

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

**Memória relacional espacial e não-
espacial associada ao forrageamento em
macacos-prego (*Cebus* spp.) mantidos
em cativeiro.**

Isabel Cavalcante Waga

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Clotilde H. Tavares

**Brasília
2008**

SUMÁRIO

Agradecimentos	i
Resumo	ii
Abstract	iii
1. Introdução	1
1.1 Aspectos gerais da memória	1
1.2 Memória declarativa (relacional) em animais	3
1.3 Memória relacional e forrageamento em primatas	6
1.4 Macaco-prego (<i>Cebus spp.</i>)	10
2. Justificativa/Relevância	13
3. Objetivos	15
4. Materiais e Métodos	16
4.1 Aspectos éticos	16
4.2 Sujeitos	16
4.3 Situação experimental	17
4.4 Pré-teste	20
4.5 Fases experimentais	21
4.5.1 Fase 1 - Condição espacial	23
4.5.2 Fase 2 - Condição relacional não-espacial	23
4.6 Registro dos dados	24
4.7 Análise dos dados	25
5. Resultados	26
5.1 Pré-teste	26
5.2 Fase 1	26
5.2.1 Desempenho individual	28
5.2.2 Padrões de busca	33
5.3 Fase 2	37
5.3.1 Memória operacional (intervalo de 5 minutos entre sessões)	37
5.3.2 Memória relacional não-espacial	39
5.3.3 Desempenho individual	44
6. Discussão	49
6.1 Memória relacional espacial	50
6.1.2 Padrões de busca	51
6.3 Memória operacional	50
6.4 Memória relacional não-espacial	52
6.4.1 Diferenças em relação ao arranjo	54
7. Conclusões	57
8. Referências bibliográficas	58

AGRADECIMENTOS

Ao programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pela oportunidade de realização do mestrado.

À Capes e à Finatec pelo apoio financeiro.

À minha orientadora, Professora Dr^a. Maria Clotilde Tavares, pela confiança, apoio constante e sincera amizade.

Ao Professor Dr. Carlos Tomaz, pelas sugestões na elaboração do projeto e na interpretação dos dados. Agradeço ainda pelo interesse no meu desenvolvimento acadêmico.

Aos veterinários, Danilo Simonini e Raimundo Oliveira, e aos tratadores, Geinaldo Silva e Adão Pedro, pelo cuidado dos animais e por estarem sempre disponíveis para resolver problemas no Centro de Primatologia. Agradeço ainda ao Geinaldo e ao Pedro pelo auxílio na transferência dos animais durante os experimentos.

À Lais e Sofia, pela ajuda na coleta dos dados, pela disposição e por vibrarem junto comigo cada vez que os animais acertavam as caixas com recompensa.

Aos amigos, professores e funcionários do Laboratório de Neurociências e Comportamento, pela excelente convivência, momentos de descontração e trocas de experiência. Agradeço em especial ao amigo Carlos Uribe pela grande ajuda nas análises estatísticas.

Ao Eurípedes, pelo estímulo e pela disponibilidade em me ajudar na solução de variados problemas.

Aos meus amigos, pelo companheirismo e sinceros desejos de meu sucesso.

À minha família, fonte constante de carinho e incentivo.

À minha mãe, pelo seu apoio incondicional e, por acreditar em mim, muito mais do que eu mesma.

Ao meu pai, pelo seu exemplo e preocupação com meu desenvolvimento intelectual e científico. Por se mostrar presente e amigo quando eu mais precisei.

RESUMO

Muitos estudos na natureza apontam que primatas utilizam a memória espacial para localizar suas fontes de recursos. Entretanto, poucos estudos abordam a memórias relacionais não-espaciais. Dessa forma, o presente estudo teve como objetivo investigar aspectos da memória relacional espacial e não-espacial em macacos-prego (*Cebus* spp.). Macacos-prego apresentam notória capacidade cognitiva, sendo capazes de perceber relações abstratas entre objetos e combinar objetos fazendo relações de segunda ordem. Foram utilizados oito macacos-prego adultos, sendo quatro machos e quatro fêmeas. Os animais deveriam forragear em oito caixas de madeira distribuídas no chão do viveiro. As caixas estavam distribuídas em dois arranjos (quadrado interno e quadrado externo). Em cada sessão, apenas as caixas de um dos arranjos continham recompensa, sendo a mesma diferenciada para cada arranjo (amendoim no arranjo interno e uva-passa no arranjo externo). Antes do início da sessão, um amendoim ou uma uva passa era entregue ao animal, de modo que a recompensa oferecida era a mesma que o animal encontraria durante o teste. O experimento foi conduzido em duas fases experimentais sucessivas. Na primeira fase, cada animal foi treinado a associar uma recompensa com um arranjo até atingir o critério de aprendizagem. A seguir, o animal foi treinado com a outra recompensa no arranjo alternativo até atingir novamente o critério de acerto. Durante a fase dois, os animais foram treinados em uma condição em que o arranjo com reforço variou de maneira semi-aleatória entre as sessões. Nesta fase, a recompensa oferecida antes de cada sessão foi a única pista que o animal podia utilizar para prever o arranjo com recompensa. Resultados mostraram que todos os animais foram capazes de utilizar a memória espacial para forragear durante a primeira fase experimental em ambos os arranjos. Entretanto, o arranjo interno foi aprendido mais rapidamente, sugerindo que, quando os recursos estavam agrupados, os macacos organizaram a sua trajetória a fim de minimizar a demanda de memória. Na segunda fase, os animais, como um grupo, foram capazes de prever os locais com recompensa acima do esperado ao acaso. Um animal foi capaz de utilizar a informação da recompensa entregue antes do início da sessão para prever qual dos arranjos continha recompensa. Os resultados indicam que macacos-prego são capazes de integrar informações sobre o tipo de alimento com a sua localização e utilizam a memória relacional além do domínio espacial.

ABSTRACT

Primates rely on spatial information to retrieve food resources. However, they might also rely on non-spatial representations of the environment to predict the location of resources and their seasonal availability. Therefore, the study was designed to assess spatial and non-spatial relational memory in capuchin monkeys (*Cebus spp.*). Compared with other New World primates, capuchins stand out as a genus with high cognitive abilities including tool use capability and cooperation to solve a task. Eight adult capuchin monkeys were used (four males and four females). We tested the use of two different food rewards (raisin or peanut) given to the monkeys before each trial as conditional cues to signalize the location of food rewards hidden inside eight boxes. The boxes were distributed on the cage floor on two arrays: 4 boxes formed an inner square and 4 boxes formed an outer square. In each trial only the boxes of one set were baited and the boxes of the two arrays contained distinct rewards; the inner array contained peanuts while the outer one contained raisin. Monkeys were tested in two conditions: (1) when the baited array was constant along the trials and (2) when the baited array varied randomly between trials. Results have shown that all monkeys were able to use spatial memory to forage food during the first condition on both arrays. However, the inner array was learned faster than the outer one, suggesting that capuchins seem to organize their search trajectory and minimize the memory demand of the task when resources are clustered. In the second condition, capuchins were able to predict the location of the food above what was expected by chance. One subject was able to use the food rewards given before each trial as a conditional cue to predict the baited array. These findings indicate that capuchins can integrate where and what information and utilize relational information beyond the spatial domain.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Aspectos gerais da memória

A memória é a habilidade de adquirir e utilizar informações ou conhecimentos (Tulving, 1995). Ela possibilita que um indivíduo ajuste seu comportamento de acordo com as informações adquiridas por meio de suas experiências. A formação da memória compreende três estágios sucessivos: a aquisição, a consolidação e a evocação. O processo de aquisição corresponde à aprendizagem. Nesta etapa, os estímulos ambientais são transmitidos pelas vias sensoriais e armazenados em um sistema transitório. A consolidação envolve o armazenamento desta informação em uma memória estável e a evocação corresponde à recordação e utilização dessa informação previamente consolidada (Tomaz, 1993).

Um aspecto importante da memória é o fato de ela não ser uma entidade simples, mas um sistema múltiplo com diferentes funções e diferentes organizações neuroanatômicas (Squire, 2004). Ela compreende um conjunto de habilidades mediadas por diferentes módulos do sistema nervoso que funcionam de forma independente, porém cooperativa (Xavier, 1993).

A figura 1 apresenta uma classificação geral da memória, incluindo as diferentes classes, sistemas e tipos de memória.

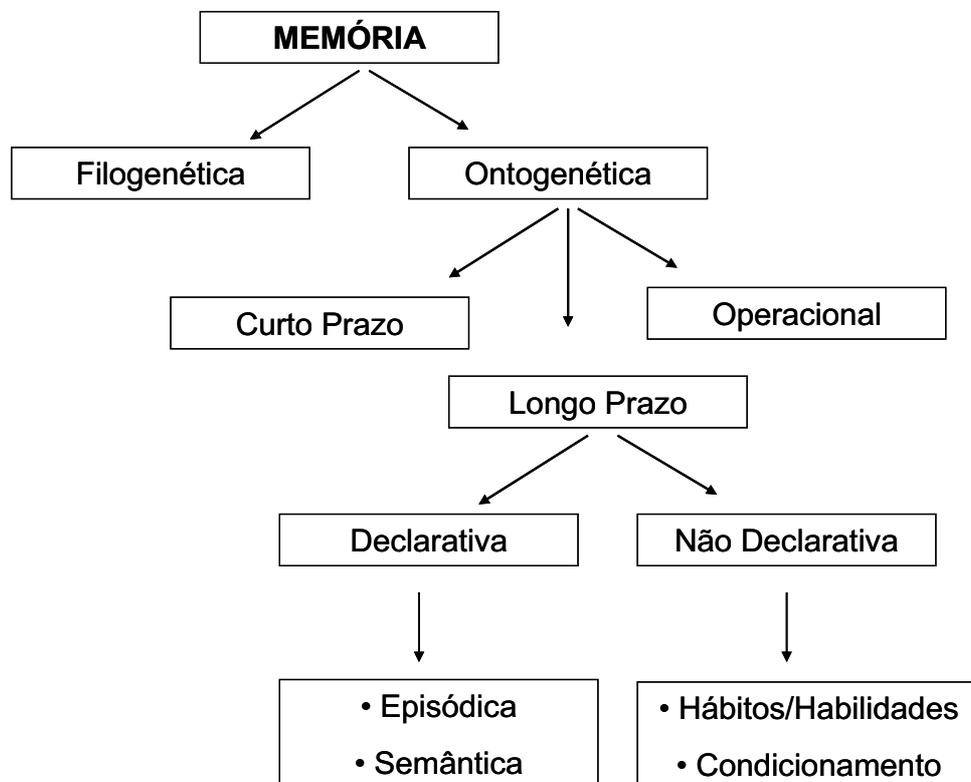


Figura 1. Classificação da memória. Figura adaptada de Tomaz & Costa (2001).

A partir de análises etológicas e neurobiológicas do comportamento, pode-se considerar a existência de duas classes distintas de memória: filogenética e ontogenética. A memória filogenética é resultado do processo evolutivo e representa as capacidades inatas de responder a determinados estímulos que são comuns ao repertório de todos os membros de uma espécie. A memória ontogenética, por sua vez, é adquirida por cada indivíduo por meio de suas experiências e não é transmitida geneticamente. Esta habilidade permite que um indivíduo selecione comportamentos mais apropriados em resposta aos desafios do seu meio (Tomaz & Costa, 2001).

A memória ontogenética pode ser classificada conceitualmente de acordo com seu aspecto temporal e de acordo com o tipo de informação processada. Em relação ao aspecto temporal, pode-se dividi-la em três sistemas: memória a curto prazo, memória a longo prazo e memória operacional. A memória a curto prazo refere-se à capacidade de armazenar pequena quantidade de informação por um período de tempo limitado. A memória de longo prazo, por sua vez, é a capacidade de armazenar uma grande quantidade de informação por um período de tempo indefinido. Esta última é mais estável e pode ser evocada futuramente por meio de estímulos relacionados a ela (Tomaz & Costa, 2001). O sistema de memória operacional parece situar-se entre a memória de curto e de longo prazo (Tomaz & Costa, 2001). Este sistema de memória refere-se ao armazenamento temporário de uma informação, necessário para a realização de uma tarefa subsequente (Baddley, 1995). Estudos na área de cognição animal geralmente avaliam a memória operacional por meio de testes em que os animais devem reter uma informação dentro de uma sessão de teste. Por exemplo, um estímulo é apresentado (fase de amostragem) e depois removido. Após um intervalo de tempo, dois estímulos são apresentados e o animal deve utilizar a informação retida na fase de amostragem (Tavares & Tomaz, 2002).

No que se refere ao conteúdo da informação processada, pode-se classificar a memória como declarativa (explícita) e não-declarativa (implícita). A declarativa é descrita como sendo a memória dependente do hipocampo e estruturas a ele relacionadas. A não-declarativa, por sua vez, inclui diversos processos de memória (habilidades motoras, hábitos e condicionamentos) que não são sensíveis a lesões no lobo temporal medial (Cohen & Squire, 1980; Squire, 1992).

O termo memória declarativa deriva de estudos feitos com pacientes humanos que, após sofrerem lesões no hipocampo, apresentaram amnésia anterógrada (Scoville & Milner, 1957), e reflete o fato destes pacientes não conseguirem descrever (ou declarar) experiências

que ocorreram após sofrerem o dano cerebral. A memória declarativa inclui a memória consciente para eventos (memória episódica) e para conhecimentos (memória semântica).

Embora a memória declarativa esteja geralmente associada à noção de memória consciente e verbalmente declarada, inclui também a memória para faces, espacial e outras memórias que podem ser “declaradas” a partir da lembrança de uma imagem (Squire, 1992). A memória declarativa permite que o material recordado seja lembrado e contrastado. Permite o armazenamento de memórias em termos das relações entre seus múltiplos itens e eventos. As representações armazenadas são flexíveis e podem guiar o comportamento em uma ampla variedade de condições (Squire, 2004). Dado o aspecto relacional da memória declarativa, o termo geralmente utilizado para descrever este processo de memória em animais é memória relacional.

1.2 Memória Declarativa (Relacional) em Animais

Desde a descoberta de que lesões no hipocampo causam amnésia anterógrada em humanos, muitos pesquisadores passaram a investigar o efeito de lesões hipocâmpais no comportamento de animais. Em 1978, Jonh O’Keefe e Lynn Nadel propuseram que o hipocampo é especificamente dedicado para a construção e uso de mapas espaciais do ambiente. Os autores enfatizam que lesões no hipocampo tipicamente resultam em prejuízos severos no aprendizado espacial. Aprendizados não espaciais, como simples aprendizados discriminativos, são pouco afetados em animais com danos hipocâmpais. Somada a essas observações, O’Keefe & Nadel (1978) mostraram evidências da existência de “células de lugar” (em inglês: *place cells*) no hipocampo que sinalizam a localização do animal no espaço, reforçando a teoria do hipocampo atuar como um mapa cognitivo.

Diversos outros estudos com roedores (Morris *et al.*, 1982; Nadel, 1991) e primatas (Murray & Mishkin, 1998; Malkoa & Mishkin, 2003; Lavenex *et al.*, 2006) mostram que lesões no hipocampo e áreas conexas causam déficit na memória espacial. Além dos estudos com lesão, estudos eletrofisiológicos em roedores confirmam a existência de neurônios hipocâmpais que são ativados de acordo com a localização do animal no espaço, indicando o papel do hipocampo no processamento de informações espaciais (Muller *et al.*, 1987).

A memória espacial é uma adaptação fundamental para a sobrevivência de um animal, pois possibilita uma busca eficiente por recursos (alimentos, água, refúgios, parceiros sexuais). Evidências de memória espacial têm sido relatadas nas mais variadas espécies (por exemplo, insetos: Collet & Collet, 2002; peixes dourados (*Carassius auratus*): López *et al.*, 1999; beija-flores (*Selasphorus rufus*): Henderson *et al.*, 2006; tartarugas (*Pseudemys*

scripta): López *et al.*, 2001; lagartos (*Acanthodactylus boskianus* e *Acanthodactylus scutellatus*): Day *et al.*, 1999; morcegos nectarívoros (*Glossophaginae geoffroy*): Winter & Stich, 2005).

Existem duas maneiras fundamentais de representar relações espaciais, denominadas sistema de representação egocêntrica e aloclétrica. No sistema de representação egocêntrica, a localização de um objeto é definida de acordo com o próprio observador, que utiliza sua posição para traçar coordenadas como direita-esquerda, acima-abaixo, frente-costas. O sistema de representação aloclétrica, por sua vez, define relações espaciais com base em elementos do ambiente, que são utilizados como pistas para a localização de outros objetos. Dessa forma, enquanto que as representações egocêntricas refletem experiências específicas de um ponto estratégico, as representações aloclétricas integram múltiplas experiências (Nadel & Hardt, 2004). Recentes estudos em primatas sugerem que a formação hipocampal é particularmente envolvida na representação aloclétrica do espaço (Nadel & Hardt, 2004; Lavenex *et al.*, 2006). Informações viso-espaciais egocêntricas, por sua vez, são representadas no córtex parietal (Neggers *et al.*, 2006).

No estudo de Lavenex e colaboradores (2006), foi comparado, em um teste de memória espacial, o desempenho de macacos reshus (*Macaca mulatta*) que sofreram lesões bilaterais no hipocampo com o de macacos reshus que não sofreram a lesão (controle). Os macacos deveriam procurar comida em 18 locais distribuídos em uma arena aberta, sendo que destes 18 locais, apenas três continham alimento. Os macacos foram testados em duas diferentes condições. Primeiramente, pistas locais marcavam os locais com comida e, posteriormente, nenhuma pista marcava as posições com comida, de modo que os animais deveriam se guiar por representações aloclétricas do espaço para localizar a comida. Os resultados mostraram que tanto os animais lesionados quanto o grupo controle conseguiram discriminar os locais com comida na presença de pistas visuais locais. Entretanto, na ausência dessas pistas, apenas os animais controle foram capazes de discriminar os locais com comida. Estes resultados confirmam que a formação hipocampal é crítica para o estabelecimento de representações aloclétricas do espaço.

Embora a memória espacial tenha sido o modelo para estudos neurobiológicos da memória relacional, diversos estudos mostraram que lesões no hipocampo de animais também causam déficit em memórias não relacionadas com espaço (Wiener *et al.*, 1989; Squire, 1992; Eichenbaum, 1999; Rudy & Sutherland, 1989; Dusek & Eichenbaum, 1997).

Por exemplo, Dusek & Eichenbaum (1997) compararam ratos normais com ratos com lesão seletiva no hipocampo em uma série de testes de discriminação de odores em que os

animais deveriam realizar inferências transitivas. Os animais foram inicialmente treinados a associar pares de estímulos odoríferos: o estímulo A era recompensado com comida quando pareado com o estímulo B, o estímulo B era recompensado com comida quando pareado com o C; o estímulo C era recompensado com comida quando pareado com o estímulo D e, finalmente, o estímulo D era recompensado com comida quando pareado com o estímulo E. O teste de inferência transitiva examinou a preferência por itens que nunca tinham sido pareados diretamente (exemplo: B e D). Os animais deveriam ser capazes de relacionar os estímulos B e D por meio de suas relações com o odor C. Ratos lesionados adquiriram a discriminação inicial dos estímulos como os ratos normais. No teste de inferência transitiva, animais controle escolheram preferencialmente o estímulo B quando este estímulo era pareado com o D. Em contraste, ratos com lesões seletivas no hipocampo não mostraram evidência da capacidade de transitividade.

Outro exemplo do papel do hipocampo em memórias não-espaciais é a transmissão social de preferências odoríferas de ratos (Bunsey & Eichbaum, 1995). Quando um rato retorna para o ninho após forragear, ele informa aos outros sobre novos alimentos trazendo o odor do novo alimento em sua respiração. Os outros ratos passam então a forragear pelo mesmo tipo de alimento. Partindo da premissa que o alimento recém-consumido é confiável, esta transmissão da informação é considerada adaptativa. O mecanismo neste aprendizado envolve a associação de dois odores: o odor do alimento recém-ingerido e o odor de dissulfeto de carbono, um odor constituinte da respiração dos ratos. A apresentação de um destes odores sozinhos não tem influência na preferência posterior por alimentos. Este comportamento de preferência odorífera foi investigado em ratos com lesões neurotóxicas no hipocampo. Os autores mostraram que os ratos lesionados, ao contrário de ratos normais, não demonstraram preferência pelo odor apresentado previamente (24 horas) por um outro animal.

Assim como observado em humanos, o hipocampo de animais é necessário não apenas para o processamento de memórias espaciais, mas também para diversas memórias não-espaciais que requerem relações complexas entre estímulos. A memória espacial é apenas um exemplo da expressão da memória relacional e flexível, isto é, da memória declarativa (Squire, 1992). Carlson (1994) sugere que a função original do hipocampo tenha sido ajudar os animais a se orientar no espaço, relacionando os múltiplos estímulos que definem uma localização. Posteriormente, o processo evolutivo teria dado ao hipocampo a habilidade de detectar também outros tipos de contextos e situações não-espaciais.

1.3 Memória relacional e forrageamento em primatas

As florestas tropicais são caracterizadas por uma complexa disponibilidade de recursos com alta diversidade de espécies vegetais em baixas densidades e com padrão de frutificação específico para cada espécie. Os recursos alimentares geralmente preferidos por primatas, como frutos, folhas jovens e flores, são distribuídos de maneira agrupada e variam sazonalmente. Dessa forma, para encontrar e controlar a disponibilidade de alimentos na floresta de uma maneira sistemática, os primatas devem ser capazes de associar informações espaciais, temporais e sensoriais (visual, olfativa, tátil) com algum evento específico de forrageamento e armazenar esta informação (Garber, 2000).

Os primatas diferem quanto aos tipos de informações processadas de acordo com a distribuição de recursos e com os problemas de forrageamento que a espécie enfrenta. Milton (1981, 1993) sugeriu que a necessidade de monitorar e recordar a localização de árvores frutíferas e seu padrão fenológico de frutificação foi um fator seletivo para o alto desenvolvimento cognitivo em primatas frugívoros. Segundo a autora, o maior desenvolvimento cerebral de macacos-aranha (*Ateles geoffroy*), primatas frugívoros, em relação ao de bugios (*Alouatta palliata*), primatas folívoros, pode ser explicado pela diferença na dieta. Macacos-aranha teriam uma demanda cognitiva maior do que a dos bugios, pois os frutos são menos uniformemente distribuídos do que as folhas e, deste modo, os macacos-aranha necessitam monitorar áreas de vida maiores e mais complexas do que as dos bugios.

