003).

For an eye viewing a stimulus, the quantum catch of a photoreceptor i , Q_i , is given by:

$$Q_i = \int_{\lambda_{\min}}^{\lambda_{\max}} R_i(\lambda) S(\lambda) I(\lambda) d\lambda \quad (1)$$

where λ is the wavelength, and λ_{\min} and λ_{\max} are the lower and upper limits of the visible spectrum respectively. Here, we assume $\lambda_{\min} = 390$ nm and $\lambda_{\max} = 700$ nm. The spectral sensitivity of the i th photoreceptor is $R_i(\lambda)$; the reflectance spectrum is $S(\lambda)$, and $I(\lambda)$ is the illumination spectrum.

When Q_i is high, the contrast threshold can be assumed independent of intensity.

Then noise levels are given by:

$$\delta Q_i = \omega_i Q_i, \quad (2)$$

where ω_i is the Weber fraction (Wyszecki & Stiles 1982). If the receptor signal is given by:

$$f_i = \ln(Q_i) \quad (3)$$

and the noise level as:

$$e_i = \delta Q_i / Q_i = (1/Q_i^2 + \omega_i^2)^{0.5}, \quad (4)$$

then for dichromatic and trichromatic eyes respectively, the chromatic distances between the target (fruit) and background (leaf) stimuli are:

$$(\Delta S)^2 = \frac{(\Delta f_L - \Delta f_S)^2}{(e_S)^2 + (e_L)^2} \quad (5)$$

and

$$(\Delta S)^2 = \frac{e_S^2 (\Delta f_L - \Delta f_M)^2 + e_M^2 (\Delta f_L - \Delta f_S)^2 + e_L^2 (\Delta f_S - \Delta f_M)^2}{(e_S e_M)^2 + (e_S e_L)^2 + (e_M e_L)^2} \quad (6)$$

where Δf_i denotes the difference in f_i values between target and background stimuli and the subscripts L , M and S indicate long, medium and short wavelength photoreceptors, as appropriate.

(E) EVALUATION OF CHROMATICITY DIFFERENCES

The discriminability of any two spectra is predicted by the above model in terms of ‘just noticeable difference’ units (or jnd’s) where one jnd is the minimum threshold in which the performance of an observer can detect a target against a background. When the difference between these two stimuli exceeds 1 jnd the target is detectable, while one falling below this threshold is not. This model offers clear criteria for the performance of color vision close to threshold. To take into account the effects of varying viewing conditions (e.g. stimulus size) in this study, a standard illuminant of sunlight spectrum recorded from a large forest gap was used; this illuminant closely approximates D65 (figured in Lucas *et al.* 2003b).

We assumed the following Weber fractions: $\omega_L = 0.02$; $\omega_M = 0.02$ and $\omega_S = 0.08$, which are close to measured psychophysical thresholds for humans (Wyszecki & Stiles 1982; Osorio & Vorobyev 1996). We assume that the total number of M/L cones is fixed in dichromats and trichromats, so that for the dichromat M/L mechanism, $\omega_L = 0.02/(2)^{0.5}$. Fruit and leaf spectra of a given species of plant obviously vary due to variation in solar exposure of mature leaves (Dominy *et al.* 2003). Given that fruit are relatively rare amongst leaves, a reasonable estimate of visibility is the *minimum* difference between a fruit spectrum and all leaf spectra. For this reason, whenever possible, we measured the spectra for more than one fruit sample and the performance for a given species was calculated as the median of these minima.

(f) Calculation of yellow-blue and red-green colour signals

Where a description of color of an object is needed and not just color difference, it is convenient to assume that color is coded by blue-yellow (*BY*) and red-green (*RG*)

opponent mechanisms (Regan *et al.* 1998). The responses of the L (562nm), M (535nm) and S (430 nm) cones, relative to an achromatic standard, are respectively given by Q_L , Q_M and Q_S :

$$BY = Q_S / (Q_L + Q_M); \quad RG = Q_L / (Q_L + Q_M).$$

Using these parameters the color of a fruit can be defined as either bluer or yellower, and either redder or greener than the leaf background (Regan *et al.* 1998; Lucas *et al.* 2003a).

