

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

MEMÓRIA ESPACIAL EM MACACOS-PREGO
(*Cebus apella*) E HUMANOS

Paola Rabello Vieira

Brasília

-2006-

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

MEMÓRIA ESPACIAL EM MACACOS-PREGO
(*Cebus apella*) E HUMANOS

Orientanda: Paola Rabello Vieira

Orientador: Profª Drª Maria Clotilde H. Tavares

**Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências
Biológicas da Universidade de Brasília como parte dos
requisitos para a obtenção do título de Mestre em
Biologia Animal.**

Brasília

-2006-

Memória

(Carlos Drummond Andrade)

**Amar o perdido
deixa confundido
este coração.**

**Nada pode o olvido
contra o sem sentido
apelo do Não.**

**As coisas tangíveis
tornam-se insensíveis
à palma da mão**

**Mas as coisas findas
muito mais que lindas,
essas ficarão.**

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pela oportunidade e à Universidade de Brasília pelo suporte físico e conhecimento científico nesses quase sete anos de estudo nessa instituição.

Aos integrantes do Laboratório de Neurociência e Comportamento, professores e colegas, pela acolhida durante esses últimos anos.

À Professora Maria Clotilde Henriques Tavares pelo seu exemplo profissional, sua confiança, amizade e compreensão nos últimos seis anos, principalmente, durante a realização deste mestrado.

Ao Professor Carlos Tomaz pelo crédito cedido a mim quando ingressei no laboratório e pela valiosa colaboração intelectual ao longo desse projeto.

Ao Dr. Raimundo Oliveira da Silva, veterinário do Centro de Primatologia, e Geinaldo Vieira da Silva, tratador dos animais do Centro de Primatologia, pelo tratamento animal e manutenção do Centro de Primatologia da Universidade de Brasília, sem eles esse projeto se tornaria inviável.

À Carlos Enrique Uribe Valencia pela elaboração e manutenção dos programas computacionais, seu apoio, idéias, críticas e inestimável ajuda no processamento e análise dos dados, sem ele esse processo teria sido bem mais demorado.

À Úrsula, Elisa, Débora, Edward, Lìa, Armida, Margherita, Gloria, Carlos, Carolina e Ronald que acompanharam muito de perto as diferentes fases deste projeto e sempre me deram todo tipo de apoio e encorajamento.

À Michelline, Marília, Nadinni, Eduardo Perini, Rafael, Arianna e Ágata, amigos de laboratório, que de forma indireta também participaram apoiando-me na realização deste projeto.

À Maria Marta Mariano por sua amizade, saladinha e muitos almoços no laboratório.

À Nara e à Daniele por estarem sempre disponíveis e com ótimo humor para me atenderem a qualquer hora.

Aos sujeitos humanos por sua atenção e participação (inclusive aos finais de semana).

Aos meus 'filhos', os macacos-prego Chiva, Drica, Guga, JC, Kiko, Mila, Pingo, Roberta, Romeu, Rosa e Salomé, principais razões da minha continuidade acadêmica, por terem participado ativamente na realização dos testes. Em especial ao Guga por sua atenção e participação desde o meu primeiro dia no Centro de Primatologia.

Àos meus amigos Barbara, Sheila, Lívia Carvalho, Luciana Neiva, Luciana Costa, Maria Angélica, Lanuse, Lívia Almeida, Viviane, Maíra, Marina, Leonardo, Eduardo Ramalho, Saulo, William e Grilo pelo convívio desde a graduação e por estarem tão presentes em minha vida.

À Janaína, Flávia e Iolanda pela amizade e por terem me escutado e incentivado tantas vezes.

Ao CEMA pelo apoio financeiro, humano, profissional e crescimento pessoal, em especial aos meus alunos que, mesmo aprendendo, me ensinaram muito.

À João Marcelo pelos quatros meses incríveis que passamos juntos e por outros nem tão incríveis assim. À sua família por terem me acolhido e apoiado com tanto carinho.

À Dr^a Àgnes Lacreuse pela atenção em responder prontamente aos diversos questionamentos surgidos no desfecho deste projeto.

Às outras pessoas que não me recordo no momento e que de alguma forma participaram da minha vida, pois todas elas direta ou indiretamente me ensinaram a viver de uma forma diferente.

À minha família pelo suporte e afeição durante esses 25 anos de minha vida.

Finalmente à duas pessoas importantíssimas em minha vida:

Deus por ter me conduzido, amparado e permitido que eu chegasse aqui hoje com vida e saúde; por ter me iluminado nos momentos de desespero e impaciência.

Minha mãe pela minha vida e seu amor, por seu zelo constante e incondicional e por me ceder seu colo, palavras de consolo e alegria a qualquer momento.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	i
SUMÁRIO	iii
LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABELAS	x
LISTA DE ABREVIATURAS	xi
RESUMO	xii
ABSTRACT	xiii
INTRODUÇÃO	1
1.1) Aspectos Gerais da Memória	2
1.1.1) Classificação da Memória	3
1.1.1.1) Classes de Memória	3
1.1.1.2) Sistemas de Memória	4
1.1.1.3) Tipos de Memória	4
1.2) Estruturas Neurais Relacionadas à Memória	5
1.2.1) Estruturas Neurais Relacionadas à Memória Espacial	6
1.3) Memória Espacial	11
1.3.1) Primatas Não-Humanos	16
1.3.2) Humanos	20
1.4) Ontogênese da Memória Espacial	21
1.5) Memória e Emoção	24
1.6) Macaco-Prego	26
1.7) Relevância/Justificativa	27
1.8) Objetivos Gerais	29
1.8.1) Objetivos específicos	29

METODOLOGIA	30
2.1) Aspectos Éticos	31
2.2) Sujeitos	31
2.2.1) Macacos	31
2.2.2) Humanos	32
2.3) Equipamentos	32
2.3.1) Macacos	33
2.3.2) Humanos	33
2.4) Procedimento	34
2.4.1) Modelagem – Macacos	34
2.4.2) Modelagem – Humanos	36
2.4.3) Teste de Reconhecimento Espacial com Retardo - TRER	36
2.4.4) Protocolo	38
2.4.4.1) Macacos	38
Tipo de Estímulos	39
2.4.4.2) Humanos	42
2.5) Processamento e Análise dos dados	43
RESULTADOS	46
3.1) Macacos	47
3.1.1) Modelagem	47
3.1.2) Teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER)	48
3.1.2.1) Protocolo 1	48
3.1.2.2) Protocolo 2	63
3.1.2.3) Protocolo 3	66
3.1.2.4) Protocolo 4	75
3.1.3) Análise de Seqüências	78
3.1.3.1) Análise de Dois Elementos	78
3.1.3.2) Análise de Três Elementos	80
3.3) Humanos	82

DISCUSSÃO	90
4.1) Macacos	91
4.1.1) Modelagem	92
4.1.2) Protocolo 1	92
4.1.3) Protocolo 2	98
4.1.4) Protocolo 3	99
4.1.5) Protocolo 4	100
4.1.6) Seqüências	101
4.2) Humanos	102
CONCLUSÕES	104
5.1) Considerações Finais	105
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	107
ANEXOS	120
Anexo 1. Parecer do Comitê de Ética no Uso Animal do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.	
Anexo 2. Termo de Consentimento Livre e Esclarecido apresentado aos humanos.	
Anexo 3. Ficha Experimental utilizada para registro de dados com os macacos.	

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Classificação (taxonomia) da memória. Adaptada de Gasbarri e Tomaz (2005).	3
Figura 2. Corte coronal de um cérebro humano. Em destaque, o Lobo Temporal Medial (LTM).	7
Figura 3. Sistema automatizado conectado e próximo ao viveiro dos animais.	33
Figura 4. Vista interna do viveiro de Guga (AM1), que estava respondendo a uma tentativa do teste TRER.	34
Figura 5. Esquemas das fases de modelagem utilizadas para familiarização com o sistema automatizado.	35
Figura 6. Esquema de uma tentativa do teste TRER. A seta vermelha representa o estímulo no qual o sujeito deveria tocar para obter uma resposta correta.	37
Figura 7. Exemplos de estímulos co-específicos (macacos) e geométricos.	41
Figura 8. Exemplos de estímulos co-específicos (humanos).	42
Figura 9. Esquema da numeração dos quadrantes utilizada pelo programa TREA.	44
Figura 10. Desempenho médio (\pm SEM) de <i>Cebus apella</i> (n=11) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para a sessão 1 comparada à 2, 4, 7, 8 e 9; #p<0,05 para a sessão 3 comparada à 7 e 9; **p<0,05 para a sessão 1 e 3 comparadas ao nível do acaso.	49
Figura 11. Desempenho médio (\pm SEM) para o grupo de <i>Cebus apella</i> jovens (n=3) e adultos (n=8) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.	51
Figura 12. Desempenho médio (\pm SEM) de <i>Cebus apella</i> jovens (n=3) comparado a adultos (n=8) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para adultos comparados aos jovens na sessão 1; #p<0,05 para jovens comparados aos adultos na sessão 2; **p<0,05 para a sessão 1 comparada ao nível do acaso.	52
Figura 13. Desempenho médio (\pm SEM) de <i>Cebus apella</i> (n=11) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) para os diferentes tipos de estímulos (geométrico e co-específico). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.	53

Figura 14. Desempenho médio (\pm SEM) de <i>Cebus apella</i> (n=11) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) para estímulo geométrico comparado ao co-específico em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. **p<0,05 para a sessão 1 do estímulo geométrico comparada ao nível do acaso.	55
Figura 15. Desempenho médio (\pm SEM) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) cada tipo de estímulo (geométrico e co-específico) em função de cada idade (jovem (n=3) e adulto (n=8)) . A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.....	56
Figura 16. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=5) e de fêmeas (n=6) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) para todas as sessões experimentais. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.	58
Figura 17. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=5) e fêmeas (n=6) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para fêmeas comparadas aos machos na sessão 3; #p<0,05 para machos comparados às fêmeas na sessão 8.	59
Figura 18. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=5) e fêmeas (n=6) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para a sessão 1 comparada à 4, 5, 6, 7, 8, 9 e 10; #p<0,05 para a sessão 3 comparada à 4, 6, 7, 8, 9 e 10; **p<0,05 para a sessão 1 e 3 comparadas ao nível do acaso.	60
Figura 19. Desempenho médio (\pm SEM) de machos e fêmeas de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da idade. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.....	61
Figura 20. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=5) e fêmeas (n=6) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função do tipo de estímulo. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.	62
Figura 21. Desempenho médio (\pm SEM) de <i>Cebus apella</i> (n=4) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.....	63
Figura 22. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=5) e de fêmeas (n=6) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.....	64

Figura 23. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=5) comparados às fêmeas (n=6) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para fêmeas comparadas aos machos na sessão 10; **p<0,05 para a sessão 10 das fêmeas comparada ao nível do acaso.....	65
Figura 24. Desempenho médio (\pm SEM) de <i>Cebus apella</i> (n=10) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para a sessão 1 comparada à 8 e 10; #p<0,05 para a sessão 2 comparada à 3, 6, 7, 8, 9 e 10; +p<0,05 para as sessões 3, 6, 7, 8, 9 e 10 comparadas ao nível do acaso.....	67
Figura 25. Desempenho médio (\pm SEM) de jovens (n=2) e de adultos (n=8) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. **p<0,05 para o desempenho de adultos comparado ao nível do acaso.....	68
Figura 26. Desempenho médio (\pm SEM) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental para jovens (n=2) e adultos (n=8). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para a sessão 1 comparada à 3, 7, 8 e 10; #p<0,05 para a sessão 2 comparada à 3, 6, 7, 8, 9 e 10; ^a p<0,05 para a sessão 5 comparada à 10; **p<0,05 para a sessão 3, 6, 7, 8, 9 e 10 de adultos comparadas ao nível do acaso.	70
Figura 27. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=4) e fêmeas (n=6) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. **p<0,05 para o desempenho de machos e fêmeas comparados ao nível do acaso.	71
Figura 28. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=4) comparado ao de fêmeas (n=6) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para fêmeas comparadas aos machos na sessão 1; #p<0,05 para machos comparados às fêmeas na sessão 10.	72
Figura 29. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=4) e fêmeas (n=6) de <i>Cebus apella</i> no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para a sessão 7 comparada à 1 e 2; #p<0,05 para a sessão 10 comparada à 1, 2, 3, 4 e 5; **p<0,05 para o desempenho de machos nas sessões 7 e 10, e de fêmeas nas sessões 3, 8 e 9 comparadas ao nível do acaso.....	74

Figura 30. Desempenho médio (\pm SEM) de <i>Cebus apella</i> jovens (n=2) comparado ao de adultos (n=7) em função da fase de treinamento no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER). *p<0,05 para adultos comparados aos jovens em dois elementos.....	76
Figura 31. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=3) de <i>Cebus apella</i> comparado ao de fêmeas (n=6) em função da fase de treinamento no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER).....	77
Figura 32. Desempenho médio (\pm SEM) dos sujeitos humanos (n=21) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para a sessão 1 comparada à 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 e 10; #p<0,05 para a sessão 10 comparada à 2, 4, 5, 7, 8 e 9.	82
Figura 33. Desempenho médio (\pm SEM) de humanos (n=21) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em relação a estímulos geométricos e co-específicos. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.....	83
Figura 34. Desempenho médio (\pm SEM) dos humanos (n=21) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em para os diferentes estímulos (geométrico e co-específico) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para a sessão 1 comparada à 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 e 10; #p<0,05 para a sessão 2 comparada à 6, 7, 8, 9 e 10; ^a p<0,05 para a sessão 3 comparada à 6, 7, 9 e 10; ^b p<0,05 para a sessão 3 comparada à 6, 7 e 10; ^c p<0,05 para a sessão 4 comparada à 10; ^d p<0,05 para a sessão 4 comparada à 7 e 10; ^e p<0,05 para a sessão 5 comparada à 10.....	85
Figura 35. Desempenho médio (\pm SEM) de humanos no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função do gênero (homens (n=10) e mulheres (n=11)) para o total de sessões realizadas. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para o desempenho do gênero masculino comparado ao feminino.....	87
Figura 36. Desempenho médio (\pm SEM) de humanos do gênero masculino (n=10) comparado ao feminino (n=11) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para o gênero masculino comparado ao feminino nas sessões 2, 3, 4, 6, 9 e 10.....	88
Figura 37. Desempenho médio (\pm SEM) de homens (n=10) e mulheres (n=11) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função do tipo de estímulo. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para o desempenho do gênero masculino comparado ao feminino em ambos os tipos de estímulos.	89

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Macacos-prego (<i>Cebus apella</i>) jovens e adultos utilizados no projeto.	31
Tabela 2. Representação das diferentes variáveis de cada protocolo experimental utilizado com os macacos.....	39
Tabela 3. Disposição das figuras geométrica (G) e co-específicas (Ce) em cada tentativa ao longo de cada sessão experimental utilizada no primeiro protocolo.	40
Tabela 4. Número de sessões necessárias por animal (<i>C. apella</i>) para obtenção do critério de aprendizagem (90% de respostas corretas) em cada fase da modelagem.	47
Tabela 5. Número de sessões necessárias para que os macacos atingissem o critério de aprendizagem (nove tentativas corretas em dez consecutivas) no treino que antecedeu o Protocolo 3.....	66
Tabela 6. Número de sessões necessárias para que os macacos atingissem o critério de aprendizagem (nove tentativas corretas em dez consecutivas) com dois elementos por tentativa no Protocolo 4.....	75
Tabela 7 Tabela 7. Valores estatísticos das seqüências que apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre jovens e adultos em função do protocolo*.	78

LISTA DE ABREVIATURAS

DMTS	Teste de Escolha de Acordo com o Modelo com Retardo, em inglês “Delayed Matching to Sample”
DNMTS	Teste de Escolha Diferente do Modelo com Retardo, em inglês “Delayed Non-Matching to Sample”
IET	Intervalo entre Tentativas do teste
TRER	Tarefa de Reconhecimento Espacial com Retardo, em inglês “Spatial-Delayed Recognition Span Task”
TREA	Programa computacional desenvolvido para a realização do estudo
IC	Intervalo entre Configurações dentro de uma tentativa
SEM	Erro Padrão da Média, em inglês “Standart Error of Mean”

RESUMO

A memória espacial é essencial para a sobrevivência de uma espécie animal, pois diz respeito à sua capacidade de adquirir e utilizar informações ambientais na interação com o meio ambiente. Acredita-se que a aptidão para essa forma de memória ocorreria no período pós-natal, época que coincide com a maturação funcional do hipocampo. Do ponto de vista evolutivo, o repertório comportamental de cada espécie que a capacita a apresentar suas próprias respostas às pistas ambientais é fortemente influenciado pelas emoções. Diferentes espécies têm sido utilizadas para a investigação da memória espacial. Contudo, em primatas de modo geral, a habilidade de solucionar problemas que envolvam essa memória tem sido estudada em relativamente poucas espécies. Assim, os objetivos do presente estudo foram investigar: 1) a memória de reconhecimento espacial em macacos-prego (*Cebus apella*) jovens e adultos mantidos em cativeiro no Centro de Primatologia da UnB; 2) se a memória espacial nesses sujeitos seria afetada pelo tipo de estímulo utilizado (geométrico ou co-específico); 3) verificar a adequação do protocolo utilizado para a investigação da memória espacial. Para isto, foram testados 11 macacos, sendo 5 machos e 6 fêmeas (jovens n=3; adultos n=8) em uma tarefa de reconhecimento espacial com retardo (TRER) utilizando-se um teste computadorizado que requeria dos sujeitos a identificação da posição de um novo estímulo apresentado dentro de uma configuração crescente de oito estímulos idênticos gradualmente apresentados. Vinte e um humanos voluntários, sendo 11 homens e 10 mulheres ($\bar{X} = 22,5 \pm 2,3$ anos) foram igualmente submetidos ao mesmo teste utilizando-se um protocolo análogo ao utilizado com os animais. Três variações do protocolo inicial foram realizadas com os macacos em virtude do baixo desempenho apresentado. Resultados obtidos indicam que: 1) macacos apresentaram desempenho aleatório no teste de TRER; 2) não houve diferenças quanto ao desempenho no teste (TRER) em função da idade dos animais; 3) o desempenho exibido tanto por macacos-prego como por humanos no TRER não foi afetado pelo tipo de estímulo utilizado; 4) a utilização do protocolo utilizado para avaliação da memória espacial permitiu o aprendizado da tarefa em humanos, mas não em macacos. Tais resultados sugerem que aspectos metodológicos podem ter possivelmente contribuído para o baixo desempenho dos animais no teste de memória espacial.

Palavras-Chave: Macaco-prego, memória de reconhecimento espacial, ontogênese da memória, interação memória-emoção

ABSTRACT

Spatial memory is essential to the survival of animal species, because of its relation with the animal's capacity to acquire and recall information on the interaction with the environment. It is believed, that the aptitude to this memory would occur on post-natal period, coinciding with the functional maturation of hippocampus. From an evolutionary point of view, the behavioral repertory that enables each species to respond to environment is strongly influenced by emotions. Several species have been used for spatial memory research. However, on primates, the ability to solve problems using this memory has been studied on relatively few species. Thus, the aims of this study are to investigate: 1) the spatial recognition memory in young and adults captive capuchin monkeys (*Cebus apella*), of the University of Brasilia Primate Center; 2) if the spatial memory on that subjects would be affected by the kind of stimulus used (geometric or co-specific); 3) to verify the protocol adequacy to the spatial memory research. There were used 11 monkeys, five male and six female (young (n=3) and adult (n=8)) on a spatial-delayed recognition span task (SDRST), on an automatic test that required from the subjects the identification of the position of a new stimulus gradually presented on a increasing configuration of eight identical stimuli. Twenty one human voluntaries, 11 men and 10 women ($\bar{X} = 22,52 \pm 2,26$ years), were also submitted to the same monkey's protocol. Three variations of the initial protocol were used with monkeys because of their poor performance on the test. The results indicated that: 1) monkeys showed a random performance on the SDRST test; 2) there were no differences on the test SDRST performance between young and old monkeys 3) the performance exhibited by capuchin monkeys and humans on the test SDRST was not affected by the kind of stimulus used on the test; 4) the use of the initial protocol to evaluate spatial memory allowed the task learning in humans, but not in monkeys. These results suggested that methodological aspects could have possibly contributed to the poor performance of the animals on the spatial memory task.

Key-Words: Capuchin monkeys, spatial recognition memory, ontogenesis of the memory, interaction memory-emotion

INTRODUÇÃO

O presente estudo visa investigar a memória espacial em macacos-prego jovens e adultos, tomando-se como base um protocolo utilizado com humanos. Inicialmente serão abordados conceitos como a definição de memória, suas classificações, estruturas neurais relacionadas à memória em geral e a memória espacial; o que é memória espacial, os estudos relacionados à esta forma de memória e a sua ontogênese, considerados importantes para o entendimento do trabalho. Adicionalmente, serão descritas a relação entre memória e emoção, e a caracterização da espécie de primata não-humana utilizada.

1.1) Aspectos Gerais da Memória

“A memória de indivíduos e de comunidades transportou conhecimento através do tempo e do espaço. Durante milênios, a memória pessoal reinou sobre o entretenimento e a informação, sobre a perpetuação e o aperfeiçoamento dos ofícios, a prática do comércio, a conduta das profissões. Pela memória e na memória, eram reunidos conservados e armazenados os frutos da educação. A memória era uma assustadora faculdade que todos tinham de cultivar de modos e por razões que nós há muito esquecemos (Boorstin, 1989).”

Memória é a habilidade dos seres vivos em adquirir, reter e utilizar informações ou conhecimentos. Esta habilidade está intimamente relacionada à aprendizagem, sendo que a diferença básica entre elas está no termo “aprendizagem”, que é usado para designar um primeiro estágio da memória - a aquisição de novas informações -, enquanto a “memória” diz respeito ao processo de retenção ou consolidação, a curto ou longo prazo, de conhecimentos ou eventos, associado à capacidade de evocar esses eventos ou lembrá-los de forma consciente (Tulving, 1987; Tomaz, 1993). Sua importância reside no fato de que um organismo pode alterar seu comportamento ou suas decisões, a partir da recordação de suas experiências prévias e permitindo a sua adaptação ao meio ambiente em que está inserido, facilitando, por exemplo, a busca por alimentos, a escolha de parceiros sexuais ou o reconhecimento de um predador, entre outras situações.

Segundo o modelo de Atkinson e Shiffrin (1968; *apud* Gasbarri & Tomaz, 2005), a formação da memória está compreendida nas seguintes etapas: a aquisição da informação, onde os estímulos ambientais são transmitidos através das

vias sensoriais; a consolidação da informação, ou seja, o armazenamento desse registro em uma memória estável, na memória de longo prazo; e, por último, a evocação, que é a recordação e a utilização dessa informação previamente armazenada.

A memória não é considerada como uma simples entidade, mas sim, diversas entidades separadas que dependem de diferentes sistemas cerebrais que podem interagir entre si (Squire & Zola-Morgan, 1996). De acordo com esta visão, foram estabelecidas classificações para as diversas memórias (Figura 1), que levam em conta diferentes critérios, tais como origem, tempo de retenção e função. É válido ressaltar que essas classificações foram feitas a partir de estudos com humanos, sendo estendidas para estudos com outros animais.