Em relação à busca por alimentos, a habilidade de memorizar a localização exata das fontes de recursos desejados e acessar essas fontes pelas rotas mais curtas aumenta a eficiência do forrageamento, uma vez que reduz o tempo de procura e os custos de deslocamento. Diversos estudos mostram que primatas de diferentes espécies utilizam memória espacial para localizar alimentos tanto em cativeiro (Menzel 1973; MacDonald 1994; MacDonald *et al.*, 1994; MacDonald & Agnes 1999; Lavenex & Lavenex, 2006) como na natureza (Garber & Paciulli, 1997; Janson, 1998; Janmaat *et al.*, 2006).

Garber e Paciulli (1997) conduziram um experimento em campo em que macacos-prego (*Cebus capucinus*) deveriam forragear por bananas em plataformas construídas na área de vida dos animais. As plataformas poderiam tanto conter bananas de verdade como bananas de plástico. Os resultados mostraram que os macacos rapidamente aprenderam as posições das plataformas com bananas de verdade. Além disso, quando os animais foram expostos a uma situação com informações conflitantes (informação espacial x informação visual), os animais utilizaram a informação espacial para selecionar as plataformas. Os autores ainda

mostraram que a quantidade de comida nas plataformas influenciou as decisões de forrageamento dos animais.

Procurando comparar os tipos de informações que primatas diurnos e noturnos utilizam durante o forrageamento, Bicca-Marques & Garber (2004) realizaram um experimento em campo com plataformas controlando as informações (visuais, olfativas, espaciais) disponíveis para os animais. Todas as espécies testadas - macacos da noite (*Aotus nigriceps*), bigodeiros (*Saguinus imperator imperator*), soins (*Saguinus fuscicollis weddelli*) e sauás (*Callicebus cupreus*) – tiveram um desempenho acima do acaso quando apenas a informação espacial estava disponível.

Ainda em relação a estudos experimentais realizados em campo, Janson (1998) analisou os padrões de movimentação de macacos-prego (*Cebus nigritus*) entre 15 plataformas contendo tangerinas separadas por 200 m. A quantidade de tangerinas, sua localização e sua taxa de renovação em cada plataforma eram controladas experimentalmente. O autor concluiu que o movimento dos macacos em relação a essas plataformas não era aleatório, sugerindo que os animais utilizaram sua capacidade de memória espacial para localizar as fontes de comida.

Janmaat e colaboradores (2006) investigaram o forrageamento de dois grupos silvestres de macacos mangabeys (*Cercocebus atys atys e Lophocebus albigena johnstoni*) em árvores previamente selecionadas dentro de suas áreas de vida. Os autores verificaram que os dois grupos de primatas visitaram as árvores com frutos com maior frequência do que as sem frutos. Além disso, a velocidade de aproximação às árvores com disponibilidade de frutos era maior. Apesar de não terem sido controladas pistas auditivas, visuais e olfativas, os autores argumentam que os animais devem ter utilizado sua habilidade de memória espacial para acessar as árvores com disponibilidade de frutos, dada a grande distância entre as mesmas.

Em um estudo realizado em cativeiro, MacDonald e Wilkie (1990) estudaram a memória espacial em *Cercopithecus ascanius whitesidei* por meio de testes que simulavam uma condição de forrageamento. Os testes consistiam de duas etapas separadas por um intervalo. Na primeira condição do teste (acertou-permanença), foram escondidos alimentos em quatro de oito copos e, a seguir, os animais eram liberados para achar e consumir estes alimentos. Após o intervalo, os mesmos quatro copos eram novamente preenchidos com comida e os animais eram re-introduzidos no local de teste. Na segunda condição (acertou-mude), os alimentos eram primeiramente posicionados em quatro copos e, após o intervalo, eram colocados nos outros quatro copos, que haviam estado vazios. Em ambas as condições,

os animais foram eficientes em encontrar os copos com comida após intervalos de 3 minutos até uma hora.

Posteriormente, MacDonald e colaboradores investigaram as habilidades espaciais em sagüis, orangotangos e gorilas utilizando variações do mesmo procedimento utilizado para os cercopitecíneos. No estudo com sagüis, os animais foram capazes de utilizar tanto a estratégia “acertou-permaneça” como “acertou-mude”, embora tenham tido uma maior facilidade na condição “acertou-permaneça” (MacDonald *et al.*, 1994). O experimento com gorilas mostrou que um gorila adulto teve a capacidade de se lembrar de locais que previamente haviam tido comida por intervalos maiores que 24h (MacDonald, 1994). O estudo com orangotangos mostrou que dois dos três animais testados foram capazes de memorizar locais com comida na condição “acertou-permaneça” e um animal foi capaz de utilizar informações sobre a quantidade de alimento para aumentar a eficiência de seu forrageamento (MacDonald & Agnes, 1999).

Em contraste com a extensa literatura sobre a utilização de informações espaciais para a localização de itens alimentares (onde forragear), pouco se sabe sobre a utilização de memórias relacionais não-espaciais durante o forrageamento. Entre essas informações não-espaciais, destacam-se as informações temporais (quando forragear) e as qualitativas (o que forragear). Por exemplo, a presença de um fruto pode ser utilizada por um primata para sinalizar seu período de frutificação, de modo que o animal passe a guiar o seu comportamento para localizar as árvores deste fruto. Esta capacidade permite que o animal esteja continuamente adaptado às mudanças sazonais do ambiente.

Em relação à informação qualitativa, Menzel (1991) desenvolveu um experimento com a finalidade de testar a reação de macacos japoneses (*Macaca fuscata*) de vida livre após se depararem com diferentes itens alimentares: akebi (fruta japonesa nativa da área onde se encontravam os animais) ou chocolate. Os alimentos eram sempre colocados no mesmo local em uma seqüência mista. Além disso, havia uma situação controle em que nenhum alimento era disponibilizado. O autor verificou que quando os animais encontravam akebi, eles passavam a inspecionar árvores de akebi com maior freqüência do que nas outras duas condições. Em contraste, quando os animais encontravam chocolate, passavam a forragear no chão perto do local onde o chocolate havia sido achado. Estes resultados sugerem que os macacos não apenas conheciam a localização das árvores de akebi como utilizaram uma flexibilidade comportamental para guiar seu forrageamento.

Em um estudo em laboratório, Menzel (1996) disponibilizou para macacos de cauda longa (*Macaca fascicularis*) alimentos com duas qualidades diferentes, sendo que cada

alimento estava associado a uma pista visual. As bananas (alimentos de alta preferência) eram posicionadas perto de postes de madeira, enquanto que as cenouras (alimento de baixa preferência) eram posicionadas perto de pedras amarelas. Os padrões de busca dos animais revelaram que eles discriminaram entre os dois tipos de alimento, uma vez que procuravam nos locais associados ao alimento preferido primeiramente.

Lavenex e Lavenex (2006) testaram se macacos rhesus (*Macaca mulatta*) cativos eram capazes de se orientar por informações relacionais não espaciais (pistas visuais) durante uma situação de forrageamento. Em uma arena aberta, foram distribuídos 18 copos plásticos formando dois arranjos. Em cada arranjo apenas três copos poderiam conter alimento. O arranjo com alimento variava pseudo-aleatoriamente entre os dias de teste. Cada arranjo estava associado a um objeto (bola azul ou garrafa amarela), posicionado no centro da arena. O objeto era a única informação que os animais poderiam utilizar para prever o arranjo com comida. Apesar dos animais conseguirem distinguir os locais potencialmente com comida dos locais que nunca havia comida, nenhum animal foi capaz de utilizar o objeto central para prever o arranjo com comida.

Orangotangos e um gibão foram testados em uma condição em que deveriam associar localizações espaciais em seus recintos com certos tipos de alimentos (Scheumann & Call, 2006). Em determinados dias, pedaços de banana foram distribuídos em árvores (condição banana), em outros dias, uvas foram distribuídas em arbustos de bambu (condição uva) e, em outros, laranjas foram colocadas no chão em um local facilmente localizado pelos animais (condição controle). Na condição banana, alguns pedaços de banana e na condição uva, uvas, também foram colocados neste mesmo local. Os autores quiseram testar se os animais, ao acharem um tipo de alimento em um determinado local, iriam preferencialmente procurar outros locais associados a este tipo de alimento em uma situação passada. Os resultados mostraram que os orangotangos e o gibão se aproximaram mais frequentemente de locais que continham banana na condição banana que nas outras duas condições. Alguns orangotangos, também se aproximaram mais frequentemente de locais com uva na condição uva que nas outras condições.

Até o momento, os estudos que mostraram a utilização da memória relacional fora do domínio espacial em uma situação de forrageamento se referem aos primatas do Velho Mundo. Embora as habilidades cognitivas do gênero *Cebus* tenham sido muito estudadas, não foram encontrados registros de estudos que demonstrem que esses primatas são capazes de associar certas localizações com certos tipos de comida.

1.4 Macaco-prego (*Cebus* spp.)

Macacos-prego (Figura 2) são primatas neotropicais de tamanho médio pesando entre 2 a 4 Kg (Kinzey, 1997). Estes primatas são principalmente arborícolas e vivem em grupos que são dominados por um macho alpha e por uma fêmea alpha. Além destes indivíduos, o grupo é constituído por infantes, jovens e outros adultos. O tamanho dos grupos sociais variam de 3-5 indivíduos até 40 indivíduos (Freese & Oppenheimer, 1981).

O gênero *Cebus* possui a segunda maior distribuição entre os gêneros de primatas neotropicais, ficando atrás apenas do gênero *Alouatta* (Kinzey, 1997). Macacos-prego são encontrados desde Honduras até o norte da Argentina e ocupam praticamente todas as florestas neotropicais (Auricchio, 1995). Enquanto que a distribuição cosmopolita dos bugios é explicada pela sua dieta folívora ubíqua (Kinzey, 1997), a ampla distribuição dos macacos-prego tem sido atribuída à sua flexibilidade alimentar e às suas habilidades manipulativas. Estas características permitem que os macacos-prego minimizem a competição por recursos alimentares (tanto intragrupo, intergrupo e interespecífica), tenham flexibilidade para alterar sua dieta em períodos de escassez e explorem habitats degradados ou antropizados (Fragaszy *et al.*, 2004).

A dieta dos macacos-prego é onívora e consiste principalmete de frutas e, em menor quantidade, insetos. Outras partes de plantas como folhas novas e flores são consumidas com menor frequência e pequenos vertebrados são raramente consumidos (Freese & Oppenheimer, 1981). A dieta dos *Cebus* varia sazonalmente de acordo com a disponibilidade de recursos. Muitos estudos mostram que a maior parte dos frutos preferidos pelos macacos-prego amadurecem no começo e no meio da estação chuvosa. Em períodos de escassez de frutos, estes animais modificam sua dieta e passam a consumir recursos alternativos como frutos secos, insetos ou pequenos vertebrados (Fragaszy *et al.*, 2004). Outra estratégia utilizada pelos macacos-prego em épocas de escassez de recursos é deslocar-se por distâncias maiores à procura de alimentos (Robinson, 1986).

Cebus apresentam notória habilidade manipulativa e apurado controle motor e sensorial que são utilizados em seu forrageamento. Um exemplo é a notável capacidade destes animais de utilizarem ferramentas na natureza para abrir frutos encapsulados (Fragaszy *et al.*, 2004; Moura & Lee, 2004; Waga *et al.*, 2006). Além disso, possuem dentes grandes e compactos e mandíbula robusta que lhes permitem obter e processar alimentos de difícil acesso como insetos escondidos em troncos de árvores e alimentos duros (Fragaszy *et al.*, 2004).

Do ponto de vista neuroanatômico, destaca-se o grau de encefalização e o complexo padrão de fissuras cerebrais destes primatas. O valor alométrico de seu neocórtex, utilizado como índice indireto da capacidade cognitiva, é comparável ao encontrado em chimpanzés (Stephan, 1972). Embora as implicações da expansão do neocórtex de macacos-prego não tenham sido examinadas a fundo, acredita-se que esta expansão reflete a complexidade comportamental desta espécie (Fragaszy *et al.*, 2004). De fato, macacos-prego têm sido um excelente modelo para pesquisas envolvendo habilidades cognitivas complexas. Estudos mostram que estes primatas apresentam uma capacidade sofisticada de utilizar ferramentas (Visalberghi, 1993; Westergaard & Suomi, 1997), cooperam com outro sujeito para obter um reforço (De Wall & Davis, 2003), combinam objetos em uma variedade de contextos para solucionar uma tarefa (Fragaszy *et al.*, 2004) e são capazes de realizar testes de memória operacional como escolha de acordo com o modelo com atraso (DMTS), escolha diferente do modelo com atraso (DNMTS) e testes de discriminação seqüencial concorrente (Tavares & Tomaz, 2002; Resende *et al.*, 2003).

Em relação à cognição espacial, tem sido sugerido que o cérebro complexo de macacos-prego deve ser utilizado para integrar espacial e temporalmente suas fontes de alimento (Janson & Boinski, 1992). Uma vez que a base da dieta destes primatas deriva de árvores frutíferas, eles se beneficiariam enormemente em saber as localizações e estados fenológicos das fontes importantes de frutos. De fato, estudos em campo sugerem que estes primatas conhecem a localização de suas fontes de alimento e se movem eficientemente entre elas (Robinson, 1986; Janson, 1998). Em um estudo realizado em cativeiro, De Lillo *et al.* (1997) mostraram que macacos-prego organizam sua procura por alimentos de modo a evitar locais onde já forragearam previamente. Além disso, o estudo mostra que estes primatas são mais eficientes na busca por recursos agrupados em comparação a recursos distribuídos uniformemente, o que pode ser interpretado como uma evidência da especialização desses animais em forragear por alimentos distribuídos irregularmente.

A



B



Figura 2. Macacos-prego (*C. libidinosus*) em ambiente natural: (A) macho adulto e (B) fêmea adulta. Foto A: Anderson Corsino e foto B: Isabel Waga.

2. JUSTIFICATIVA/RELEVÂNCIA

Na tentativa de contribuir para o entendimento das informações utilizadas pelos primatas durante o forrageamento, o presente estudo investigou tanto a memória relacional espacial como memória relacional não-espacial em macacos-prego (*Cebus* spp.) mantidos em cativeiro no Centro de Primatologia da Universidade de Brasília. A literatura sobre memória relacional não-espacial ainda é escassa. Até o momento, todos os estudos que mostraram a capacidade de associar determinado tipo de alimento com uma localização espacial se referem a primatas do Velho Mundo. Dessa forma, o presente estudo tem um caráter inovador por investigar esta habilidade em uma espécie do Novo Mundo.

Macacos-prego reúnem diversas características que os tornam especialmente interessantes para estudos de memória e forrageamento. Macacos-prego são predominantemente frugívoros e variam sazonalmente sua dieta de acordo com a disponibilidade de recursos do ambiente. Apresentam forrageamento extrativista, sendo capazes de localizar e remover recursos alimentares enterrados ou de difícil acesso. Além disso, esses primatas têm uma capacidade cognitiva desenvolvida, sendo capazes de perceber relações abstratas entre objetos e combinar objetos fazendo relações de segunda ordem (Fragaszy *et al.*, 2004). Dadas essas características, supõe-se que estes primatas devam apresentar uma sofisticada capacidade de mapear suas fontes de alimento. Dessa forma, a utilização de sujeitos *Cebus* spp. permite reafirmar as evidências da capacidade cognitiva desenvolvida desse gênero, bem como adicionar novas habilidades ao seu complexo repertório comportamental.

A caracterização das habilidades de memória em macacos-prego permitirá o desenvolvimento de um modelo de primata não-humano para investigação da memória relacional. A utilização de modelos de primata não-humano é de fundamental importância para futuras pesquisas neuromédicas.

A pesquisa foi realizada em cativeiro, o que permitiu maior controle de variáveis associadas à localização dos recursos. Isto é particularmente importante em estudos de memória, uma vez que pistas não controladas do ambiente podem ser utilizadas pelos animais para guiar seus movimentos, mimetizando o uso da memória espacial. Além disso, estudos em cativeiro permitem avaliar o comportamento dos animais individualmente, possibilitando verificar a existência de estratégias de forrageamento diferenciadas entre os mesmos.

Os animais foram testados em condições que simulam uma situação de aprendizado natural. Uma abordagem ecológica, considerando as características biológicas particulares da

espécie estudada, é fundamental para o entendimento das pressões ambientais que levaram à evolução de habilidades cognitivas específicas e das estruturas neurais a elas relacionadas.

3. OBJETIVOS

Este estudo teve como objetivo geral investigar aspectos da memória relacional espacial e não-espacial em macacos-prego por meio de um teste de localização de recursos alimentares. Mais especificamente, este trabalho se propôs a investigar:

- se macacos-prego são capazes de utilizar a memória espacial para localizar recursos alimentares e de alterar sua estratégia de forrageamento de acordo com as manipulações do experimento.
- se os macacos-prego organizam sua busca em algum padrão.
- a eficiência no forrageamento quando os recursos estão agrupados ou dispersos.
- se macacos-prego são capazes de se guiar por representações relacionais não-espaciais do ambiente para prever os locais com recursos alimentares.
- se existem diferenças no desempenho entre os sujeitos nos testes de memória e em suas estratégias de forrageamento.

4. MATERIAS E MÉTODOS

4.1 Aspectos Éticos

Anteriormente à realização dos experimentos descritos a seguir, o projeto deste estudo foi encaminhado e aprovado pelo Comitê de Ética no Uso de Animais em Pesquisa do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, conforme parecer apresentado em anexo (Anexo 1).

4.2 Sujeitos

Foram utilizados como sujeitos experimentais oito macacos prego (*Cebus spp.*) adultos saudáveis com idade superior a cinco anos, sendo quatro machos e quatro fêmeas. Os animais foram mantidos no Centro de Primatologia da Universidade de Brasília (CP) em criadouros científicos autorizados pelo IBAMA (registro 1/53/1999/000006-2). O CP está localizado na Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília, uma área de preservação ambiental. Os viveiros que alojam os animais são circundados por uma mata de galeria (Figura 3), de modo que os animais são submetidos a condições naturais de luminosidade, temperatura e umidade.

Os animais foram alojados em grupos de três ou quatro animais em viveiros medindo 4 m x 2 m x 3 m (comprimento, largura e altura respectivamente), organizados em um pavilhão como mostram as figuras 4 e 5. A distribuição dos animais nos viveiros foi mantida constante durante o período de coleta de dados com exceção do viveiro 4. Neste viveiro o macho Reginaldo foi mantido isolado desde o início do experimento até julho de 2007 quando houve a introdução de uma fêmea e um infante.

Cada viveiro consiste de duas paredes de concreto, separando os viveiros adjacentes, e três telas de ferro delimitando a parte frontal, a parte posterior e o teto do viveiro. Cada viveiro contém uma caixa-ninho de madeira suspensa, vários troncos de madeira em diferentes alturas e uma camada grossa de folhas secas e gravetos no chão. Os animais têm contato acústico e olfativo, porém não visual, com animais de outros viveiros, uma vez que a disposição dos viveiros é lateral (Figuras 4 e 5).

Os animais foram alimentados uma vez ao dia, entre 7:00 e 7:30 h da manhã com uma dieta a base de frutas, ovos e legumes. As sobras da alimentação fornecida pela manhã foram retiradas diariamente às 17:30 h. Água e ração para primatas sabor banana estiveram disponíveis *ad libitum* ao longo da realização dos experimentos. O estudo não envolveu privação alimentar ou de água, nem mesmo durante os dias de testes.

As condições de alojamento e manutenção dos animais estiveram de acordo com as normas e regulamentos do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis – IBAMA.

4.3 Situação Experimental

Os testes comportamentais foram realizados em um viveiro de teste adjacente aos viveiros que alojam os animais (Figura 5). A parte da frente e a parte de trás do viveiro são delimitadas por grades de aço e as laterais são delimitadas por paredes de concreto. Dessa forma, durante a realização do teste, os animais tiveram acesso visual a pistas distantes do ambiente localizadas na mata que circunda os viveiros e no corredor de circulação. Durante a realização dos experimentos, duas cadeiras, onde se posicionaram os observadores, e um armário estiveram presentes no corredor de circulação e foram posicionados sempre no mesmo local (Figura 5).

O viveiro de teste possui as mesmas dimensões e delimitações dos viveiros que alojam os animais. É dividido internamente por uma grade de ferro com uma porta guilhotina equidistante das duas paredes de concreto do viveiro (Figura 6). Os testes experimentais foram realizados na parte posterior do viveiro que mede 3 m, x 2 m x 3 m (comprimento, largura e altura, respectivamente).

O animal a ser testado era liberado de seu viveiro de moradia pela experimentadora para o corredor de circulação e, espontaneamente, entrava parte anterior do viveiro de teste, cuja porta encontrava-se aberta para permitir a entrada do animal. Três animais (Romeu, Pingo e Edmundo), entretanto, eram sempre transferidos para o viveiro de teste pelos tratadores dos animais, pois quando a pesquisadora tentou transferi-los, eles se comportavam de maneira muito agitada e permaneciam no corredor de circulação. Na presença dos tratadores, entretanto, estes animais entravam rapidamente no viveiro de teste, sem mostrarem sinais de agitação. De uma maneira geral, a transferência dos animais ocorreu de forma tranqüila e os animais pareciam estar sempre motivados para participar dos testes.

Uma vez que o animal entrava no viveiro de teste, a experimentadora abria a porta guilhotina e o animal tinha acesso à parte posterior do viveiro de teste. Após o animal passar para a parte posterior do viveiro, a porta guilhotina era fechada. Na parte posterior do viveiro, estavam previamente dispostas oito caixinhas de madeira em formato cúbico (5 cm em cada lado e 5 cm de altura) nos quais os animais procuravam por alimento. As caixas eram opacas e com tampa, de modo que os animais não conseguiam visualizar o seu conteúdo sem abri-las.

O experimento foi realizado entre março e outubro de 2007, sempre no período da manhã. Além da participação da pesquisadora, um estagiário auxiliava na organização das caixas no viveiro de teste e no registro dos dados.



Figura 3. Vista aérea do Centro de Primatologia da Universidade de Brasília. Foto: Maria Clotilde H. Tavares.