(g) Analyses

We used Mann-Whitney tests to: *a*) determine if the difference between the color of the fruit species and the background was significantly different between the yellow-blue or red-green channels, *b*) to determine if consumed fruits signal more at the yellow or blue section of the yellow-blue channel, and *c*) to determine if consumed fruits signal more at the red or green section of the red-green channel. To determine which phenotypes were best for detecting fruit we compare the different phenotypes by calculating the percentage of fruit species in which the performance for one phenotype exceeded another by a value greater than 1 jnd.

3. RESULTS

(a) Chromaticities of fruits consumed by spider monkeys

Foraging data were collected over 66 days for a total of 460 contact hours, averaging 7 h observation per day. A total of 821 focal animal observations were collected, of these only 75 corresponded to male observations. *Ateles geoffroyi* consumed a total of 65 species of fruit in that time. A total of 369 reflectance spectra were measured from outer

fruit coverings of 39 species, which comprised 77.5% of the fruit diet during the observation period. Of these, the model predicted that all three trichromatic phenotypes (with M/L pigments at 535/562, 535/550, 550/562 nm) were able to detect all of the species analyzed. In contrast, the dichromatic phenotype with a 562 nm pigment detected 38 species and the dichromatic phenotypes with 535 nm and 550 nm alleles, 37 species. The dichromatic phenotypes (i.e. males) not only detected most of the fruit species, but also were able to detect the most important species in the fruit diet of this primate (Fig. 1).

The difference between fruit color and background was significantly different for blue-yellow and red-green signals (Mann-Whitney test, $U = 418.5$, $p = 0.04$, d.f. = 1), with greater differences between fruit and background being observed for the blue-yellow signal (Fig. 1). Differences in blue-yellowness were distributed approximately equally on both sides of the mean background chromaticity with no tendency for a blue or yellow bias (Mann-Whitney Test, $U = 189$, $p = 0.38$, d.f. = 1). For the red/green signal, all but two species were redder than the background ($U = 0.00$, $p = 0.02$, d.f. = 1).

(b) Fruit detection performance by phenotype

In spite of the fact that nearly all the fruit species consumed could be detected by all 6 phenotypes, the performance of the regular trichromat was better than the three dichromatic phenotypes (Table 1a) as well as the two anomalous trichromats (Table 1b). The two anomalous trichromats were very similar in performance; for only 15% of the species the 535/550 phenotype performed better than the 550/562 phenotype (Table 1b). The anomalous trichromats did not perform better than the regular trichromat for any of the

species (Table 1b). Within the dichromatic phenotypes, the 562 nm allele performed better than 535 nm in 33% of the species and better than 550 nm in 25% of species.

4. DISCUSSION

Trichromacy is probably beneficial for frugivory (Allen 1879; Polyak 1957; Regan *et al.* 2001), particularly for detecting ripe fruit at long distances (Caine & Mundy 2002). Edible fruit is often scarce (Jordano 2000), thus trichromatic color vision will probably increase foraging efficiency by reducing time and energy spent foraging. In primate species with an X-linked polymorphism, at least a proportion of females will be trichromatic (Jacobs 1998). It has been suggested that the foraging advantage provided by trichromacy may be sufficient to maintain the X-polymorphism by providing a heterozygote advantage (Mollon, *et al.* 1984; Surridge *et al.* 2003) since trichromats will have an advantage at detecting fruits, and thus may be able to lead conspecifics to fruit-bearing trees (Lucas *et al.* 2003a).

Our results support the hypothesis that trichromacy is advantageous for frugivory in platyrrhine monkeys, with phenotypes having the green and red alleles outperforming the other phenotypes. However, it is not clear that X-polymorphism is maintained simply by the heterozygote advantage enjoyed by trichromatic females, at least in the case of spider monkeys. A straightforward but important conclusion of this study is that the standard catarrhine type of trichromacy using 535 nm and 562nm alleles is better than anomalous trichromacies using the 550nm allele. According to the model of heterozygote advantage, if the 562 and 532nm alleles are advantageous for fruit detection for frugivorous species, the frequencies of the 562 and 532nm alleles should be greater than that of the 550nm allele. This is not what has been observed; a survey of 47 adult spider monkeys (*Ateles* spp.),

using electroretinogram flicker photometry for measuring spectral sensitivity, only identified the 550nm and 562nm alleles, implying that the 532 nm allele was rare or absent from the sampled population (Jacobs & Deegan 2000). This finding suggests that either there is little correlation between allelic frequency and the functional use of these alleles for fruit detection, or that there is selection against the 532 nm allele for some task other than its role in trichromatic color vision. Likewise, it also has been found in a comparative study of different species of squirrel monkeys with different degrees of frugivory that alleles are approximately at equal frequency across species, showing no correlation with the food resources consumed (Cropp *et al.* 2002).