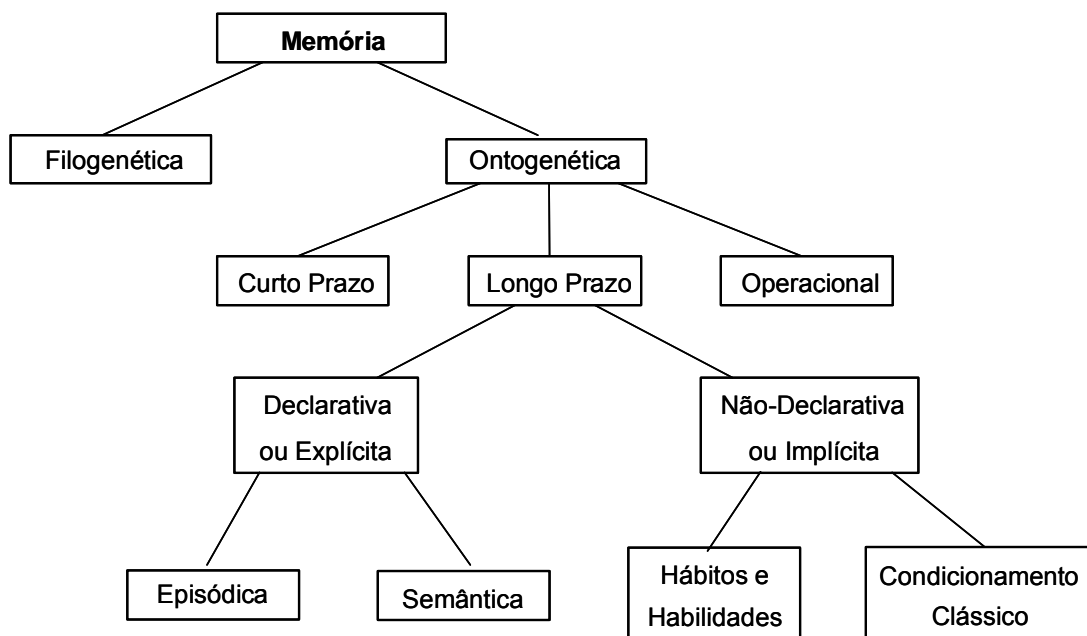


Figura 1. Classificação (taxonomia) da memória. Adaptada de Gasbarri e Tomaz (2005).

1.1.1) Classificação da Memória

1.1.1.1) Classes de Memória

Esta classificação tem como critério a origem da informação. Nela estão incluídas as memórias filogenética e ontogenética. A primeira diz respeito à informação acumulada geneticamente pelos ancestrais no curso da evolução e envolve a arquitetura básica e conexões do cérebro, que incluem os sistemas

sensoriais primários e neocorticais motores (Fuster, 1995). Também chamada de 'memória das espécies', esta classe possui informações essenciais à sobrevivência dos indivíduos de uma espécie em seu ambiente.

A memória ontogenética se desenvolve ao longo da vida de um indivíduo, a partir das informações e experiências diárias adquiridas pelo mesmo e não é transmitida geneticamente a outras gerações (Tomaz & Costa, 2001). As informações utilizadas por esta memória estão associadas às adaptações de cada indivíduo ao seu meio ambiente.

1.1.1.2) Sistemas de Memória

Pode-se classificar a memória em três sistemas: memória de curto prazo, de longo prazo e operacional. A primeira teria capacidade limitada de armazenamento, por um período curto de tempo, o que permitiria o sentido de continuidade do presente. Já a segunda, possuiria capacidade ilimitada de retenção da informação, por um período indefinido de tempo, mantendo registros do passado autobiográfico e dos conhecimentos do indivíduo (Baddeley, 1992; Fuster, 1995). Já a memória operacional, ocuparia uma posição intermediária entre a memória de curto prazo e a de longo prazo por ser capaz de manter uma informação por um período de tempo indeterminado, somente até a sua utilização subsequente (Baddeley, 1992; Tavares & Tomaz, 2002).

1.1.1.3) Tipos de Memória

Apesar de apresentarem controvérsias quanto à nomenclatura, a memória pode ser dividida em dois tipos: para Tulving (1987), memórias implícita e explícita, e para Squire e Zola-Morgan (1988) não-declarativa e declarativa, respectivamente.

A memória não-declarativa ou implícita é composta por uma coleção de habilidades expressas através de desempenhos que não exigem acesso a nenhuma memória consciente, tendo como exemplos a aprendizagem de hábitos e habilidades e os condicionamentos clássicos (Squire & Zola-Morgan, 1996). A aprendizagem de hábitos e habilidades é caracterizada por uma resposta relativamente permanente, gerada a partir de repetidas estimulações não reforçadas (Hinde, 1970; *apud* Goodenough, McGuire & Wallace, 1993), como andar de bicicleta. O condicionamento clássico foi descrito por Pavlov (1927) e consiste em tornar responsivo um estímulo que era originalmente ineficaz, a partir do pareamento

de dois estímulos – um condicionado, cuja resposta inicial é ausente ou fraca, e um incondicionado, o qual gera uma resposta forte e consciente (Kandel, Kupfermann & Iversen, 2003). Por exemplo, fornecer a um cachorro um pedaço de carne (estímulo incondicionado) juntamente com um tom auditivo (estímulo condicionado), que inicialmente não provoca nenhuma resposta de salivação; após algumas exposições do animal a esse pareamento e ao acionar o tom auditivo, pode-se perceber que este sujeito começa a salivar.

A memória declarativa ou explícita permite a recordação consciente de fatos e eventos ocorridos na vida do indivíduo, tendo como subtipos as memórias episódica e semântica (Squire & Zola-Morgan, 1996; Squire, 2004). A diferença entre essas duas últimas memórias, em termos rudimentares, seria na forma como uma pessoa recordaria seu próprio passado (por exemplo, seu último aniversário) e como ela armazenaria e recordaria informações gerais sobre o meio onde vive (como regras gramaticais de sua língua nativa) (Tulving, 1986).

A memória episódica é descrita atualmente por permitir ao sujeito realizar uma ‘viagem mental’ através de um tempo subjetivo, do presente para o passado, e recordar conscientemente suas experiências (eventos) autobiográficas prévias (Tulving, 2002). Por sua vez, a memória semântica se refere à capacidade de relembrar fatos e conhecimentos gerais sobre o mundo (Manns, Hopkins & Squire, 2003).

1.2) Estruturas Neurais Relacionadas à Memória

A memória não é uma função restrita a uma só área cerebral, de fato a adaptabilidade do comportamento converge em diversos sistemas, como o sistema sensorial (por exemplo, o reconhecimento visual de um animal pronto para atacar), o sistema de controle motor (como a combinação das contrações musculares para o equilíbrio na utilização de patins) e o sistema mais especializado, onde ocorre o armazenamento de um evento (Gasbarri & Tomaz, 2005).

A aprendizagem perceptual parece convergir para regiões específicas do córtex sensorial associativo. Por exemplo, o córtex associativo visual estaria relacionado à aprendizagem e ao reconhecimento de um objeto em particular através da visão, assim como o córtex associativo auditivo permitiria a aprendizagem e reconhecimento de um novo estímulo (Gasbarri & Tomaz, 2005).

Acredita-se que o neocórtex seja a principal estrutura de armazenamento da memória. Uma das regiões do neocórtex que estaria envolvida na auto-consciência e na capacidade de planejar e solucionar problemas complexos, seria o córtex pré-frontal. Este também parece intervir na memória de acordo com a ordem temporal do evento (Gasbarri & Tomaz, 2005).

As regiões diencefálicas, representadas pelo núcleo anterior e posterior do tálamo e pelo corpo mamilar do hipocampo, parecem contribuir para a memória de reconhecimento. Enquanto estruturas como o cerebelo e os gânglios da base parecem ser recrutadas pela memória quando da expressão de um condicionamento clássico (Gasbarri & Tomaz, 2005).

As estruturas do lobo medial temporal também estão envolvidas no processamento e armazenamento da informação. O complexo amigdalóide parece estar relacionado à avaliação do significado afetivo e emocional das percepções. Ele participa ainda na formação e conservação das lembranças (Gasbarri & Tomaz, 2005).

Já o hipocampo, seria responsável pelo armazenamento de um evento na memória de longo prazo, porém quando bem consolidado, a recordação desse evento não depende mais do hipocampo, mas sim do córtex cerebral. O hipocampo possui um importante papel para a memória semântica, mas ele é tido como essencial para a memória espacial (Gasbarri & Tomaz, 2005).

1.2.1) Estruturas Neurais Relacionadas à Memória Espacial

Estudos neuroanatômicos indicam que a memória espacial parece ser processada principalmente no Lobo Temporal Medial (LTM), que consiste do hipocampo (incluindo o giro denteado e o complexo subicular) e áreas corticais adjacentes que são anatomicamente relacionadas ao hipocampo, como os córtices entorrinal, perirrinal e parahipocampal (Figura 2) (Zola-Morgan & Squire, 1993; Squire, Stark & Clark, 2004).

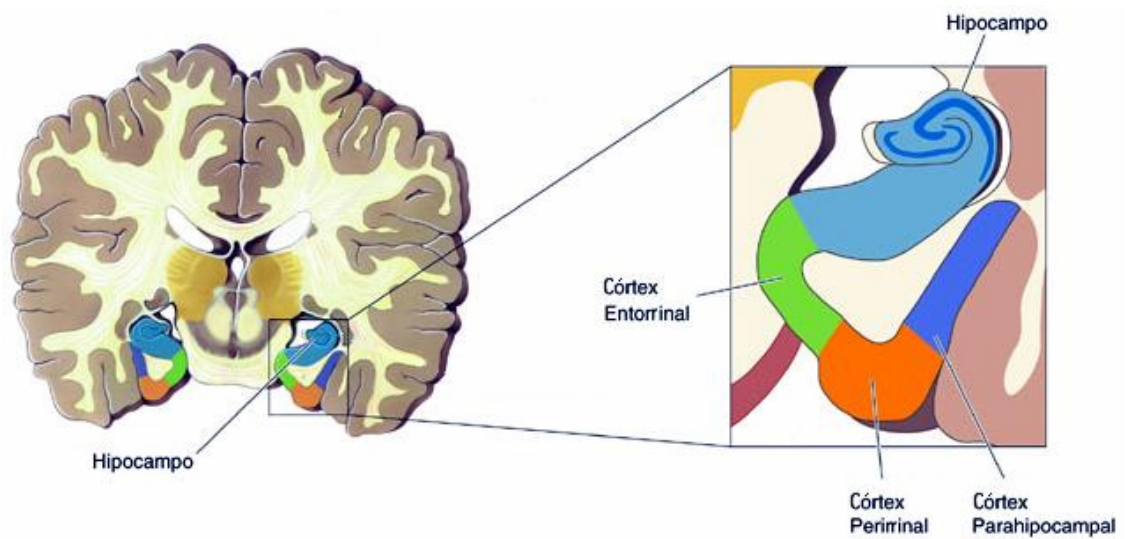


Figura 2. Corte coronal de um cérebro humano. Em destaque, o Lobo Temporal Medial (LTM). Adaptada do site: <http://www.bioon.com/book/biology/whole/html/chapter23.htm>

Dentro das estruturas acima descritas, o hipocampo vem sendo descrito como essencial para a modulação da memória espacial. Segundo O'Keefe e Nadel (1978), o hipocampo é dedicado à criação e ao uso do espaço ou dos mapas cognitivos. Existem evidências experimentais que fundamentam esse argumento: 1) trabalhos realizados com animais mostram que danos no hipocampo ou nas suas conexões resultam em um profundo déficit na memória espacial, freqüentemente sem nenhum efeito em outra memória não-espacial (Eichenbaum, 1999; Best, White & Minai, 2001; Broadbent, Squire & Clark, 2004); 2) estudos neurofisiológicos têm demonstrado que a ativação das células do hipocampo está associada com a localização do animal no espaço, sugerindo um papel central do hipocampo na codificação desse tipo de informação (Eichenbaum, 1999).

A participação do hipocampo na memória espacial é fundamentada por diversos estudos desde os que descrevem os efeitos de lesões cerebrais em pacientes até os que promovem lesões utilizando animais experimentais como ratos e macacos.

Ramos (2000) promoveu uma lesão eletrolítica no hipocampo de ratos, para investigar se essa estrutura era necessária para a retenção da informação espacial de longo prazo. Após a cirurgia, os sujeitos foram treinados e testados em um teste de memória espacial utilizando um labirinto radial de quatro braços. Os resultados obtidos demonstraram que os ratos lesados e os do grupo controle (sem lesão)

aprenderam a associar a obtenção de um reforço à uma pista visual externa ao labirinto. No dia seguinte, quando expostos ao mesmo labirinto, só que na ausência das pistas visuais, os animais com lesão no hipocampo não foram capazes de solucionar a tarefa, enquanto que os animais do grupo controle conseguiram realizá-la. Com isso, os autores sugeriram que o hipocampo possui um papel importante na retenção da memória espacial à longo prazo.

De forma complementar, Pothuizen *et al.* (2004) demonstraram que lesões na porção dorsal do hipocampo, e não na ventral, acarretaram déficit significativo no desempenho de testes de memórias espacial e operacional.

Murray e Mishkin (1998) realizaram lesões excitotóxicas em macacos rhesus (*Macaca mulatta*) para demonstrar o papel do hipocampo e da amígdala no reconhecimento de objetos e na memória de localização. Nesse estudo, os sujeitos não foram capazes de desempenhar o teste de habilidade espacial devido à lesão ocorrida no hipocampo, porém o fizeram quando esta ocorreu na amígdala. Isto vem confirmar a importante participação do hipocampo neste tipo de memória.

Parslow *et al.* (2005), através de um sistema de realidade virtual tridimensional, investigaram o papel do hipocampo na referência aloentrica da memória espacial em um paciente com dano hipocampal seletivo em ambos hemisférios cerebrais e em outros 36 pacientes com lesões unilaterais no lobo temporal direito (LTD) ou no esquerdo (LTE). Esse sistema consistia de uma sala 'virtual' contendo uma mesa circular, o arranjo de seis estímulos côncavos com a abertura apoiada na mesa e um cubo azul (alvo). Os participantes deveriam procurar o cubo azul embaixo desses estímulos ao longo de seis tentativas, utilizando um óculos 3D. Para que os sujeitos não seguissem somente a ordem circular da mesa, os estímulos possuíam diferentes cores, três verdes (sinalizando a ocorrência do alvo) e outros três vermelhos (ausência do alvo) e foram dispostos de tal forma que o alvo não aparecesse na seqüência circular e exigisse dos sujeitos a recordação de onde este havia aparecido anteriormente. Foi considerado como erro uma escolha já realizada na tentativa ("within-search") ou em uma tentativa anterior onde o alvo havia sido descoberto ("between-search"). Os resultados demonstraram que o paciente com dano hipocampal seletivo realizou significativamente mais erros "between-search" do que o grupo controle (sujeitos sãos), mas não apresentou aumento nos erros "within-search". O grupo com lesão no LTD mostrou um padrão similar de declínio no teste, o que não foi observado no grupo lesado no LTE. Os

autores concluíram que a memória espacial aloccêntrica afetada no paciente com o dano hipocampal seletivo e no grupo com lesão no LTD apóia a hipótese de que o hipocampo exerce papel na memória espacial aloccêntrica, mais especificamente o hipocampo direito.

Entretanto, nem todas as estruturas do LTM possuem o mesmo papel no processamento da memória espacial, devido ao fato de que as conexões anatômicas de diferentes partes do neocórtex se conectam ao sistema do LTM em diferentes pontos. Assim, pode-se entender porque lesões no LTM anterior, com danos no córtex perirrinal, e lesões no LTM posterior, com danos no córtex parahipocampal, afetam diferentemente esta memória (Zola-Morgan & Squire, 1993).

O córtex parahipocampal é uma dessas estruturas que parece estar associada à memória espacial (Ploner *et al.*, 2000; Pihlajamäki *et al.*, 2004; Squire, Stark & Clark, 2004). No estudo de Ploner *et al.* (2000), foram testados dois grupos de pacientes, um somente com lesões no córtex perirrinal e outro com lesões nos córtex perirrinal e parahipocampal, a fim de investigar se essas estruturas estariam envolvidas no desempenho de teste de memória espacial. No experimento, o sujeito deveria fixar a visão em um ponto central de uma tela. Enquanto isso, uma pista visual era apresentada durante 500 ms em uma dentre seis possíveis posições com 10°, 15° ou 20° de excentricidade deste ponto. Depois de um intervalo pseudo-randômico (5 a 30 s), onde o paciente ainda deveria estar com o olhar fixo no ponto central da tela, este ponto era suprimido e o sujeito deveria mover seus olhos o mais precisamente possível em direção à posição onde fora apresentada a pista anteriormente. O grupo lesado somente no córtex perirrinal respondeu ao teste sem nenhum déficit, mas o outro grupo com lesões nos córtex perirrinal e parahipocampal apresentou comprometimento no desempenho, ou seja, o córtex parahipocampal estaria envolvido na consolidação da informação espacial, enquanto o córtex perirrinal parece não participar desta tarefa.

Outra evidência de que o córtex perirrinal não está envolvido na consolidação da memória espacial é o trabalho realizado por Ramos (2002). Para isso, o autor testou dois grupos de ratos que foram treinados simultaneamente em um labirinto radial de quatro braços. Após o treino, um grupo foi lesado com uma injeção de NMDA (N-metil D-aspartato, um receptor de glutamato) na região perirrinal e o outro, no hipocampo. Realizada a cirurgia, os animais foram submetidos ao teste novamente. Os resultados mostraram que 24 h após a aquisição, durante o período

de re-teste, somente os sujeitos com lesões no hipocampo apresentaram déficit na retenção da tarefa. Com isso, o autor sugeriu que o córtex perirrinal e o hipocampo podem estar funcionalmente dissociados em termos de suas participações na memória espacial de longo prazo.

Para entender a participação do córtex entorrinal nas memórias de reconhecimento de objetos e espacial, Suzuki, Miller e Desimore (1997) implantaram eletrodos nessa região cerebral de macacos rhesus e realizaram dois testes. O primeiro teste avaliou a memória de reconhecimento de objetos e consistiu de uma variação do Teste de Escolha de Acordo com o Modelo com Retardo (“Delayed Matching to Sample” - DMTS), onde os sujeitos observaram um estímulo (modelo – figura colorida apresentada em uma tela de um computador) seguido da apresentação de quatro figuras, sendo a última igual ao modelo previamente apresentado. Os sujeitos eram reforçados ao soltar uma barra pressionada no momento em que o modelo previamente apresentado aparecia. O segundo teste analisou a memória espacial e utilizou uma variação do Teste de Escolha de Acordo com o Lugar (“Delayed Matching to Place”), no qual um estímulo (quadrado preto) foi apresentado em uma seqüência variável de um a quatro lugares na tela do computador, que possuía um plano de fundo composto por figuras geométricas fixas. Os sujeitos eram reforçados se a barra pressionada fosse liberada assim que se repetisse uma posição aonde a pista fora apresentada anteriormente. Para responder às tarefas corretamente, os macacos deveriam: discriminar o estímulo, recordar o estímulo apropriado durante o curso da tentativa e avaliar se o estímulo que era apresentado se assemelhava ao modelo. As respostas dos neurônios do córtex entorrinal foram consistentes com todas as três discriminações em ambos os testes. Como conclusão, os autores indicaram que as células do córtex entorrinal recebem informações sensoriais do reconhecimento de objetos e da localização espacial e as repassam para a memória de curto prazo.

Meunier, Bachevalier e Mishkin (1997) realizaram lesões no córtex orbito-frontal e no giro cingulado anterior em macacos rhesus para avaliar a participação dessas estruturas na memória de reconhecimento de objetos e na memória espacial. A memória de reconhecimento de objetos foi avaliada a partir dos Testes de Escolha

Diferente do Modelo com Retardo (“Delayed non-matching to Sample” – DNMTS¹) e Aprendizagem de Objetos Reversa², onde foi notado que lesões no córtex órbito-frontal prejudicaram mais o desempenho dos sujeitos testados do que lesões realizadas no córtex cingulado anterior. Já a memória espacial, foi investigada a partir dos Testes de Resposta Espacial com Retardo³ e Aprendizagem Espacial Reversa⁴, mostrando uma fraca tendência no sentido contrário, isto é, lesões no giro cingulado anterior prejudicaram o desempenho dos macacos, o que não foi observado quando os animais foram lesados no córtex órbito-frontal, embora nenhuma lesão tenha produzido grandes perdas nos testes utilizados.

1.3) Memória Espacial

Grande parte dos estudos em memória espacial realizados com animais requer que seus desempenhos sejam demonstrados de forma consciente, ou seja, que eles recrutem a memória declarativa (Eichenbaum, 1999; Pihlajamäki *et al.*, 2004; Squire, Stark & Clark, 2004). Entretanto, como todas as formas de memória

¹ O teste DNMTS consistiu da fase de apresentação de um estímulo (modelo) para o sujeito por 20 s, seguido de um intervalo entre tentativas (IET) de 10 s. Após esse intervalo, ocorreu a fase de escolha, onde dois estímulos foram apresentados ao sujeito, sendo um igual ao modelo e um outro novo. O sujeito deveria escolher o estímulo diferente do modelo para receber um reforço alimentar.

² Nesse teste, os animais foram apresentados a dois estímulos simultaneamente, sendo que a um deles era associado um reforço (estímulo condicionado positivo) enquanto ao outro não (estímulo condicionado negativo). Após uma fase de discriminação inicial, ou seja, os sujeitos aprenderam a diferenciar o estímulo associado ao reforço, eles foram expostos a uma série de nove objetos reversos, onde o estímulo negativo passou a ser reforçado, ao invés do positivo previamente associado ao reforço.

³ No teste de Resposta Espacial com Retardo, os experimentadores colocavam um reforço em um orifício do WGTA (Wisconsin General Testing Apparatus) na presença dos sujeitos. Logo após cobrirem os orifícios, os experimentadores permitiam que o animal escolhesse um deles. Os sujeitos deveriam atingir o critério de aprendizagem de 90% de respostas corretas. O intervalo entre esconder o reforço e a resposta do sujeito aumentava gradualmente de 1 s até um tempo de 5 s.

⁴ Na Aprendizagem Espacial Reversa, os sujeitos foram treinados a obter um reforço sempre no orifício da direita do WGTA. Após o critério de aprendizagem de 90% de acerto em uma sessão experimental e 80% de acerto na sessão seguinte, o reforço passava a ser colocado na posição esquerda e o animal deveria alcançar o mesmo critério de aprendizagem da fase inicial.

podem interagir, seria incorreto afirmar que a memória espacial não se associaria também com a memória não-declarativa.

A memória espacial é uma das principais memórias empregadas na sobrevivência de uma espécie animal, pois está relacionada à sua habilidade em adquirir e utilizar informações ambientais, gerando os chamados “mapas cognitivos”. Esses mapas envolvem uma organização na memória de dicas ambientais de acordo com a relevância das relações espaciais entre essas dicas (Eichenbaum, 1999). A partir deles, um indivíduo é capaz de localizar alimento ou água em um determinado hábitat, de recordar se esse ambiente foi forrageado recentemente ou não, e de recordar se há a presença de um outro indivíduo da mesma espécie ou de um predador em uma área (Tomasello & Call, 1997; Best, White & Minai, 2001).

A literatura em geral descreve essa memória com relação a dois tipos de referências. A primeira – referência aloclétrica – é definida como a relação espacial do indivíduo com elementos do ambiente, especialmente objetos e paisagens; e a segunda – referência egocêntrica – especifica a localização e orientação com respeito ao observador propriamente dito, que utiliza o seu próprio posicionamento do corpo para traçar coordenadas, como direita/esquerda, acima/abaixo e na frente/atrás (Potì, 2000; Ma, Tian & Wilson, 2003; Potì, Bartolommei & Saporiti, 2005).

Pelo fato da memória espacial estar associada à sobrevivência das espécies, diversos estudos (desde insetos até seres humanos) têm sido realizados para verificar como esta memória ocorre em animais. Menzel *et al.* (2005), estudando a memória espacial em abelhas, por exemplo, utilizaram um radar e observaram o seu padrão de vôo durante o forrageio, onde perceberam uma rotina de comportamentos: 1) um vôo inicial em linha reta mostrando onde foram capturadas (abelhas que forrageiam) ou o que elas aprenderam durante a dança de comunicação (abelhas recrutas); 2) vôos lentos com mudanças nas frequências de direção, na qual elas se esforçaram para obter alimentos; e 3) vôos rápidos e em linha reta diretamente para a colméia ou primeiro para o local onde há alimento e, então, para a colméia. Dois critérios essenciais para a memória espacial foram encontrados nesses resultados: abelhas podem mostrar o curso de qualquer localização arbitrária na sua área de uso e elas podem escolher dentre, pelo menos, dois alvos (colméia e local de forrageio), o que sugere uma rica organização na sua navegação espacial.