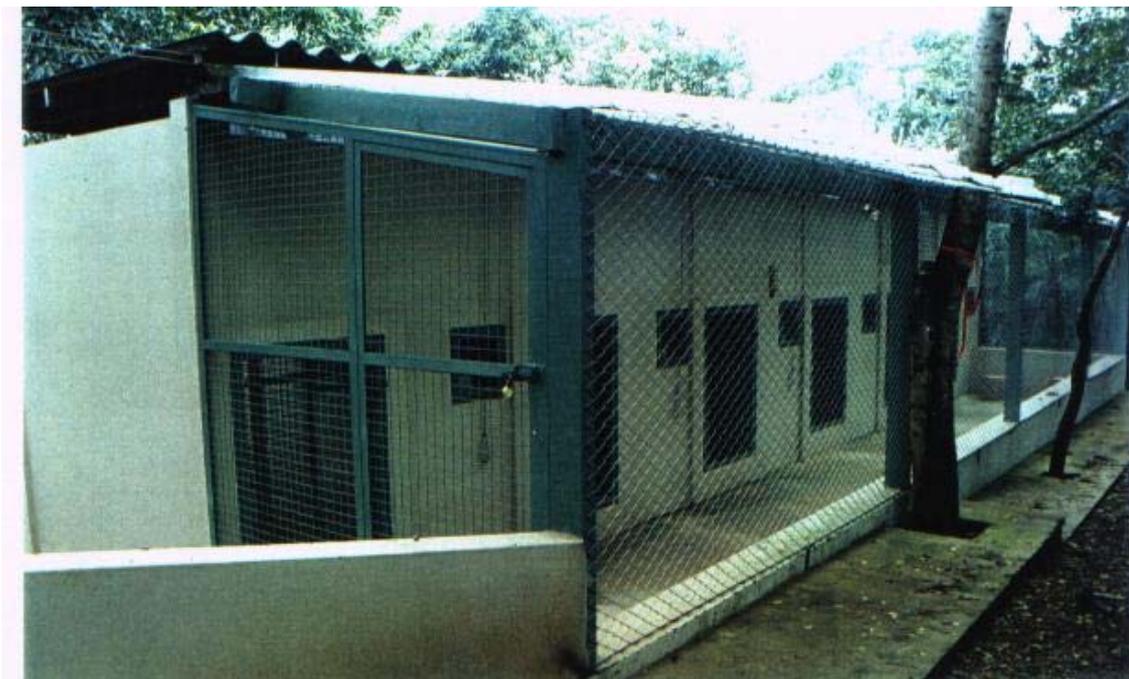


Figura 4. Pavilhão onde se encontram os viveiros dos animais e o viveiro de teste. Foto: Maria Clotilde H. Tavares.

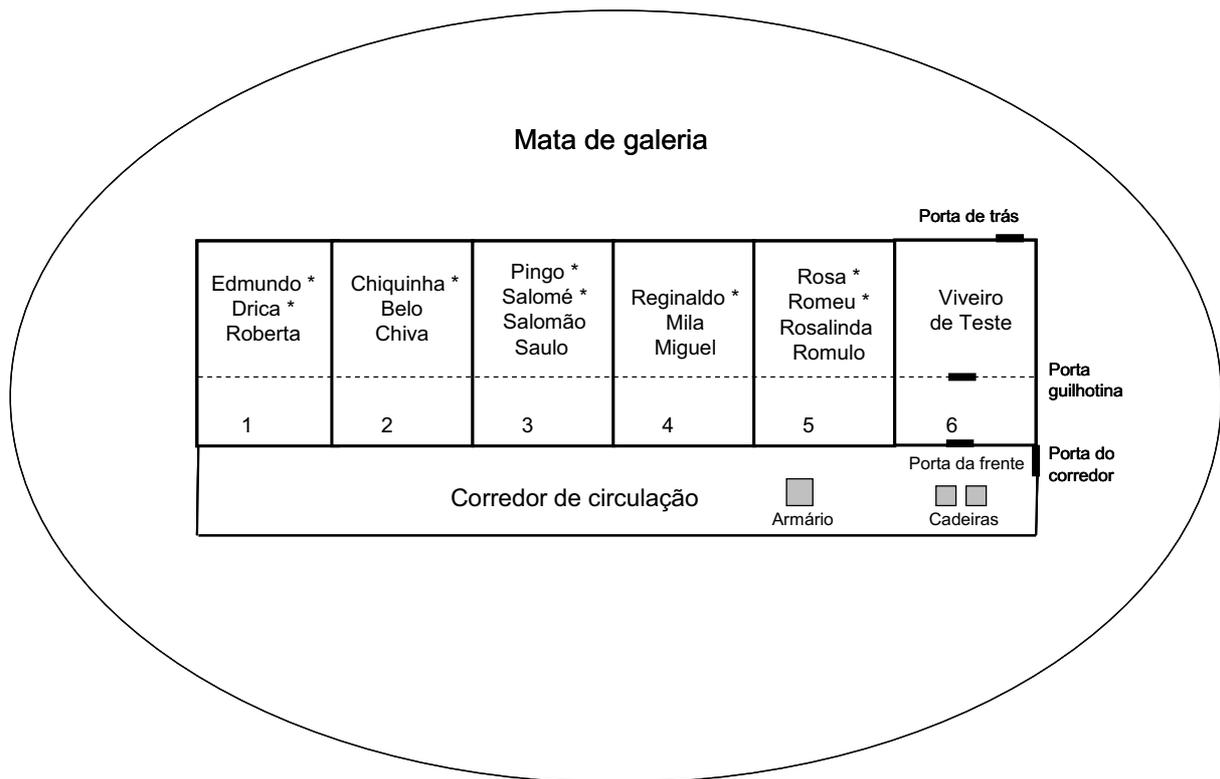


Figura 5. Representação esquemática da vista aérea do pavilhão onde se encontram os viveiros de alojamento dos animais (1, 2, 3, 4 e 5) e o viveiro de teste (6). * Animais utilizados nesse estudo.

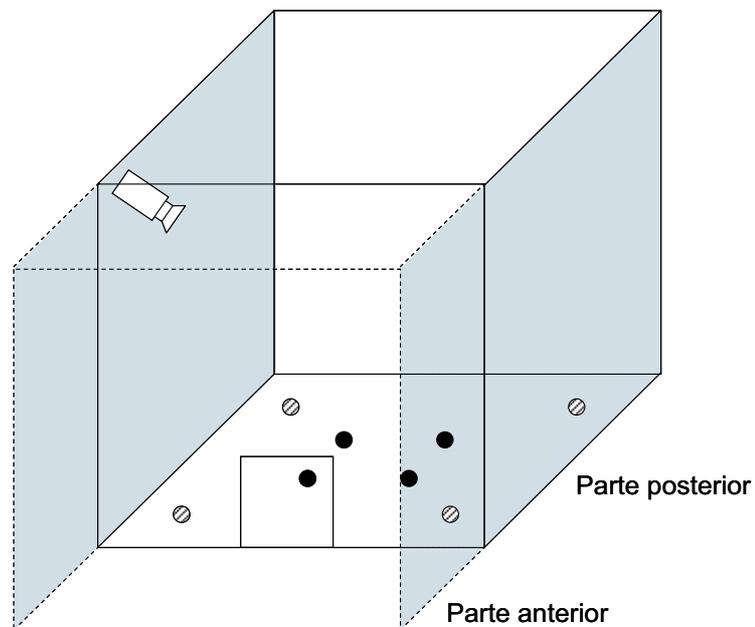


Figura 6. Visão em perspectiva do viveiro de teste. Apenas a porta guilhotina está representada. Em cinza estão representadas as paredes de concreto. As demais delimitações do viveiro são grades de aço que permitem o acesso visual a pistas do ambiente.

4.4 Pré-teste

Foi realizado um pré-treinamento no viveiro de teste com objetivo de habituar os animais à condição experimental e desenvolver as habilidades motoras necessárias para abrir os recipientes e acessar o seu conteúdo. Primeiramente, o animal a ser testado era transferido para a parte anterior do viveiro de teste. A seguir, a experimentadora, posicionada na parte posterior do viveiro, colocava um reforço (uma uva) na caixa de madeira e mostrava para o animal. A experimentadora tampava a caixa e a colocava na posição 1 (Figura 7). Uma vez posicionada a caixa na frente do animal, a experimentadora saía do viveiro pela porta de trás e o animal era liberado para a parte posterior do viveiro. Após o animal encontrar o recipiente, abri-lo e obter o reforço, o mesmo era atraído com outra uva para a parte anterior do viveiro pela experimentadora. O mesmo procedimento era repetido com as posições 2, 3, 4 e 5 sucessivamente (Figura 7). A sessão era encerrada após o animal acessar a caixa de madeira nas cinco diferentes posições ou após terem transcorrido 10 minutos sem que o animal tivesse aberto uma caixa.

Cada animal foi submetido a este protocolo uma vez ao dia por cinco dias consecutivos, mantendo-se fixa a ordem das posições dentro do viveiro onde foram dispostas as caixas. Foi adotada, como critério de habituação e desenvolvimento das habilidades motoras necessárias para que o animal abrisse as caixas, uma latência de 10 segundos. Dessa forma, se neste período de cinco dias, o animal não abrisse cada uma das 5 caixas em menos de 10 segundos, o pré-treinamento era repetido até que o animal atingisse este critério. O pré-teste foi realizado no período da manhã, mantendo-se fixos os horários de teste para cada animal dentro de uma janela temporal de uma hora.

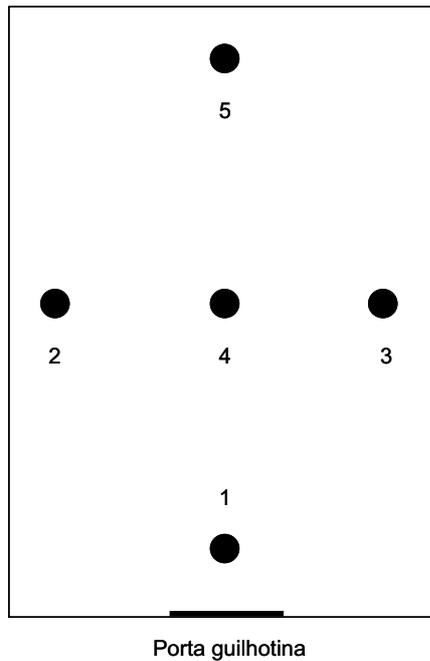


Figura 7. Representação esquemática das cinco posições do viveiro de teste onde foram dispostos os recipientes durante a realização do pré-teste.

4.5 Fases Experimentais

O experimento foi conduzido em duas fases sucessivas (Figura 8). A fase 1 teve como objetivo investigar a capacidade de memória relacional espacial e a fase 2 de investigar se os animais são capazes de utilizar informações relacionais não-espaciais do ambiente para forragear de maneira eficiente.

Durante todas as fases experimentais, oito caixas de madeira foram dispostas no viveiro formando dois arranjos: um quadrado interno e um quadrado externo (Figura 9). Todas as caixas eram dispostas na parte posterior do viveiro de teste pela experimentadora antes do animal ser liberado para o viveiro de teste.

Em cada sessão apenas as caixas de um arranjo (quadrado interno ou quadrado externo) continham reforço. Os arranjos continham reforços diferentes: as caixas do arranjo interno continham dois amendoins e as do arranjo externo continham duas uvas-passa. Antes de o animal entrar na parte posterior do viveiro para iniciar o teste, um amendoim ou uma uva passa era oferecido ao animal pela experimentadora, de modo que a recompensa oferecida era a mesma que o animal encontraria durante o teste.

A sessão era encerrada quando o animal acessava todos os recipientes que continham reforço ou 10 minutos após o seu início. Todas as sessões comportamentais foram filmadas

com uma mini-câmara (CCD CD 201) localizada no canto superior esquerdo do viveiro teste (Figura 6).

Foram realizadas duas sessões por dia com um intervalo de 4 a 5 minutos entre sessões. Ao final da primeira sessão, o animal voltava para a parte anterior do viveiro de teste e uma cortina era colocada na grade que separa a parte anterior da posterior do viveiro, de modo que a experimentadora reorganizava as caixas nos arranjos e recolocava a recompensa sem que o animal pudesse ver.

Os animais foram testados individualmente sempre no mesmo horário, entre 08h30min e 11h00min, quatro vezes por semana, mantendo-se fixos os horários de teste para cada animal dentro de uma janela temporal de 1 h.

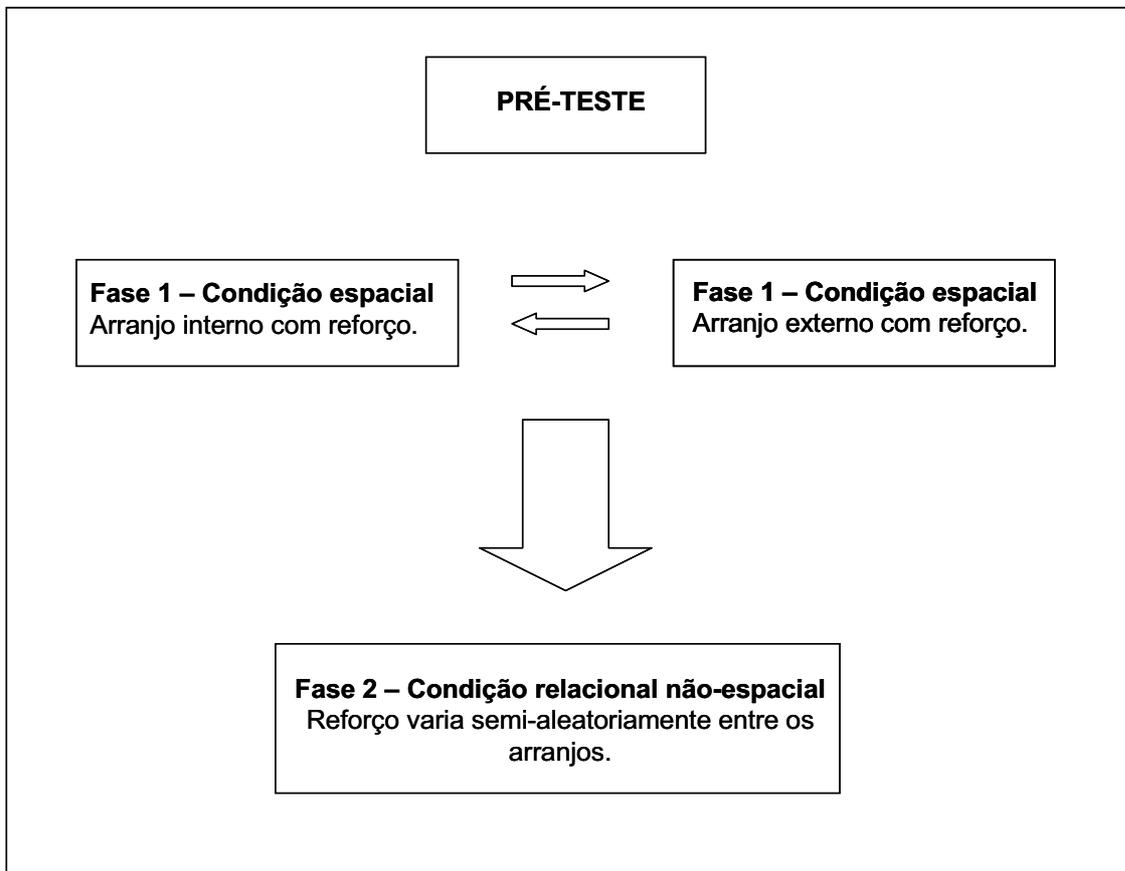


Figura 8. Seqüência de realização do pré-treinamento e das fases experimentais.

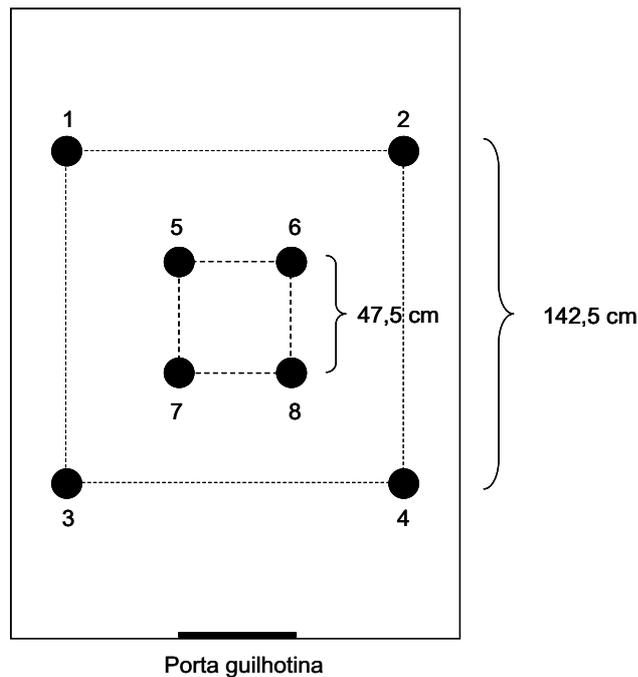


Figura 9. Representação esquemática da disposição dos recipientes durante as fases experimentais. Os oito recipientes formavam dois arranjos: quadro externo (recipientes 1, 2, 3 e 4) e quadrado interno (recipientes 5, 6, 7 e 8). Em cada sessão, apenas os recipientes de um arranjo continham reforço. Os lados do quadrado interno medem 47,5 cm e os do quadro externo medem 142,5 cm.

4.5.1 Fase 1 – Condição espacial

Esta fase ocorreu em duas etapas. Na primeira etapa, o arranjo com reforço (quadrado interno ou externo) foi mantido constante entre as sessões de teste até que o animal escolhesse quatro caixas com reforço nas suas quatro primeiras escolhas em nove entre dez sessões consecutivas. Após este critério, o animal iniciava a segunda etapa. Nesta etapa, o arranjo com reforço foi trocado e mantido constante até o animal atingir novamente o mesmo critério. Quatro animais (dois machos e duas fêmeas) realizaram a primeira etapa com o reforço no arranjo interno e a seguir realizaram a segunda etapa com o reforço no arranjo externo e quatro animais (dois machos e duas fêmeas) iniciaram a primeira etapa com o reforço no arranjo externo e, em seguida, passaram para a segunda etapa com o reforço fornecido no arranjo interno.

4.5.2 Fase 2 – Condição relacional não-espacial

Após o animal atingir o critério de aprendizagem na segunda etapa da fase 1, ele iniciava a fase 2. Durante esta fase, o arranjo com reforço permanecia o mesmo durante as

duas sessões do mesmo dia, mas variava de maneira semi-aleatória ao longo dos dias de teste. Durante a mesma semana de teste, em metade das sessões os recipientes do arranjo interno continham amendoim e os do arranjo externo estavam vazios e na outra metade os recipientes do arranjo interno estavam vazios e os do externo continham uva passa. Além disso, o mesmo arranjo não continha reforço por mais de dois dias de teste consecutivos.

Assim como na primeira fase, antes do animal iniciar o teste, um amendoim (quando o arranjo com comida era o interno) ou uma uva passa (quando o arranjo com comida era o externo) foram oferecidos ao animal de modo que o reforço oferecido era a mesmo que o animal encontrava durante a realização do teste. Uma vez que o arranjo com reforço variou de maneira semi-aleatória ao longo dos dias de teste, o alimento oferecido antes do início do teste era a única pista que o animal podia utilizar para prever qual arranjo continha reforço.

4.6 Registro dos dados

Para cada sessão de teste foram registrados os seguintes dados:

- 1) Seqüência de recipientes abertos.
- 2) Número de escolhas corretas (EC). Uma escolha correta consistia na abertura de um recipiente com reforço.
- 3) Número de escolhas erradas (EE). Uma escolha incorreta consiste na abertura de um recipiente sem reforço.
- 4) Número total de escolhas (TE). O número total de escolhas se refere ao número de recipientes abertos pelo animal durante a sessão.
- 5) Índice de acertos (IA): número de escolhas corretas (EC) nas quatro primeiras caixas abertas. Uma vez que quatro recipientes continham reforço e quatro estavam vazios em cada sessão, este índice variava de 0 a 4.
- 6) Duração da sessão.
- 7) Comportamentos relevantes como estro de fêmeas e comportamentos agressivos, caso ocorressem.
- 8) Ingestão ou não do alimento por parte dos animais.

Os dados foram registrados por meio de um *palm* (Palm One Tungsten E2) no momento em que o animal realizava o teste através do programa *EZ record* e foram analisados posteriormente por meio do registro em vídeo.

4.7 Análise dos dados

O processamento estatístico dos dados foi realizado utilizando-se o programa *Statistical Package for Social Sciences* (SPSS 13.0) para Windows. Os dados são apresentados na forma de média \pm erro padrão. O nível de significância estabelecido foi de $p \leq 0,05$. Os dados foram testados quanto à normalidade por meio do teste de Kolmogorov-Smirnov. A maior parte dos dados não apresentou distribuição normal e, portanto, foram analisados com testes estatísticos não-paramétricos. Para os dados que apresentaram distribuição normal, foram utilizados testes estatísticos paramétricos.

5. RESULTADOS

5.1 Pré-teste

Com exceção da fêmea Drica todos os animais alcançaram o critério de habituação e desenvolvimento das habilidades motoras dentro do período de cinco dias. Este critério consistiu em abrir cada uma das cinco caixas em menos de 10 segundos. A fêmea Drica necessitou de mais três dias, além do período de cinco dias, na condição de pré-teste para atingir esse critério.

5.2 Fase 1

A tabela 1 apresenta o número de sessões necessárias para cada animal atingir o critério de aprendizagem, isto é, o número de sessões até cada animal escolher quatro caixas com reforço nas suas quatro primeiras escolhas em nove entre dez sessões consecutivas.

Tabela 1. Número de sessões que cada animal precisou para atingir o critério de aprendizagem no arranjo interno e no arranjo externo. I/E significa que o animal começou a fase 1 com reforço no arranjo interno e depois com o reforço no externo e E/I significa que o animal começou a fase 1 com o reforço no arranjo externo e, seguida, no arranjo interno. F: fêmea; M: macho.

Animal	ordem	sexo	Interno	Externo
Drica	I/E	F	28	50
Chiquinha	E/I	F	48	64
Rosa	E/I	F	56	172
Salomé	I/E	F	48	126
Pingo	I/E	M	39	49
Edmundo	I/E	M	94	104
Romeu	E/I	M	84	77
Reginaldo	E/I	M	86	54
Média			60,37	87
Desvio Padrão			24,42	44,02

Foi necessário um número maior de sessões para que os animais atingissem o critério de aprendizagem no arranjo externo quando comparado com o arranjo interno, embora não tenha sido encontrada uma diferença estatisticamente significativa (Wilcoxon: $z = -1,680$; $p = 0,093$). Não foram encontradas diferenças significativas entre os gêneros (Mann-Whitney: $U = 26,000$; $p = 0,574$). Quando os gêneros foram comparados dentro de cada arranjo, também não foram encontradas diferenças significativas: interno (Mann-Whitney: $U = 2$; $p = 0,114$) e externo (Mann-Whitney: $U = 6$; $p = 0,686$). Também não foram encontradas diferenças significativas quando os arranjos foram comparados separadamente para cada gênero: fêmeas

(Wilcoxon: $z = -1,826$; $p = 0,068$) e machos (Wilcoxon: $z = 0,000$; $p = 1,000$). Apesar de não ter sido encontrada uma diferença estatística ($p < 0,05$) entre as fêmeas nos dois arranjos, há uma tendência de que as fêmeas necessitem de um número menor de sessões para atingir o critério na condição interna (Figura 10).