Alternatively, dichromacy may not be strongly disadvantageous for frugivory, but advantageous for other tasks (Morgan *et al.* 1992). In fact, dichromacy has been found to be useful in fruit detection in studies with Old World monkeys (Dominy & Lucas 2001, Sumner & Mollon 2000a), but these primates mostly consumed fruits of green or yellow coloration (Dominy & Lucas 2001, Poulsen *et al.* 2002). We found that *A. geoffroyi* consumed fruits that produced bigger shifts of color in the yellow-blue than in the red-green channel, which suggests that the former channel may be useful for fruit detection in dichromatic species (Lucas *et al.* 2003b). Indeed, it was previously suggested by Snodderly (1979) that platyrrhine monkeys could discriminate the fruits of their diet without the aid of trichromacy since most of the fruits they consume are cryptic color.

Although the yellow-blue chromatic signal may have reduced spatial resolution compared to the red-green, reducing its advantage as a long distance cue (Regan *et al.* 2001; Parraga *et al.* 2001) the use of dichromacy for fruit detection may be particularly important in spider monkeys as a short distance cue, due to their grouping patterns. It has been found that relationships among sexes in spider monkeys may be an important factor

that determines their association patterns (Chapman 1990). Aggression from conspecifics towards dependent young or independent infants causes adult females to forage in solitary groups with their offspring, while males mostly band together at the boundaries of their territory. Females try to avoid conspecifics by foraging independently with their young. Agonistic interactions occur more often in feeding trees than under other circumstances (Symington 1988) and usually result in low-ranking females being pushed out of feeding trees. In such cases, fruit foraging in spider monkeys is more of an individual task than a group task. It has been suggested that spider monkeys may use spatial memory to locate fruit-bearing trees (Milton 1978) or alternatively use vocal communication of conspecifics (Chapman & Lefebvre 1990). Once in a fruiting tree, dichromatic spider monkeys can detect fruits and consume the ripest fruits available in the tree using their color vision, since these two tasks can be performed by dichromats nearly as good as trichromats (Caine & Mundy 2000, Sumner & Mollon 2000b). In fact, it has been found that even in primates that search for fruits in cohesive groups, trichromats may not have such an advantage as expected (Dominy *et al.* 2003).

Several conclusions can be made from our study. First, when fruit color is considered separate from other fruit traits, it can play an important role in fruit selection by platyrrhine monkeys. Since dichromatic phenotypes were able to detect from 94-97 percent of the fruit species that were detected by trichromatic phenotypes, including the five most important species in their diet, X-linked polymorphic color vision appears to be important for frugivory, in contrast to that originally suggested by Jacobs (1998). Second, although trichromacy always has an advantage for fruit detection at long distances, factors such as social interactions and sub-group composition while foraging, may preempt the advantage of trichromacy. Other factors such as spatial memory likely increase the success of

dichromats in locating fruiting trees, thus in the population of *Ateles geoffroyi* studied the polymorphic alleles for color vision may not be maintained due to a heterozygous advantage. However, our conclusions should be taken with caution, since we lack information on the genotype of the population studied, and our model does not include the effect of illumination on performance.

Three issues need to be clarified to better understand the advantage of trichromatic color vision for frugivory, and hence the evolution of color vision in platyrrhine primates. First, the actual frequencies of alleles in natural populations need to be determined. Second, the antiquity of opsin alleles in Atelid monkeys (SurrIDGE & Mundy 2002) must be defined. And third, experimental evidence that primates actually use color as a cue to select fruits needs to be demonstrated. Finally future studies should incorporate these elements, along with social relationships among individuals and the actual fitness increase of trichromats (SurrIDGE *et al.* 2003), in order to understand the evolution of trichromacy in primates.