Em um estudo com arraiais, Schluessel e Bleckmann (2005) procuraram investigar se indivíduos jovens da espécie *Potamotrygon motoro* eram capazes de solucionar testes de memória espacial em seu próprio ambiente. Os sujeitos foram treinados em um labirinto com quatro braços em um local com várias pistas visuais externas. Os resultados sugeriram que as arraiais jovens dessa espécie possuem alguma forma de memória espacial, já que elas puderam: se lembrar do local fixo onde havia o reforço; construir mapas cognitivos do seu ambiente, visto que muitos animais foram capazes de encontrar a localização do alimento, mesmo começando de diferentes posições e utilizando novas rotas; usar diferentes mecanismos de navegação e estratégias para resolver o mesmo teste. Tais resultados sugerem que em condições naturais diferentes mecanismos podem ser usados separados ou simultaneamente; e, finalmente, o sistema visual na orientação pode também ser utilizado.

A fim de estudar a aprendizagem e memória espacial em tartarugas e analisar as possíveis similaridades e diferenças descritas entre mamíferos e pássaros, López *et al.* (2000) treinaram 24 tartarugas em três testes que utilizaram um labirinto de quatro braços. No primeiro teste (aprendizagem de localização), os sujeitos deveriam seguir pistas visuais externas ao labirinto para encontrar o reforço que estava sempre no mesmo braço; no segundo (aprendizagem de pistas), eles deveriam utilizar pistas visuais internas ao labirinto que sinalizavam a posição do reforço; e no último (grupo controle), a localização do reforço alimentar variava pseudo-randomicamente e não havia pistas visuais internas. O local de início da tentativa variou pseudo-randomicamente para todos os testes. Os resultados indicaram que as tartarugas treinadas na aprendizagem de localização foram capazes de estabelecer relações entre o reforço e as dicas visuais externas e que as treinadas na aprendizagem de pistas estabeleceram uma associação simples na localização do reforço, enquanto que o grupo controle realizou sua tarefa ao acaso. Com isso, os autores indicaram que a aprendizagem espacial e a capacidade de memória dos répteis são próximas àquelas descritas para mamíferos e aves.

Willson e Wilkie (1993) demonstraram um procedimento para o acesso à memória espacial em pombos, que consistia de uma caixa de acrílico transparente colocada em cima de uma mesa em uma sala com várias pistas visuais que podiam ser vistas de dentro da caixa. Cada parede desta caixa continha uma barra pressionável e um dispensador de rações. As sessões possuíam duração de

17 minutos e eram iniciadas quando o pombo pressionava qualquer uma das barras. No primeiro minuto, o número de pressões foi contado, mas não havia reforço disponível. Após esse período, uma das quatro barras foi selecionada randomicamente para prover o reforço em um intervalo variável de até 30 s. Para cada sessão, a taxa de discriminação foi calculada para o período de resposta inicial não-reforçado. O número de respostas efetuadas na barra que provia o reforço na sessão do dia anterior foi dividido pelo total de respostas realizadas em todas as barras na sessão do dia atual. Os autores inferiram que se os pombos não tivessem memória de localização de onde estava o reforço no dia anterior, a taxa de discriminação estaria no nível de casualidade (25%). Entretanto, a taxa de discriminação dos pombos foi consistentemente acima de 50%, sugerindo que essas aves recordavam-se em qual barra havia o reforço após um período de 24 h e, até mesmo, após um período de 72 h. Assim, os pombos parecem recordar onde eles obtiveram seu último reforço alimentar dentro de um período longo de três dias, visto que o desempenho não foi aleatório após esse período.

Em ratos, os testes classicamente utilizados para verificação da memória espacial são o labirinto aquático e o labirinto radial de braços. No labirinto aquático, o rato é colocado em um tanque cilíndrico com água, de forma que nade, e deve aprender a localizar a posição de uma plataforma submersa em relação ao ambiente (Lent, 2001). Os sujeitos são treinados de forma a chegar até a plataforma nadando o menor percurso e o mais rapidamente possível (e.g. Vann *et al.*, 2003; Blokland, Geraerts & Been, 2004; Kentros *et al.*, 2004). No labirinto de braços radiais, o animal deve encontrar os braços que contêm o reforço (Lent, 2001), em geral, seguindo pistas ambientais. O objetivo do treinamento desse teste é que o animal visite somente os braços que contenham o reforço (e.g. Olton & Feustle, 1981; Ramos, 2000; Dudchenko, Wood & Eichenbaum, 2000; Ramos, 2002; Cole & Chappell-Stephenson, 2003; Pothuizen *et al.*, 2004). Lesões no hipocampo de ratos produzem déficit no desempenho nesses testes, quando este é comparado à fase de treinamento (pré-lesão) e na fase de testes (pós-lesão) (Knowlton & Fanselow, 1998).

Vann *et al.* (2003) utilizaram esses testes visando comprovar a importância do córtex retrosplenial (área 29 de Brodmann) na memória espacial em ratos. Para isso, eles realizaram lesões excitotóxicas nessa região e submeteram os animais aos dois testes. No primeiro, os sujeitos eram treinados a nadar em um labirinto aquático e no

segundo, um outro grupo foi examinado em ambos labirinto aquático e labirinto radial de oito braços. Os resultados apontaram que houve déficit de desempenho dos animais em ambos os experimentos, demonstrando que a integridade do córtex retrosplenial é necessária para o desempenho no teste de memória espacial.

Um outro teste que tem sido utilizado em estudos sobre memória espacial é o Teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) – “Spatial-Delayed Recognition Span Task”. Esse teste requer que o sujeito identifique a posição de um novo estímulo em um conjunto familiar crescente de estímulos apresentados seriadamente (Lacreuse *et al.*, 1999). Algumas variações deste teste incluem o aumento do intervalo entre a apresentação dos estímulos, o tipo de estímulo ou o tamanho da matriz utilizada.

Dudchenko, Wood e Eichenbaum (2000) utilizaram esse procedimento em ratos hipocampectomizados, com lesão causada por ácido ibotênico. Com isso, os autores puderam observar que os animais realizaram o teste acima do nível ao acaso quando era requerida apenas a lembrança de uma posição em que era apresentado o estímulo, mas os ratos se tornaram incapazes de responder ao teste quando deveriam lembrar de mais de uma posição.

Com a finalidade de explorar os limites da memória espacial em ratos, Cole e Chappell-Stephenson (2003) utilizaram diversas variações do labirinto radial de braços em quatro experimentos:

- No primeiro experimento, os animais deveriam procurar por um reforço em seis fases sucessivas com 8, 16, 24, 32, 40 e 48 braços anexados em localizações randômicas à uma plataforma central, formando o labirinto radial. A porcentagem de escolhas novas pareceu estar determinada mais pela proximidade espacial dos reforços alimentares do que pelo número de braços.
- No segundo experimento, os ratos deveriam buscar por comida em quatro fases consecutivas com 8, 16, 24 e 48 braços anexados à plataforma central de tal forma que a configuração deles fosse a mais separada ou a mais próxima uma das outras. O desempenho dos animais foi baixo na configuração ‘próxima’ apesar do número de braços. Já na condição ‘separada’, o desempenho foi excelente quando havia 8 braços, decaindo à medida em que foram adicionados os demais braços. Segundo os autores, a separação espacial, mas não o número de braços, foi o fator determinante para o desempenho dos animais nos dois primeiros experimentos.

- No terceiro experimento, 8, 16, 24, 32, 40, 48, 16 e 8 torres (braços do labirinto dispostos um em cima do outro), foram dispostas em sucessivas fases em um círculo no chão, com separação espacial constante entre as torres adjacentes de 33 cm. A porcentagem de escolhas novas decaiu de 8 torres para 16 e não se alterou com 24, 32, 40, 48 torres, mas voltou a aumentar novamente quando os animais foram apresentados a 16 torres e, posteriormente, a 8 torres.
- No quarto experimento, 8, 16, 24 e 32 torres, em sucessivas fases, foram dispostas como no experimento anterior, porém a separação entre as torres passou a ser de 66 cm. A porcentagem de escolhas novas diminuiu de 8 para 16 torres, e, novamente, de 16 para 24, mas não declinou mais. Nos dois últimos experimentos, o número de posições onde havia comida, e não o espaçamento entre os braços, foi o fator determinante no desempenho desses ratos. Os autores puderam concluir que o limite da capacidade de memória espacial em ratos está entre 16 e 24 localizações, excedendo o que é descrito para humanos, que é entre 2 e 7 posições.

1.3.1) Primatas Não-Humanos

Dentre os primatas, os principais sujeitos utilizados em estudos de memória espacial são macacos do Velho Mundo, como macacos rhesus (*Macaca mulatta*) e bonobos (*Pan paniscus*) (e.g. Menzel, Savage-Rumbaugh & Menzel Jr, 2002; Ma, Tian & Wilson, 2003). Entretanto, algumas espécies do Novo Mundo têm também sido utilizadas para esta finalidade (Garber & Paciulli, 1997; Janson & Di Bitetti, 1997; Janson, 1998; Bicca-Marques & Garber, 2004).

O estudo de Bicca-Marques e Garber (2004) teve como objetivo comparar a habilidade de memória espacial em quatro espécies de primatas do Novo Mundo, *Saguinus fuscicollis weddelli*, *Saguinus imperator imperator* e *Callicebus cupreus* de hábitos diurnos e *Aotus nigriceps* de hábitos noturnos, utilizando pistas perceptuais e a informação espacial no forrageamento. Para isso, foram construídas oito plataformas suspensas de comida, dispostas a 1,5 m de altura na área de uso dessas espécies em um arranjo circular com diâmetro médio de 11 m. Duas dessas plataformas possuíam bananas inteiras e as outras seis continham bananas de plástico ou bananas verdadeiras colocadas dentro de sacolas de arame de forma que os animais não tinham acesso às mesmas. No experimento noturno, todas as plataformas eram iluminadas por uma lâmpada de 40W, para permitir ao experimentador a observação do comportamento dos animais. Os autores

observaram que todas as espécies localizaram acima do nível ao acaso as plataformas que continham reforço utilizando somente a informação espacial; que elas conseguiram distinguir as plataformas que possuíam reforço das que não possuíam, utilizando pistas visuais; e que somente os macacos noturnos e um grupo de *S. i. imperator* conseguiram selecionar o local onde havia reforço utilizando apenas pistas olfativas. Com isso, foi possível notar que essas espécies utilizaram informações espaciais, visuais e temporais para a resolução espacial do forrageamento. Além disso, o desempenho das espécies diurnas não foi diferente do *Aotus*, espécie noturna.

Em outro estudo, Garber e Paciulli (1997) utilizaram a metodologia acima descrita para avaliar em *Cebus capucinus* a habilidade de uso de informações espaciais, pistas visuais e olfativas na resolução de problemas de forrageio. Foram apresentados a animais dessa espécie 13 plataformas com um conjunto de comida e condições de forrageio análogos às condições encontradas por esses animais em seu ambiente natural. Os resultados obtidos no primeiro experimento mostraram que os macacos aprenderam a informação espacial rapidamente e que associaram a localização da plataforma à presença ou ausência do alimento. Numa segunda etapa, onde o local (plataforma) do reforço não foi fixo, os sujeitos utilizaram pistas visuais (blocos amarelos) associadas às plataformas para obter o alimento. A última fase do estudo demonstrou que os animais aprenderam e utilizaram informações sobre a quantidade de alimento colocada na plataforma para selecionar os locais de forrageio. Como conclusão, os autores indicam que *C. capucinus* usam pistas associativas, espaciais e informação de quantidade para discriminar entre locais com bananas verdadeiras e de plástico. Os autores verificaram ainda que na presença de conflito de informações, as pistas espaciais parecem prevalecer sobre os outros tipos de pistas.

Para analisar se a distância, a velocidade de deslocamento e a quantidade de comida poderiam afetar o forrageamento e o comportamento social em macacos-prego (*Cebus nigritus*), Janson e Di Bitetti (1997) também empregaram o sistema de plataformas suspensas dispostas dentro da área de uso do grupo. O protocolo se deu da seguinte forma: cada vez que o grupo se aproximava de uma nova plataforma dentro de um raio de 100 m, os experimentadores observavam a direção do grupo, a velocidade de aproximação, a identidade do animal, bem como a distância da plataforma do membro do grupo que a detectou ou chegou mais

próximo à ela sem detectá-la. A análise dos dados levou em conta o efeito da velocidade de movimentação do grupo, o tamanho e o peso da plataforma, a idade e o sexo do indivíduo focal na probabilidade de detectar a plataforma como função da distância. Os resultados mostraram que as plataformas foram mais facilmente detectadas por indivíduos do grupo forrageando sozinhos do que pelo grupo inteiro, que a distância para encontrar uma plataforma é menor quanto maior for a velocidade de deslocamento do grupo e que quanto maior a plataforma mais facilmente ela é encontrada.

Em um outro estudo, Janson (1998) aproveitou-se da escassez de alimentação natural em uma área de uso de macacos-prego para avaliar o padrão de movimentação desses sujeitos entre 15 plataformas suspensas, distantes 200 m uma das outras. Esses padrões foram comparados aos movimentos habituais do grupo. Os animais moveram-se significativamente mais entre plataformas próximas e em linha reta. O autor inferiu, então, que a movimentação do grupo pareceu ser guiada pela memória espacial, embora mover-se em linha reta e entre plataformas próximas não pareça ser uma evidência confiável para utilização de memória espacial, a menos que o campo de detecção dos recursos a serem forrageados seja conhecido.

Da mesma forma que a espécie possui habilidade em se deslocar eficientemente entre múltiplos lugares em seu hábitat natural chegando a apresentar uma área de uso de até 1,61 Km², o *Cebus* spp. pode aprender a manipular objetos sistematicamente em pequenos espaços (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004). Exemplos disso seriam os estudos de localização de objetos realizados por De Lillo, Visalberghi e Aversano (1997), De Lillo *et al.* (1998) e Dubois *et al.* (2000 e 2001), abaixo apresentados.

Para avaliar as habilidades de memória espacial, De Lillo, Visalberghi e Aversano (1997) utilizaram quatro macacos-prego (*Cebus apella*) expostos a um conjunto de copos suspensos no teto de seus viveiros. Esses copos eram opacos, de tal forma que o sujeito não conseguia ver se dentro deles havia ou não um reforço escondido. A tarefa do animal consistia em encontrar este reforço. Quando isso ocorria, o copo era retornado a sua posição inicial, impedindo, novamente, a visão do sujeito. O experimento foi caracterizado por três condições com diferentes configurações de exploração espacial: 1) os nove objetos-isca foram dispostos em uma matriz 3x3 (um quadrado com três linhas e três colunas); 2) três conjuntos de

três copos cada foram dispostos em um formato triangular no teto do viveiro dos animais; 3) a condição 1 foi reapresentada aos sujeitos a fim de se verificar se houve efeito da prática no desempenho dos animais. Os resultados mostraram que os macacos foram aptos a explorar os copos espacialmente distribuídos dentro de uma matriz 3x3 ou como três conjuntos de três objetos-isca cada. A eficiência na exploração de uma configuração espacial foi alta quando se observou uma organização dos estímulos em agrupamentos ou blocos espaciais. Nesta condição, a evidência do princípio de organização das trajetórias de exploração, ou seja, o não caminhar aleatoriamente pelo espaço, emergiu clara e paralelamente à eficiência da exploração. Os autores sugeriram, então, que os macacos utilizaram uma estruturação da exploração do espaço e, mais além, reduziram a demanda de memória ao longo do teste.

De maneira complementar à acima descrita, De Lillo *et al.* (1998) utilizaram quatro macacos-prego para testar suas habilidades espaciais em outros arranjos espaciais. Nesse experimento, seis novas condições de arranjo espacial foram apresentadas aos sujeitos: 1) os nove objetos-isca foram dispostos em uma matriz 3x3 (um quadrado com três linhas e três colunas); 2) os objetos formavam um X; 3) a disposição dos estímulos formava uma linha reta; 4) a condição 2 foi reapresentada para verificar os possíveis efeitos da exposição ao arranjo linear da condição 3; 5) os objetos-isca possuíam uma disposição circular; 6) a condição 1 foi reapresentada aos sujeitos para se observar se a prática na tarefa influenciou no desempenho dos animais. Com os resultados obtidos, os autores puderam notar que os macacos realizavam melhor a tarefa (encontrar todos os reforços sem voltar a um copo já visitado) quando o arranjo espacial dos estímulos era linear ou circular.

No experimento de Dubois *et al.* (2000 e 2001), os autores estudaram um tipo diferente de informação espacial: como macacos da espécie *Cebus olivaceus* respondem a objetos colocados em diferentes locais de seus viveiros. Esses animais habitualmente desempenham diferentes atividades em locais específicos dentro do seu próprio viveiro, como a manipulação de objetos em um local e a observação do ambiente externo em outro. Então, os pesquisadores resolveram colocar alguns compartimentos contendo alimentos dispostos em diversos locais dentro do viveiro e observar qual(is) era(m) os mais manuseado(s) pelos sujeitos. Com isso, eles observaram que os animais operavam mais os estímulos próximos às áreas onde eles habitualmente manuseavam objetos do que nas áreas de observação.

1.3.2) Humanos

Vidal, Amorim e Berthoz (2004) compararam a habilidade de humanos em memorizar um labirinto virtual tridimensional (3D) em três condições de locomoção livre, cada uma utilizando um conjunto diferente de rotações espaciais. Os sujeitos deveriam indicar qual caminho eles atravessariam entre quatro corredores apresentados sucessivamente de uma perspectiva externa. Os resultados demonstraram que a exploração em uma condição onde o observador estava sentado permitiu um melhor reconhecimento do corredor do que a condição na qual o observador estava deitado, particularmente para estruturas 3D mais complexas. Quanto mais freqüentemente a definição do observador (referência egocêntrica) e o ambiente global (referência alocêntrica) se alinhavam durante a exploração, mais facilmente os sujeitos memorizavam o labirinto 3D, sugerindo que ao simplificar a relação entre as referências egocêntrica e alocêntrica haveria uma facilitação na exploração espacial. No entanto, com a prática, o desempenho da condição 'deitado' aumentou, enquanto a condição 'sentado' permaneceu com desempenho inicial máximo, indicando que o processo cognitivo dessa última condição em particular parece ser inato. Um segundo experimento revelou que rotações simples na condição 'sentado' deveriam ser realizadas ao redor do eixo do corpo para obter um desempenho espacial ótimo. Como conclusão, foi sugerido que embora os humanos pudessem recordar uma estrutura 3D de um ambiente, suas funções neurocognitivas parecem ser especializadas para uma navegação natural em 2D.

Olson *et al.* (2004) investigaram dois grupos de pacientes, um jovem e outro idoso, a fim de comparar o desempenho desses grupos em dois experimentos que utilizavam a codificação da informação espacial. No primeiro experimento, era disponibilizado aos sujeitos um modelo com um único estímulo localizado em três ou seis posições simultâneas em uma tela de computador e, decorrido um intervalo de 1600 ms, eles deveriam apontar qual estímulo estava em uma localização semelhante ou diferente do modelo previamente apresentado. No segundo experimento, duas consoantes eram apresentadas durante 400 ms e, após um retardo de 1500 ms, poderiam ocorrer duas situações: na primeira, uma das letras constantes da configuração prévia era apresentada novamente e o sujeito deveria acusar o reconhecimento da mesma ao responder 'sim' pressionando a tecla “,” (vírgula) e na segunda, uma letra diferente das apresentadas anteriormente era exibida e o paciente deveria responder 'não' pressionando a tecla “v”. A partir dos

resultados obtidos, foi possível sugerir que a codificação inicial da informação espacial com números relativamente pequenos de itens era bem preservada em sujeitos idosos saudáveis e que a representação dessa informação persistiu durante pequenos intervalos (de 1500 a 1600 ms).

Em um outro trabalho com humanos adultos, Cockburn e McKenzie (2004) realizaram uma série de experimentos procurando verificar se a utilização de interfaces (estímulos) tri-dimensionais melhoraria o desempenho dos sujeitos em testes de memória espacial quando comparados a interfaces tradicionais (bi-dimensionais). Após a realização dos testes, os autores concluíram que não havia diferença no desempenho dos sujeitos quando eram utilizados estímulos bi ou tridimensionais.

Como descrito anteriormente, a memória espacial pode ser estudada em diversas espécies animais e cada uma delas tem preservada a sua particularidade quanto à resolução de tarefas espaciais. Ao se tentar estabelecer comparações na habilidade de memória espacial em diferentes espécies, pode-se talvez confrontar com grandes desafios como a dificuldade de desenvolvimento de situações de avaliação de testes que sejam equivalentes entre si e, ao mesmo tempo, leve em conta a especificidade de cada animal.

1.4) Ontogênese da Memória Espacial

O período de desenvolvimento do hipocampo, principal estrutura cerebral envolvida na memória espacial, ainda não está bem estabelecido para primatas não-humanos. Embora a maior parte dos estudos comportamentais nessa área sugira que a maturação do hipocampo se dá no período pós-natal (Bachevalier & Mishkin, 1984; Overman, 1990), outros estudos indicam que esta estrutura já está desenvolvida desde o nascimento do animal (Bachevalier, 1990; Pascalis & Bachevalier, 1999).

Em artigo recente, Bachevalier e Vargha-Khadem (2005) descrevem que em primatas não-humanos a neurogênese do hipocampo e do giro denteado aconteceria principalmente durante o desenvolvimento pré-natal. Contudo, muitas mudanças morfológicas e neuroquímicas ocorridas com o refinamento das conexões sinápticas dentro do hipocampo persistiriam após os primeiros anos pós-natais. Isso

indicaria, comportamentalmente falando, que poucas habilidades hipocampo-dependentes (como alguns aspectos da memória de reconhecimento) estariam presentes no início da infância de primatas, enquanto outras com maior grau de dificuldade começariam a apresentar desempenho característico de adultos após os 2 anos de idade.

Lavenex e Lavenex (2006) descreveram um experimento com macacos rhesus de nove meses de idade e adultos, no qual eles deveriam acessar a memória de relação espacial e não-espacial. Para isso, os autores testaram o uso de pontos de referência próximos, dois objetos colocados no centro de uma arena aberta, como pistas condicionadas permitindo aos macacos a escolha da posição do reforço alimentar escondido em um de dois conjuntos de três locais distintos. Os animais foram testados em duas condições diferentes: quando a pista visual sinalizava os dois conjuntos de posições potencialmente reforçados, onde os sujeitos poderiam utilizar ambas as informações espacial e local para discriminá-los; e quando não havia pistas visuais marcando esses dois conjuntos reforçados, de modo que os animais poderiam contar somente com a representação espacial de relação com o ambiente para discriminarem corretamente a posição associada ao reforço. Nenhum sujeito, jovem ou adulto, associou a presença dos pontos de referência próximos ao reforço no centro da arena com a presença de comida em um conjunto de três posições distintas. Entretanto, todos os macacos discriminaram potencialmente posições reforçadas e sinalizadas, o que sugere evidências de aprendizagem de discriminação visual. Além disso, todos os jovens testados discriminaram as posições reforçadas na ausência de pistas visuais, exibindo evidência de aprendizagem espacial. Esses resultados indicaram que processos de memória espacial caracterizados por uma representação de relação do ambiente estão presentes em macacos rhesus desde os nove meses de idade.