Com exceção das fêmeas Chiquinha e Rosa, todos os animais necessitaram de um número maior de sessões para atingir o critério de acerto no segundo arranjo testado do que no primeiro. Dessa forma, considerando que seis dos oitos animais pioraram do primeiro arranjo para o segundo, foi realizado um teste qui-quadrado com a intenção de verificar a persistência no arranjo inicial. O teste revelou, entretanto, que não há diferença significativa no número de sujeitos que pioraram ou melhoraram do primeiro para o segundo arranjo ($\chi^2 = 2$; $gl = 1$; $p = 0,157$).

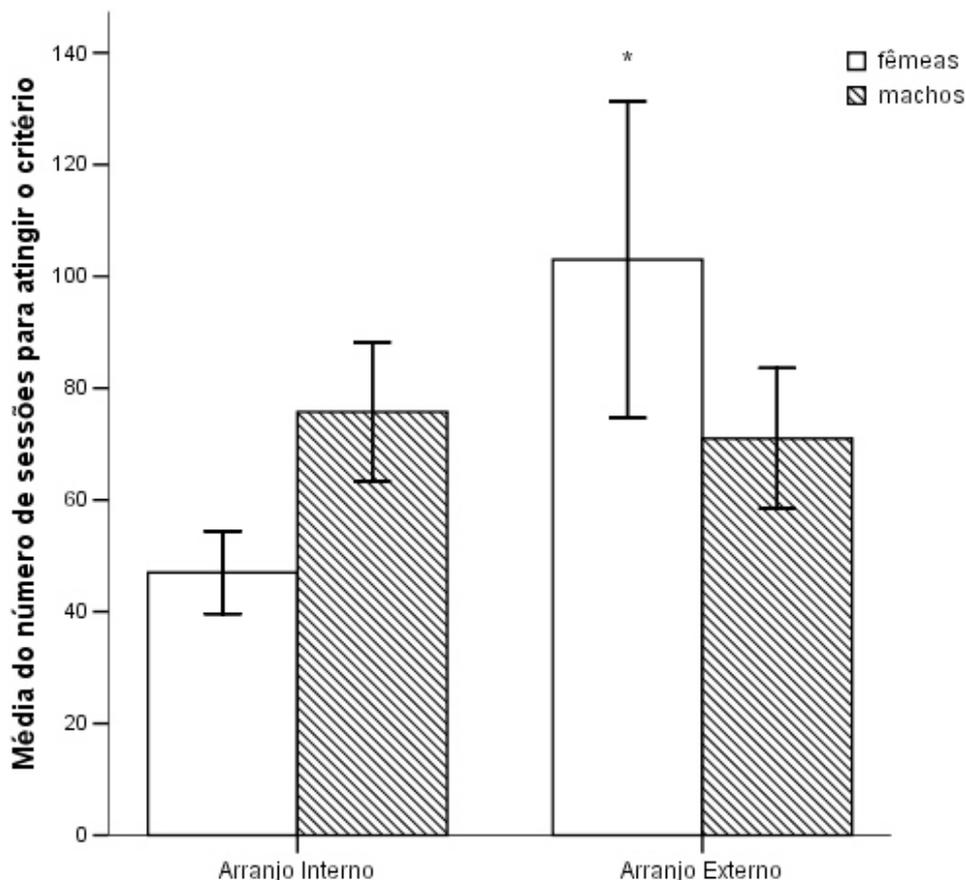


Figura 10. Média do número de sessões necessárias que machos e fêmeas necessitaram para atingirem o critério de aprendizagem nos arranjos interno e externo. * $p = 0,068$; comparação entre as fêmeas no arranjo externo e interno.

5.2.1 Desempenho individual

As figuras 11 a 18 mostram o desempenho individual dos oito animais em função do número de sessões em cada arranjo testado. De uma maneira geral, pode-se perceber que as curvas dos desempenhos no arranjo interno se encontram, geralmente, acima das curvas dos desempenhos no arranjo externo, indicando uma maior facilidade dos animais no desempenho do primeiro. Percebe-se ainda que foi necessário um número menor de sessões para que os animais atingissem um desempenho acima do nível do acaso no arranjo interno do que no arranjo externo independente de terem começado a fase 1 no arranjo interno ou no externo.

A fêmea Chiquinha passou a desempenhar o teste acima do acaso a partir da sétima semana no arranjo interno e a partir da décima primeira no arranjo externo. A fêmea Rosa obteve em desempenho acima do nível do acaso na segunda semana de teste no arranjo interno e na vigésima quarta semana no arranjo externo. Os machos Reginaldo e Romeu, embora tenham necessitado de um número menor de sessões para atingirem o critério de acerto no arranjo externo, passaram a desempenhar acima do nível do acaso primeiramente no arranjo interno. Reginaldo necessitou de quatro semanas de testes para apresentar um desempenho acima do acaso no arranjo interno e de onze semanas no arranjo externo. Romeu necessitou de cinco semanas de testes para apresentar um desempenho acima do acaso no arranjo interno e de oito semanas no arranjo externo.

A fêmea Salomé obteve em desempenho acima do nível do acaso na segunda semana de teste no arranjo interno e na décima primeira semana no arranjo externo. A fêmea Drica passou a desempenhar acima do acaso a partir da primeira semana de teste no arranjo interno e a partir da quinta semana no arranjo externo. O macho Pingo necessitou de três semanas de testes para apresentar um desempenho acima do acaso no arranjo interno e de quatro semanas no arranjo externo. O macho Edmundo obteve um desempenho acima do nível do acaso na segunda semana de teste no arranjo interno e na décima oitava semana no arranjo externo.

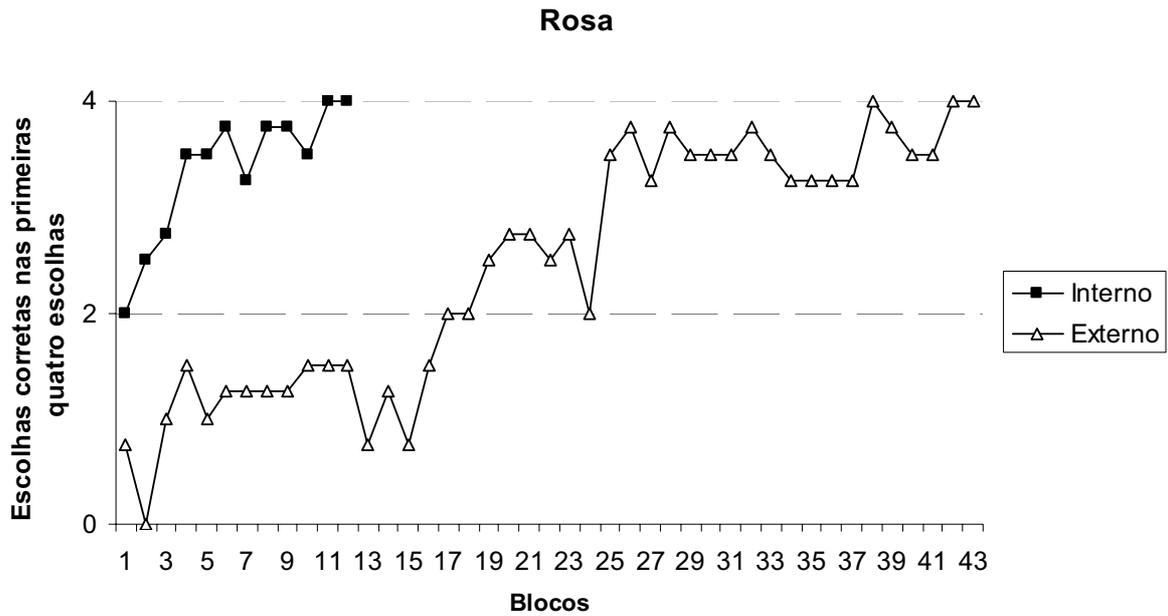


Figura 11. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pela fêmea Rosa nas duas etapas da fase 1 (arranjo interno e arranjo externo com reforço) ao longo das sessões. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

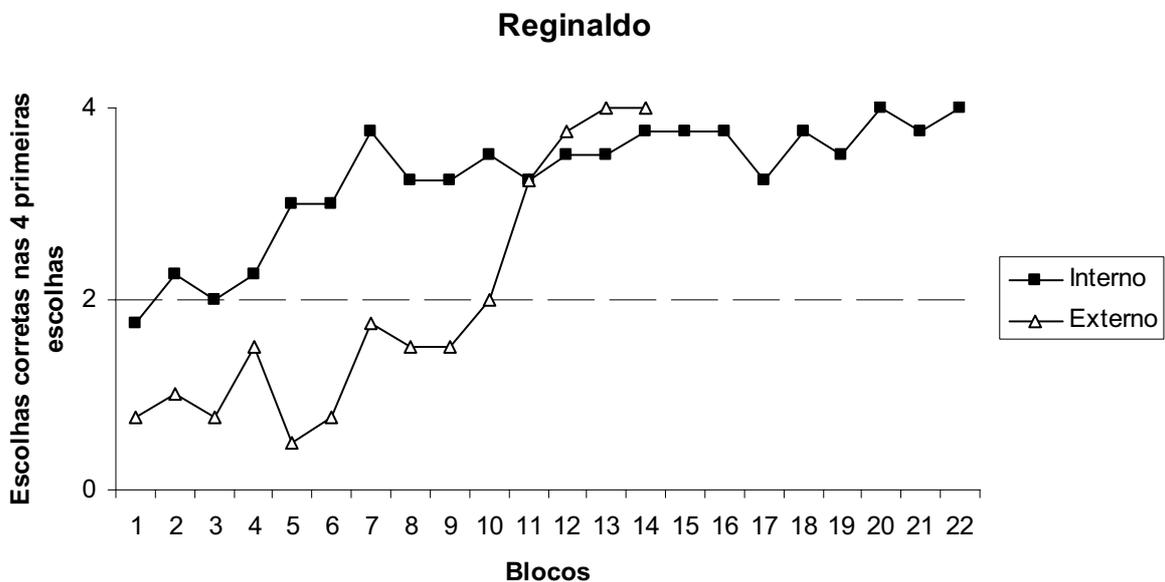


Figura 12. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pelo macho Reginaldo nas duas etapas da fase 1 (arranjo interno e arranjo externo com reforço) ao longo das sessões. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

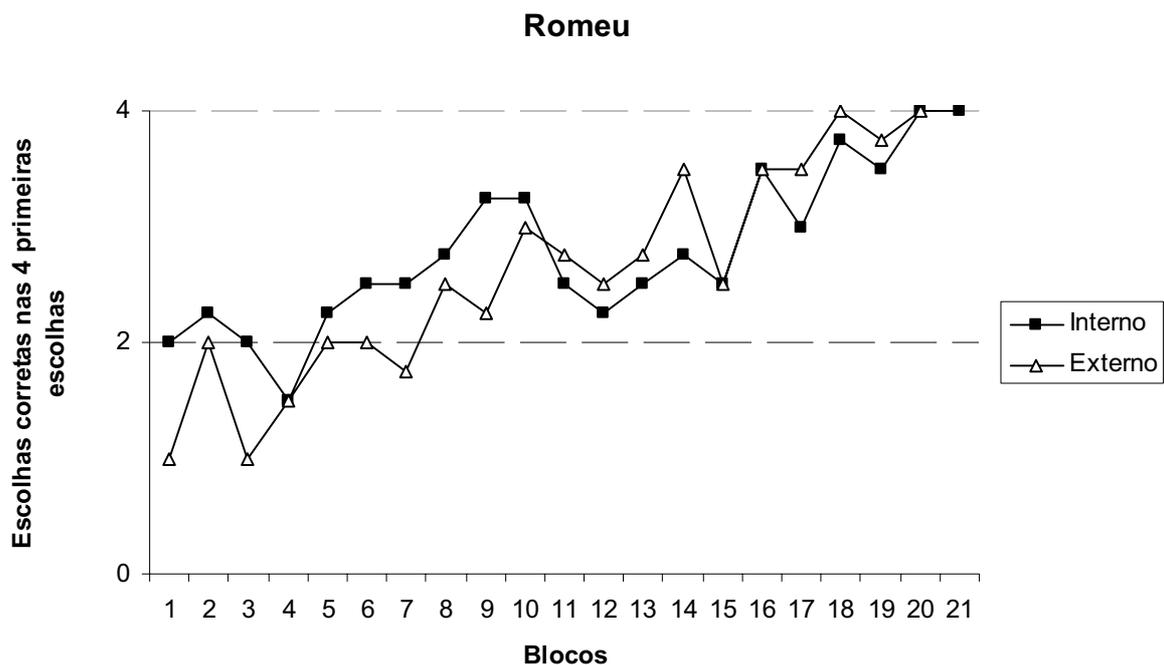


Figura 13. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pelo macho Romeu nas duas etapas da fase 1 (arranjo interno e arranjo externo com reforço) ao longo das sessões. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

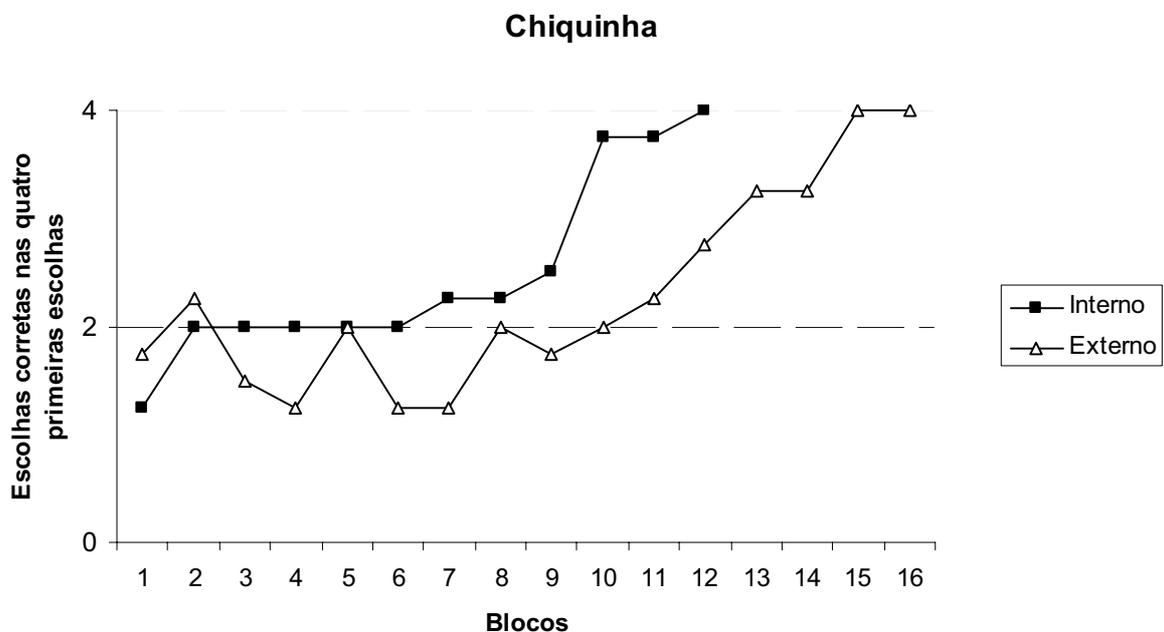


Figura 14. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pela fêmea Chiquinha nas duas etapas da fase 1 (arranjo interno e arranjo externo com reforço) ao longo das sessões. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

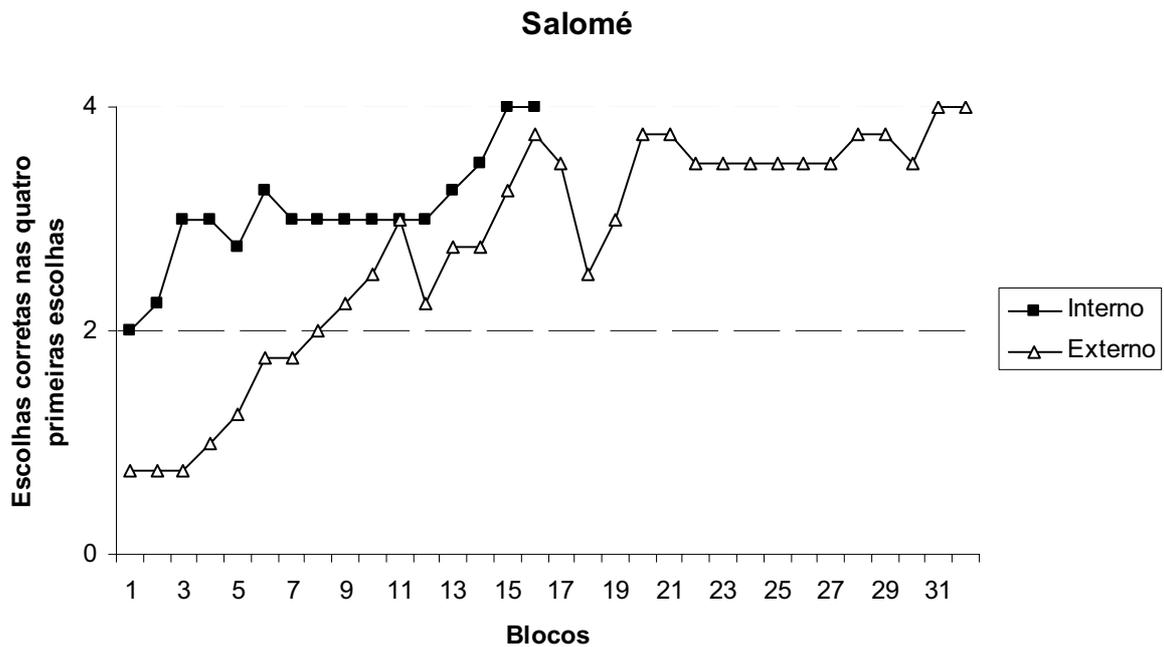


Figura 15. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pela fêmea Salomé nas duas etapas da fase 1 (arranjo interno e arranjo externo com reforço) ao longo das sessões. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

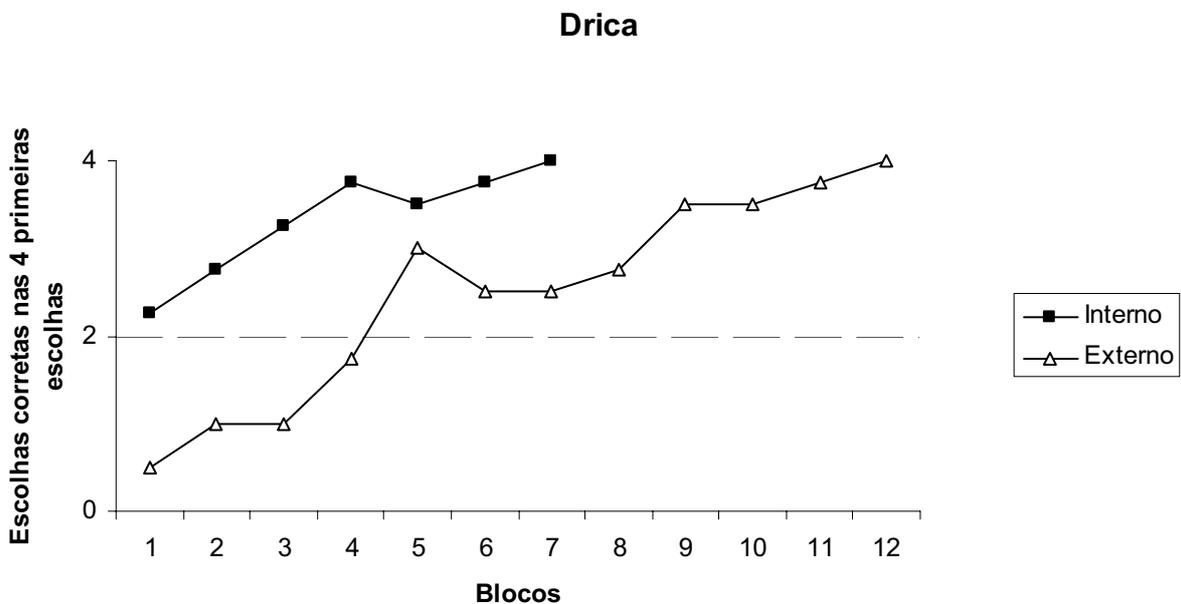


Figura 16. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pela fêmea Drica nas duas etapas da fase 1 (arranjo interno e arranjo externo com reforço) ao longo das sessões. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

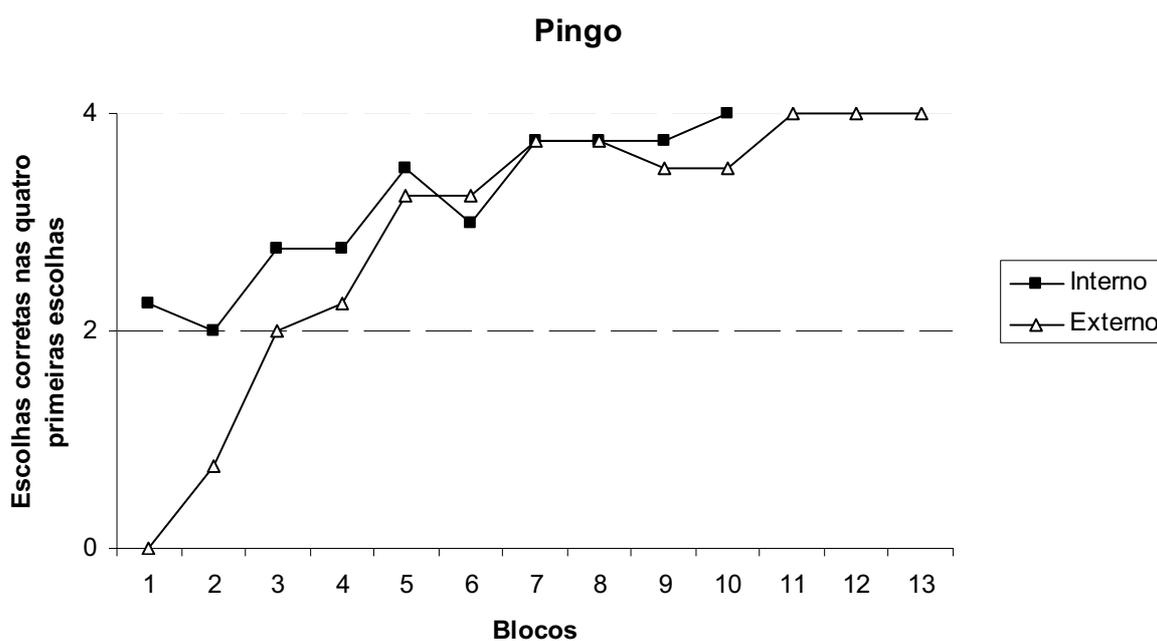


Figura 17. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pelo macho Pingo nas duas etapas da fase 1 (arranjo interno e arranjo externo com reforço) ao longo das sessões. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

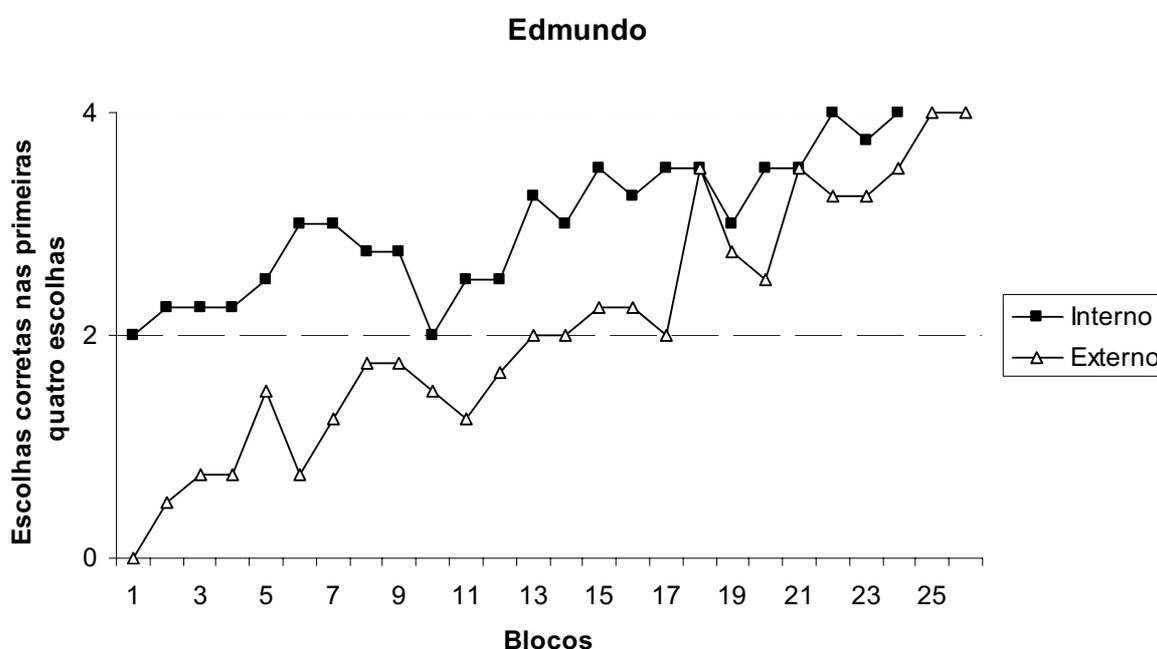


Figura 18. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pelo macho Edmundo nas duas etapas da fase 1 (arranjo interno e arranjo externo com reforço) ao longo das sessões. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

5.2.2 Padrões de busca

Na tabela 2 estão apresentadas as seqüências das primeiras quatro caixas abertas nas dez últimas sessões (sessões para o critério) realizadas por cada animal nas duas etapas da fase 1. Não foi possível identificar uma seqüência de visitas comum a todos os animais. Ao contrário, cada animal parece adotar um padrão de busca próprio.