REFERENCES

- Allen, G. 1879 *The Colour-sense: Its Origin and Development*. Boston, Massachusetts: Houghton, Osgood and Company.
- Altmann, J. 1974 Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* **49**, 227–267.
- Blakeslee, B. & Jacobs, G. H. 1982 Color vision in the spider monkey (*Ateles*). *Folia Primatol.* **38**, 86–98.
- Caine, N. G. & Mundy, N. I. 2000 Demonstration of foraging advantage for trichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) dependent on food colour. *Proc. R. Soc. London B* **267**, 139–144.
- Cant, J. G. H. 1977 *Locomotion and Social Organization of Spider Monkeys (Ateles geoffroyi)*. Ph.D. Thesis, University of California, Davis.
- Chapman, C. 1987 Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatol.* **49**, 90–105.
- Chapman C. A. 1990 Ecological constraints on group size in three species of Neotropical primates. *Folia Primatol.* **55**, 1–9.
- Chapman C. A. & Lefebvre, L. 1990 Manipulating foraging group size: spider monkey food calls at food trees. *Anim. Behav.* **39**, 891–896.
- Cropp, S., Boinski, S. & Li, W.-H. 2002 Allelic variation in the squirrel monkey X-linked color vision gene: Biogeographical and behavioral correlates. *J. Mol. Evol.* **54**, 734–745.
- Dominy, N. J., Garber, P. & Bicca-Marques, J. C. 2003 Do female tamarins use visual cues to detect fruit rewards more successfully than males? *Behaviour* **in press**.

- Dominy, N. J. & Lucas, P. W. 2001 Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature* **410**, 363–366.
- Hartshorn, G. S. 1983. Plants: Introduction. In *Costa Rican natural history* (ed. D. H. Janzen), pp. 118–157. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T. & Tosi, J. A. Jr. 1971 *Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study*. Oxford: Pergamon Press.
- Jacobs, G. H. 1998 A perspective on color vision in platyrrhine monkeys. *Vis. Res.* **38**, 3307–3313.
- Jacobs, G. H. & Neitz, J. 1985 Color vision in squirrel monkeys: sex-related differences suggest the mode of inheritance. *Vis. Res.* **84**, 2545–2549.
- Jacobs, G. H. & Neitz, J. 1987. Polymorphism of the middle wavelength cone in two species of South American monkey: *Cebus apella* and *Callicebus moloch*. *Vis. Res.* **27**, 1263–1268.
- Jacobs, G. H., Neitz, M., Deegan, J. F. II & Neitz, J. 1996 Trichromatic colour vision in New World monkeys. *Nature* **382**, 156–158.
- Jacobs, G. H. & Deegan, J. F. II 2000 Photopigments and color vision in New World monkeys from the family Atelidae. *Proc. R. Soc. Lond. B* **268**, 695–702.
- Jacobs, G. H. & Deegan, J. F. II 1999 Uniformity of colour vision in Old World monkeys. *Proc. R. Soc. Lond. B* **266**, 2023–2028.
- Jordano, P. 2000 Fruits and Frugivory. In *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd edition (ed. M. Fenner), pp. 125–166. Wallingford, UK: CABI Publications.

- Kelber, A., Vorobyev M. & Osorio, D. 2003 Animal colour vision: behavioural tests and physiological concepts. *Biol. Rev.* **78**, 81–118.
- Lucas, P. W., Beta, T., Darvell, B. W., Dominy, N. J., Essackjee, H. C., Lee, P. K. D., Osorio, D., Ramsden, L., Yamashita, N. & Yuen, T. D. B. 2001 Field kit to characterize physical, chemical and spatial aspects of potential foods of primates. *Folia Primatol.* **72**, 11–15.
- Lucas P. W., Dominy, N. J., Osorio, D., Peterson-Pereira, W., Riba-Hernández, P., Solis-Madrigal, S., Stoner, K. E. & Yamashita, N. 2003a A pocket field guide to primate origins - in color. In *Primate Origins and Adaptations* (ed. M. Dagosto & M. Ravosa). Kluwer Press: The Netherlands.
- Lucas, P. W., Dominy, N. J., Riba-Hernández, P., Stoner, K. E., Yamashita, N., Loría-Calderon, E., Petersen-Pereira, W., Rojas-Durán, Y., Salas-Pena, R., Solis Madrigal, S., Osorio, D. & Darvell, B. W. 2003b Evolution and function of routine trichromatic vision in primates. *Evolution*, **57** in press.
- Milton, K. 1978 Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *Am. Anthropol.* **83**, 534–548.
- Mollon, J. D. 1991 Uses and evolutionary origins of primate color vision. In *Evolution of the Eye and Visual System* (ed. J. R. Cronly-Dillon & R. L. Gregory), pp. 306–319. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Mollon, J. D., Bowmaker, J. K. & Jacobs, G. H. 1984 Variation of colour vision in a New World primate can be explained by polymorphism of retinal photopigments. *Proc. R. Soc. Lond. B* **222**, 373–399.
- Osorio, D. & Vorobyev, M. 1996 Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proc. R. Soc. Lond. B* **263**, 593–599.