Bachevalier e Mishkin (1984) analisaram a dissociação ontogenética entre a aprendizagem de hábitos e a memória de reconhecimento em macacos rhesus utilizando dois testes: o teste DNMTS com aumentos sucessivos no tempo de retardo (8, 15, 60, 120 e 600 s) e, posteriormente, no número de objetos utilizados como modelo (3, 5 e 10 objetos); e o teste de Discriminação Seqüencial

Concorrente⁵ (DSC). No DNMTS, os sujeitos jovens não conseguiram resolver o problema até completarem aproximadamente quatro meses de idade, só atingindo o nível de proficiência dos adultos após 1 ano. Entretanto, no DSC, os sujeitos jovens foram capazes de desempenhar o teste de forma semelhante ao que ocorreu em adultos. Esses resultados demonstram que o sistema de hábito já estaria pronto desde o início da vida do indivíduo, ao passo que o sistema de memória límbico-dependente (memória de reconhecimento) teria um amadurecimento tardio.

Poucos são os estudos que descrevem o desenvolvimento ontogenético em macacos-prego. Dentre elas está o trabalho de Resende, Tavares e Tomaz (2003), que veio reforçar os resultados obtidos no estudo de Bachevalier e Mishkin (1984), acima citado, visto que foi utilizada a mesma metodologia com macacos-prego (*Cebus apella*) e os resultados foram similares aos encontrados para macacos rhesus, isto é, não houve diferenças significativas no desempenho de jovens e adultos da espécie *C. apella* no teste de DSC, no entanto, os sujeitos adultos foram melhor no teste DNMTS que os jovens.

Alguns estudos comportamentais com macacos rhesus vêm demonstrando a ontogênese da memória espacial utilizando um protocolo adaptado do teste TRER. Moss *et al.* (1997), procurando averiguar o desempenho de sujeitos idosos, demonstraram um déficit no desempenho de animais idosos quando comparados aos sujeitos jovens; e Lacreuse *et al.* (1999), verificando o desempenho de machos em relação ao desempenho de fêmeas com o avanço da idade, observaram que o nível de superioridade no desempenho apresentado por machos jovens diminui com a idade, sendo que machos idosos não desempenham os testes de habilidade espacial significativamente melhor do que fêmeas idosas.

Em estudo recente, Lacreuse *et al.* (2005) examinaram se um treinamento prévio à realização do teste poderia aumentar o desempenho de macacos rhesus jovens e idosos e investigaram diferenças cognitivas entre machos e fêmeas. Para isto foi utilizado o teste TRER, sendo que o treinamento prévio realizado com os macacos consistiu de uma versão simples e reduzida deste teste. O critério de aprendizagem para que os animais passassem da fase de treino para a fase de teste foi de nove tentativas corretas em 10 tentativas consecutivas. Os resultados

⁵ No teste DSC, os sujeitos jovens e adultos deveriam aprender qual era o estímulo condicionado positivo ao longo de uma seqüência de 20 pares consecutivos de estímulos.

apontaram um declínio significativo no desempenho de macacos rhesus com o passar da idade, mostraram que machos têm melhor desempenho do que fêmeas e que, aparentemente, a taxa de declínio no desempenho com relação à idade é maior para machos do que para fêmeas. Quando observado o desempenho dos sujeitos que foram submetidos ao treinamento prévio ao teste, foi notado que os machos não foram afetados por esse treinamento, enquanto que as fêmeas obtiveram uma melhora significativa na execução do teste.

1.5) Memória e Emoção

De acordo com Damásio (1994; *apud* Tomaz & Giugliano, 1997), a inter-relação entre emoção e memória remonta à história evolutiva dos seres vivos. Durante a evolução natural, o estabelecimento de respostas comportamentais adaptativas são moldadas por processos emocionais e a escolha de respostas em determinadas situações reflete o uso da memória. Ou seja, o estabelecimento de repertórios adaptativos seriam moldados pelas emoções e a seleção de comportamentos no futuro, por sua vez, seriam determinados pela evocação da memória.

Essa relação entre memória e conteúdo emocional pode ser exemplificada pelo experimento de Cahill e McGaugh (1995) em humanos. Eles apresentaram a oito sujeitos saudáveis uma seqüência de diapositivos simultaneamente seguidos de uma narrativa. Os voluntários foram divididos em dois grupos: um assistiu aos diapositivos com a narração de uma estória com conteúdo emocional neutra e o outro assistiu aos mesmos diapositivos, porém com uma narração da estória com conteúdo emocional negativo. Simultaneamente, esses sujeitos eram monitorados por tomografia por emissão de pósitrons (PET Scan), que mensurava, dentre outros parâmetros fisiológicos, o metabolismo de glicose no encéfalo, cujos níveis se correlacionam fortemente com a atividade neural. Três semanas depois de apresentadas as estórias, e sem que os sujeitos soubessem, foi aplicado um questionário de recordação para saber o quanto dessas estórias eles se recordavam. Com isso, os autores notaram que os voluntários se lembraram melhor da versão com conteúdo emocional negativo do que com conteúdo emocional neutro, o que foi correlacionado com a observação da maior ativação da amígdala na estória de conteúdo negativo do que neutro.

O experimento de Cahill e McGaugh (1995) foi replicado em outros estudos, utilizando populações brasileiras (Frank & Tomaz, 2000), colombianas (Oliveira *et al.*, 2004) e italianas (Gasbarri *et al.*, 2005), e os mesmos resultados foram obtidos, ou seja, os indivíduos submetidos à estória com conteúdo emocional negativo se recordaram mais desta do que os que foram apresentados à estória neutra.

Um outro exemplo de estudo que correlaciona a memória ao conteúdo emocional da informação ou familiaridade seria o realizado por Lacreuse e Herndon (2003), com macacos rhesus. Nesse experimento, foram utilizadas fotografias de faces em preto e branco dessa mesma espécie, de chimpanzés, humanos e fotografias de faces coloridas de rhesus, consecutivamente, em um teste de memória espacial – TRER, com o objetivo de examinar os efeitos do estrógeno na percepção de estímulos socialmente relevantes. As fêmeas eram ovariectomizadas e tratadas com estrógeno e placebo em ciclos alternados de 28 dias, durante oito meses. Esses sujeitos obtiveram pior desempenho na memória espacial quando tratados com estrógeno do que com placebo, sugerindo um efeito do estrógeno no processamento de faces. A fim de validar os resultados e testar explicações alternativas, a alternância dos ciclos foi reduzida a sete dias, durante quatro meses, e as fêmeas foram re-testadas. Novamente, foi observado que o desempenho dessas fêmeas não foi alterado quando os estímulos eram fotografias de chimpanzés e humanos, mas foi notada uma piora no desempenho em ambos os conjuntos de estímulos co-específicos (fotografias em preto e branco ou coloridas de rhesus). Os autores sugerem, então, que o estrógeno teria produzido um efeito de aumento da reatividade emocional para estímulos socialmente relevantes.

A relação entre memória e conteúdo emocional é também verificada nos trabalhos de D'Amato e Van Sant (1988) e Brown e Boysen (2000). Esses estudos mostram que há uma melhora no desempenho dos sujeitos quando os estímulos são familiares (os indivíduos têm ou tiveram algum tipo de acesso visual, auditivo e/ou tátil ao estímulo) ou se eles apresentam algum conteúdo emocional (positivo ou negativo), sugerindo que ocorre uma facilitação nos processos de aprendizagem e evocação da memória, isto é, a conotação emocional do estímulo é capaz de afetar o desempenho nesses animais.

1.6) Macaco-Prego

*Cebus apella*⁶, popularmente conhecido como macaco-prego, possui distribuição ampla e ocorre na América do Sul desde a Colômbia até o norte da Argentina (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004). Pode-se perceber, então, que essa espécie habita nichos diferentes, o que sugere a sua grande capacidade de adaptação e plasticidade comportamental.

Indivíduos de *C. apella* podem viver em cativeiro até aproximadamente 40 anos e são considerados adultos a partir de aproximadamente quatro anos para machos e cinco anos para fêmeas, época em que se observa o início de sua capacidade reprodutiva. Quando adultos, são macacos robustos e de médio porte, que exibem dimorfismo sexual moderado, com braços e pernas de tamanho aproximado, apresentando-se como quadrúpedes arbóreos, podendo algumas vezes descer ao chão para forragear. Pesam entre 2,5 a 4 Kg. Sua cauda é sempreênsil e ajuda o animal (principalmente filhotes por serem mais leves) a ficar pendurado liberando as patas para explorar o ambiente, o que facilita no forrageamento. Também são onívoros, ou seja, sua alimentação é variada (folhas, frutos, pequenos invertebrados, pequenos vertebrados e ovos), e possuem mandíbulas robustas, caninos grandes e molares densamente esmaltados bem adaptados à quebra de sementes e a abrir frutos e substratos duros (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004).

Do ponto de vista neuroanatômico, sabe-se que o cérebro de macacos-prego é relativamente grande quando comparado com a sua massa corporal, sendo a razão peso do cérebro/ peso do corpo aceita como um índice indireto de capacidade cognitiva desenvolvida. No caso dessa espécie, este índice está entre um dos maiores dentre primatas não-humanos, fato que o aproxima dos chimpanzés (Jerison, 1973; Janson & Boinski, 1992). Adicionalmente, a espécie possui neocórtex com o mais complexo padrão de fissuras entre os primatas platirrinos (Hershkovitz, 1977; *apud* Janson & Boinski, 1992). Ao mesmo tempo, eles são capazes de realizar testes de memória operacional com aumento progressivo do retardo (Tavares & Tomaz, 2002); utilizar ferramentas para atingir um determinado objetivo (Antinucci & Visalberghi, 1986); responder negativamente à obtenção de reforços de valores

⁶ Foi utilizada a nomenclatura antiga espécie, pois havia dificuldade em classificar com segurança os animais devido à possibilidade de ocorrência de híbridos e à dificuldade de determinação da procedência de todos os sujeitos utilizados no presente estudo.

diferenciados (Brosnan & De Waal, 2003); e cooperar com outro sujeito a fim de obter um reforço (De Waal & Berger, 2000; Visalberghi, Quarantotti & Tranchida, 2000), embora não pareçam compreender relações de causa e efeito (Visalberghi & Limongelli, 1994).

Outro aspecto relevante com relação a essa espécie leva em consideração a percepção da organização do estímulo em pequenas partes (características isoladas) ou como um todo (formas globais) desses indivíduos. Um exemplo disso é o estudo realizado por Spinozzi, De Lillo e Truppa (2003), onde foi investigada a acurácia de macacos-prego no processamento de formas globais ou características isoladas de estímulos visuais hierárquicos. Três experimentos foram utilizados com os sujeitos de tal forma que diversos arranjos e tamanhos de estímulos isolados foram utilizados formando diferentes formas globais. Por exemplo, foram apresentados simultaneamente um quadrado formado por pequenos quadrados, um outro quadrado formado por pequenos círculos e um círculo formado por pequenos círculos nessa ordem e o sujeito deveria escolher dentre os estímulos localizados nos extremos, qual era similar ao estímulo do meio. Os resultados mostraram uma clara vantagem para o processamento de características isoladas de estímulo nessa espécie. Assim, esses resultados reafirmaram os de outros estudos na qual há superioridade de identificação de características isoladas de um estímulo por animais, desafiando a generalidade da idéia inicial do valor adaptativo de formas globais no processamento de padrões visuais hierárquicos.

1.7) Relevância/Justificativa

O fato da memória espacial ser essencial à sobrevivência individual dos organismos e permear as relações das mais diferentes espécies com o seu meio, no sentido de permitir a exploração do ambiente, o acesso a recursos alimentares, a demarcação territorial, a fuga de predadores, o julgamento sobre a possível presença/ausência de indivíduos de mesma espécie em local específico, entre inúmeras outras situações, demonstra a sua importância para os seres vivos.

Ultimamente, a utilização de primatas no estudo da memória tem permitido o desenvolvimento de modelos para o estudo da cognição em humanos, sobretudo através da utilização de tarefas comuns aplicadas às duas espécies. Espera-se que os resultados do presente estudo permitirão a investigação, em uma perspectiva

comparativa, de padrões de desempenho cognitivo nas duas espécies. No entanto, não menos importante é a caracterização das diferentes formas de memória em relação a cada espécie de primata em particular, na medida que esse conhecimento pode auxiliar para o entendimento de aspectos ecológicos, comportamentais e evolutivos da espécie em questão.

O presente estudo pretende investigar a memória espacial em macacos-prego, o que se justifica por características peculiares à espécie. Dentre os primatas neotropicais, o macaco-prego é o que apresenta maior distribuição geográfica, e por esta razão, ele é adaptável a diferentes habitats e apresenta plasticidade comportamental. Essa capacidade de sobrevivência às diversas condições apresentadas por seus diferentes nichos requer necessariamente uma representação espacial do seu habitat, razão que o qualifica para o presente estudo. Os diversos estudos comportamentais indicam que essa espécie consegue realizar testes cognitivos de relativa complexidade com desempenho comparável a primatas do Velho Mundo. Assim, o conhecimento da habilidade de memória espacial nessa espécie pode ser particularmente relevante, inclusive para situá-la em relação a espécies do Velho Mundo.

Levando em consideração o que foi descrito anteriormente, alguns estudos vêm reconhecendo a importância da investigação da memória espacial em macacos-prego adultos, pois demonstram a sua modulação no forrageamento e deslocamento dos animais tanto em liberdade quanto em cativeiro. Vale ressaltar que em nenhum desses estudos foi abordada a questão da ontogênese da memória espacial, ou seja, como a idade do indivíduo ao longo de seu desenvolvimento seria capaz de influir nessa forma de memória. Assim, a inclusão dessa variável constitui interessante ferramenta para a compreensão das mudanças na capacidade da memória associada ao desenvolvimento ontogenético dessa espécie.

Por sua vez, estudos em cativeiro justificam-se por permitir o controle de variáveis específicas que em campo podem ser seriamente afetadas, além de não sofrer modificações ambientais como o que ocorre na área de uso dos animais em condições naturais. Ainda, estudos em cativeiro podem fornecer dicas importantes de como a memória espacial pode vir a ser investigada também em ambiente natural.

Finalmente, como são poucos os estudos de memória espacial realizados em cativeiro com primatas, e visando um padrão de comparação, o presente estudo

baseou-se nos trabalhos publicados pelo grupo de Lacreuse com macacos rhesus. Os resultados obtidos com os animais deste estudo serão comparados com os obtidos para esta espécie, assim como comparados qualitativamente com os resultados obtidos com os humanos testados.

1.8) Objetivos Gerais

- Investigar o desempenho de sujeitos da espécie *Cebus apella* em um teste de memória espacial;
- Investigar o desempenho de sujeitos da espécie *Cebus apella* em função da idade em um teste de memória espacial;
- Investigar se a memória espacial é afetada pelo tipo de estímulo utilizado no teste;
- Verificar a adequação do protocolo utilizado para a investigação da memória espacial em macacos-prego e em humanos.

1.8.1) Objetivos específicos

- Comparar o desempenho de macacos-prego jovens e adultos no teste TRER;
- Analisar a viabilidade de utilização do protocolo do teste TRER em humanos anteriormente à sua utilização com os macacos.
- Comparar o desempenho de macacos e humanos nas duas categorias de estímulos (geométrico ou co-específico) utilizadas no teste TRER;
- Comparar o desempenho de macacos e de humanos entre gêneros no teste TRER.

METODOLOGIA

2.1) Aspectos Éticos

O presente estudo foi submetido e aprovado pelo Comitê de Ética no Uso Animal do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília (Anexo 1).

2.2) Sujeitos

2.2.1) Macacos

Onze sujeitos jovens e adultos (cinco machos e seis fêmeas) da espécie *Cebus apella*, cujos gêneros e idades estão representados na tabela abaixo (Tabela 1), participaram deste estudo.

Tabela 1. Macacos-prego (*Cebus apella*) jovens e adultos utilizados no projeto.

	Sujeito	Gênero	Idade
Jovens	Chiva (JF1)	Feminino	2 anos e 5 meses
	Roberta (JF2)	Feminino	2 anos e 4 meses
	JC (JM1)	Masculino	2 anos e 4 meses
Adultos	Drica (AF1)	Feminino	> 6 anos
	Milla (AF2)	Feminino	> 6 anos
	Rosa (AF3)	Feminino	> 6 anos
	Salomé (AF4)	Feminino	> 6 anos
	Guga (AM1)	Masculino	> 6 anos
	Kiko (AM2)	Masculino	≈ 4 anos e 6 meses
	Pingo (AM3)	Masculino	> 6 anos
	Romeu (AM4)	Masculino	> 6 anos

J = Jovem; A = Adulto; M = Macho; F = Fêmea

Os sujeitos adultos, com exceção do AM2, possuíam experiência prévia em testes de aprendizagem discriminativa, como o DNMTS, o DMTS e o DSC, realizados manualmente, utilizando como estímulos objetos de plástico, ou automaticamente com o aparelho experimental similar ao descrito no item 'Equipamentos'. Todos os jovens eram ingênuos.

Os animais foram mantidos em viveiros de dimensões 4 x 2 x 2,5 m (profundidade, altura e largura) em grupos de dois ou três sujeitos no Centro de Primatologia da UnB (16°30”S, 46°30”O). Este Centro está localizado na Fazenda Água Limpa, dentro de uma área de proteção ambiental. As condições de manutenção dos animais em cativeiro estiveram de acordo com as normas estabelecidas pelo IBAMA (Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis).

Eles dispunham de água *ad libitum* e alimentação na fase de vigília. Durante a realização dos testes, o acesso à água não era disponível. Não houve privação dos animais para a realização do treinamento ou dos testes propriamente ditos.

Antes de se iniciarem as fases de modelagem ou de testes, os animais eram separados dos outros indivíduos de seus viveiros por uma grade que possuía um sistema de guilhotina manipulado pelo experimentador.

2.2.2) Humanos

Para o teste com os humanos, foram recrutados 21 voluntários (11 homens e 10 mulheres) saudáveis com idades entre 18 e 27 ($X=22,5 \pm 2,3$) anos. Todos tinham nível superior incompleto ou completo. Antes de iniciarem o teste, os sujeitos assinaram um Termo de Consentimento Livre e Esclarecido (Anexo 2).

O teste de TRER utilizado com humanos foi realizado no Laboratório de Neurociências e Comportamento do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília - UnB, em horário fixo.

2.3) Equipamentos

Foi utilizado um sistema automatizado para a realização do teste comportamental tanto em macacos quanto em humanos que permitiu o registro automático dos dados e, assim, maior precisão nos resultados.

2.3.1) Macacos

O sistema automatizado utilizado com os macacos era constituído por um monitor colorido com tela sensível ao toque (Semp Toshiba®, modelo SW521), um micro-computador portátil (Acer Incorporated – TravelMate Series® com processador Intel Pentium III, 494MHz e 64,0MB de RAM, e sistema operacional Microsoft WindowsXP®), um dispensador de pelotas de ração (MED Associated®, Pellet Dispenser 190 mg, ENV203) e duas caixas de som, dispostos dentro de uma caixa de madeira com rodízio que permitiu o transporte do equipamento até a frente do viveiro dos animais (Figura 3).



Figura 3. Sistema automatizado conectado e próximo ao viveiro dos animais.

2.3.2) Humanos

O aparelho experimental utilizado com os humanos era composto por um computador Satellite INT® com processador AMD Athlon (1,1GHz e 256MB de RAM) e sistema operacional Microsoft Windows XP®, um monitor colorido com tela sensível ao toque (Semp Toshiba®, modelo SW521) e duas caixas de som, organizados em uma sala isolada no Laboratório de Neurociências e Comportamento.

2.4) Procedimento

2.4.1) Modelagem – Macacos

O equipamento era levado à frente do viveiro do animal pelo experimentador, a uma distância aproximada de 30 cm, tanto na fase de modelagem quanto nas fases de teste, de forma que este tinha acesso à situação de teste passando uma das patas por entre a grade que delimita o viveiro, podendo desta forma tocar na tela (Figura 4). Assim, os indivíduos não foram removidos de seus viveiros, o que evita o estresse de captura e contenção. Segundo a literatura, este procedimento proporciona um melhor desempenho dos animais em testes comportamentais (Savage, Dronzec & Snowdon, 1987).



Figura 4. Vista interna do viveiro de Guga (AM1), que estava respondendo a uma tentativa do teste TREER.

Simultaneamente ao registro automático produzido pelo programa computacional, um registro manual era feito pelo experimentador através de fichas experimentais (Anexo 3) utilizadas para anotação do desempenho e do comportamento dos sujeitos, como, por exemplo, vocalizações e comportamento de estro em fêmeas.

Uma fase de modelagem com número variável de sessões por sujeito foi necessária anteriormente à realização do teste, a fim de que os sujeitos ingênuos pudessem aprender a emitir a resposta de tocar a tela do monitor no local em que o estímulo (figura colorida) era apresentado.

Na primeira fase da modelagem, o indivíduo foi ensinado pelo método de aproximações sucessivas a tocar em um estímulo apresentado no centro da tela do monitor ao longo de várias tentativas e sessões. Na segunda fase, o sujeito deveria tocar em apenas um estímulo também, porém este era apresentado em qualquer posição da tela, dentro de uma matriz 4x4. Ambas as fases de modelagem utilizaram o programa REFLEX (Figura 5), desenvolvido por Ricardo S. Chiba em 2000. O REFLEX foi programado em linguagem Delphi, compatível com o sistema Microsoft Windows 98 ou XP®. Ao iniciar o programa, o experimentador podia escolher qual sujeito iria trabalhar e a sessão que este realizaria. Além disso, havia um atalho que permitia o experimentador manipular diversos parâmetros do teste, como a posição fixa ou aleatória dos estímulos na tela do computador, a cor de fundo da tela, o número e o tempo de intervalo entre as tentativas (IET). Ao final da sessão experimental, era disponibilizado para o experimentador um relatório referente aos dados de cada sessão de teste realizada contendo: a hora de início e fim da sessão; o número de tentativas realizadas pelo sujeito; o seu desempenho e o tempo de resposta para executar cada tentativa.

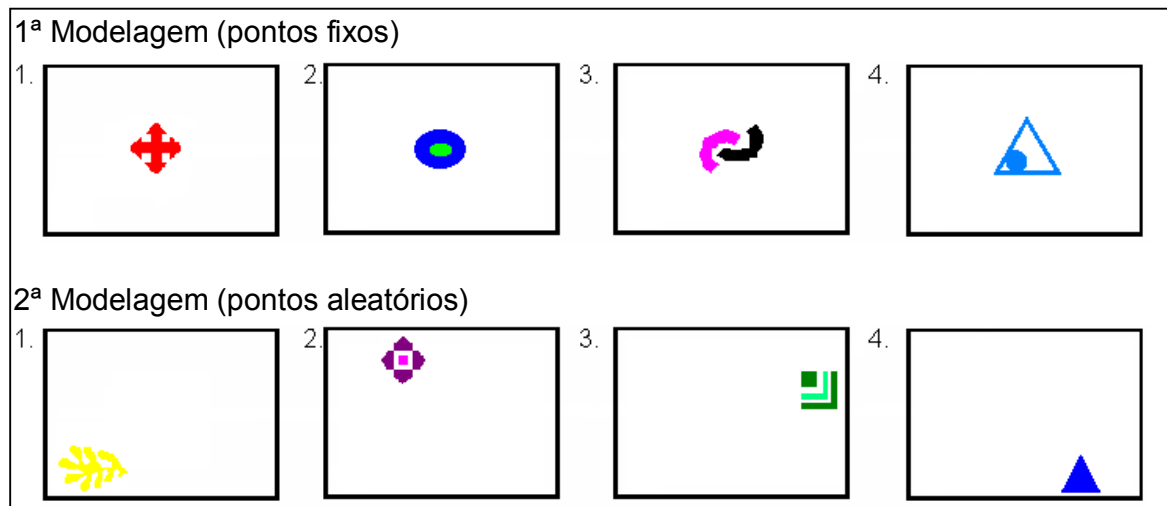


Figura 5. Esquemas das fases de modelagem utilizadas para familiarização com o sistema automatizado.

Os animais previamente familiarizados com o sistema automatizado realizaram apenas uma sessão de cada fase da modelagem a fim de relembrar a resposta apropriada.