Dentre essas últimas dez sessões, foram analisadas as transições (da primeira caixa aberta para segunda, da segunda para a terceira e da terceira para a quarta) realizadas pelos animais nas nove sessões em que os animais escolheram corretamente as caixas com reforço. Constatou-se que os sujeitos tiveram uma tendência de se mover para caixas adjacentes mais do que o esperado ao acaso tanto no arranjo externo (teste binomial; $p < 0,001$) quanto no interno (teste binomial; $p < 0,001$). No arranjo interno, foram consideradas transições não adjacentes, os movimentos entre as caixas $1 \leftrightarrow 4$ e $2 \leftrightarrow 3$ e, adjacentes, os movimentos entre as caixas $1 \leftrightarrow 2$, $1 \leftrightarrow 3$, $2 \leftrightarrow 4$ e $3 \leftrightarrow 4$. Já no arranjo externo, foram consideradas transições não adjacentes, os movimentos entre as caixas $5 \leftrightarrow 8$ e $6 \leftrightarrow 7$ e, adjacentes, os movimentos entre as caixas $5 \leftrightarrow 6$, $5 \leftrightarrow 7$, $6 \leftrightarrow 8$ e $7 \leftrightarrow 8$ (ver figura 5 para localização das caixas).

Análises individuais, no entanto, mostraram que nem todos os sujeitos tendem a se mover para caixas adjacentes. No arranjo externo, os sujeitos Chiquinha, Rosa, Salomé, Pingo, Reginaldo e Romeu se moveram para caixas adjacentes com maior freqüência do que o esperado ao acaso (Chiquinha (teste binomial; $p = 0,008$); Rosa (teste binomial; $p = 0,002$); Salomé (teste binomial; $p = 0,027$); Pingo (teste binomial; $p < 0,001$); Reginaldo (teste binomial; $p < 0,001$) e Romeu (teste binomial; $p = 0,002$)). Os sujeitos Drica e Edmundo, entretanto, não escolheram caixas adjacentes mais do que o esperado aleatoriamente (teste binomial; $p > 0,05$ para ambos). No arranjo interno, os sujeitos Rosa, Reginaldo, Edmundo e Romeu tenderam a se mover para caixas adjacentes mais do que o esperado ao acaso (Rosa (teste binomial; $p = 0,027$); Reginaldo (teste binomial; $p < 0,001$); Edmundo (teste binomial; $p < 0,001$) e Romeu (teste binomial; $p = 0,008$)). Os sujeitos Drica, Chiquinha, Salomé e Pingo, contudo, não apresentaram esta tendência (teste binomial; $p > 0,05$ para todos).

Tabela 2. Seqüência das primeiras quatro caixas abertas por cada animal nas dez últimas sessões de cada etapa da fase 1.

	Arranjo Externo				Arranjo Interno					
Chiquinha	S1:	2	3	4	6	S1:	7	8	5	6
	S2:	4	3	1	2	S2:	8	7	5	6
	S3:	4	3	2	1	S3:	8	6	7	5
	S4:	3	4	1	2	S4:	8	7	6	5
	S5:	4	3	1	2	S5:	8	4	6	7
	S6:	3	4	2	1	S6:	8	7	6	5
	S7:	4	3	1	2	S7:	8	7	5	6
	S8:	4	3	1	2	S8:	8	7	5	1
	S9:	4	3	2	1	S9:	8	6	7	5
	S10:	4	3	1	2	S10:	8	7	5	6
Reginaldo	S1:	2	4	3	1	S1:	6	8	7	5
	S2:	2	4	3	1	S2:	6	8	7	5
	S3:	2	4	3	7	S3:	6	8	7	5
	S4:	2	4	3	1	S4:	6	8	7	5
	S5:	2	4	3	1	S5:	1	5	6	8
	S6:	2	4	3	1	S6:	6	5	7	8
	S7:	2	4	3	1	S7:	6	8	7	5
	S8:	2	4	3	1	S8:	6	8	7	5
	S9:	2	4	3	1	S9:	6	8	7	5
	S10:	2	4	3	1	S10:	6	8	7	5
Romeu	S1:	1	2	4	3	S1:	6	5	7	8
	S2:	1	2	4	3	S2:	6	5	7	8
	S3:	1	2	4	3	S3:	5	6	7	8
	S4:	1	2	4	3	S4:	6	5	7	8
	S5:	1	2	4	3	S5:	5	6	8	7
	S6:	1	2	4	3	S6:	6	5	8	7
	S7:	2	1	6	8	S7:	6	5	7	8
	S8:	2	1	4	3	S8:	6	5	7	8
	S9:	2	1	4	3	S9:	6	8	5	7
	S10:	1	2	4	3	S10:	6	5	7	8
Drica	S1:	4	2	1	3	S1:	6	8	7	5
	S2:	2	3	4	1	S2:	8	7	6	5
	S3:	4	3	2	7	S3:	5	8	6	7
	S4:	4	2	1	3	S4:	6	8	5	7
	S5:	3	4	1	2	S5:	7	8	5	4
	S6:	3	4	2	1	S6:	5	6	8	7
	S7:	4	3	2	1	S7:	6	8	5	7
	S8:	4	3	2	1	S8:	5	6	8	7
	S9:	4	1	3	2	S9:	5	7	8	6
	S10:	4	1	2	3	S10:	5	6	8	7

Pingo	S1:	1	3	4	2	S1:	6	8	7	5
	S2:	1	3	4	2	S2:	5	8	7	6
	S3:	1	3	4	2	S3:	5	8	7	6
	S4:	3	4	1	2	S4:	6	8	7	5
	S5:	1	3	4	2	S5:	6	7	5	8
	S6:	1	3	4	2	S6:	5	8	7	4
	S7:	1	3	4	2	S7:	6	8	7	5
	S8:	1	3	4	2	S8:	6	8	7	5
	S9:	1	3	4	2	S9:	6	8	7	5
	S10:	1	3	4	6	S10:	6	8	7	5

Edmundo	S1:	2	3	4	1	S1:	5	6	8	7
	S2:	8	4	1	2	S2:	6	8	7	5
	S3:	4	2	1	3	S3:	6	5	7	8
	S4:	4	3	2	1	S4:	6	8	7	5
	S5:	4	2	3	1	S5:	6	8	7	5
	S6:	4	2	1	3	S6:	6	8	7	5
	S7:	4	2	1	3	S7:	6	8	4	7
	S8:	4	2	1	3	S8:	6	5	7	8
	S9:	2	3	4	1	S9:	6	8	7	5
	S10:	4	2	3	1	S10:	6	8	7	5

Salomé	S1:	1	2	4	3	S1:	6	5	8	7
	S2:	1	4	3	2	S2:	1	5	6	7
	S3:	1	2	6	5	S3:	6	5	8	7
	S4:	1	2	4	3	S4:	5	6	7	8
	S5:	1	2	4	3	S5:	5	6	8	7
	S6:	1	2	4	3	S6:	5	6	8	7
	S7:	1	2	4	3	S7:	6	5	8	7
	S8:	1	2	4	3	S8:	6	5	8	7
	S9:	1	2	4	3	S9:	5	6	7	8
	S10:	1	4	3	2	S10:	5	6	7	8

Rosa	S1:	2	4	3	1	S1:	5	7	8	3
	S2:	2	8	4	3	S2:	5	6	7	8
	S3:	2	4	3	1	S3:	6	8	7	5
	S4:	2	4	3	1	S4:	6	5	8	7
	S5:	2	4	3	1	S5:	6	5	8	7
	S6:	2	4	3	1	S6:	5	6	8	7
	S7:	2	4	3	1	S7:	5	6	8	7
	S8:	2	4	3	1	S8:	5	7	8	6
	S9:	2	3	1	4	S9:	5	6	7	8
	S10:	4	3	1	2	S10:	5	6	8	7

Os animais poderiam realizar as três transições de três maneiras possíveis. Poderiam ir para uma caixa adjacente, a seguir para uma não-adjacente e, novamente, para uma adjacente (rotas ANA). Outra maneira seria ir para uma caixa não adjacente, depois para uma adjacente e depois para uma não adjacente (rotas NAN). Finalmente, os animais poderiam sempre ir para uma caixa adjacente (rotas AAA). A tabela 3 mostra a frequência com que cada animal realizou cada um dos três tipos de rotas nos dois arranjos. Dado que existem oito maneiras possíveis de realizar cada um dos três tipos de rotas, seria esperado em uma busca randômica que eles realizassem cada um desses três tipos de rotas em igual frequência. Entretanto, o movimento dos animais não é aleatório: o teste Friedman revelou a existência de diferença entre os três tipos de rotas tanto no arranjo externo ($\chi^2 = 11,185$; gl = 2; p = 0,004) como no arranjo interno ($\chi^2 = 9,600$; gl = 2; p = 0,008). Comparações múltiplas entre as rotas do arranjo externo revelaram diferença estatística entre as rotas AAA e ANA (Wilcoxon: Z = -2,371; p = 0,018) e entre AAA e NAN (Wilcoxon: Z = -2,371; p = 0,018), sendo a rota AAA mais freqüente que as demais. Não foram encontradas diferenças entre as rotas ANA e NAN (Wilcoxon: Z = -0,850; p = 0,395). Comparações múltiplas no arranjo interno revelaram uma diferença entre as rotas AAA e NAN (Wilcoxon: Z = -2,527; p = 0,012), sendo a rota AAA mais freqüente. Não foram encontradas diferenças entre as rotas AAA e ANA (Wilcoxon: Z = -1,474; p = 0,141) e entre as rotas ANA e NAN (Wilcoxon: Z = -1,682; p = 0,093).

Tabela 3. Frequência com que cada animal realizou as rotas ANA, NAN e AAA no arranjo externo e no arranjo interno.

Animal	Externo			Interno		
	ANA	NAN	AAA	ANA	NAN	AAA
Drica	3	3	3	3	1	5
Salomé	0	2	7	7	0	2
Chiquinha	3	0	6	5	0	3
Rosa	0	1	8	4	0	5
Pingo	1	0	8	0	3	6
Edmundo	3	2	4	0	0	9
Romeu	2	0	7	3	0	7
Reginaldo	0	0	9	0	0	9
Média	1,5	1	6,5	2,75	0,5	5,75
Desvio Padrão	1,41	1,20	2,07	2,60	1,07	2,55
Mediana	1,5	0,5	7	3	0	5,5

Finalmente, cada sujeito apresentou uma preferência por uma caixa inicial em cada um dos arranjos (Tabela 2). Quando a recompensa se encontrava no arranjo externo, cinco dos oitos animais testados apresentaram preferência pelas caixas 1 ou 2, as mais próximas da

porta de entrada. Quando o arranjo interno era recompensado, sete dos animais iniciaram a sua busca, na maioria das vezes, pelas caixas 5 ou 6.

5.3 Fase 2

Dado que os animais diferiram quanto ao número de sessões necessárias para concluir a fase 1, cada animal iniciou a fase 2 em um momento distinto. Dessa forma, quando a coleta de dados foi cessada em outubro de 2007, cada animal havia concluído um número diferente de sessões. A tabela 5 mostra o número de sessões que cada animal realizou durante a fase 2. Os dados dos outros três animais (Rosa, Salomé e Edmundo) não foram analisados, pois os mesmos haviam concluído um número muito pequeno de sessões até a data em que a coleta de dados de foi cessada.

Tabela 5. Número de sessões que cada animal participou durante a segunda fase do experimento.

Animal	Número de sessões
Drica	124
Chiquinha	96
Pingo	116
Reginaldo	72
Romeu	48

5.3.1 Memória operacional (intervalo de 5 minutos entre sessões)

Uma vez que o reforço foi mantido constante entre as duas sessões dentro de um mesmo dia, foi avaliado se os animais utilizaram a memória operacional (intervalo de 5 minutos entre sessões) para forragear durante a segunda sessão. Dessa forma, se os animais se lembrassem qual arranjo continha reforço na primeira sessão e utilizassem essa informação para forragear durante a segunda sessão, esperar-se-ia que o desempenho melhorasse da primeira para a segunda sessão.

Quando foram comparadas as médias dos desempenhos das quatro primeiras escolhas dos animais na primeira e na segunda sessão, por meio de um teste T para duas amostras relacionadas, foi encontrada uma diferença estatisticamente significativa ($t = -4,475$; $gl = 4$; $p = 0,011$) sendo o desempenho na primeira sessão inferior que o desempenho na segunda sessão (figura 19).

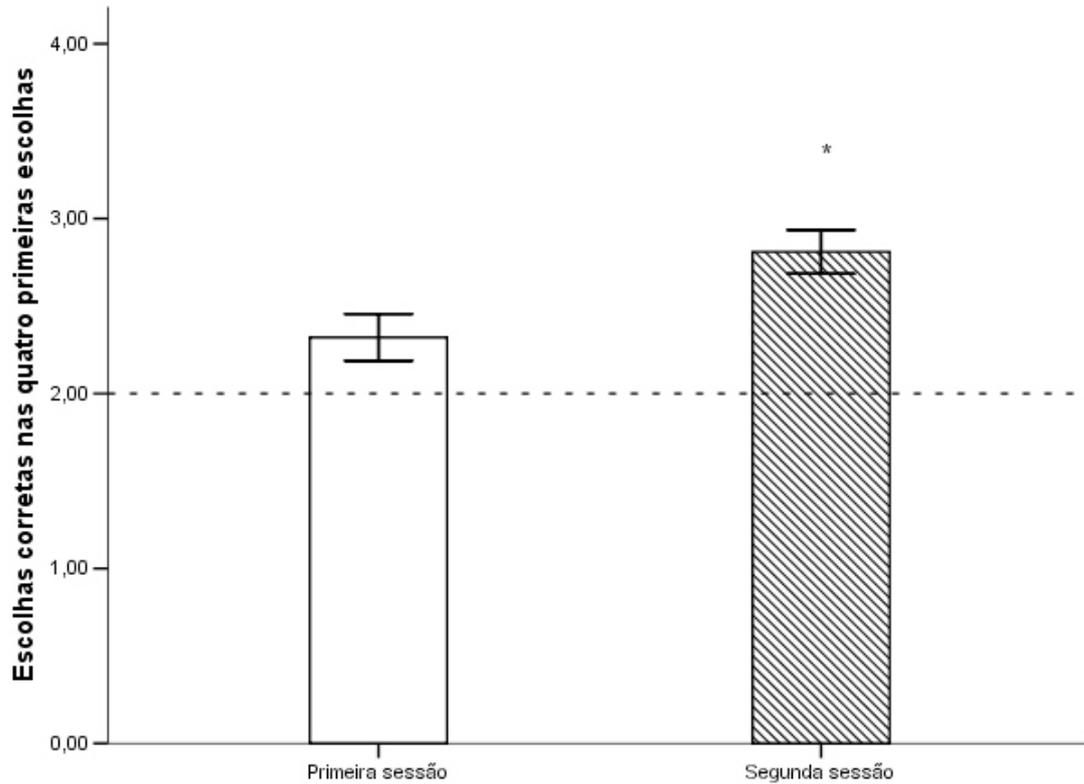


Figura 19. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras caixas abertas nas primeiras e nas segundas sessões dentro de um mesmo dia. Dados de cinco animais. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso. * $p = 0,011$

As análises individuais (figura 20) confirmaram o melhor desempenho na segunda sessão para quatro dos cinco animais: Drica (Wilcoxon: $Z = -4,781$; $p < 0,001$), Pingo (Wilcoxon: $Z = -3,355$; $p = 0,001$), Chiquinha (Wilcoxon: $Z = -3,131$; $p = 0,002$), Reginaldo (Wilcoxon: $Z = -2,191$; $p = 0,028$). Para estas análises, foram consideradas todas as sessões realizadas por cada animal. É provável que a diferença não significativa encontrada para o sujeito Romeu (Wilcoxon: $Z = 1,232$; $p = 0,218$) seja devido ao pequeno número de sessões realizadas por este animal.

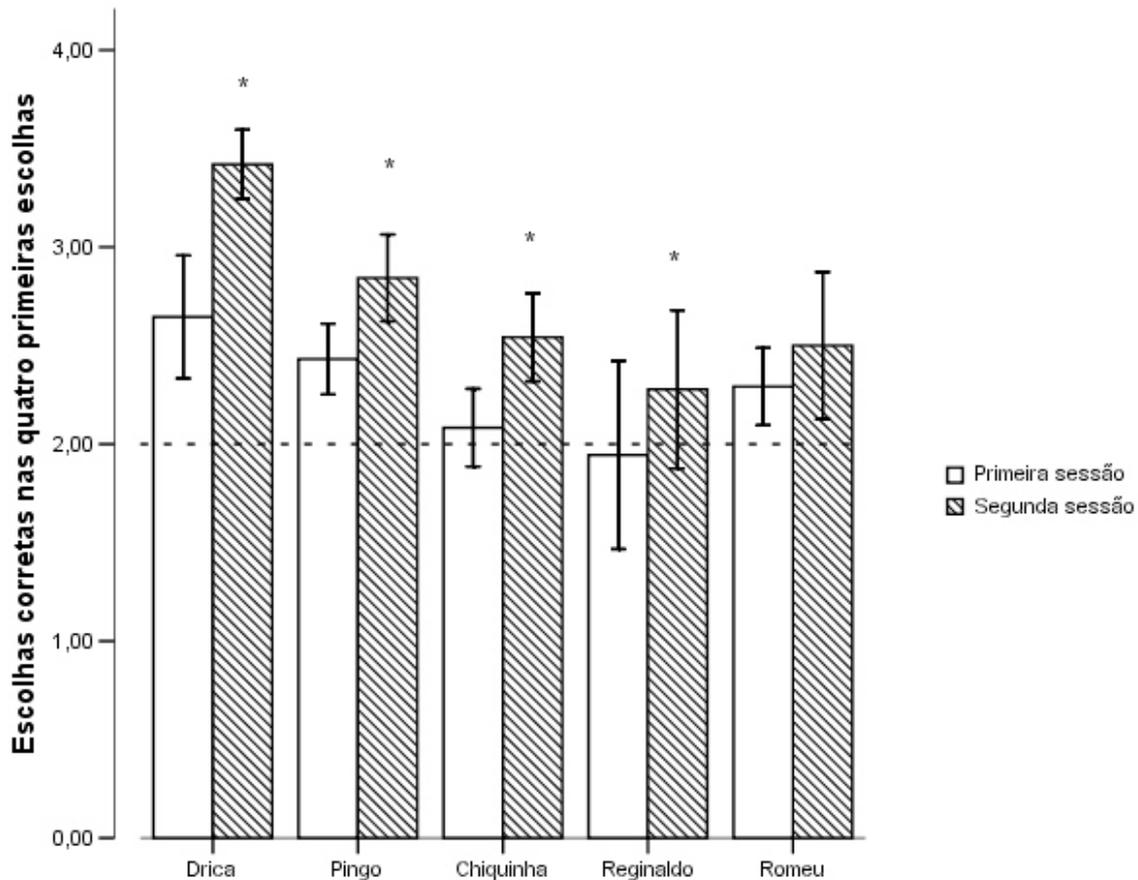


Figura 20. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras caixas abertas por cada sujeito nas primeiras e nas segundas sessões de cada dia. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso. * $p < 0,05$.

5.3.2 Memória Relacional Não-Espacial

Nas próximas análises foram apenas consideradas as primeiras sessões de cada dia de teste, pois, como mostrado anteriormente, a segunda sessão teve interferência sobre o aprendizado entre as sessões devido à capacidade de memória operacional.