- Parraga, C.A., Troscianko, T. & Tolhurst, D.J. 2001 Spatiochromatic properties of natural images and human vision. *Curr. Biol.* **12**, 483-487.
- Polyak, S. 1957. *The Vertebrate Visual System*. Chicago: Chicago University Press.
- Poulsen, J. R., Clark, C. J., Conner, E. F. & Smith, T. B. 2002 Differential resource use by primates and hornbills: implications for seed dispersal. *Ecology* **83**, 228-240.
- Regan, B. C., Julliot, C., Simmen, B., Vienot, F., Charles-Dominique, P. & Mollon, J. D. 1998 Frugivory and color vision in *Alouatta seniculus*, a trichromatic platyrrhine monkey. *Vis. Res.* **38**, 3321-3327.
- Regan, B. C., Julliot, C., Simmen, B., Viénot, F., Charles-Dominique, P. & Mollon, J. D. 2001 Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **356**, 229-283.
- Reid, F. A. 1997 *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*. New York: Oxford University Press.
- Rovamo, J.M., Kankaanpaa, M. I. & Hallikainen, J 2001 Spatial neural modulation transfer function of human foveal visual system for equiluminous chromatic gratings. *Vis. Res.* **41**, 1659-67.
- Smith, A.C., Buchanan-Smith, H. M., Surrige, A.K., Osorio, D. & Mundy, N. I. 2003 The effect of colour vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus* spp.). *J. Exp. Biol.* **206**, 3159-3165.
- Snodderly, D. M. 1979 Visual discriminations encountered in food foraging by a neotropical primate: implications for the evolution of color vision. In *The Behavioral Significance of Color* (ed. E. H. J. Burt), pp. 238-279. New York & London: Garland STMP Press.

- Sumner, P. & Mollon, J. D. 2000a Catarrhine photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. *J. Exp. Biol.* **203**, 1963–1986.
- Sumner, P. & Mollon, J. D. 2000b Chromaticity as a signal of ripeness in fruits taken by primates. *J. Exp. Biol.* **203**, 1987–2000.
- SurrIDGE, A. K., OSORIO, D. & MUNDY, N. I. 2003 Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 198–205.
- SurrIDGE, A. & MUNDY, N. 2002 Trans-specific evolution of opsin alleles and the maintenance of trichromatic color vision in Callitrichine primates. *Molecular Ecology* **11**, 2157–2169.
- Symington, M. 1988 Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). *Behaviour* **105**, 117–134.
- Vorobyev, M. & Osorio, D. 1998 Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **265**, 351–358.
- Wyszecki, G. & Stiles, W. S. 1982 *Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae*, 2nd edition. New York: Wiley.

Table 1. A comparison of the performance of 6 phenotypes of model spider monkey fruit detection. Numbers represent the percent of fruit species in which the mean signal (jnd's) for one phenotype (row) exceeded another phenotype (column) by a value greater than one jnd.

A) Trichromatic vs. Dichromatic *			
wavelength	535	550	562
535/562	74	72	62
535/550	50	41	44
550/562	41	38	35

B) Trichromatic phenotypes			
wavelength	535/562	535/550	550/562
535/562	X	61	64
535/550	0	X	15
550/562	0	0	X

C) Dichromatic phenotypes			
	535	550	562
535	X	10	17
550	25	X	7
562	33	25	X

* In no cases dichromats performed better than trichromats.

Figure 1: Distribution of fruit chromaticities from the diet of *Ateles geoffroyi* for red-green (*RG*) and yellow-blue (*YB*) color vision signals, as defined in the text. Values are calculated for cone sensitivities of the standard catarrhine type of trichromatic color vision with 535 and 562 nm pigments. Green circles represent the background (i.e. mature leaves), red circles represent fruits consumed by spider monkeys (N= 39 species, representing more than 77.5 % of feeding time in fruits). Red circles with pink dots represent the fruit species also eating by males. The species names correspond to the five most important species in the diet of *A. geoffroyi*. Whiskers represent standard errors of fruit chromaticities.