A fase de modelagem ocorreu de três a quatro vezes por semana, de 09:00h às 13:00h, com sessões de duração máxima de 20 minutos ou de 35 tentativas. Os sujeitos passavam para a fase de teste após atingirem o critério de aprendizagem de 90% – nove respostas corretas em 10 tentativas consecutivas.

2.4.2) Modelagem – Humanos

Os sujeitos humanos não passaram por modelagem, somente receberam a instrução de tocar à tela com um dedo em cima de uma figura (estímulo), como o descrito nas instruções do Termo de Consentimento Livre e Esclarecido (Anexo 2).

2.4.3) Teste de Reconhecimento Espacial com Retardo - TRER

Para a realização deste teste, foi necessário o desenvolvimento de um programa computacional denominado TREA, criado por Ricardo S. Chiba em 2004. O TREA foi programado em linguagem Delphi, compatível com o sistema Microsoft Windows 98 ou XP®.

Ao iniciar o programa, o experimentador podia escolher qual sujeito iria trabalhar e a sessão que este realizaria. Além disso, havia um atalho que permitia o experimentador manipular diversos parâmetros do teste, como a cor de fundo da tela, o número de tentativas, o tempo de intervalo entre as tentativas (IET), o número de elementos por tentativa, a apresentação aleatória ou programada dos estímulos de cada tentativa e o intervalo entre as configurações (IC). Ao final de cada sessão experimental, o programa disponibilizava ao experimentador um relatório referente aos dados de cada sessão de teste realizada contendo: a hora de início e fim da sessão; o número de tentativas realizadas pelo sujeito; o desempenho deste e o tempo de resposta para executar cada tentativa; a posição na qual foi apresentado o estímulo durante a tentativa; e a codificação de cada estímulo. O programa permitiu ainda apresentar os resultados de cada sessão em forma de gráfico de barras para cada sujeito e imprimir os resultados ou gráficos das sessões realizadas.

Cada tentativa de teste consistia na apresentação de um estímulo (um elemento, por exemplo, círculo preenchido pela cor amarela), em uma posição específica na tela do monitor, aleatoriamente determinada pelo programa, seguido de um tom auditivo. A figura (estímulo) podia ser apresentada em 16 posições possíveis, seguindo uma matriz 4x4. Cabia ao sujeito a resposta de tocar em cima do estímulo apresentado. Depois de emitida a resposta deste indivíduo, um retardo

de 2 s (Intervalo entre Configurações - IC) era interposto até a próxima configuração. Decorrido esse tempo, o mesmo estímulo aparecia, simultaneamente, no primeiro local apresentado anteriormente e em uma nova posição dentro da matriz configurando a apresentação de dois elementos na tela. Nesta ocasião, o sujeito deveria tocar o estímulo que era apresentado na nova posição. Caso sua resposta fosse correta, seguia-se um novo intervalo de 2s (IC) e, novamente, o mesmo estímulo era apresentado simultaneamente nas duas posições anteriores e em uma nova, configurando três elementos na tela. O número de elementos aumentava de acordo com o desempenho correto de cada sujeito até que ocorresse uma configuração com oito elementos na tela (Figura 6).

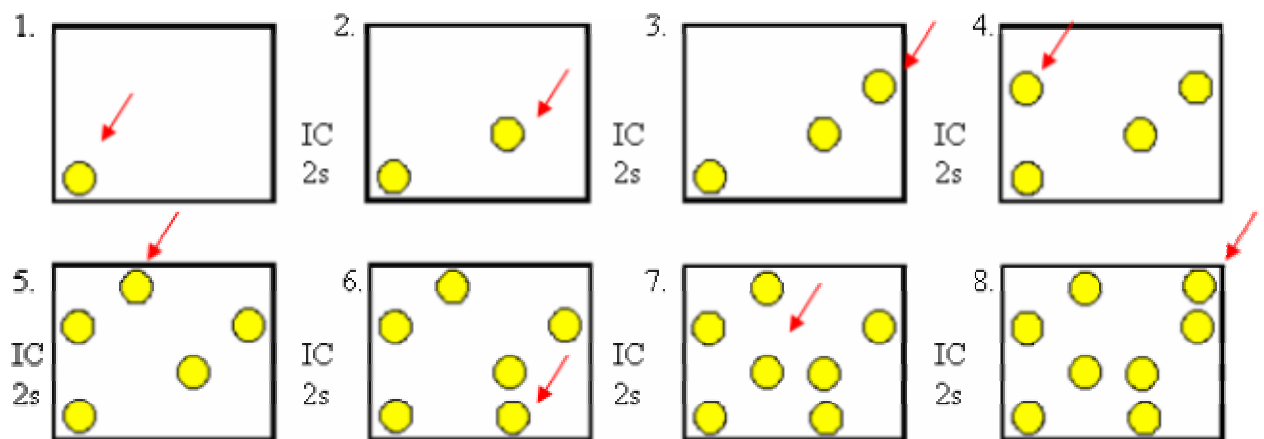


Figura 6. Esquema de uma tentativa do teste TRER. A seta vermelha representa o estímulo no qual o sujeito deveria tocar para obter uma resposta correta.

Finalizada uma tentativa, ou seja, após o acerto da configuração com oito elementos, ocorria um intervalo entre tentativas (IET) de 2 s, iniciando-se então uma nova tentativa, onde era apresentada uma configuração de um elemento na tela e aumento gradual de um outro elemento nas configurações subseqüentes de acordo com o número de respostas corretas por parte do sujeito. O estabelecimento destes parâmetros seguiu os critérios utilizados na literatura (Lacreuse, Verreault & Herndon, 2001; Lacreuse & Herndon, 2003).

Cada resposta correta por parte do sujeito era seguida de um tom agudo e, para os macacos, uma pelota de ração sabor banana (190 mg, Noyes, Lancaster,

NH) era liberada pelo experimentador, através do dispensador. Caso houvesse uma resposta errada por parte do sujeito, ou seja, se ele tocasse em um local onde o estímulo já fora apresentado anteriormente, a tentativa era encerrada e uma nova se seguia. Respostas erradas foram seguidas de tom grave para humanos e macacos e implicaram na ausência de reforço somente para os macacos.

Em qualquer momento do teste, a ausência de resposta por parte do sujeito por 15 s (Tempo de Exposição da Figura) levava à supressão da última configuração apresentada na tela do monitor (“time out”) e, após 2 s, se repetia novamente essa mesma configuração até a emissão da resposta do sujeito. Se não ocorresse resposta durante cinco minutos consecutivos, a sessão de teste era encerrada.

Macacos e humanos foram submetidos ao mesmo protocolo básico, porém o desempenho dos animais exigiu o refinamento do protocolo inicial. Este primeiro protocolo consistia da realização do teste TRER durante 10 dias consecutivos em sessões diárias com número de 10 tentativas. O intervalo entre configurações (IC) e entre tentativas (IET) foi de 2 s e o tempo de exposição da figura foi de 15 s.

2.4.4) Protocolo

2.4.4.1) Macacos

As variações do protocolo inicial utilizado com os macacos são apresentadas na tabela abaixo (Tabela 2).

Tabela 2. Representação das diferentes variáveis de cada protocolo experimental utilizado com os macacos.

Variáveis	Protocolo 1	Protocolo 2	Protocolo 3	Protocolo 4
<i>Tipo de Estímulos</i>	Geométrico e Co-específico	Geométrico	Geométrico	Geométrico
<i>Treinamento</i>	Não	Não	Sim	Sim
<i>Duração do Teste</i>	10 dias consecutivos	10 dias consecutivos	5 vezes por semana até atingir o critério de aprendizagem + 10 dias consecutivos	5 vezes por semana
<i>Número de Tentativas por Sessão</i>	10	10	30	30
<i>Intervalo entre Tentativas (IET)</i>	2s	2s	5s	5s
<i>Intervalo entre Configurações (IC)</i>	2s	2s	5s	5s
<i>Número de Sujeitos</i>	11	4	10	9
<i>Sujeitos utilizados</i>	Todos	AF3, AF4, AM3 e AM4	Todos, exceto JM1	Todos, exceto JM1 e AM1

No protocolo 1, foi utilizado o teste TRER como o descrito anteriormente. Para a realização do mesmo foram empregados 50 estímulos geométricos (figuras de círculos, quadrados, triângulos e combinações desses símbolos em diversas cores e

tamanhos) e 50 estímulos co-específicos (fotografias digitais de faces de macacos com conteúdo emocional neutro⁷) (Figura 7), totalizando as 100 tentativas de teste, dispostos de acordo com a Tabela 3. Esta tabela pseudo-aleatória foi montada de forma que ocorressem cinco estímulos geométricos e cinco co-específicos em cada sessão experimental, ocorrendo no máximo a seqüência de três estímulos de mesmo tipo (G, G e G ou Ce, Ce e Ce) consecutivamente na mesma sessão. Além disso, os estímulos co-específicos foram distribuídos em três categorias – machos adultos (17 fotografias), fêmeas adultas (17 fotografias) e filhotes (16 fotografias) – e organizados de modo que cada sessão experimental possuía pelo menos uma fotografia de cada categoria.

Tabela 3. Disposição das figuras geométrica (G) e co-específicas (Ce) em cada tentativa ao longo de cada sessão experimental utilizada no primeiro protocolo.

<i>Tentativa\Sessão</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	G	G	Ce	Ce	G	G	Ce	Ce	Ce	G
2	Ce	Ce	G	G	Ce	Ce	G	Ce	Ce	Ce
3	G	Ce	G	Ce	Ce	Ce	Ce	G	G	Ce
4	Ce	G	Ce	G	G	Ce	Ce	Ce	Ce	G
5	Ce	G	G	Ce	G	G	G	G	Ce	Ce
6	G	Ce	Ce	G	G	Ce	Ce	G	G	G
7	G	Ce	G	Ce	Ce	G	G	Ce	G	G
8	Ce	Ce	G	G	G	G	Ce	G	G	G
9	Ce	G	Ce	Ce	Ce	G	G	Ce	Ce	Ce
10	G	G	Ce	G	Ce	Ce	G	G	G	Ce

⁷ A classificação dos estímulos como sendo neutros deu-se a partir do julgamento de cinco juízes independentes, todos com experiência prévia no trato com animais dessa espécie. Dentre as fotografias classificadas como neutras, aquelas que obtiveram o mínimo de 80% de concordância entre os juízes foram selecionadas para a realização deste estudo.

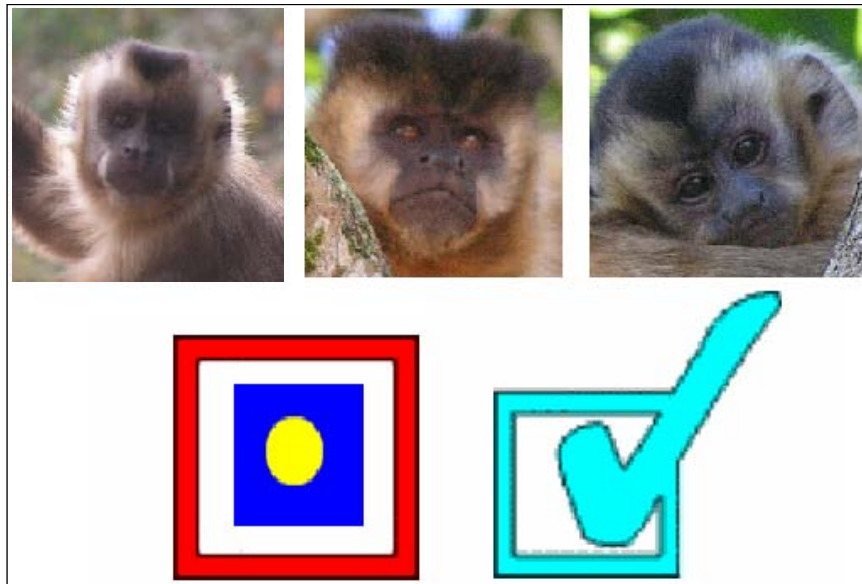


Figura 7. Exemplos de estímulos co-específicos (macacos) e geométricos.

O protocolo 2 seguiu os mesmos parâmetros do protocolo 1, porém foi utilizado apenas um estímulo geométrico, círculo preenchido pela cor amarela, nas 100 tentativas de teste. O intuito de se utilizar esse protocolo foi verificar se a exposição dos animais a estímulos geométricos e co-específicos em uma mesma sessão experimental realizada no protocolo 1 poderia estar gerando um fator de confusão nesses sujeitos, dificultando a sua aprendizagem. Uma vez que este protocolo foi usado para verificação do problema acima descrito, apenas quatro sujeitos adultos foram submetidos ao mesmo.

No protocolo 3, foi acrescentado um treinamento anteriormente ao teste TRER e mantida a utilização do estímulo geométrico do protocolo 2 (círculo preenchido pela cor amarela). Neste treinamento, o sujeito foi apresentado ao teste TRER, contudo com uma configuração máxima de dois elementos na tela do monitor em cada tentativa. Os animais deveriam responder corretamente a, pelo menos, nove configurações de dois elementos em 10 tentativas consecutivas (critério de aprendizagem) para que iniciassem o teste propriamente dito. As sessões experimentais tanto deste treinamento quanto do teste TRER passaram a conter 30 tentativas e o IC e o IET foram aumentados para 5 s, a fim de que os sujeitos tivessem um maior tempo de exposição ao teste, o que permitiria verificar se assim haveria facilitação na aprendizagem da tarefa. Nesse protocolo, foram utilizados 10 sujeitos, ao invés dos 11 inicialmente utilizados, pois um dos animais, JM1, veio a óbito logo após o término do protocolo 1.

O último protocolo (4) consistiu de um treinamento progressivo, onde os animais eram expostos ao treinamento realizado no protocolo 3 e, assim que atingiam o critério de aprendizagem, passavam para um treinamento onde as configurações possuíam no máximo três elementos na tela do monitor. Uma vez que os animais alcançaram o mesmo critério de aprendizagem utilizado para as configurações de dois elementos, ou seja, nove respostas corretas em 10 tentativas consecutivas, eles passavam para a próxima fase de treino, utilizando agora uma configuração de, no máximo, quatro elementos. Deveriam seguir assim até que fosse atingida a configuração máxima de oito elementos na tela do monitor. O objetivo desse protocolo era assegurar que os sujeitos estariam aprendendo a regra do teste, bem como verificar qual a configuração máxima atingida por eles, como indicativo de sua habilidade mnemônica. Nove animais participaram deste protocolo, em virtude da evasão de AM1 do Centro de Primatologia.

2.4.4.2) Humanos

Humanos realizaram o mesmo protocolo 1 utilizado com os macacos. Os estímulos geométricos eram exatamente os mesmos, ao passo que os estímulos co-específicos consistiram de fotografias de faces humanas (Figura 8).



Figura 8. Exemplos de estímulos co-específicos (humanos).

A organização dos estímulos nas tentativas ao longo das sessões experimentais seguiu a mesma tabela utilizada nos macacos (Tabela 3). Os estímulos co-específicos eram 25 fotografias masculinas e 25 femininas (elaborados por Armida D'Onofrio⁸, 2003), e foram dispostas de forma que cada sessão

⁸ Os estímulos co-específicos humanos utilizados no teste TRER foram elaborados de forma semelhante ao conjunto de estímulos intitulado Pictures of Facial Affect dos autores Ekman e

experimental possuía pelo menos dois estímulos de cada gênero. Como havia apenas 12 estímulos com conteúdo emocional neutro, foi necessária a utilização de estímulos que possuíam conteúdos emocionais positivos e negativos para que fossem completados os 50 estímulos co-específicos. Esses estímulos foram distribuídos de modo que cada sessão experimental continha 1 estímulo neutro, 2 positivos e 2 negativos aleatoriamente arranjados.

2.5) *Processamento e Análise dos dados*

O programa computacional, TREA, utilizado para a coleta de dados dos macacos e dos humanos disponibilizava ao final de cada sessão uma planilha do programa Excel® com todos os dados descritos no item 2.4. Das planilhas geradas por este programa, foram retirados os dados referentes ao desempenho de cada tentativa para cada sessão de teste, o que gerou uma nova planilha de dados. O processamento estatístico de tais dados utilizou o programa SPSS (Statistical Package for Social Sciences), versão 13.0.

A fim de verificar os padrões de respostas apresentados pelos animais, isto é, se a ordem de aparecimento dos estímulos na tela do monitor no teste de TRER poderia afetar o desempenho dos animais, o programa computacional “Seqüências” foi desenvolvido por Carlos Enrique Uribe Valencia (2005), para esta análise. Este programa determinou a freqüência de aparição de uma determinada combinação de posições do estímulo dentro de uma tentativa de teste. A porcentagem de acertos foi determinada da seguinte maneira: do número total de aparições de uma determinada seqüência foi subtraído o número de vezes que esta seqüência foi considerada errada. Esse resultado foi dividido pelo total de aparições dessa combinação.

Adicionalmente, para avaliar se o erro ou o acerto por parte dos animais dependia da proximidade dos estímulos na tela, foi feita uma média das porcentagens de acerto, agrupando-as de acordo com a distância entre os estímulos (Figura 9). Por exemplo, para o quadrante 1: seqüências próximas (1-2,1-5 e 1-6),

Friesen (1976), porém com um número menor de estímulos. Todos eles consistem de fotografias em preto e branco de faces humanas com diferentes expressões emocionais, simuladas por atores profissionais italianos.

separadas (1-3, 1-7, 1-9,1-10 e 1-11) e distantes (1-4, 1-8, 1-12, 1-13, 1-14,1-15 e 1-16). Essa mesma linha de raciocínio foi usada para os demais quadrantes. De maneira complementar, foram calculadas as médias de porcentagem de acerto agrupando todas as seqüências próximas, separadas ou distantes.

1	2	3	4
5	6	7	8
9	10	11	12
13	14	15	16

Figura 9. Esquema da numeração dos quadrantes utilizada pelo programa TREA.

De forma análoga à anteriormente descrita, foi determinada a porcentagem de acertos para seqüências de três elementos em qualquer configuração apresentada no monitor. Posteriormente, foi feita uma média das porcentagens de acertos de seqüências que configurassem linhas horizontais (e.g. 1-2-3), verticais (e.g. 1-5-9), diagonais (e.g. 1-6-11) ou outros padrões aleatórios (e.g. 1-12-13).

O nível do acaso para se saber se um sujeito respondeu ao teste TRER aleatoriamente foi calculado, seguindo a literatura (Lacreuse *et al.*, 2005), da seguinte forma:

$$\begin{aligned}
 & p1 (100\% \text{ ou } 1,000) + p2 (1,000 \times 0,500) + p3 (1,000 \times 0,500 \times 0,333) + p4 (1,000 \times \\
 & 0,500 \times 0,333 \times 0,250) + p5 (1,000 \times 0,500 \times 0,333 \times 0,250 \times 0,200) + p6 (1,000 \times \\
 & 0,500 \times 0,333 \times 0,250 \times 0,200 \times 0,166) + p7 (1,000 \times 0,500 \times 0,333 \times 0,250 \times 0,200 \times \\
 & 0,166 \times 0,143) + p8 (1,000 \times 0,500 \times 0,333 \times 0,250 \times 0,200 \times 0,166 \times 0,143 \times 0,125) \\
 & = 1,72
 \end{aligned}$$

Onde p1 é a probabilidade do sujeito acertar o primeiro elemento, p2 a probabilidade de acertar os dois primeiros elementos, p3 a probabilidade de acertar os três primeiros elementos e assim sucessivamente.

O valor 1,72 corresponde ao teste TRER que possui em suas tentativas a apresentação de oito elementos, se o número de elementos por tentativas for alterado, esse valor será diferente. Então, para se afirmar que o sujeito está respondendo ao teste acima do nível do acaso no presente estudo, o valor do seu desempenho médio (média do desempenho em todas as tentativas realizadas) deve ser maior que 1,72 acertos por tentativa.

Posteriormente, o Teste t para uma amostra independente foi utilizado para comparações entre as variáveis independentes (idade, gênero, tipo de estímulo e sessões) e o nível do acaso.

O teste de Kolmogorov-Smirnov foi utilizado para avaliar a normalidade dos dados referentes a todos os protocolos utilizados com os macacos e com os humanos. Nenhum dos resultados mostrou uma distribuição normal, razão pela qual foram utilizados os testes não-paramétricos de:

1) Mann-Whitney para comparações entre o desempenho médio, variável dependente, e as variáveis independentes:

- grupos idade (Jovem x Adultos para macacos);
- tipo de estímulo (Geométricos x Co-específicos para ambas as espécies);
- gênero (Fêmea x Macho para macacos e Feminino x Masculino para humanos).

2) Friedman para comparações entre os desempenhos médios dos sujeitos, variável dependente, em função das diferentes sessões experimentais (variável independente), seguido do teste de Wilcoxon, quando aplicável, que realizou comparações múltiplas entre as sessões.

Todos os testes estatísticos foram bi-caudais (“two-tailed”) e utilizaram como intervalo de confiança 95%.

RESULTADOS

3.1) Macacos

Serão apresentados a seguir todos os resultados obtidos para os animais desde a modelagem até o Teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) propriamente dito e suas respectivas análises para protocolos, idade, tipo de estímulo e gênero.

3.1.1) Modelagem

A tabela 4 mostra o número de sessões necessárias para que os animais atingissem o critério de aprendizagem em cada fase da modelagem, ou seja, 90% de respostas corretas dentro de uma sessão experimental.

Tabela 4. Número de sessões necessárias por animal (*C. apella*) para obtenção do critério de aprendizagem (90% de respostas corretas) em cada fase da modelagem.

Sujeito	Fase 1	Fase 2
Chiva (JF1)	02	02
Roberta (JF2)	04	02
JC (JM1)	05	02
Drica (AF1)*	01	01
Milla (AF2)	10	06
Rosa (AF3) [#]	-	-
Salomé (AF4) [#]	-	-
Guga (AM1)	04	02
Kiko (AM2)	02	03
Pingo (AM3) [#]	-	-
Romeu (AM4) [#]	-	-

J = Jovem; A = Adulto; F = Fêmea; M = Macho

* realizou somente uma sessão experimental em cada fase de modelagem, pois já havia aprendido a tocar na tela, mas não realizava testes no equipamento automatizado há dois anos.

[#] sujeitos que já estavam habituados com o equipamento automatizado.

Comparações entre jovens (n=3) e adultos (n=8) em cada fase de modelagem foram realizadas e não foram constatadas diferenças estatisticamente significativas entre o número necessário de sessões para a obtenção do critério de aprendizagem na primeira fase da modelagem (U=4,000; p=0,822), nem na segunda modelagem (U=1,500; p=0,121). Adicionalmente, não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas entre a primeira fase de modelagem comparada à segunda (U=1,716; p=0,078).

3.1.2) Teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER)

3.1.2.1) Protocolo 1

Inicialmente, a média do desempenho dos animais (n=11) para o total de sessões no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) foi comparada ao nível do acaso através do teste *t* para uma amostra. Para isto, utilizou-se como intervalo de confiança 95%. Os resultados indicam que não foi encontrada diferença estatisticamente significativa (t=1,080; p=0,280), ou seja, pode-se concluir que os sujeitos não aprenderam o teste TRER.

A comparação do desempenho dos macacos (n=11) com relação ao nível do acaso em função da sessão experimental apresentou diferença estatisticamente significativa na primeira sessão (t=2,784; p=0,006) e na terceira sessão (t=2,167; p=0,032), sendo que nas outras sessões não foram encontradas diferenças estatísticas (Figura 10).

Diferenças estatisticamente significativas no desempenho também foram encontradas quando comparadas as sessões experimentais dos animais considerados como um só grupo (n=11) ($\chi^2=19,613$; gl=9; p=0,020). Essas diferenças ocorreram entre a primeira sessão comparada à segunda (Z=2,213; p=0,027), à quarta (Z=2,322; p=0,020), à sétima (Z=3,200; p=0,001), à oitava (Z=2,115; p=0,034) e à nona (Z=2,977; p=0,003); e entre a terceira sessão comparada à sétima (Z=2,930; p=0,003) e à nona (Z=2,207; p=0,027), sendo o desempenho da primeira e terceira sessão superior às demais (Figura 10).