Para avaliar se os animais foram capazes de utilizar informações relacionais não-espaciais para localizar as recompensas, o desempenho dos animais nas oito últimas sessões foi comparado ao esperado ao acaso por meio do teste T para uma amostra. Como mostrado na figura 21, o desempenho dos animais foi melhor do que o esperado ao acaso ($t = 2,638$; $gl = 4$; $p = 0,058$). Embora esta diferença não seja considerada estatisticamente significativa, pois o valor de p é maior que 5%, há uma forte tendência de que os animais testados são capazes de alcançar um desempenho acima do nível ao acaso. Além disso, as oito últimas sessões foram comparadas com as oito primeiras a fim de se verificar se houve um aprendizado ao longo dos dias de teste (figura 21). Esta comparação revelou que o índice de

acerto foi significativamente maior nas oito últimas sessões (Wilcoxon: $Z = -2,032$; $p = 0,042$).

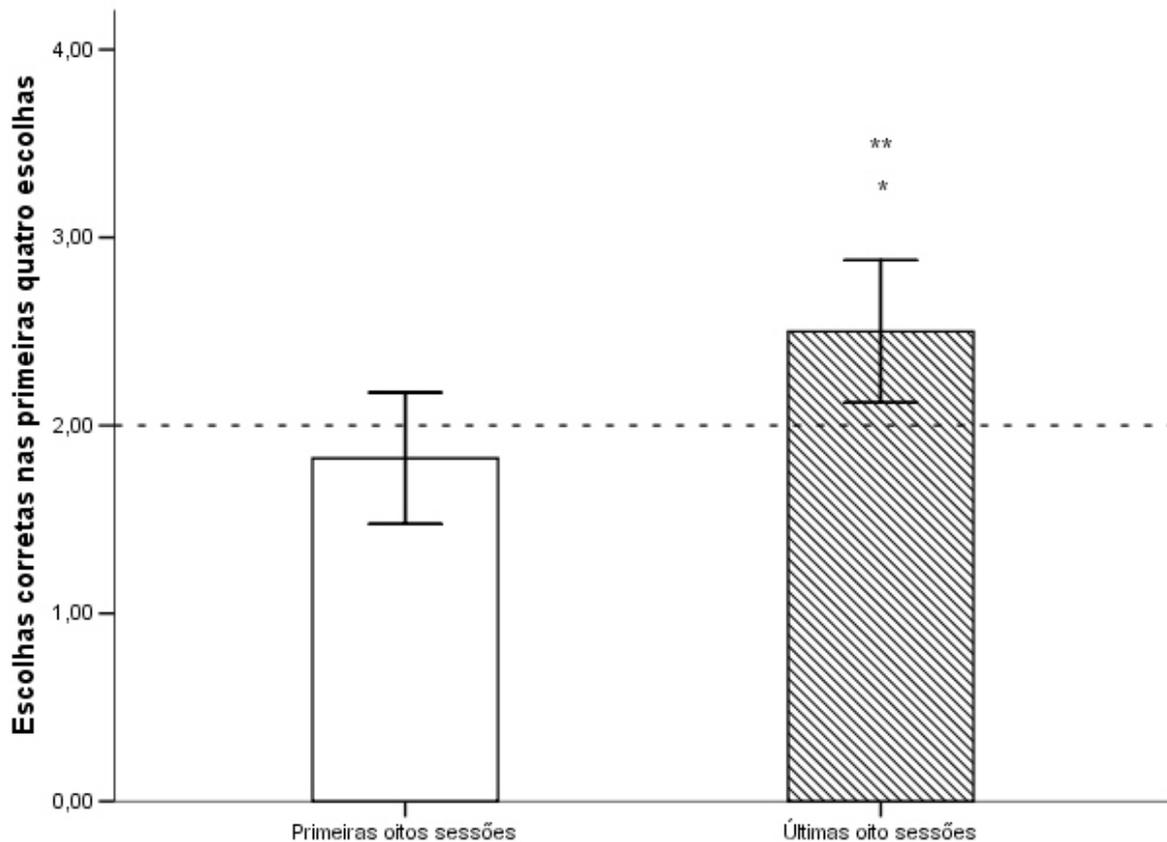


Figura 21. Número de escolhas corretas nas primeiras quatro caixas abertas pelos macacos-prego nas primeiras oito e nas últimas oito sessões. Apenas a primeira sessão de cada dia é considerada. Dados de cinco animais. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso. * comparação das oito últimas sessões com o esperado ao acaso: $p = 0,058$; ** comparação das oito últimas sessões com as oito primeiras: $p = 0,042$.

Quando as oito últimas sessões de cada animal foram analisadas separadamente por meio do teste T para uma amostra (figura 22), verificou-se que os desempenhos dos animais Drica, Pingo e Romeu foram melhores do que o esperado aleatoriamente (Drica ($t = 3,813$; $gl = 7$; $p = 0,007$); Pingo ($t = 2,376$; $gl = 7$; $p = 0,049$) e Romeu ($t = 2,646$; $gl = 7$; $p = 0,033$)). Para os sujeitos Chiquinha e Reginaldo, não foram encontradas diferenças estatísticas. As oito últimas sessões de cada animal também foram comparadas com as oito primeiras sessões (figura 22). Nesta análise, foi encontrada diferença estatística apenas para a fêmea Drica (Wilcoxon: $Z = -2,588$; $p = 0,010$).

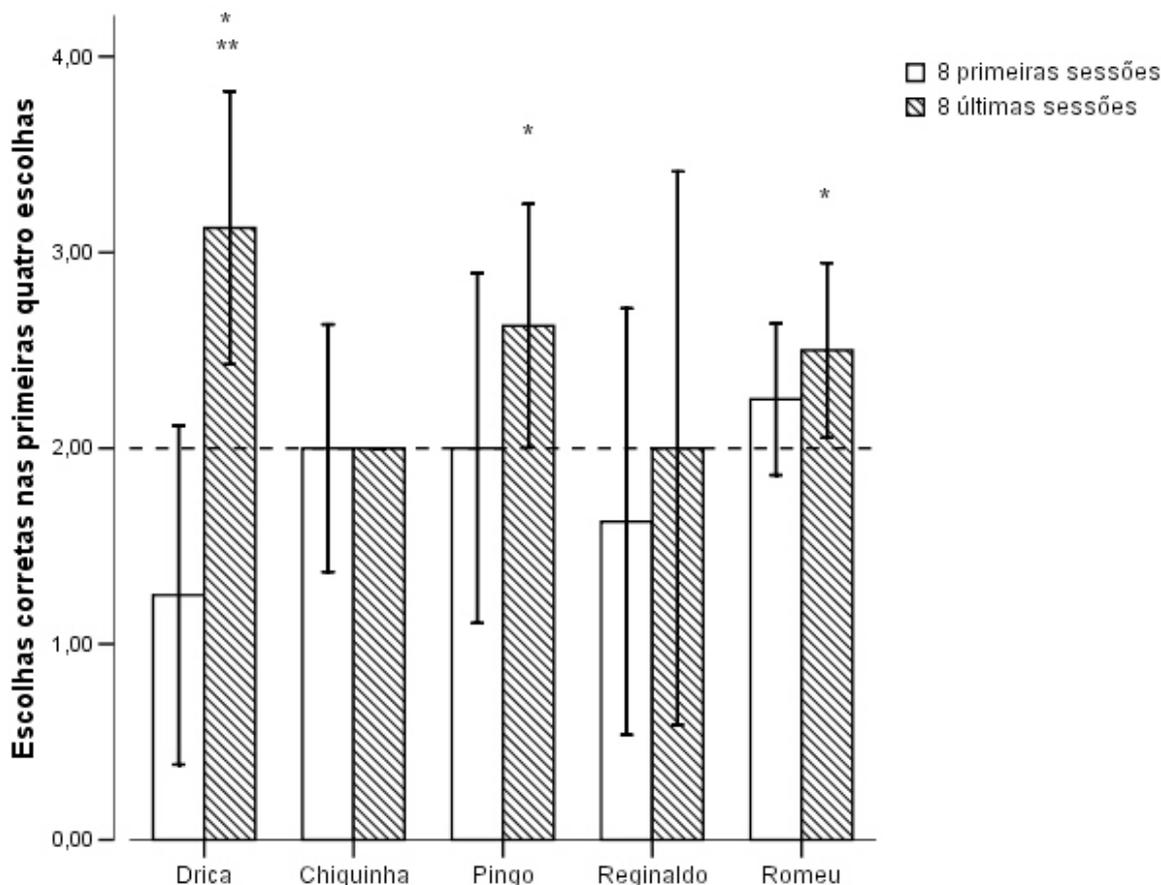


Figura 22. Número de escolhas corretas nas primeiras quatro caixas abertas por cada sujeito nas primeiras oito e nas últimas oito sessões. Apenas a primeira sessão de cada dia é considerada. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso. * comparação das oito últimas sessões com o esperado ao acaso: $p < 0,05$; ** comparação das oito últimas sessões de Drica com as oito primeiras: $p = 0,010$.

O desempenho das oito últimas sessões dos cinco animais testados nesta fase também foi analisado separadamente para cada arranjo (figura 23). Não houve diferença no desempenho no arranjo externo em relação ao esperado ao acaso ($t = 0,820$; $gl = 4$; $p = 0,458$). O desempenho no arranjo interno, entretanto, mostra uma tendência de que os animais conseguem fazer escolhas corretas acima do nível do acaso nesta condição ($t = 2,640$; $gl = 4$; $p = 0,058$). Os desempenhos nos dois arranjos foram comparados por meio de um teste T para duas amostras relacionadas e não foi encontrada diferença significativa ($t = 1,018$; $gl = 4$; $p = 0,366$).

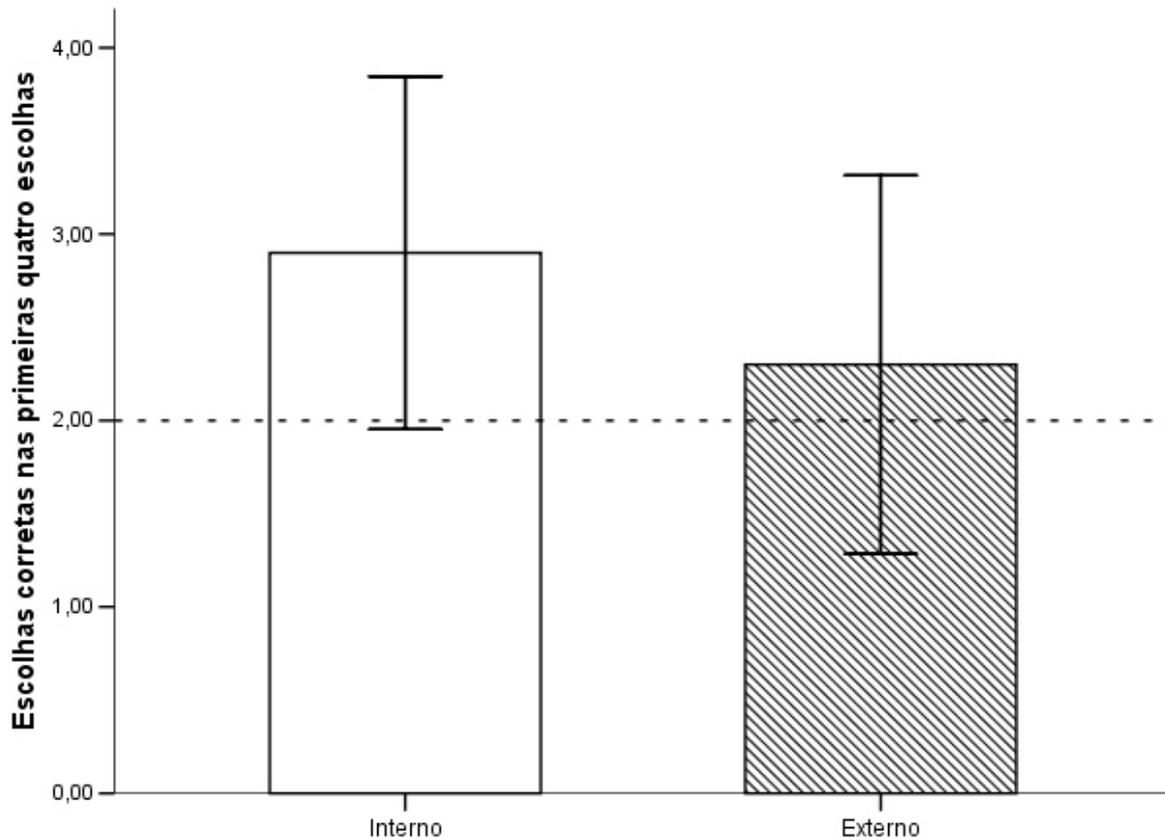


Figura 23. Número de escolhas corretas nas primeiras quatro caixas abertas pelos macacos-prego quando a recompensa se encontrava no arranjo interno e no arranjo externo. Dados referentes às oito últimas sessões dos cinco animais. Apenas a primeira sessão de cada dia é considerada. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

O teste binomial foi utilizado para comparar a frequência de escolhas corretas e erradas na primeira caixa aberta pelos animais nas oito últimas sessões. Investigar o desempenho na escolha da primeira caixa é importante, pois esta escolha realmente reflete se os animais se guiaram pelo reforço entregue antes do início da sessão. As próximas escolhas dos animais podem ter tido influência dos resultados de suas escolhas anteriores. Quando os animais foram analisados como um grupo, não foi observada diferença significativa entre escolhas certas e erradas (teste binomial; $p = 0,430$). Entretanto, quando os animais foram analisados separadamente (figura 24), foi observada uma diferença entre escolhas certas e errada para a fêmea Drica (teste binomial; $p = 0,008$). Como observado anteriormente, os animais diferiram quanto ao número de sessões realizadas e, é provável, que o melhor desempenho desta fêmea seja devido ao maior número de sessões realizadas por este animal.

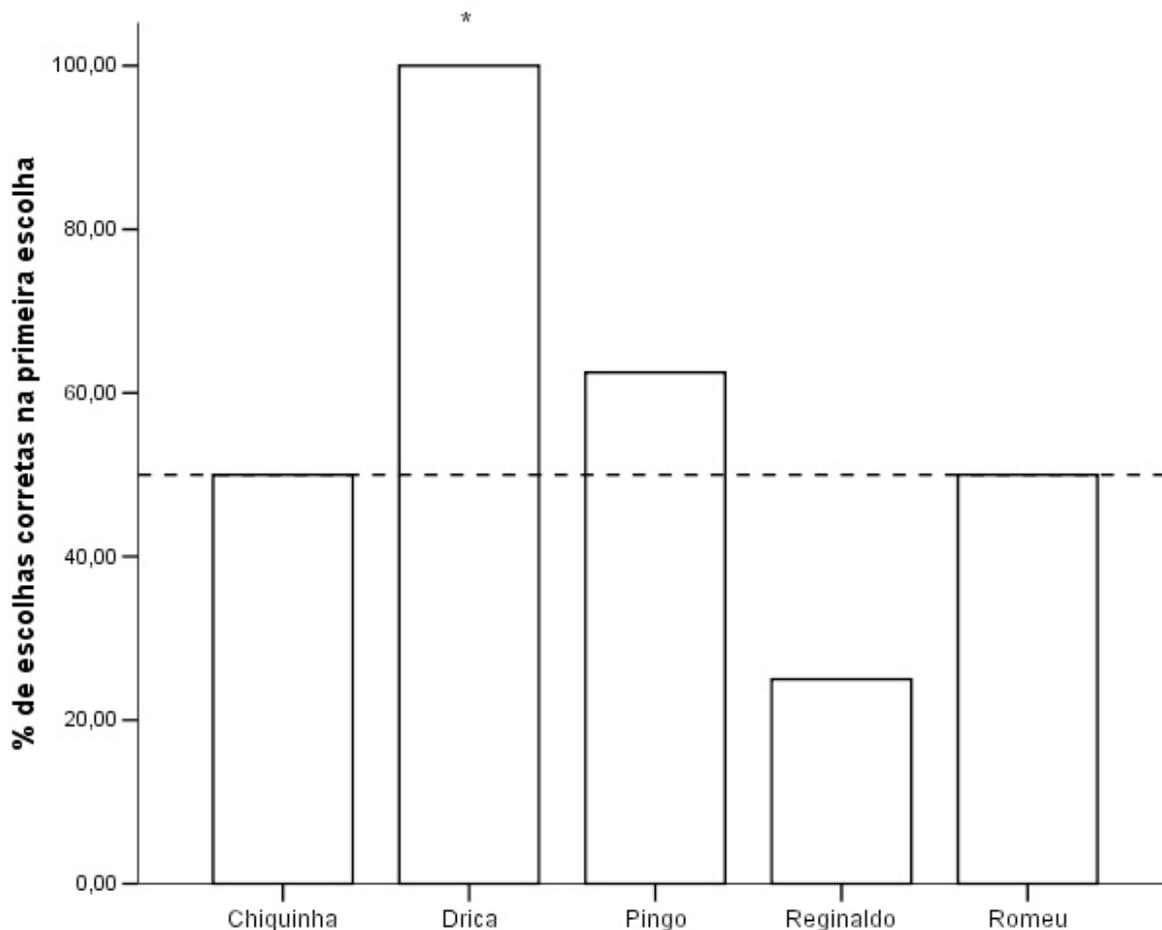


Figura 24. Porcentagem de escolhas corretas na primeira caixa aberta (primeira escolha) por cada animal, considerando apenas as oito últimas sessões realizadas por cada animal. Linha tracejada indica o nível do acaso. * $p = 0,008$; comparação entre escolhas certas e erradas da fêmea Drica, apenas as escolhas certas estão representadas graficamente. Linha tracejada representa a porcentagem de escolhas corretas esperada ao acaso.

Ao analisar separadamente o desempenho na escolha da primeira caixa para cada arranjo (figura 25), verificou-se que o número de escolhas corretas foi significativamente maior que o número de escolhas erradas quando o arranjo com recompensa era o externo (teste binomial: $p = 0,041$). Entretanto, não houve diferença significativa entre escolhas corretas e erradas quando o arranjo com recompensa foi o interno (teste binomial; $p = 0,503$).

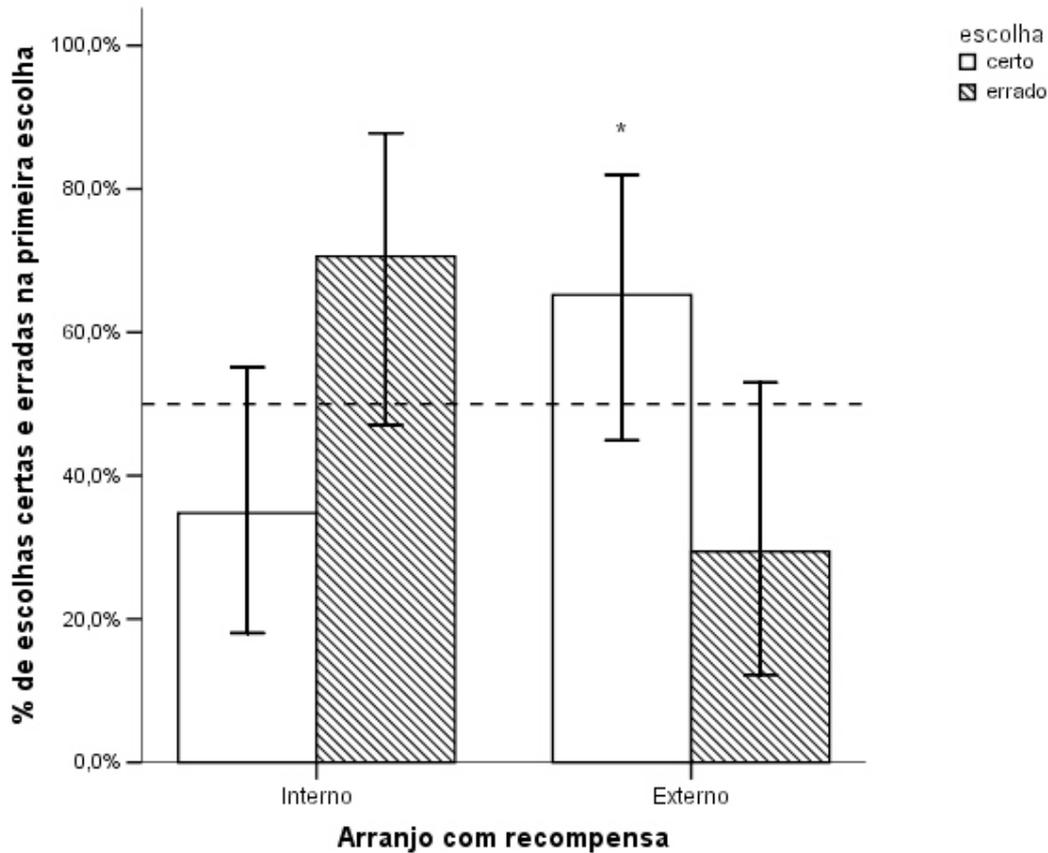


Figura 25. Porcentagem de escolhas certas e erradas na primeira caixa aberta quando a recompensa se encontrava no arranjo interno e no arranjo externo. Apenas a primeira sessão de cada dia é considerada. Dados referentes às oito últimas sessões dos cinco animais. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso. * $p = 0,041$: comparação entre as escolhas certas e erradas quando o arranjo externo continha recompensa.

5.3.3 Desempenho individual

Assim como observado na primeira fase, cada animal também adotou, nesta fase, uma estratégia de busca distinta. A tabela 6 mostra a seqüência de caixas abertas nas últimas oito sessões realizadas por cada animal. A primeira caixa escolhida pelos animais Romeu e Chiquinha foram sempre caixas no arranjo externo, independentemente de qual arranjo continha recompensa. Enquanto que a fêmea Chiquinha escolheu primeiramente as caixas 4 ou 3 (mais longe da porta de entrada), o macho Romeu escolheu primeiramente as caixas 1 ou 2 (mais perto da porta de entrada). O macho Reginaldo escolheu primeiramente caixas do arranjo interno em 75% de suas últimas oito sessões, independentemente de qual arranjo continha reforço. O macho Pingo variou consideravelmente a primeira caixa escolhida, não mostrando uma preferência por nenhum arranjo. Entretanto, este animal não escolheu caixas corretas na primeira escolha com maior frequência do que caixas erradas (figura 24). A fêmea Drica foi o único animal a acertar todas as primeiras escolhas (figura 24). Este animal

mostrou uma preferência por iniciar a sua busca por caixas mais afastadas da porta de entrada (caixas 4, 3, 8 e 7).

Tabela 6. Seqüência das caixas abertas nas oito últimas sessões realizadas por cada animal na fase 2.