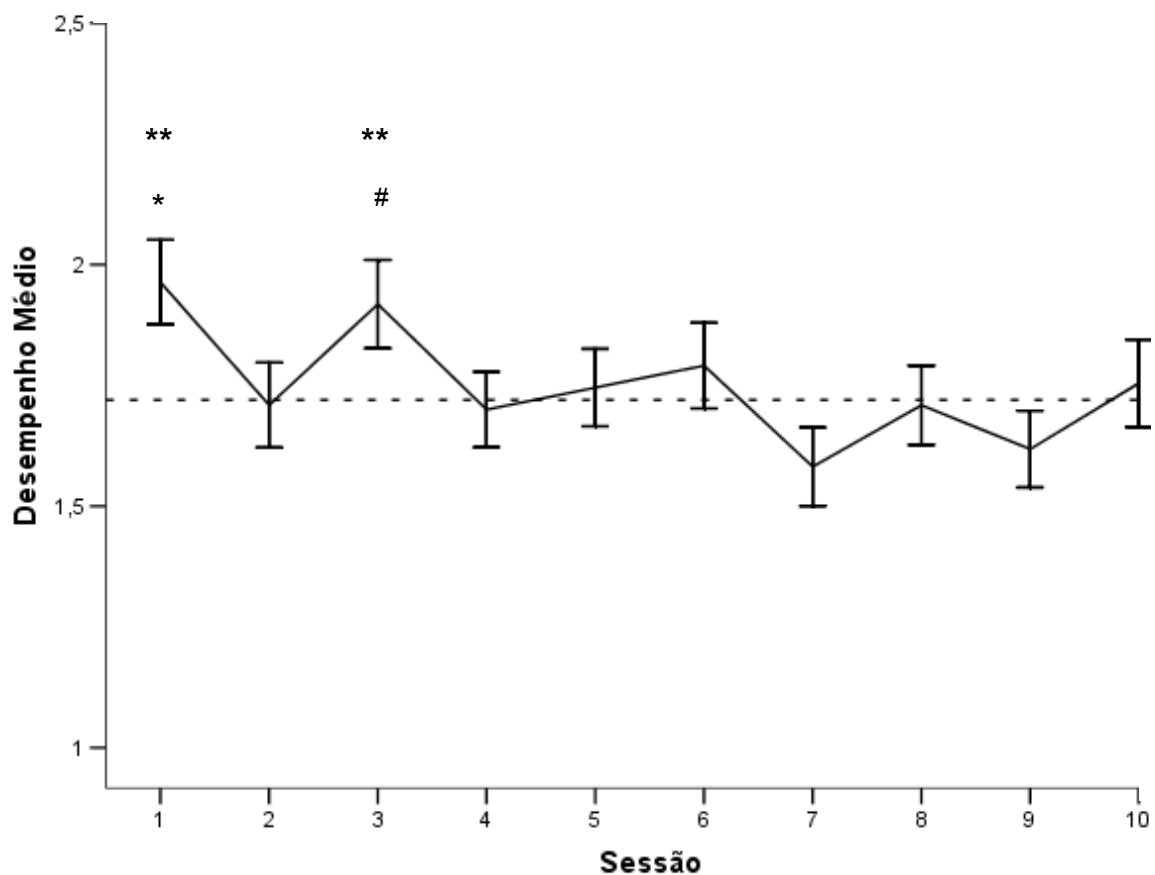


Figura 10. Desempenho médio (\pm SEM) de *Cebus apella* ($n=11$) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. * $p<0,05$ para a sessão 1 comparada à 2, 4, 7, 8 e 9; # $p<0,05$ para a sessão 3 comparada à 7 e 9; ** $p<0,05$ para a sessão 1 e 3 comparadas ao nível do acaso.

Quando avaliado o desempenho dos sujeitos em função da idade, jovens ($n=3$) comparados aos adultos ($n=8$), com relação ao nível do acaso também não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas para jovens ($t=0,615$; $p=0,539$) e para adultos ($t=0,888$; $p=0,375$). Quando comparado o desempenho entre sujeitos jovens e adultos não foi observada diferença estatisticamente significativa entre as idades ($U=118375,00$; $p=0,706$) (Figura 11). No entanto, ao confrontar os dados das idades para cada sessão experimental, foi encontrada

diferença estatisticamente significativa na primeira sessão ($U=920,500$; $p=0,047$), onde os sujeitos adultos tiveram melhor desempenho quando comparados aos jovens, e na segunda sessão ($U=910,500$; $p=0,032$) na qual os jovens tiveram desempenho melhor que os adultos (Figura 12).

O desempenho de *Cebus apella* para cada idade em função da sessão experimental foi comparado ao nível do acaso e notou-se que somente a primeira sessão dos adultos não foi realizada ao acaso ($t=3,385$; $p=0,001$). Não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas nas sessões dos jovens (Figura 12).

Dentro de cada grupo de idade, foi comparado o desempenho ao longo das diferentes sessões utilizando o teste de Friedman. Os adultos apresentaram diferença estatisticamente significativa entre sessões ($\chi^2=22,800$; $gl=9$; $p=0,007$), enquanto que para os jovens não foi observada tal diferença ($\chi^2=13,337$; $gl=9$; $p=0,148$). Após uma análise *post hoc* dentro do grupo dos adultos, diferenças estatisticamente significativas foram notadas entre a primeira sessão comparada à segunda ($Z=3,626$; $p<0,001$), à quarta ($Z=2,734$; $p=0,006$), à quinta ($Z=2,482$; $p=0,013$), à sexta ($Z=2,073$; $p=0,038$), à sétima ($Z=3,008$; $p=0,003$), à oitava ($Z=2,503$; $p=0,012$) e à nona ($Z=3,036$; $p=0,002$), onde o desempenho da primeira sessão foi superior às demais. Não houve diferença estatisticamente significativa entre as sessões nas outras comparações (Figura 12).

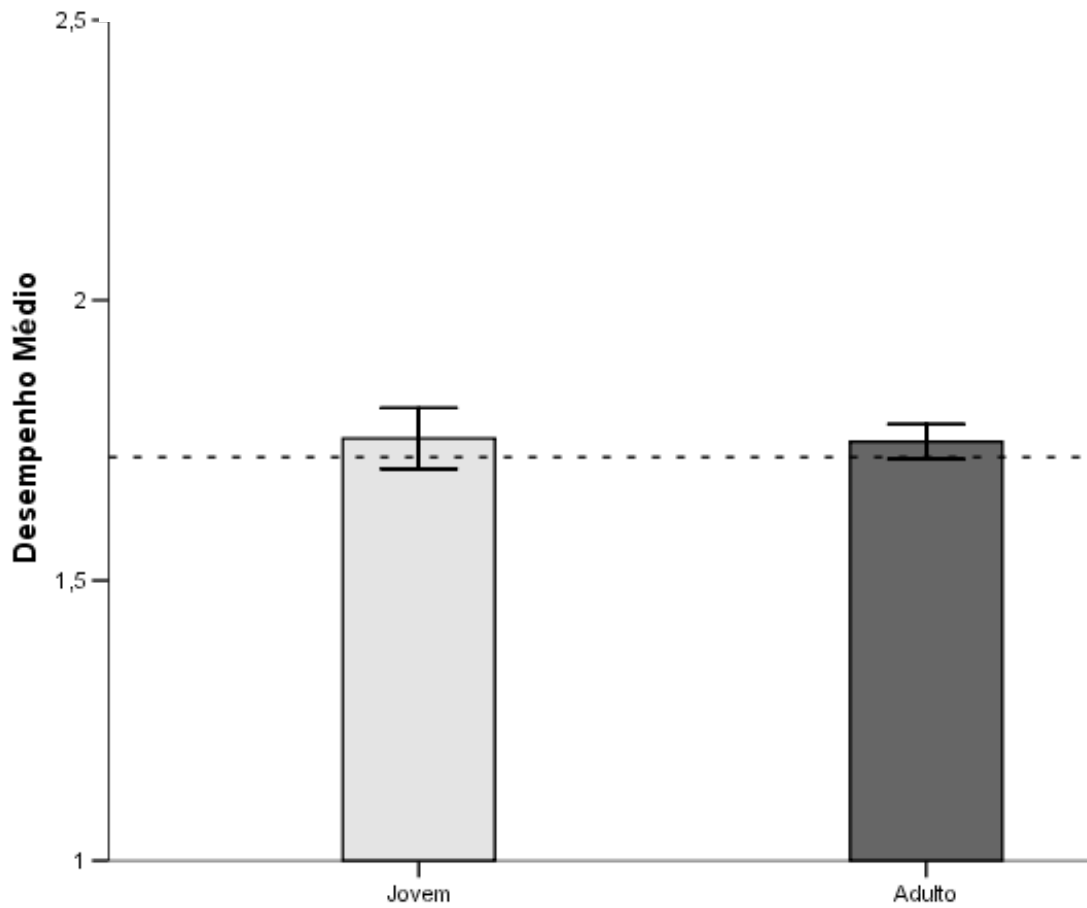


Figura 11. Desempenho médio (\pm SEM) para o grupo de *Cebus apella* jovens ($n=3$) e adultos ($n=8$) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.

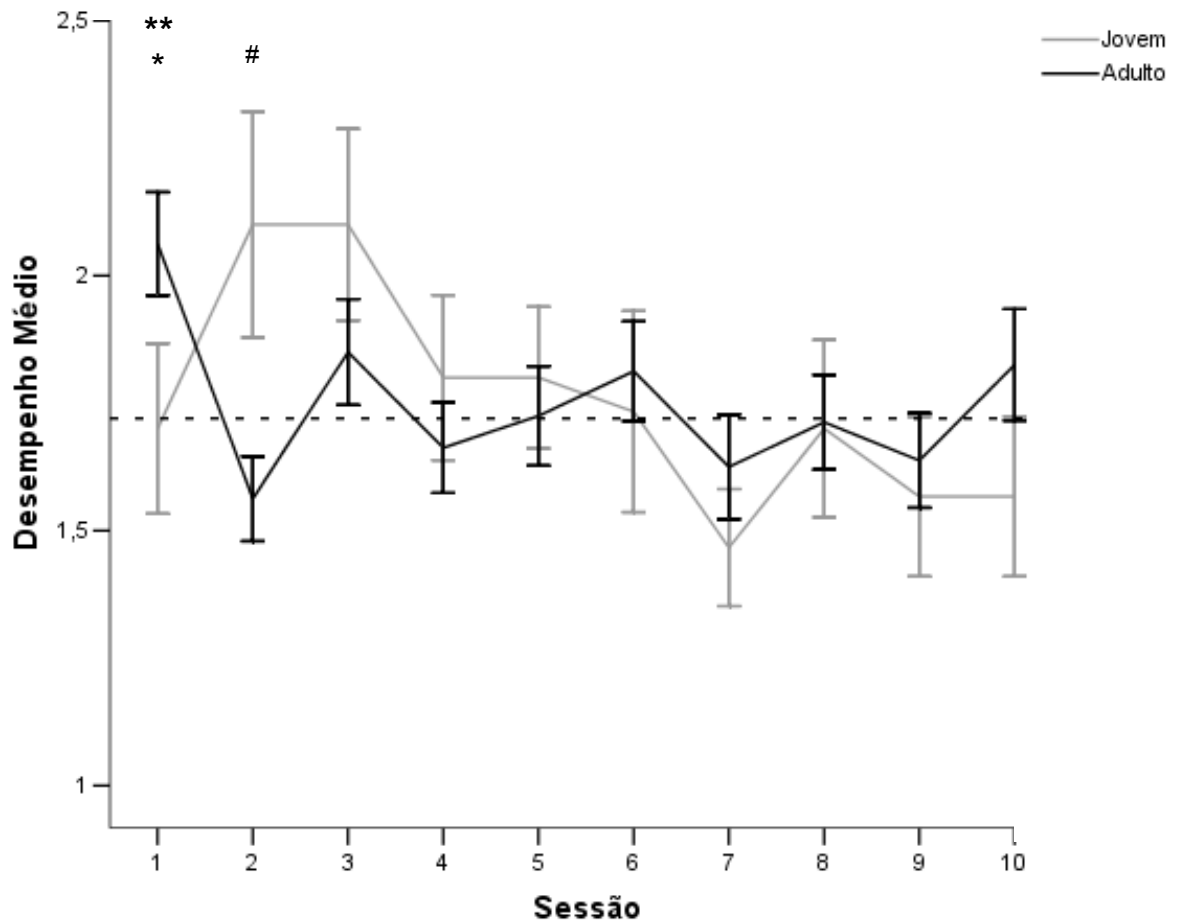


Figura 12. Desempenho médio (\pm SEM) de *Cebus apella* jovens ($n=3$) comparado a adultos ($n=8$) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. * $p<0,05$ para adultos comparados aos jovens na sessão 1; # $p<0,05$ para jovens comparados aos adultos na sessão 2; ** $p<0,05$ para a sessão 1 comparada ao nível do acaso.

Foi verificado se o tipo de estímulo utilizado (geométrico ou co-específico) no teste de TRER influenciou diferencialmente o desempenho dos animais. Para isto, o desempenho médio dos sujeitos ($n=11$) para o total de sessões foi comparado ao nível do acaso em função do tipo de estímulo e foi não notada diferença estatisticamente significativa para estímulos geométricos ($t=1,127$; $p=0,260$) ou co-específicos ($t=0,419$; $p=0,675$) (Figura 13).

Uma comparação entre o desempenho dos macacos ($n=11$) para os diferentes tipos de estímulos foi realizada e não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas ($Z=0,506$; $p=0,613$) (Figura 13).

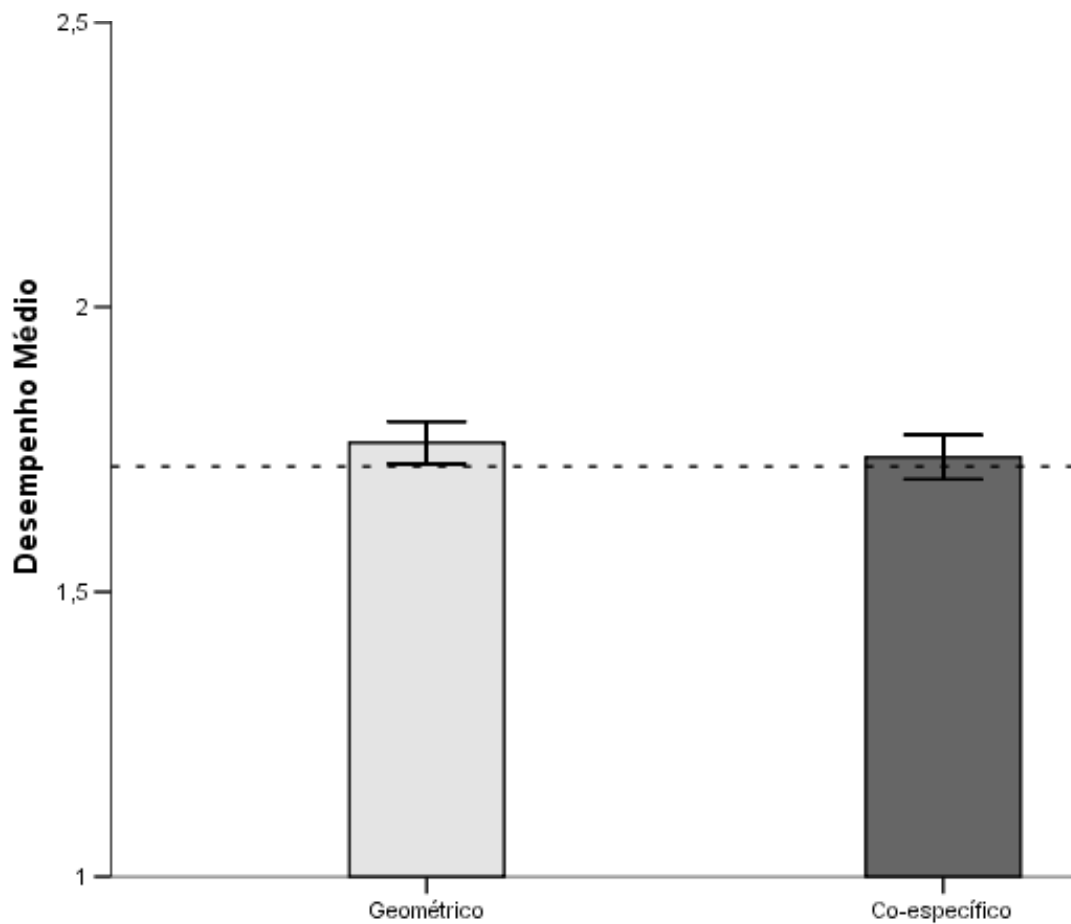


Figura 13. Desempenho médio (\pm SEM) de *Cebus apella* ($n=11$) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) para os diferentes tipos de estímulos (geométrico e co-específico). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.

O desempenho dos sujeitos (n=11) quando comparado em termos do tipo de estímulos geométrico e co-específico dentro de cada sessão experimental foi avaliado e não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas para nenhuma das sessões (Figura 14): primeira sessão (Z=1,270; p=0,204), segunda sessão (Z=0,764; p=0,445), terceira sessão (Z=0,68; p=0,946), quarta sessão (Z=0,399; p=0,690), quinta sessão (Z=0,298; p=0,766), sexta sessão (Z=0,727; p=0,467), sétima sessão (Z=0,039; p=0,969), oitava sessão (Z=0,811; p=0,417), nona sessão (Z=0,726; p=0,468) e décima sessão (Z=0,309; p=0,757).

Não houve influência do estímulo utilizado (geométrico ou co-específico) considerando o grupo de animais (n=11) ao longo das sessões, exceto para a primeira sessão em relação ao estímulo geométrico (t=2,673; p=0,010), na qual observou-se desempenho acima do acaso (Figura 14). Entretanto, ao analisar os estímulos em separado, ou seja, se haviam diferenças estatisticamente significativas no estímulo geométrico ($\chi^2=12,122$; gl=9; p=0,207) ou co-específico ($\chi^2=10,627$; gl=9; p=0,302) entre sessões, não foi observada nenhuma alteração no desempenho dos sujeitos (Figura 14).

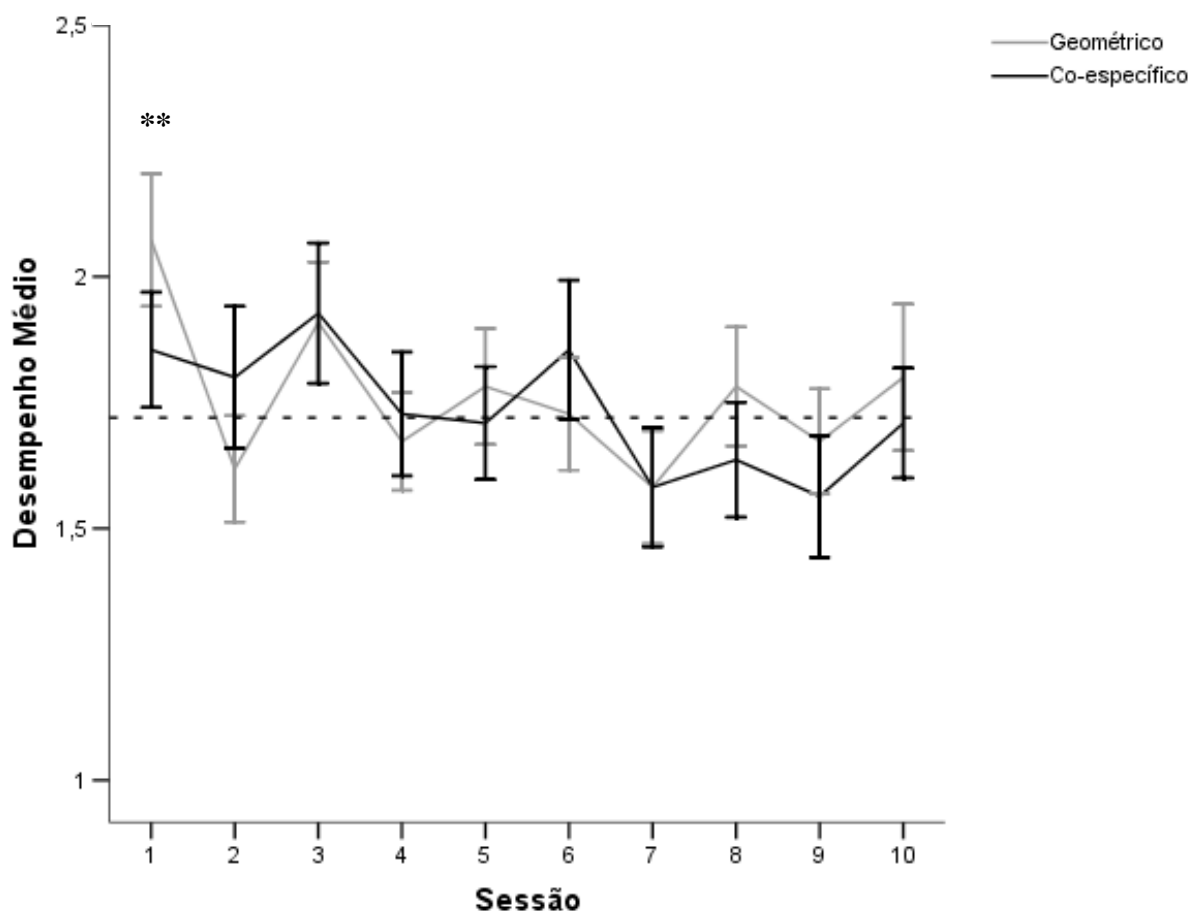


Figura 14. Desempenho médio (\pm SEM) de *Cebus apella* (n=11) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) para estímulo geométrico comparado ao co-específico em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. ** $p < 0,05$ para a sessão 1 do estímulo geométrico comparada ao nível do acaso.

As análises dos tipos de estímulos que levaram em conta o nível de casualidade do desempenho dos sujeitos em função da idade demonstraram que nem os indivíduos jovens nem os adultos obtiveram diferenças estatisticamente significativas para estímulos geométricos ou co-específicos (jovem/geométrico: $t=0,834$, $p=0,405$; jovem/co-específico: $t=1,375$, $p=0,171$; adulto/geométrico: $t=1,724$, $p=0,086$; adulto/co-específico: $t=0,529$, $p=0,597$) (Figura 15).

O desempenho de jovens ($n=3$) e adultos ($n=8$) no teste TRER com estímulos geométricos foi comparado ao desempenho obtido com estímulos co-específicos e não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas, com $Z=1,510$; $p=0,131$ para jovens e $Z=1,503$; $p=0,133$ para adultos. De modo complementar, foi comparado dentro de cada tipo de estímulo se o desempenho de jovens diferiu dos adultos e não foi observada diferença estatisticamente significativa, com $U=27961,500$; $p=0,183$ para estímulos geométricos e $U=28831,500$; $p=0,441$ para co-específicos (Figura 15).