Animal	Arranjo		1	2	3	4	5	6	7	8
Drica	externo	S1:	4	6	3	1	8	7	5	2
	interno	S2:	8	7	6	5	4	3	1	
	externo	S3:	2	1	8	7	3	5	4	
	interno	S4:	8	6	5	4	7			
	interno	S5:	7	6	5	8				
	externo	S6:	3	6	4	7	2	8	1	
	externo	S7:	3	1	4	2				
	interno	S8:	8	6	4	7	5			
Chiquinha	interno	S1:	4	8	7	3	5	6		
	externo	S2:	4	3	8	7	6	2	1	5
	externo	S3:	4	8	7	3	5	6	2	1
	interno	S4:	4	8	7	3	6	5	2	
	interno	S5:	4	8	3	5	6	1	7	
	externo	S6:	3	4	8	7	5	6	2	1
	externo	S7:	3	4	8	7	6	2	1	5
	interno	S8:	4	8	7	3	6	5	1	2
Pingo	interno	S1:	3	8	4	6	7	5		
	externo	S2:	4	8	2	1	3			
	externo	S3:	1	3	4	6	2			
	interno	S4:	5	4	7	8	6	2		
	interno	S5:	5	3	7	4	8	6		
	externo	S6:	8	4	3	6	2	1		
	externo	S7:	3	4	2	1				
	interno	S8:	2	4	8	7	3	5	6	
Reginaldo	externo	S1:	6	5	7	8	4	3	1	2
	interno	S2:	6	8	7	5	2	3	4	
	externo	S3:	6	5	1	7	8	2	4	3
	interno	S4:	2	6	8	7	5			
	interno	S5:	6	5	7	8	2			
	externo	S6:	5	6	2	8	4	7	3	1
	externo	S7:	6	5	7	8	4	3	1	2
	interno	S8:	2	6	8	7	5	1		
Romeu	externo	S1:	1	2	6	5	7	8	4	3
	interno	S2:	1	5	6	7	8			
	externo	S3:	1	2	6	5	8	7	3	4
	interno	S4:	1	6	5	8	7			
	interno	S5:	1	5	6	7	8			
	externo	S6:	1	5	6	2	7	8	4	3
	externo	S7:	1	5	6	2	4	3	7	8
	interno	S8:	2	6	5	8	7			

O desempenho de cada sujeito quando o arranjo interno e o arranjo eterno continham recompensa está ilustrado nas figuras 26 a 30. As sessões estão em organizadas em blocos contendo quatro sessões cada. Com exceção do desempenho do macho Pingo, percebe-se que as curvas de desempenho no arranjo interno ficam acima das curvas de desempenho no arranjo externo.

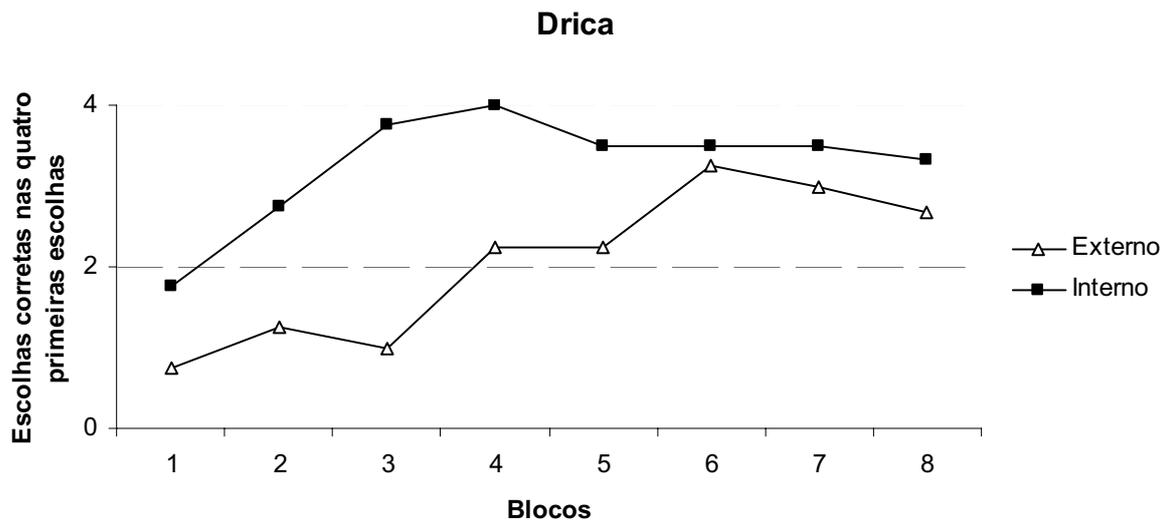


Figura 26. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pela fêmea Drica na fase 2 quando o arranjo interno e o externo continham recompensa. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

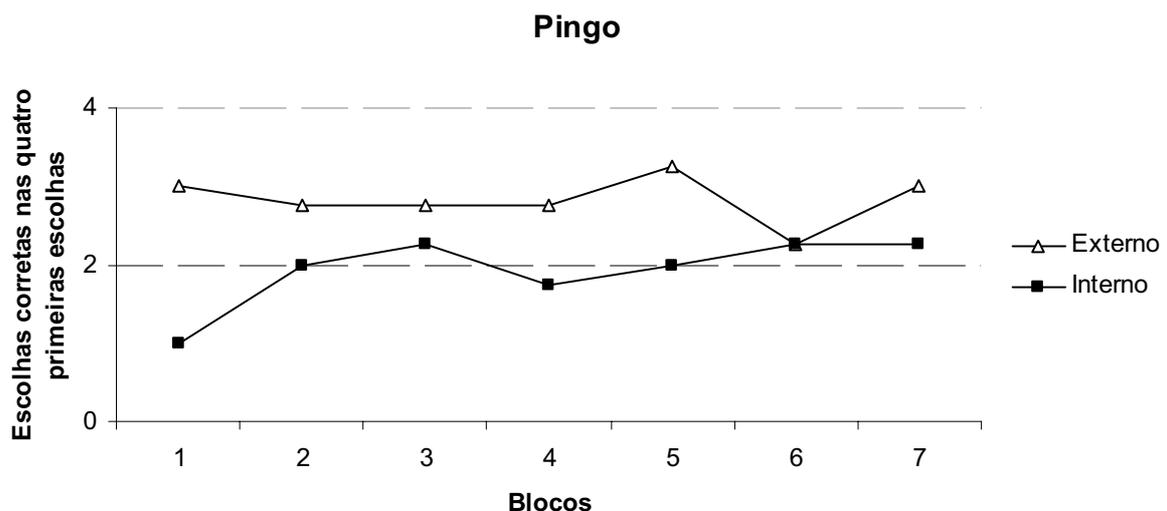


Figura 27. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pelo macho Pingo na fase 2 quando o arranjo interno e o externo continham recompensa. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

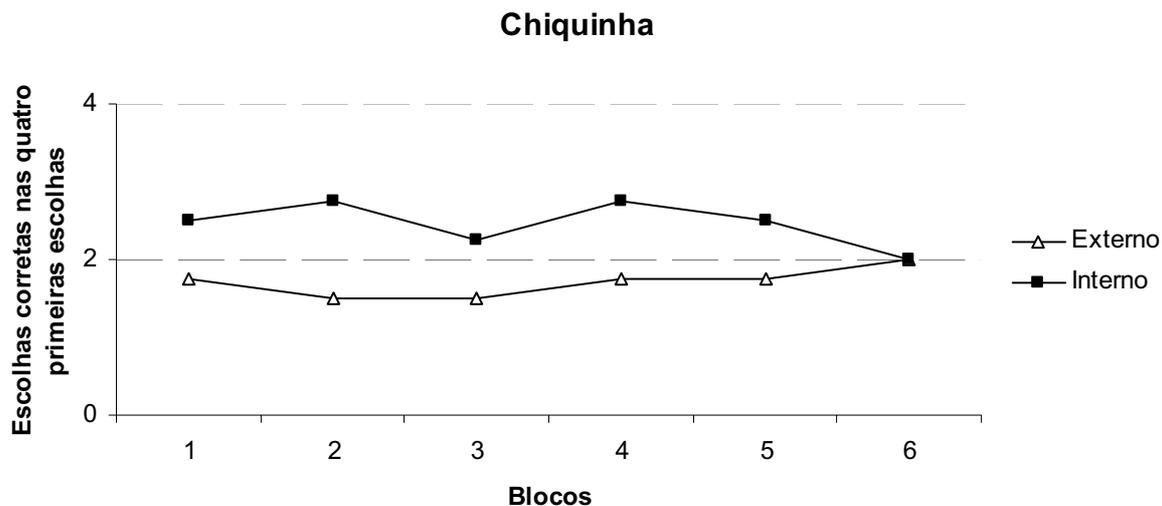


Figura 28. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pela fêmea Chiquinha na fase 2 quando o arranjo interno e o externo continham recompensa. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

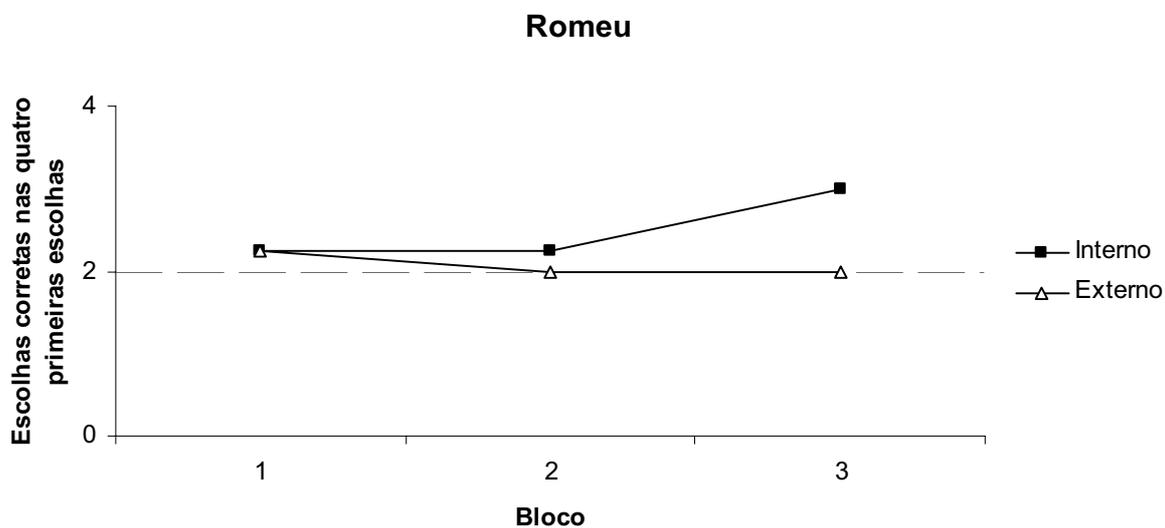


Figura 29. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pelo macho Romeu na fase 2 quando o arranjo interno e o externo continham recompensa. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

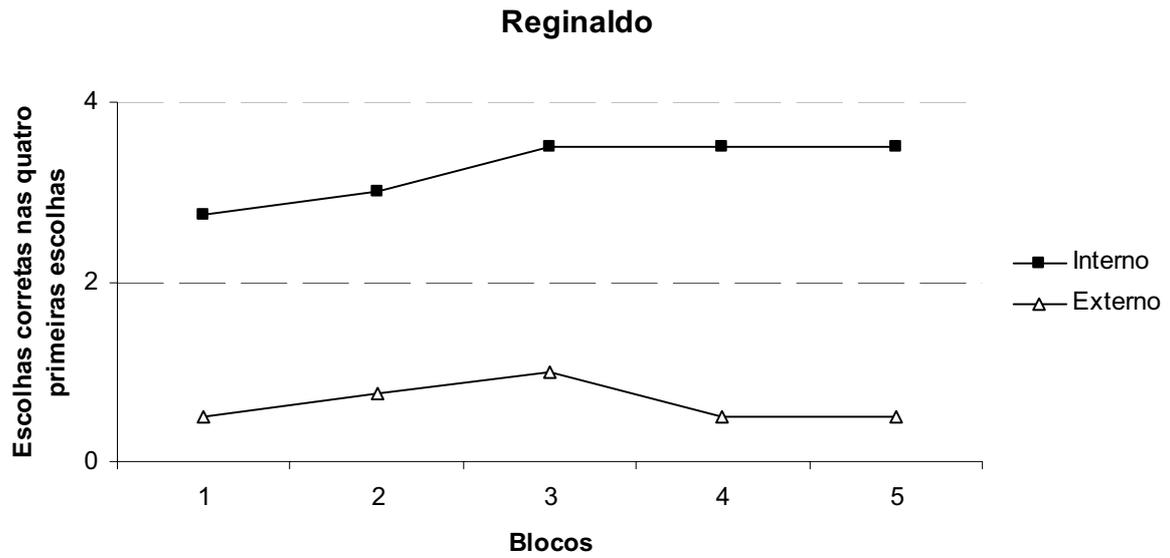


Figura 30. Número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas realizadas pelo macho Reginaldo na fase 2 quando o arranjo interno e o externo continham recompensa. Cada bloco inclui quatro sessões de teste. Linha tracejada representa o número de escolhas corretas esperado ao acaso.

6. DISCUSSÃO

6.1 Memória Relacional Espacial

Na fase 1, todos os animais demonstraram capacidade de memória relacional espacial e foram capazes de usar sua flexibilidade comportamental para alterar sua busca quando as caixas com recompensa foram trocadas. Estes resultados eram esperados, uma vez que a memória espacial é bem documentada em *Cebus* (Janson, 1998; Garber e Paciulli, 1997; De Lillo *et al.*, 1997). O número de sessões requerido por cada animal para atingir o critério de acerto variou consideravelmente entre os animais, o que está de acordo com a grande variabilidade comportamental desta espécie.

Embora não tenham sido controladas pistas olfativas neste estudo, pode-se descartar a utilização desta informação pelos animais. Primeiramente, o reforço se encontrava dentro de uma caixa de madeira com tampa o que dificulta o acesso ao odor do alimento. Além disso, o olfato não é um sentido aguçado em *Cebus* (Fragaszy *et al.*, 2004). O estudo de Garber & Paciulli (1997) mostrou que em uma situação em que a informação espacial foi conflitada com informações visuais e olfativas, macacos-prego se guiaram pela informação espacial, indicando que estes primatas não utilizaram informações olfativas disponíveis para localizar o alimento. Bolen & Green (1997) também concluíram que macacos-prego não foram capazes de localizar bananas dispostas em plataformas em sua área de vida quando apenas a informação olfativa estava disponível. Ao contrário, macacos da noite (*Aotus nancymai*) foram capazes de localizar as plataformas com banana somente com a utilização da informação olfativa, confirmando a adaptação deste primata para a vida noturna.

No presente estudo, a grande quantidade de erros nesta fase e na fase 2 são sinais claros de que os animais não utilizaram informações olfativas para localizar as recompensas. Se a pista olfativa estivesse disponível, os locais com comida seriam rapidamente reconhecidos. Ao contrário, foi observada uma melhora progressiva no desempenho dos animais (figuras 11 a 18), que deve poder ser explicada pela aquisição da memória dos locais com comida.

Analisando os animais como um único grupo, não foi encontrada uma diferença estatística no número de sessões necessárias para atingir o critério de acerto no arranjo interno e no arranjo externo. Entretanto, alguns fatores levam a crer que os animais tiveram uma maior facilidade de forragear de maneira eficiente no arranjo interno. Considerando apenas as fêmeas, percebe-se que foi necessário um número menor de sessões para atingir o critério de acerto na condição interna com uma significância de 6,68% ($p = 0,068$). Embora este valor

não seja considerado estatisticamente significativo, mostra uma forte tendência de que as fêmeas necessitam de um menor número de sessões para atingir o critério de acerto no arranjo interno. Deve-se ainda levar em consideração o pequeno tamanho da amostra ($n = 4$), o que torna ainda mais problemático rejeitar a hipótese de que as fêmeas não diferem quanto ao número de sessões necessárias para alcançar o critério de acerto em ambos os arranjos.

Observando os gráficos de desempenho dos animais ao longo das semanas de teste, também se percebe que a curva do arranjo interno se encontra, para todos os animais, acima da curva do arranjo externo e que a curva de desempenho no arranjo interno ultrapassa a linha tracejada (que representa o desempenho esperado ao acaso) antes da curva de desempenho no arranjo externo. Analisar as curvas de desempenho é uma boa maneira de perceber a dificuldade encontrada pelos animais em cada arranjo. O número de sessões necessário para atingir o critério de acerto, embora possa dar uma idéia do grau de dificuldade de encontrar as caixas com recompensa nos dois arranjos, é uma medida arbitrária. Por exemplo, era comum os animais que estavam sendo treinados no arranjo interno escolherem primeiramente a caixa 1 ou a 2 que ficam mais perto da porta de entrada e, a seguir, escolherem as caixas do arranjo interno (caixas 5, 6, 7 e 8). Neste caso, os animais estavam acertando três caixas nas quatro primeiras abertas, o que pode ser considerado um bom desempenho (acima do esperado ao acaso) apesar desta sessão não contar para efeito de atingir o critério.

Este melhor desempenho no arranjo interno está de acordo com o encontrado por De Lillo *et al.*, (1997). Os pesquisadores mostraram que os macacos-prego foram mais eficientes quando forragearam em uma configuração em que os recursos estavam distribuídos em três agrupamentos do que quando estavam distribuídos em uma matriz 3 x 3. Dessa forma, assim como observado por De Lillo *et al.*, (1997), os resultados do presente estudo também sugerem que quando os recursos estão agrupados, os macacos-prego organizam sua trajetória de modo a minimizar a demanda de memória do teste. Além disso, os macacos devem ter utilizado o princípio de percorrer a mínima distância possível enquanto se moviam de uma caixa para outra. Esta estratégia tornou a busca no arranjo externo mais difícil uma vez que a caixa mais próxima de uma caixa posicionada no arranjo externo era uma posicionada no arranjo interno. Contrariamente, a caixa mais próxima de uma posicionada no arranjo interno era também uma pertencente ao arranjo interno.

6.1.2 Padrões de busca

O teste de forrageamento ofereceu uma oportunidade de se avaliar a emergência de organizações espontâneas do comportamento de busca. A análise das nove sessões em que os

animais apenas visitaram caixas com reforço nas quatro primeiras visitas (sessões do critério) revelou que os animais adotaram estratégias diferenciadas para localizar as caixas com recompensa.

No arranjo externo, seis dos oito animais tenderam a se mover para localizações adjacentes. Além disso, as rotas AAA (adjacente, adjacente, adjacente) foram mais frequentes que as demais. Surgem duas possíveis explicações para este padrão de busca. A primeira explicação leva em consideração a minimização da distância percorrida e conseqüente economia de tempo e energia, pois se mover para caixas adjacentes, especialmente via rota AAA, é a maneira mais econômica para acessar as caixas com recompensa. A utilização da estratégia de se mover para locais adjacentes já foi descrita anteriormente em primatas (MacDonald, 1994; MacDonald *et al.*, 1994), em ratos treinados no labirinto radial (Robert & Dale, 1981) e em pombos (Spetch & Edwards, 1986).

Outra explicação não considera o custo de deslocamento, mas sim o custo cognitivo relacionado ao processo de busca. De Lillo e colaboradores (1998) discutiram os custos cognitivos relacionados à quantidade de informação que macacos-pregos deveriam memorizar para evitar movimentos redundantes em uma situação em que os animais deveriam forragear em uma matriz 3 X 3, em um xis, em um círculo e em uma reta. Na condição de forrageamento em uma linha e em um círculo, os animais utilizaram preferencialmente um padrão de rota em que começavam a forragear e, sempre se moviam para o local adjacente, sem repetir locais já visitados. Os autores destacam que utilizando essa estratégia, as animais saberiam sempre em quais locais já haviam forrageado, sem a necessidade de decorá-los, uma vez que a trajetória age como um sistema notacional.

No presente estudo, utilizar uma rota AAA também minimiza a quantidade de informação armazenada, pois ao invés de memorizar todas as caixas que contém reforço, os animais podem simplesmente memorizar que devem ir para a caixa adjacente, podendo também utilizar a rota como um sistema notacional. De fato, alguns animais que sempre seguiam uma rota AAA costumavam errar as caixas com recompensa quando, por ventura, não utilizavam esta rota.

6.3 Memória Operacional

A comparação do desempenho da primeira e da segunda sessão dos animais realizadas no mesmo dia revelou que os animais se utilizam da memória operacional (cerca de 5 minutos) para forragear durante a segunda sessão. Este resultado contrasta com um estudo realizado com macacos rhesus testados em condições similares (Lavenex & Lavenex, 2006),

que não mostraram nenhuma evidência de memória operacional entre sessões. Os resultados com reshus, entretanto, não podem ser interpretados como uma evidência de que aqueles animais não possuem capacidade de memória operacional. Os autores sugerem que a ausência de melhora entre as sessões do mesmo dia se explica por uma contingência inadequada de reforço, uma vez que os animais não tinham restrições para realizar suas escolhas. Entretanto, no presente estudo os macacos-prego também eram livres para realizar quantas escolhas quisessem e, ainda assim, utilizaram a memória operacional para forragear de maneira mais eficiente durante a segunda sessão.

Outro estudo sobre memória em macacos-prego também realizado no Centro de Primatologia da Universidade de Brasília mostra que estes animais são capazes de se lembrar de um estímulo visual que acabaram de visualizar e selecioná-lo posteriormente quando o mesmo é pareado com outro estímulo (DMTS) ou escolher o estímulo diferente (DNMTS) (Tavares & Tomaz, 2002). Os animais foram capazes de memorizar o estímulo apresentado em intervalos de 15s até intervalos de 10 min, o que indica uma boa capacidade de memória operacional nestes animais. Os autores destacam que o protocolo empregado tinha dois componentes: um relacionado à memória do estímulo visual apresentado e outro em relação à regra utilizada para resolver a tarefa. O primeiro componente é baseado em um armazenamento transitório da informação em um sistema de curto prazo, enquanto que o último está relacionado ao armazenamento da informação (a regra) em um sistema de longo prazo.

6.4 Memória relacional não-espacial

Em relação à memória relacional não-espacial, os resultados mostraram que os animais foram capazes de utilizar informações não-espaciais do ambiente para localizar as caixas com recompensa. Os cinco animais testados nesta fase, como um grupo, apresentaram um desempenho melhor do que o esperado ao acaso para as quatro primeiras caixas abertas. Além disso, mostraram uma melhora no desempenho quando as suas oito primeiras sessões foram comparadas com as suas oito últimas.

Entretanto, quando foi analisado o desempenho na primeira caixa aberta, os macacos-prego, como um grupo, não foram capazes de discriminar as localizações com recompensa das localizações sem recompensa. A análise da primeira caixa aberta revela se os animais estão, de fato, utilizando o alimento entregue antes do início da sessão para prever qual arranjo contém recompensa, uma vez que as outras escolhas podem ter influência do resultado obtido na primeira escolha.