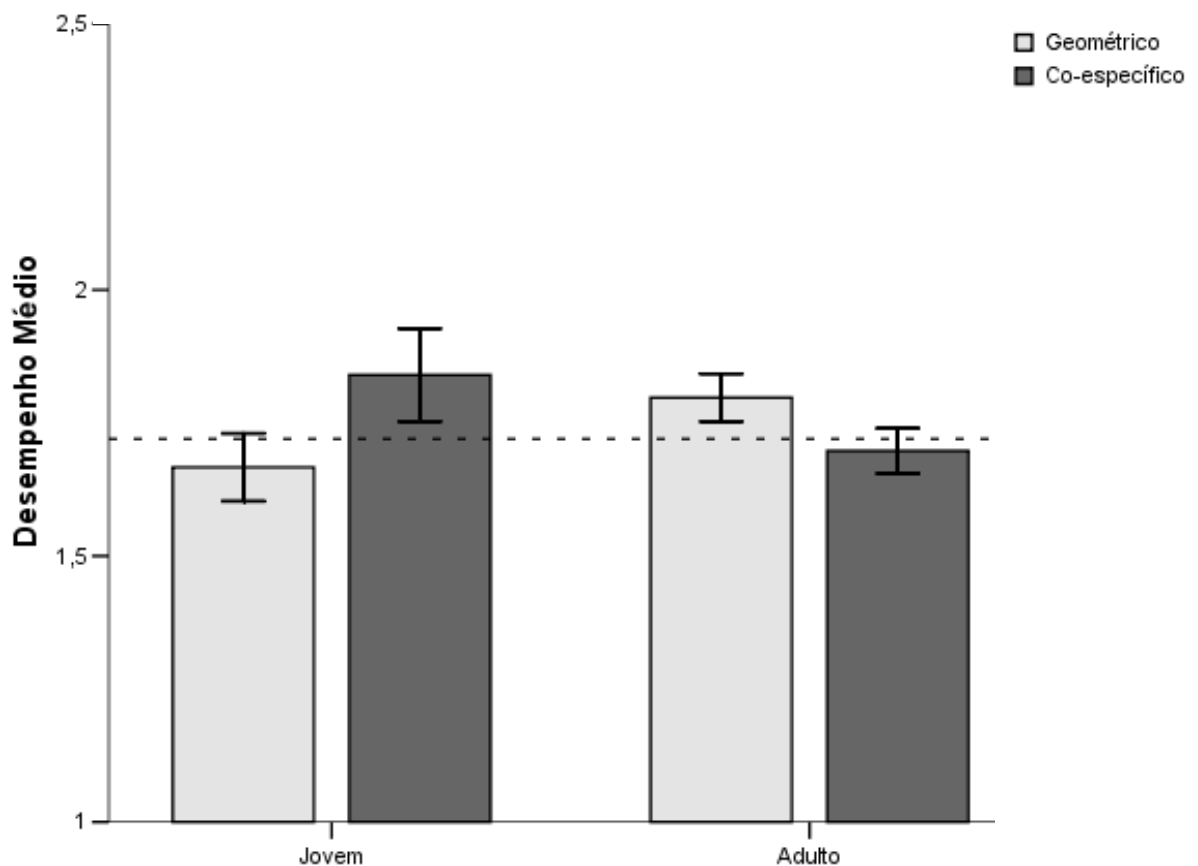


Figura 15. Desempenho médio (\pm SEM) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) cada tipo de estímulo (geométrico e co-específico) em função de cada idade (jovem ($n=3$) e adulto ($n=8$)). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.

Não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas no desempenho de jovens quando comparados os estímulos geométricos e co-específicos na primeira sessão ($Z=1,095$; $p=0,273$), na segunda ($Z=0,771$; $p=0,441$), na terceira ($Z= 1,725$; $p=0,084$), na quarta ($Z=1,814$; $p=0,070$), na quinta ($Z=0,302$; $p=0,763$), na sexta ($Z=1,025$; $p=0,305$), na sétima ($Z=0,557$; $p=0,577$), na oitava ($Z=0,846$; $p=0,398$), na nona ($Z=0,577$; $p=0,564$) e na décima ($Z=0,144$; $p=0,885$). Os adultos também não apresentaram desempenho diferenciado entre os estímulos geométricos e co-específicos na primeira sessão ($Z=0,835$; $p=0,404$), na segunda ($Z=0,373$; $p=0,709$), na terceira ($Z=0,954$; $p=0,340$), na quarta ($Z=0,713$; $p=0,476$), na quinta ($Z=0,376$; $p=0,707$), na sexta ($Z=0,147$; $p=0,884$), na sétima ($Z=0,183$; $p=0,855$), na oitava ($Z=1,592$; $p=0,111$), na nona ($Z=0,604$; $p=0,546$) e na décima ($Z=0,275$; $p=0,783$).

Assim como foram analisadas as variáveis: sessão, idade e tipo de estímulo, também foram realizadas análises do desempenho dos macacos-prego em relação ao gênero.

Foi observado se machos ($n=5$) e fêmeas ($n=6$) desempenharam ao teste TRER acima do nível do acaso e não foi observada diferença estatisticamente significativa para nenhum deles (machos: $t=0,649$; $p=0,517$; fêmeas: $t=0,886$; $p=0,376$). Machos e fêmeas também não diferiram entre si quanto ao desempenho médio para o total de sessões realizadas ($U=149859,50$; $p=0,977$) (Figura 16).

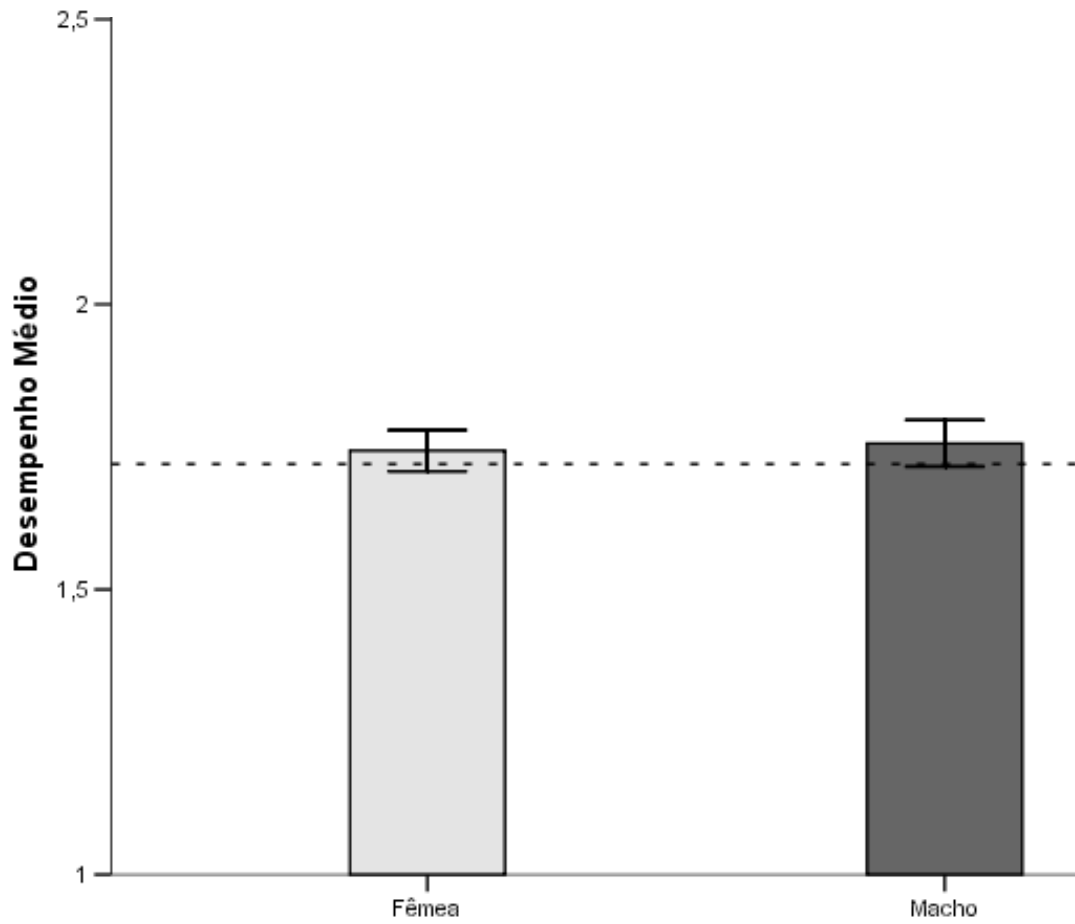


Figura 16. Desempenho médio (\pm SEM) de machos ($n=5$) e de fêmeas ($n=6$) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) para todas as sessões experimentais. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.

Análises entre o desempenho de machos (n=5) e fêmeas (n=6) em função da sessão experimental demonstraram que esses dois gêneros obtiveram resultados estatisticamente diferentes na terceira sessão (U=1181,000 p=0,040), onde as fêmeas foram melhores que os machos, e na sessão 8 (U=1196,500; p=0,046), na qual os machos foram melhores que as fêmeas (Figura 17).

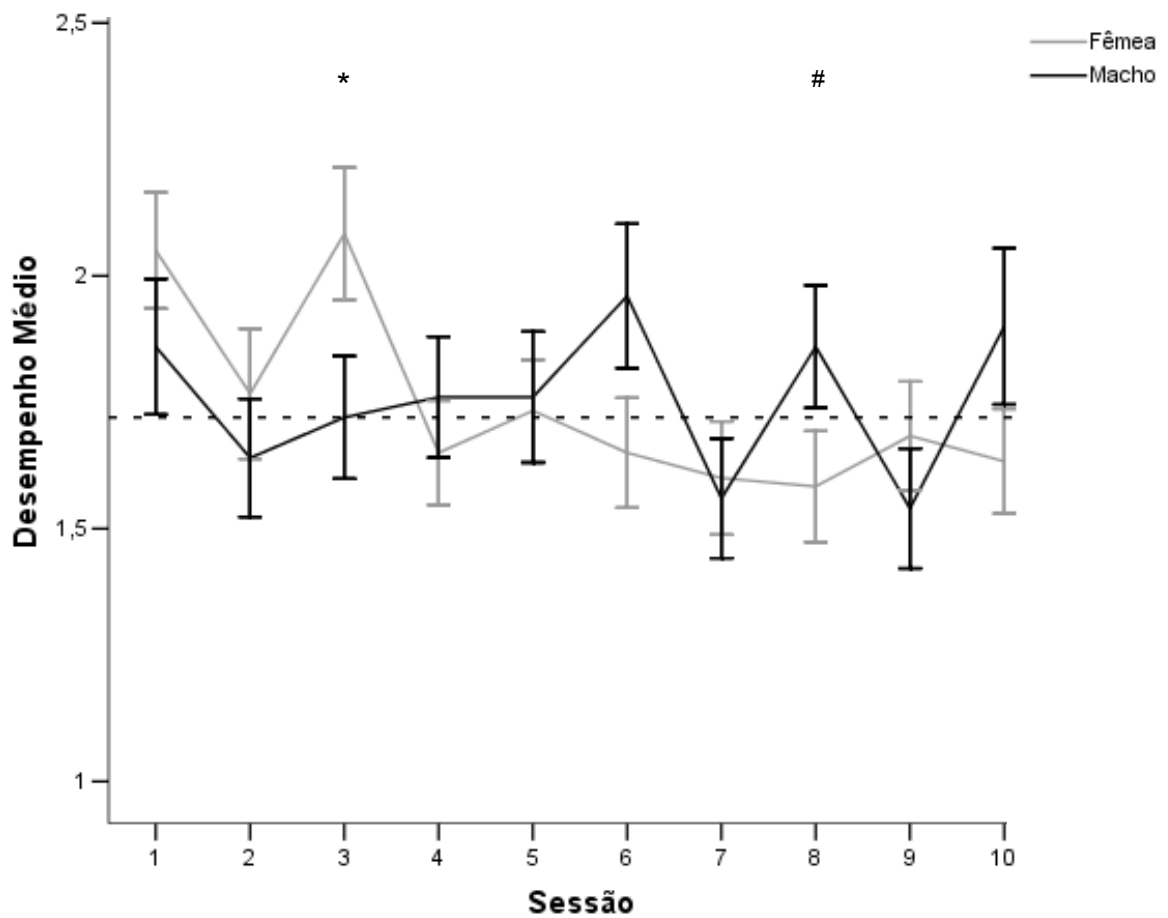


Figura 17. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=5) e fêmeas (n=6) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para fêmeas comparadas aos machos na sessão 3; #p<0,05 para machos comparados às fêmeas na sessão 8.

Ao verificar se machos (n=5) e fêmeas (n=6) desempenharam o teste TRER acima do acaso ao longo das sessões, foi observado que as fêmeas realizaram a primeira (t=2,869; p=0,006) e a terceira sessão (t=2,777; p=0,007) acima do nível do acaso (Figura 18). Quando analisado o desempenho médio de cada gênero em função da sessão experimental foi verificada diferença estatisticamente significativa para as fêmeas ($\chi^2=24,961$; gl=9; p=0,003) e não para os machos ($\chi^2=10,978$; gl=9; p=0,277) (Figura 18). Para as fêmeas ocorreram diferenças entre a primeira sessão comparada à quarta (Z=2,416; p=0,016), à quinta (Z=2,025; p=0,043), à sexta (Z=2,771; p=0,006), à sétima (Z=2,979; p=0,003), à oitava (Z=2,719; p=0,007), à nona (Z=2,399; p=0,016) e à décima (Z=2,562; p=0,010); e a terceira sessão comparada à quarta (Z=2,271; p=0,023), à sexta (Z=2,171; p=0,030), à sétima (Z=2,836; p=0,005), à oitava (Z=2,520; p=0,012), à nona (Z=2,171; p=0,030) e à décima (Z=2,311; p=0,021), sendo o desempenho da primeira e da terceira sessões superior as demais.

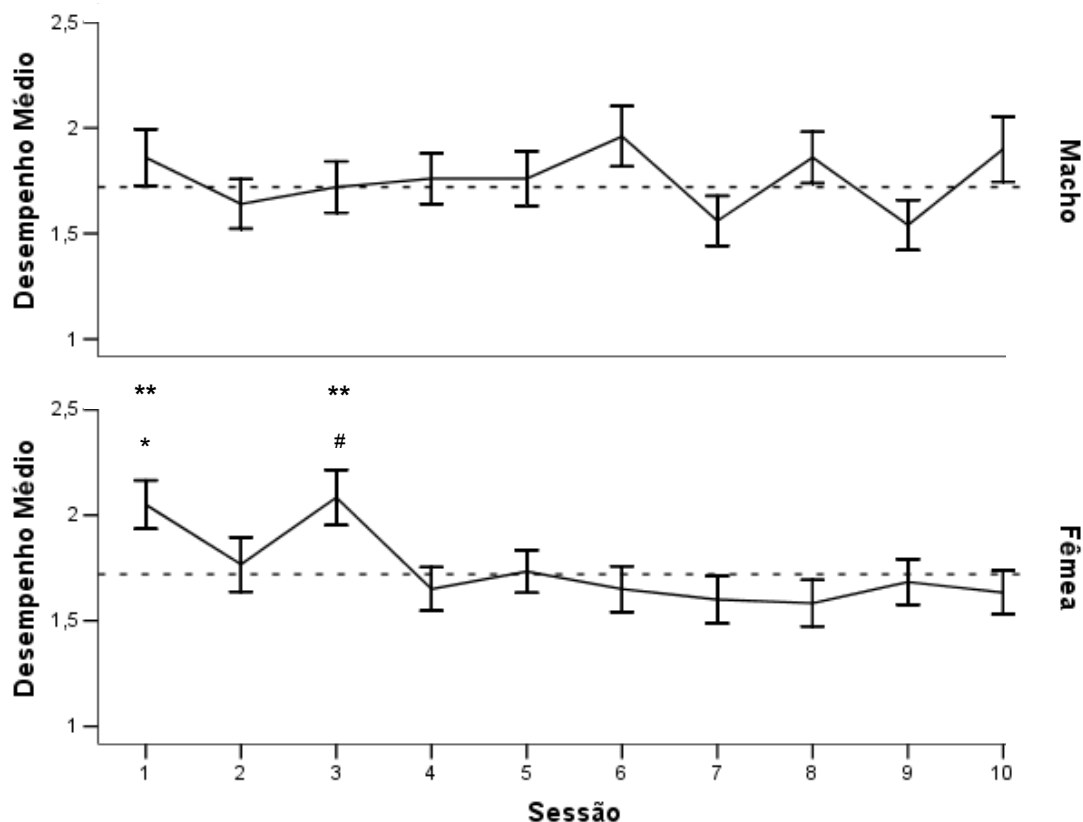


Figura 18. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=5) e fêmeas (n=6) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para a sessão 1 comparada à 4, 5, 6, 7, 8, 9 e 10; #p<0,05 para a sessão 3 comparada à 4, 6, 7, 8, 9 e 10; **p<0,05 para a sessão 1 e 3 comparadas ao nível do acaso.

Para conferir se o desempenho de machos e fêmeas em cada idade foi ao acaso, foi utilizado o teste *t* para uma amostra e não foram notadas diferenças estatisticamente significativas em nenhum deles no teste TRER (fêmea jovem: $t=0,235$, $p=0,814$; macho jovem: $t=1,289$, $p=0,201$; fêmea adulta: $t=0,976$, $p=0,330$; macho adulto: $t=0,283$; $p=0,777$) (Figura 19).

Diferenças entre os gêneros em função da idade foram averiguadas, porém também não foram encontradas diferenças estatísticas, com $U=9260,000$; $p=0,466$ para jovens e $U=77905,000$; $p=0,486$ para adultos. Adicionalmente, foi analisado o desempenho de jovens comparado ao de adultos para cada gênero e, novamente, não se observaram diferenças estatisticamente significativas para machos ($U=19013,000$; $p=0,486$) ou para fêmeas ($U=37930,500$; $p=0,261$) (Figura 19).

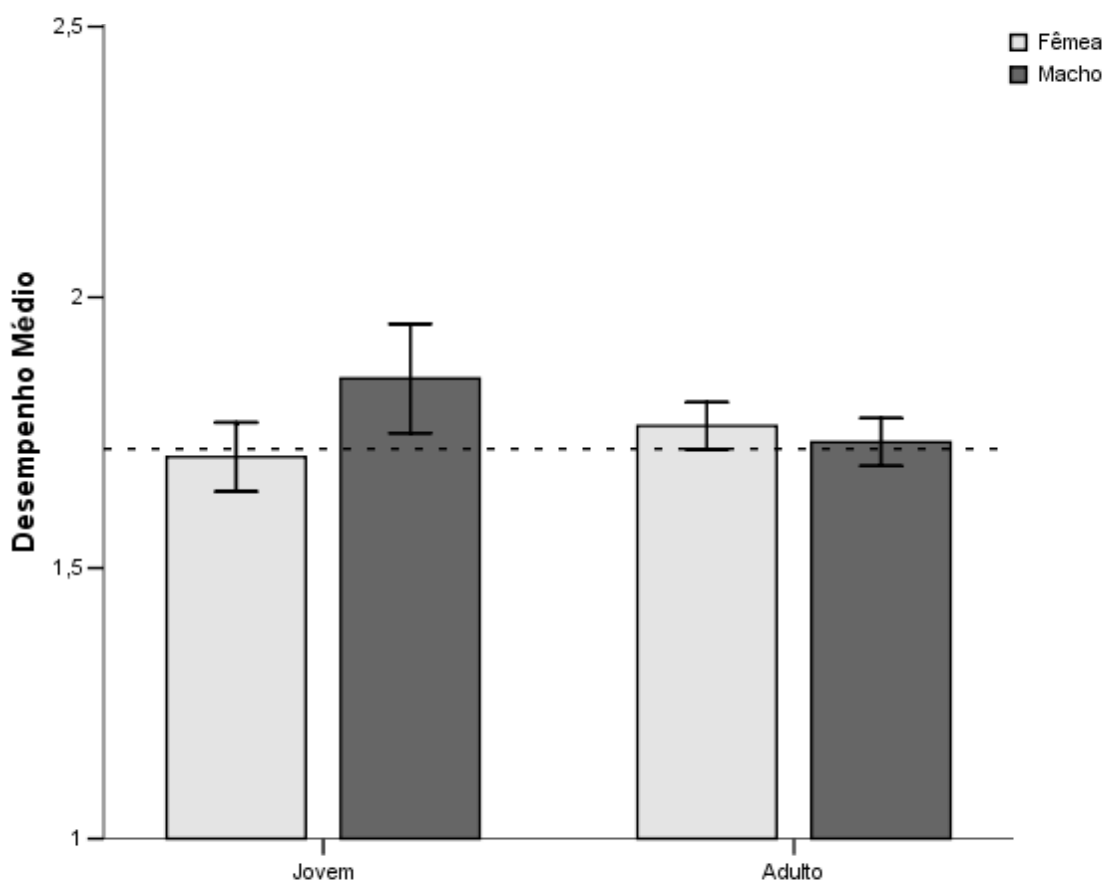


Figura 19. Desempenho médio (\pm SEM) de machos e fêmeas de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da idade. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.

Diferenças estatisticamente significativas entre o desempenho de machos e fêmeas para os diferentes tipos de estímulos em relação ao nível de aleatoriedade não foram encontradas (fêmea/geométrico: $t=0,414$ $p=0,679$; fêmea/co-específico: $t=0,500$, $p=0,617$; macho/geométrico: $t=1,183$, $p=0,238$; macho/co-específico: $t=0,070$, $p=0,945$). Ao mesmo tempo, diferenças entre o desempenho médio dos machos ($n=5$) e das fêmeas ($n=6$) em função do tipo de estímulo foram examinados e, mais uma vez, não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas para estímulos geométricos ($U=36899,000$; $p=0,725$) ou para co-específicos ($U=36981,500$; $p=0,760$) (Figura 20).

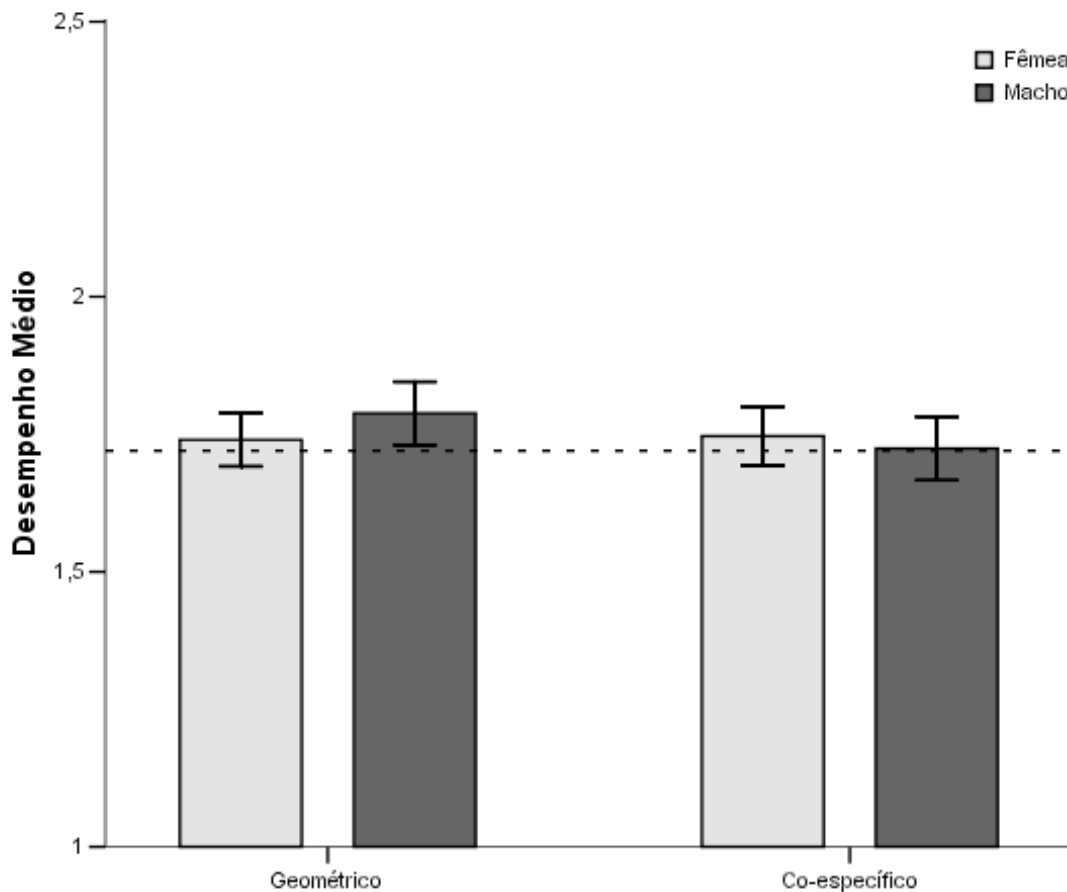


Figura 20. Desempenho médio (\pm SEM) de machos ($n=5$) e fêmeas ($n=6$) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função do tipo de estímulo. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.