Análises individuais, entretanto, revelaram que a fêmea Drica escolheu significativamente mais caixas com recompensa do que caixas vazias nas suas primeiras escolhas. Dessa forma, ao menos este animal foi capaz de utilizar o alimento entregue antes do início da sessão para predizer qual dos arranjos continha recompensa. Drica foi capaz de associar certas localizações espaciais com certos tipos de itens alimentares, ou seja, ela foi capaz de processar duas informações diferentes relacionadas ao forrageamento: onde e o quê. No estudo de Scheumann & Call (2006), os animais também foram capazes de associar informações referentes ao local onde se encontrava o alimento com o tipo de alimento. Entretanto, neste estudo os locais com comida eram diferenciados por pistas visuais: as bananas eram sempre posicionadas nas árvores enquanto que as uvas eram colocadas nos troncos de bambu. Dessa forma, os animais realizavam uma associação direta dos locais (estímulo visual) com a recompensa. O presente estudo com macacos-prego é mais complexo do ponto de vista cognitivo, pois as recompensas eram encobertas por caixas que eram iguais em ambos os arranjos. Assim, os animais deveriam realizar uma representação mental para associar determinada forma espacial (quadrado interno ou quadrado externo) com a devida recompensa.

Apenas a fêmea Drica foi capaz de utilizar a informação da recompensa entregue antes do início da sessão para predizer o arranjo com recompensa. Entretanto, a análise das quatro primeiras escolhas revela que os animais desempenharam o teste acima do nível do acaso e, portanto, foram capazes de predizer os locais das caixas com e sem recompensa. Como as quatro caixas eram sempre simultaneamente recompensadas (quatro caixas no arranjo interno e quatro caixas no arranjo externo), é provável que os animais utilizaram a informação da primeira caixa aberta para saber qual arranjo continha reforço.

Por exemplo, analisando as oito últimas sessões do macho Romeu (tabela 6), percebe-se que este animal sempre abria uma caixa localizada no arranjo externo em sua primeira escolha (escolheu sete vezes a caixa 1 e uma vez a caixa 2). A segunda, a terceira e a quarta escolhas, entretanto, eram influenciadas pelo arranjo com recompensa. Ao abrir uma caixa no arranjo externo e não encontrar recompensa, Romeu limitava as suas próximas escolhas a caixas no arranjo interno. Quando o arranjo externo que era o recompensado, Romeu escolhia tanto caixas no arranjo externo como no arranjo interno. Apesar deste animal não ter utilizado a informação da recompensa entregue antes do início da sessão, ele modificou seu comportamento baseado em informações condicionais adquiridas durante a sessão. A fêmea Chiquinha, embora tenha apresentado um desempenho no nível do acaso nas suas últimas oito sessões, também parece modificar o seu padrão de busca de acordo com informações

adquiridas durante a sessão. A segunda escolha deste animal foi quase sempre (sete entre oito sessões) influenciada pelo resultado de sua primeira escolha. Nas primeiras caixas abertas, esta fêmea escolheu sempre as caixas 4 ou 3, que pertencem ao arranjo externo. A segunda caixa aberta, contudo, pareceu depender do resultado da primeira escolha. Se Chiquinha encontrava recompensa, ela abria em seguida a caixa 3 ou 4 (caixa 3 quando a primeira caixa aberta foi a 4 e caixa 4 quando a primeira aberta foi a 3). Caso ela não encontrasse recompensa, Chiquinha abria a caixa 8. Estas estratégias, adotadas por estes animais, também são consistentes com a expressão flexível do comportamento dependente de uma representação relacional não-espacial da informação.

No estudo de Lavenex & Lavenex (2006) com *M. mulatta*, os autores também observaram que um sujeito, entre os oito testados, utilizou a informação do primeiro copo aberto para realizar suas próximas escolhas, também evidenciando uma capacidade de representação relacional fora do domínio espacial. Assim como o experimento em macacos rhesus, os resultados do presente estudo reforçam a importância de se analisar individualmente os comportamentos em tarefas cognitivas complexas.

A habilidade de processar informações referentes à localização e ao tipo de recurso deve explicar, em parte, como macacos-prego e outros primatas com dietas generalistas lidam para satisfazer suas preferências alimentares dentro de ambientes complexos e sazonalmente variados. A capacidade de um animal localizar um item alimentar e extrapolar a sua distribuição permite que o mesmo esteja continuamente adaptado às mudanças sazonais do ambiente. Por exemplo, a presença de um fruto pode ser utilizada por um animal para sinalizar seu período de frutificação, de modo que o animal passe a guiar o seu comportamento para localizar as árvores deste fruto.

6.4.1 Diferenças em relação ao arranjo

Dada a maior facilidade que os animais apresentaram em forragear no arranjo interno em relação ao arranjo externo, esperar-se-ia que durante a segunda fase esta maior facilidade permanecesse. De fato, o número de escolhas corretas nas quatro primeiras escolhas (considerando as oito últimas sessões de cada animal) foi maior no arranjo interno quando comparado com o externo, mas essa diferença não foi estatisticamente significativa. Entretanto, apenas quando a recompensa se encontrava no arranjo interno é que os animais foram capazes de desempenhar significativamente melhor do que o esperado ao acaso.

Além disso, análises individuais dos desempenhos ao longo de todas as sessões confirmam que os animais acertaram mais quando o arranjo interno continha recompensa.

Com exceção do macho Pingo, todos os animais apresentaram um melhor desempenho na condição interna. Dessa forma, assim como na primeira fase, na segunda fase os animais também tiveram uma maior facilidade para encontrar as recompensas no arranjo interno.

Outra possível explicação para essa maior facilidade no arranjo interno é o fato dos animais preferirem amendoim à uva passa. Ao menos para a fêmea Drica, essa idéia se confirma. Em muitas sessões em que o arranjo externo era o recompensado e, portanto, a recompensa era uva passa, este animal foi visto cuspiendo algumas uvas passas. Além disso, muitas vezes, Drica deixava uvas passas nas caixas, embora sempre abrisse todas as caixas com uvas-passas. Um ponto interessante é que apesar dessa fêmea mostrar essa preferência pelos amendoins, foi o animal que obteve o melhor desempenho. Em suas últimas sessões, Drica obteve um desempenho acima do acaso tanto quando o reforço era uva-passa (arranjo externo) quanto quando o reforço era amendoim (arranjo interno). Ou seja, apesar de muitas vezes não consumir toda a uva-passa, ela ainda assim escolhia as caixas do arranjo externo quando uma uva-passa era entregue antes do início da sessão. É provável que justamente o fato deste animal apresentar uma preferência clara por um alimento tenha contribuído para a sua capacidade de utilizar a informação do alimento entregue antes do início da sessão para prever o arranjo com recompensa, pois uma motivação diferenciada para os diferentes alimentos deve ter intensificado a sinalização da regra.

O melhor desempenho dos animais Chiquinha, Reginaldo e Romeu no arranjo interno e do macho Pingo no arranjo externo pode ser explicado pela permanência da informação da localização das recompensas na última etapa da fase 1. Chiquinha, Reginaldo e Romeu foram treinados com a recompensa no arranjo interno na segunda etapa da fase 2 e, na fase 2, continuaram abrindo preferencialmente as caixas do arranjo interno. Pingo, por sua vez, foi treinado no arranjo externo na segunda etapa da fase 1 e, na fase 2, continuou escolhendo preferencialmente caixas do arranjo externo. É provável que os animais não tenham sido treinados por tempo suficiente na fase 2 para aprender a nova regra e, portanto, estavam mantendo as informações adquiridas na fase anterior.

Em relação à primeira caixa aberta, os animais abriram significativamente mais caixas corretas do que caixas erradas apenas quando a recompensa se encontrava no arranjo externo. Isso se deve ao fato dos animais escolherem preferencialmente caixas no arranjo externo em sua primeira escolha. Uma vez que as caixas 1 e 2 são as caixas que se encontram mais perto da porta de entrada, seria esperado que os animais escolhessem primeiramente essas caixas. De fato, essas caixas foram sempre as primeiras caixas escolhidas pelo macho Romeu em suas últimas escolhas. Entretanto, os outros animais não apresentaram essa tendência.

Chiquinha, ao contrário, escolheu primeiramente as caixas 3 e 4, as mais afastadas da porta de entrada.

De certa forma, cada animal apresenta um padrão diferenciado de busca embora haja uma preferência por escolherem primeiramente uma caixa localizada no arranjo externo. Uma possível explicação para o fato de alguns animais começarem sua busca por caixas localizadas no arranjo externo é o medo de permanecerem no espaço aberto, se sentindo mais protegidos nas periferias. Ao menos para a fêmea Chiquinha, essa explicação parece plausível. Esse animal, ao encontrar uma recompensa, sempre subia rapidamente para a grade para ingerir o alimento, não permanecendo no chão do viveiro. De fato, estudos mostram a relutância de alguns animais em permanecer no meio de um ambiente aberto (Bauman *et al.*, 2004).

7. CONCLUSÕES

O protocolo comportamental descrito no presente trabalho se mostrou adequado para avaliar a formação de memórias relacionais espaciais e não-espaciais em *Cebus*. Os macacos-prego pareceram sempre motivados para participar dos experimentos. Isso é compreensível uma vez que os testes não incorporaram estímulos aversivos e simularam uma situação de forrageamento natural. Provavelmente, para solucionar as tarefas requeridas no presente experimento, os macacos-prego aplicaram habilidades cognitivas que eles utilizam para explorar recursos em ambiente natural.

Embora apenas a fêmea Drica tenha sido capaz de utilizar a informação do alimento entregue antes do início da sessão para prever qual dos arranjos continha recompensa, o resultado deste animal mostra que a espécie apresenta a capacidade de fazer este tipo de inferência. É importante ressaltar que este animal realizou um maior número de sessões nessa fase e foi o animal que completou primeiramente as duas etapas da fase 1. É razoável supor que se os outros animais forem expostos a um maior número de sessões, eles também conseguirão associar o alimento entregue antes da sessão com a localização dos alimentos.

Os resultados do presente estudo reafirmam as evidências da capacidade cognitiva desenvolvida em macacos-prego. Os animais demonstraram capacidade de memória operacional, relacional espacial e relacional não-espacial. Além disso, utilizaram sua plasticidade comportamental para alterar suas estratégias de acordo com as modificações experimentais.

Com algumas modificações, o mesmo protocolo também poderá ser aplicado a outras espécies de primatas a fim de ser obter resultados comparativos. Futuramente, estes testes também poderão ser utilizados como um modelo para a investigação dos efeitos de drogas que causam lesões reversíveis no hipocampo. Dessa forma, poderá se confirmar a idéia inicial de que as tarefas envolvidas neste estudo acessam memórias relacionais, dependentes da integridade do hipocampo. A utilização de um modelo de um primata não-humano para investigação da memória relacional é extremamente importante para a pesquisa biomédica, uma vez que grande parte dos estudos realizados com roedores não podem ser transpostos para humanos.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Auricchio, P. *Primatas do Brasil*. 1ª ed. São Paulo. Terra Brasilis, 1995.
- Baddley, A. Working memory Em: Gazzaniga, M. (ed.). *The cognitive neuroscience* Massachusetts: Massachusetts Institute of Technology, p. 755-764, 1995.
- Bicca-Marques, J.C. The win-stay rule in foraging decisions by free-ranging titi monkeys (*Callicebus cupreus cupreus*) and tamarins (*Saguinus imperator imperator* and *Saguinus fuscicollis weddelli*). *Journal of Comparative Psychology*, v. 119, n.3, p. 343-351, 2005.
- Bauman, M.D.; Lavenex, P.; Mason, W.A.; Capitanio, J.P.; Amaral, D.G. The development of mother-infant interactions after neonatal amygdala lesions in rhesus monkeys. *Journal of Neuroscience*, v. 24, p. 711-721, 2004.
- Bolen, R. H.; Green, S.M. Use of olfactory cues in foraging by owl monkeys (*Aotus nancymai*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, v. 111, n.2, p. 152-158, 1997.
- Bunsey, M; Eichenbaum, H. Selective damage to the hippocampal region on memory for a natural, nonspatial odor-odor association. *Learning and Memory*, v. 8, p. 79-86, 1995.
- Collett, S.T.; Collett, M. Memory use in insect navigation. *Nature reviews Neuroscience*, v. 3, p. 542-552, 2002.
- Carlson, N.R. *Physiology of Behavior*. University of Massachusetts, 1994.
- Cohen, N.J; Squire, L.R. Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia: dissociation of knowing how and knowing that. *Science*, v. 210, n. 4466, p. 207-210, 1980.
- Day, L.B.; Crews, D.; Wilczynski, W. Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies. *Animal Behaviour*, v. 57, p. 393-407, 1999.
- De Lillo, C.; Visalberghi, E.; Aversano, M. The organization of exhaustive searches in a patchy space by capuchin monkeys. (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, v. 111, p. 82-90, 1997.
- De Lillo, C.; Aversano, M.; Tuci, E.; Visalberghi, E. Spatial constraints and regulatory functions in monkeys' (*Cebus apella*) search. *Journal of Comparative Psychology*, v. 112, p. 353-62, 1998.
- De Waal, F.B.M.; Davis, J.M. Capuchin cognitive ecology: cooperation based on projected returns. *Neuropsychologia*, v. 41, p. 221-228, 2003.

- Dusek, J.; Eichenbaum, H. The hippocampus and memory for orderly stimulus relations. *Proceedings of the National Academy of Science*, v. 94, p. 7109-7114, 1997.
- Eichenbaum, H.; Dudchenko, P.; Wood, E.; Shapiro, M.; Tanila, H. The Hippocampus, Memory, and Place Cells: Is It Spatial Memory or a Memory Space? *Neuron*, v. 23, p. 209-226, 1999.
- Eichenbaum, H. The hippocampus and mechanisms of declarative memory. *Behavioral Brain Research*, v. 103, p. 123-133, 1999.
- Fragaszy, D.M.; Visalberghi, E.; Fedigan, L.M. *The Complete Capuchin: the Biology of the Genus Cebus*. Cambridge, Cambridge University Press, 2004.
- Freese, C.H. e Oppenheimer, J.R. The capuchin monkeys, genus *Cebus*. in: A. F. Coimbra-Filho e R. A. Mittermeier (eds.) *Ecology and Behaviour of Neotropical primates*, vol. 1. Academia Brasileira de Ciências. Rio de Janeiro, RJ, 1981.
- Garber, P.A. The ecology of group movement: evidence for the use of spatial, temporal, and social information by some primate foragers. Em: Boinski, S.; Garber, P.A. (ed.) *On the move: how and why animals travel in groups*. Chicago: Chicago University Press. p. 261-298, 2000.
- Garber, P.A.; Paciulli, L.M. Experimental Field Study of Spatial Memory and Learning in Wild Capuchin Monkeys (*Cebus capucinus*). *Folia Primatologica*, v. 68, p. 236-253, 1997.
- Henderson, J.; Hurly, A.T.; Healy, S.D. Spatial relational learning in rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*). *Animal Cognition*, v. 9, p. 201-205, 2006.
- Kinzey, W. G. *New World primates: ecology, evolution and behaviour*. Walter de Gruyter, Ins., New York, 1997.
- Janmaat, K.L.R.; Byrne, R.W.; Hler, K.Z. Evidence for a spatial memory of fruiting states of rainforest trees in wild mangabeys. *Animal Behaviour*, v. 72, p. 797-807, 2006.
- Janson, C.H. Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, v. 55, p. 1229-1243, 1998.
- Janson, C.H.; Boinski, S. Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalist primates: the case of the cebines. *American journal of Physical Anthropology*, v. 88, p. 483-498, 1992.
- Lavenex, P.; Lavenex, P.B. Spatial relational memory in 9-month-old macaque monkeys. *Learning and memory*, v. 13, p. 84-96, 2006.

- Lavenex, P.; Amaral, D.G.; Lavenex, P.B. Hippocampal lesion prevents spatial relational learning in adult macaque monkeys. *The Journal of Neuroscience*, v. 26, n. 17, p. 4546-4558, 2006.
- López, J.C.; Gómez, Y.; Rodríguez, F.; Broglio, C.; Vargas, J.P.; Salas, C. Spatial learning in turtles. *Animal Cognition*, v. 4, p. 49-49, 2001.
- López, J.C.; Broglio, C.; Rodríguez, F.; Thinus-Blank, C.; Salas, C. Multiple spatial learning strategies in goldfish (*Carassius auratus*). *Animal Cognition*, v. 2, p. 109–120, 1999.
- MacDonald, S.E. Gorillas' (*Gorilla gorilla gorilla*) spatial memory in a foraging task. *Journal of Comparative Psychology*, v. 108, n. 2, p. 107-113, 1994.
- MacDonald, S.E. e Agnes, M.M. Orangutan (*Pongo pygmaeus abelii*) spatial memory and behavior in a foraging task. *Journal of Comparative Psychology*, v. 113, n. 2, p. 213-217, 1999.
- MacDonald, S. E.; Pang, J. C.; Gibeault, S. Marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) spatial memory in a foraging task: win-stay versus win-shift strategies. *Journal of Comparative Psychology*, v. 108, n. 4, p. 328-334, 1994.
- MacDonald, S.E.; Wilkie, D. M. Yellow-nosed monkeys's (*Cercopithecus ascanius whitesidei*) spatial memory in a simulated foraging environment. *Journal of Comparative Psychology*, v. 104, p. 382-387, 1990.
- Malkoa, L.; Minshkin, M. One-trial memory for object-place associations after separate lesions of hippocampal and posterior parahippocampal region in the monkey. *Journal of Neuroscience*, v. 23, p. 1956-1965, 2003.
- Menzel, C. R. Cognitive aspects of foraging in Japanese monkeys, *Animal Behaviour* v. 41, p. 397-402, 1991.
- Menzel, C. R. Spontaneous use of matching visual cues during foraging by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) *Journal of Comparative Psychology*, v. 110, p. 370-376, 1996.
- Menzel, E.W. Chimpanzee spatial memory organization. *Science*, v. 182, p. 943-945, 1973.
- Milton, K. Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist*, v. 83, p. 534-548, 1981.
- Milton, K. Diet and primate evolution. *Scientific American*, v.8, p. 86-94, 1993.
- Muller, R.U.; Kubie, J.L.; Ranck, J.B. Spatial firing patterns of hippocampal complex spike cells in a fixed environment. *Journal of Neuroscience*, v. 7, p. 1935–1950, 1987.

- Moura, A.C; Lee, P.C. Capuchin stone tool use in Caatinga dry forest. *Science*, v. 306, n. 5703, p. 1909, 2004.
- Morris, R.G M.; Garrud, P.; Rawlins, J.N.P.; Okeefe, J. Place navigation impaired in rats with hippocampal-lesions. *Nature*, v. 297, p. 681-683, 1982.
- Murray, E.A.; Mishkin, M. Object recognition and location memory in monkeys with excitotoxic lesions of the amygdala and the hippocampus. *Journal of Neuroscience*, v. 18, p. 6568-6582, 1998.
- Nadel, L. The hippocampus and space revisited. *Hippocampus*, v. 1, p. 221-229, 1991.
- Nadel, L.; Hardt, O. The spatial brain. *Neuropsychology*, v. 18, p. 473-476, 2004.
- Neggers, S. F. W.; Van der Lubbe, R. H. J.; Ramsey, N. F.; Postma, A. Interactions between ego and allocentric neuronal representations of space. *NeuroImage*, v. 31, p. 320-331, 2006.
- O'Keefe, J.; Dostrovsky, J. The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, v. 34, p. 171-175, 1971.
- O'Keefe, J.; Nadel, L. The hippocampus as a cognitive map. Clarendon Press, Oxford, UK. 1978.
- Potí, P. Aspects of spatial cognition in capuchins (*Cebus apella*): frames of reference and scale of space. *Animal Cognition*, v. 3, p. 69-77, 2000.
- Potí, P.; Bartolommei, P.; Saporati, M. Landmark use by *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*, v. 26, n. 4, p. 941-948, 2005.
- Resende, M.C.; Tavares, M.C.H.; Tomaz, C. Ontogenetic dissociation between habit learning and recognition memory in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Neurobiology of Learning and Memory*, v. 79, p. 19-24, 2003.
- Robinson, J.G. Seasonal variation in the use of time and space by the wedge-capped monkey *Cebus olivaceus*: Implications for foraging theory. *Smithsonian Contributions to Zoology*, v. 431, p. 1-60, 1986.
- Rudy, J.W.; Sutherland, R.J. The hippocampal formation is necessary for rats to learn and remember configural discriminations. *Behavioral Brain Research*, v. 34, p. 97-109., 1989.
- Scoville, W.B.; Milner, B. Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesion. *Journal of Neurological Neurosurgery and Psychiatry*, v. 20, p. 11-21, 1957.
- Scheumann, M.; Call, J. Sumatran orangutans and a yellow-cheeked crested gibbon know what is where. *International Journal of Primatology*, v. 27, n. 2, p. 575-602, 2006.

- Stephan, H. Evolution of primate brains: A comparative anatomical investigation. Em: Tuttle, R.H. 9 (eds.) *Functional and Evolutionary Biology of Primates*. Chicago. Aldine Atherton. p. 155-174, 1972.
- Squire, L.R. Memory and the hippocampus: a synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychological Review*, v. 99, n. 2, p. 195-231, 1992.
- Squire, L.R. Memory systems of the brain: A brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory*, v. 82, p. 171-177, 2004.
- Tavares, M.C.H.; Tomaz, C. Working memory in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Brain Research*, v. 131, p. 131-137, 2002.
- Tomaz, C; Costa, J.C. Neurociência e memória. *Humanidades*, v. 48, p. 145-160, 2001.
- Tomaz, C. Amnésias. In: Graeff, F. G.; Brandão, M. L., eds. *Neurobiologia das doenças mentais*. São Paulo, Ed. Lemos, p. 175-184, 1993.
- Tulving, E. Introduction Em: Gazzaniga, M. (ed.). *The cognitive neuroscience* Massachusetts: Massachusetts Institute of Technology, p. 751-753, 1995.
- Visalberghi, E. Capuchin monkeys: a window into a tool use in apes and humans. Em: *Tools, language and cognition in human evolution*. Gibson e Ingold (Orgs.). Cambridge University Press. p. 138-150, 1993.
- Waga, I.C.; Dacier, A.K.; Pinha, P.S.; Tavares, M.C.H. Spontaneous tool use by wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the Cerrado. *Folia Primatologica*, v. 77, p. 337-344, 2006.
- Westergaard, G.C. & Suomi, S.J. Transfer of tools and food between groups of tufted capuchins (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, v. 43, p. 33-41, 1997.
- Wiener, S.I.; Paul, C.A.; Eichenbaum, H. Spatial and behavioral correlates of hippocampal neuronal activity. *Journal of Neuroscience*, v. 9, p. 2737-2763, 1989.
- Winter, Y.; Stich, K.P. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. *The Journal of Experimental Biology*, v. 208, p. 539-548, 2005.
- Xavier, G. F. A modularidade da memória e o sistema nervoso. *Psicologia USP*. São Paulo, v. 4, p. 61-115, 1993.