3.1.2.2) Protocolo 2

O fato dos animais não terem apresentado desempenho acima do nível de aleatoriedade no primeiro protocolo levou à modificação do mesmo, dando origem ao protocolo 2.

O desempenho dos quatro macacos-prego adultos testados neste protocolo foi comparado ao nível de acaso e não foi encontrada diferença estatisticamente significativa ($t=1,494$; $p=0,136$), ou seja, pode-se entender que os sujeitos novamente não aprenderam o teste. Foi notado que o grupo ($n=4$) desempenhou ao acaso todas as sessões ($t=0,143$; $p=0,887$ para a primeira sessão; $t=0,555$; $p=0,582$ para a segunda; $t=0,481$; $p=0,634$ para a terceira; $t=0,963$; $p=0,341$ para a quarta; $t=1,102$; $p=0,277$ para a quinta; $t=0,467$; $p=0,643$ para a sexta; $t=1,371$; $p=0,178$ para a sétima; $t=0,658$; $p=0,515$ para a oitava; $t=0,154$; $p=0,879$ para a nona; $t=1,068$; $p=0,292$ para a décima sessão). Nenhuma diferença estatisticamente significativa foi observada no desempenho dos macacos ao longo das sessões experimentais ($\chi^2=5,594$; $gl=9$; $p=0,780$) (Figura 21).

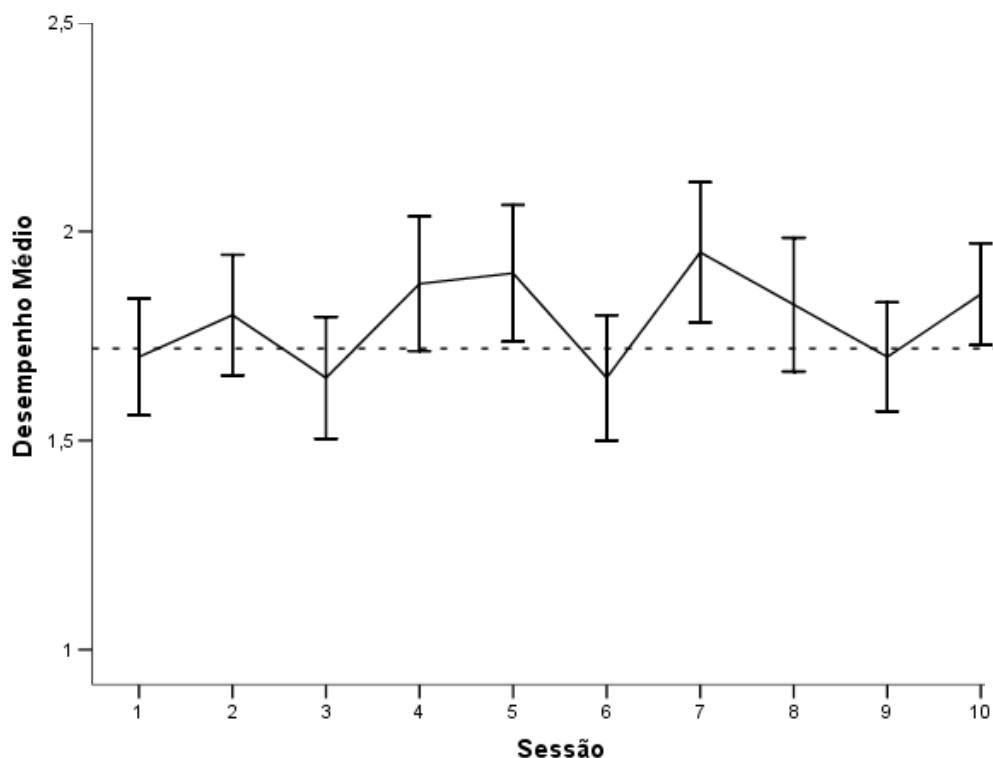


Figura 21. Desempenho médio (\pm SEM) de *Cebus apella* ($n=4$) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.

Diferenças estatisticamente significativas não foram encontradas entre o desempenho de machos ($t=0,794$; $p=0,428$) e fêmeas ($t=1,343$; $p=0,181$) relacionados ao nível do acaso (Figura 22).

Quando examinados os desempenhos entre os gêneros, ou seja, machos ($n=2$) comparados a fêmeas ($n=2$), não foi observada diferença estatisticamente significativa ($U=19129,500$; $p=0,415$) (Figura 22).

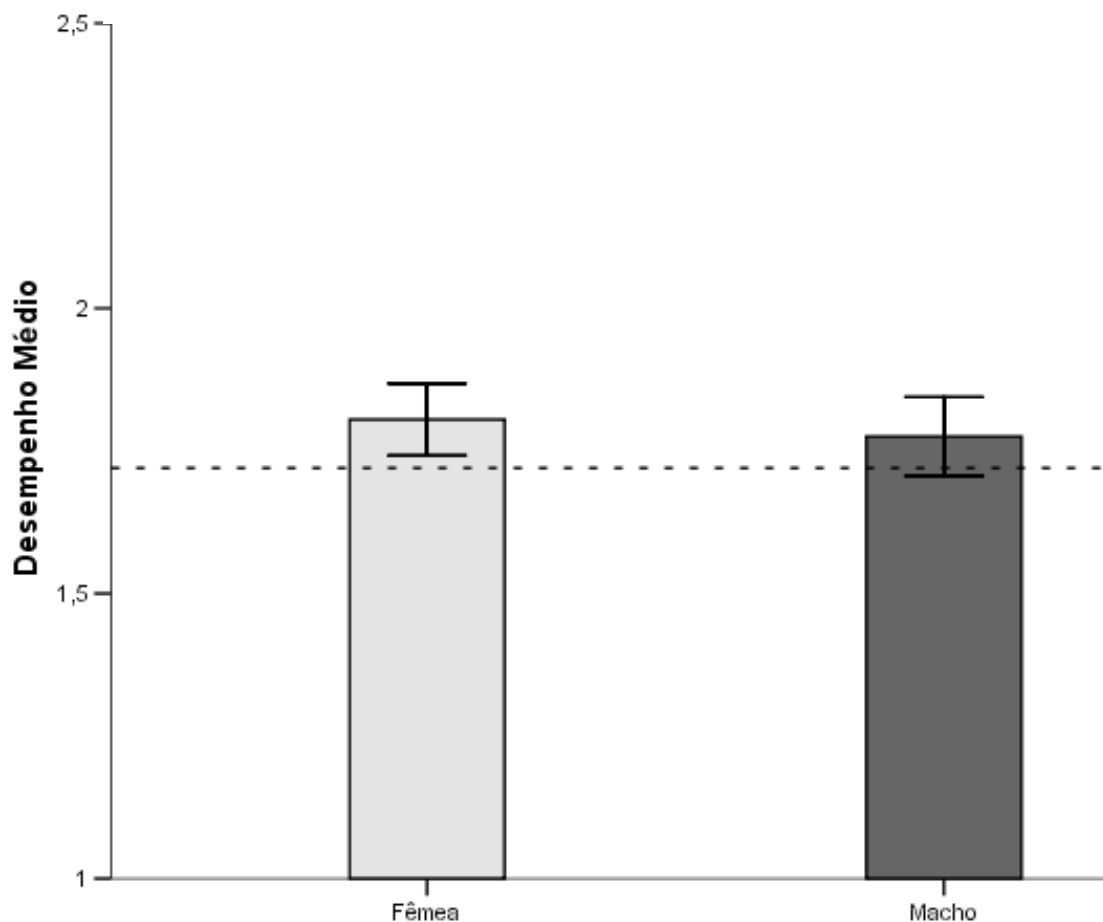


Figura 22. Desempenho médio (\pm SEM) de machos ($n=5$) e de fêmeas ($n=6$) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.

A comparação do desempenho de machos (n=2) e fêmeas (n=2) em função da sessão experimental indicou diferença estatisticamente significativa apenas na décima sessão (Z=130,00; p=0,040), com as fêmeas exibindo desempenho superior aos machos (Figura 26). Adicionalmente, quando observado se o desempenho dos gêneros em cada sessão foi ao acaso, foi constatado que as fêmeas apresentaram desempenho superior à aleatoriedade na décima sessão (t=2,156; p=0,044). Entretanto, o desempenho médio entre sessões dentro de cada gênero foi analisado e não foi encontrada diferença estatisticamente significativa, com $\chi^2=11,072$; gl=9; p=0,271 para fêmeas e $\chi^2=4,556$; gl=9; p=0,871 pra machos (Figura 23).

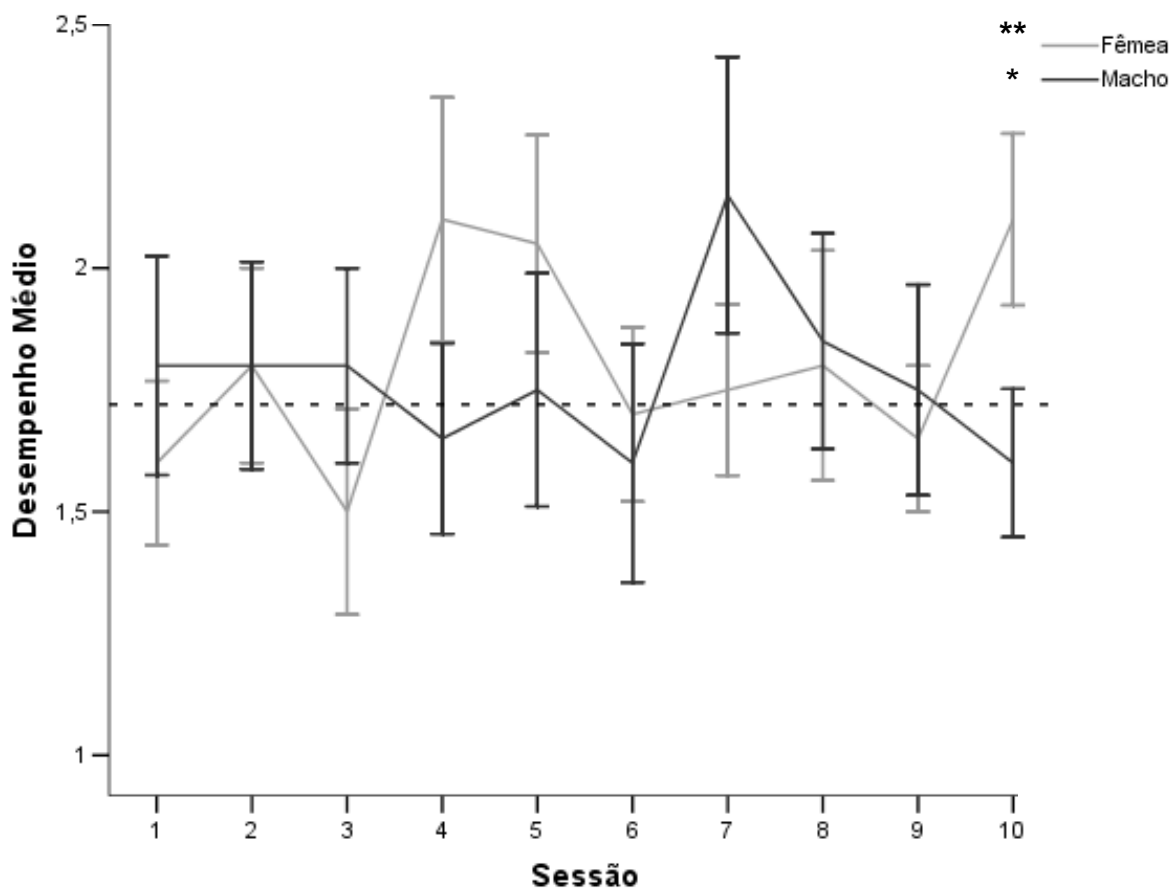


Figura 23. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=5) comparados às fêmeas (n=6) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para fêmeas comparadas aos machos na sessão 10; **p<0,05 para a sessão 10 das fêmeas comparada ao nível do acaso.

3.1.2.3) Protocolo 3

A tabela abaixo descreve o número de sessões necessárias para que cada sujeito atingisse o critério de aprendizagem (nove tentativas corretas em dez consecutivas) no treino que precedeu o teste deste protocolo, que consistiu do Teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) realizado em 10 dias consecutivos com 30 tentativas por sessão e oito elementos por tentativa (Tabela 5).

Tabela 5. Número de sessões necessárias para que os macacos atingissem o critério de aprendizagem (nove tentativas corretas em dez consecutivas) no treino que antecedeu o Protocolo 3.

Sujeito	Nº de sessões
JF1	24
JF2	05
AF1	06
AF2	14
AF3	03
AF4	07
AM1	15
AM2	06
AM3	03
AM4	06

J = Jovem; A = Adulto; F = Fêmea; M = Macho

Não houve diferença estatisticamente significativa entre jovens (n=2) e adultos (n=8) ($U=6,000$; $p=0,596$), quando comparado o número de sessões para a obtenção do critério de aprendizagem no terceiro protocolo utilizado em função da idade.

O desempenho dos macacos como um grupo (n=10) demonstrou que eles realizaram o teste TRER acima do nível do acaso ($t=5,118$; $p<0,001$).

A análise do desempenho dos macacos (n=10) em função da sessão experimental mostrou que eles realizaram o teste TRER acima do nível do acaso na terceira ($t=2,102$; $p=0,036$), na sexta ($t=2,232$; $p=0,026$), na sétima ($t=2,292$;

p=0,023), na oitava (t=2,929; p=0,004), na nona (t=2,590; p=0,010) e na décima sessões (t=3,161; p=0,002) (Figura 24).

O desempenho dos animais no teste TRER em função da sessão experimental também foi verificado e foi encontrada diferença estatisticamente significativa ($\chi^2=18,822$; gl=9; p=0,027) entre elas. O desempenho estatisticamente diferenciado foi observado para a primeira sessão comparada à oitava (Z=2,023; p=0,043) e à décima (Z=2,225; p=0,026); para a segunda comparada à terceira (Z=2,309; p=0,021), à sexta (Z=2,534; p=0,011), à sétima (Z=2,340; p=0,019), à oitava (Z=2,822; p=0,005), à nona (Z=2,766; p=0,006) e à décima (Z=3,006; p=0,003), sendo o desempenho da primeira e da segunda sessões inferior às demais (Figura 24).

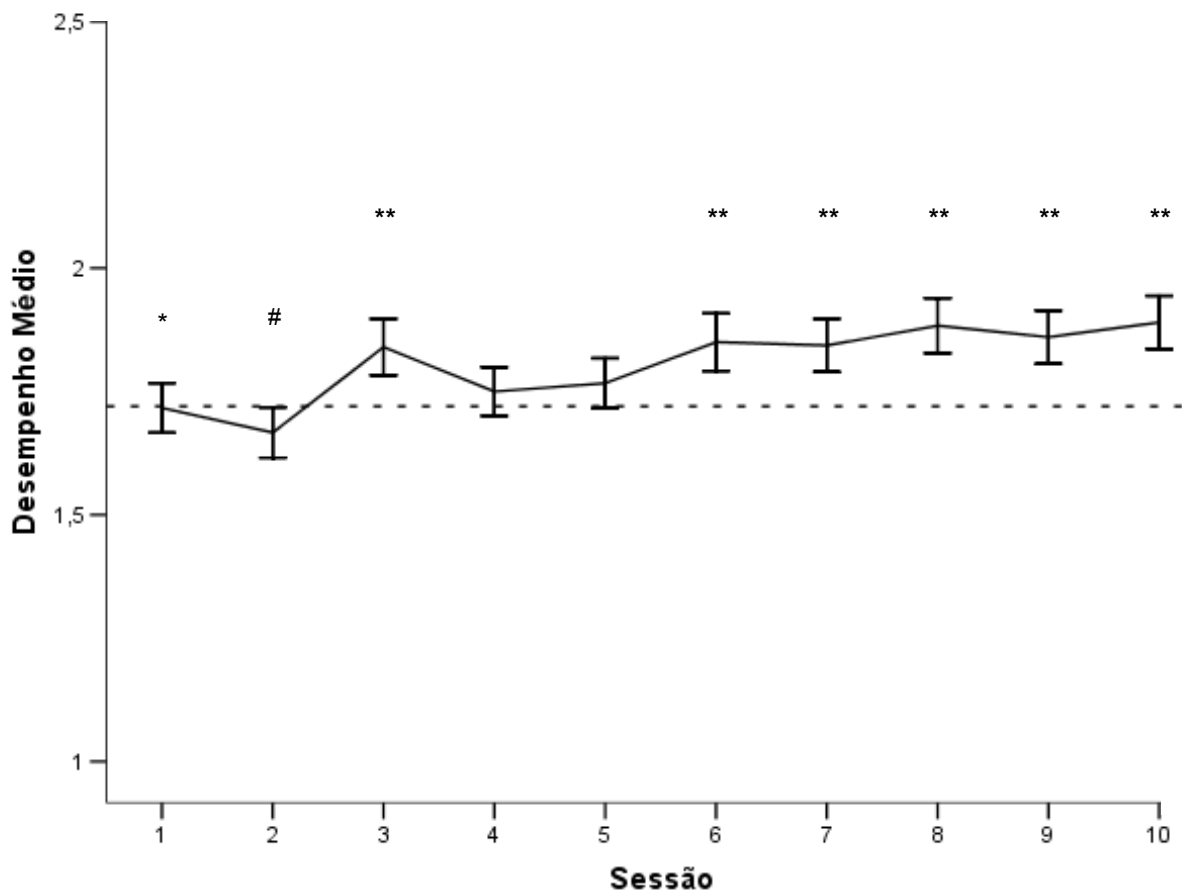


Figura 24. Desempenho médio (\pm SEM) de *Cebus apella* (n=10) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. *p<0,05 para a sessão 1 comparada à 8 e 10; #p<0,05 para a sessão 2 comparada à 3, 6, 7, 8, 9 e 10; **p<0,05 para as sessões 3, 6, 7, 8, 9 e 10 comparadas ao nível do acaso.

Verificado se jovens e adultos apresentaram desempenho acima do nível do acaso, foi notado que apenas os adultos conseguiram solucionar a tarefa ($t=5,396$, $p<0,001$), enquanto que os jovens realizaram a tarefa aleatoriamente ($t=0,556$; $p=0,579$). Porém, comparações entre as idades, jovens ($n=2$) e adultos ($n=8$), foram feitas e não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas entre elas ($U=687571,000$; $p=0,065$) (Figura 25).

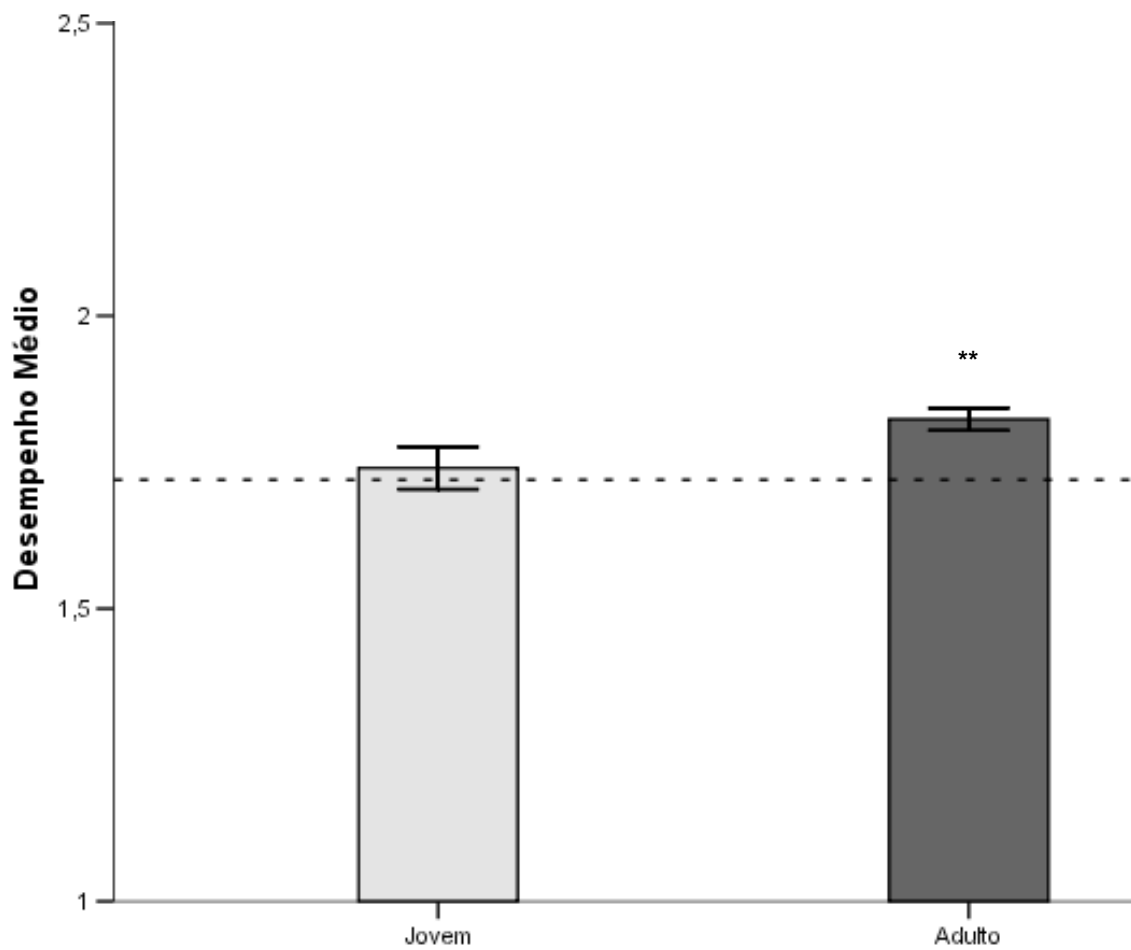


Figura 25. Desempenho médio (\pm SEM) de jovens ($n=2$) e de adultos ($n=8$) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. ** $p<0,05$ para o desempenho de adultos comparado ao nível do acaso.

Também não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas quanto ao desempenho dos animais ao longo das sessões, considerando-se o grupo em termos da idade (jovens (n=2) e adultos (n=8)) (Figura 26).

Ao analisar se adultos e jovens aprenderam o teste ao longo das sessões, foi possível notar que os adultos desempenharam a tarefa acima do nível do acaso na terceira (t=2,488; p=0,014), na sexta (t=2,694; p=0,008), na sétima (t=2,777; p=0,006), na oitava (t=2,755; p=0,006), na nona (t=2,011; p=0,045) e na décima sessões (t=3,580; p<0.001). Os jovens não demonstraram aprendizagem em nenhuma das dez sessões realizadas (Figura 26).

O desempenho entre sessões para cada grupo de idade isoladamente foi examinado e foi notado que os adultos apresentaram um desempenho que variou significativamente entre as sessões ($\chi^2=22,977$; gl=9; p=0,006), o que não ocorreu para os jovens ($\chi^2=7,645$; gl=9; p=0,570). Realizadas comparações múltiplas entre cada sessão dos adultos, foram demonstradas diferenças estatisticamente significativas entre a primeira sessão comparada à terceira (Z=2,082; p=0,037), à sétima (Z=2,435; p=0,015), à oitava (Z=2,073; p=0,038) e à décima sessão (Z=2,752; p=0,006); entre a segunda sessão e a terceira (Z=2,812; p=0,005), a sexta (Z=2,984; p=0,003), a sétima (Z=2,917; p=0,004), a oitava (Z=2,930; p=0,003), a nona (Z=2,591; p=0,010) e a décima sessão (Z=3,581; p<0,001); e entre a quinta e a décima sessões (Z=2,053; p=0,040), sendo o desempenho da primeira e segunda sessões inferior que as demais (Figura 26).

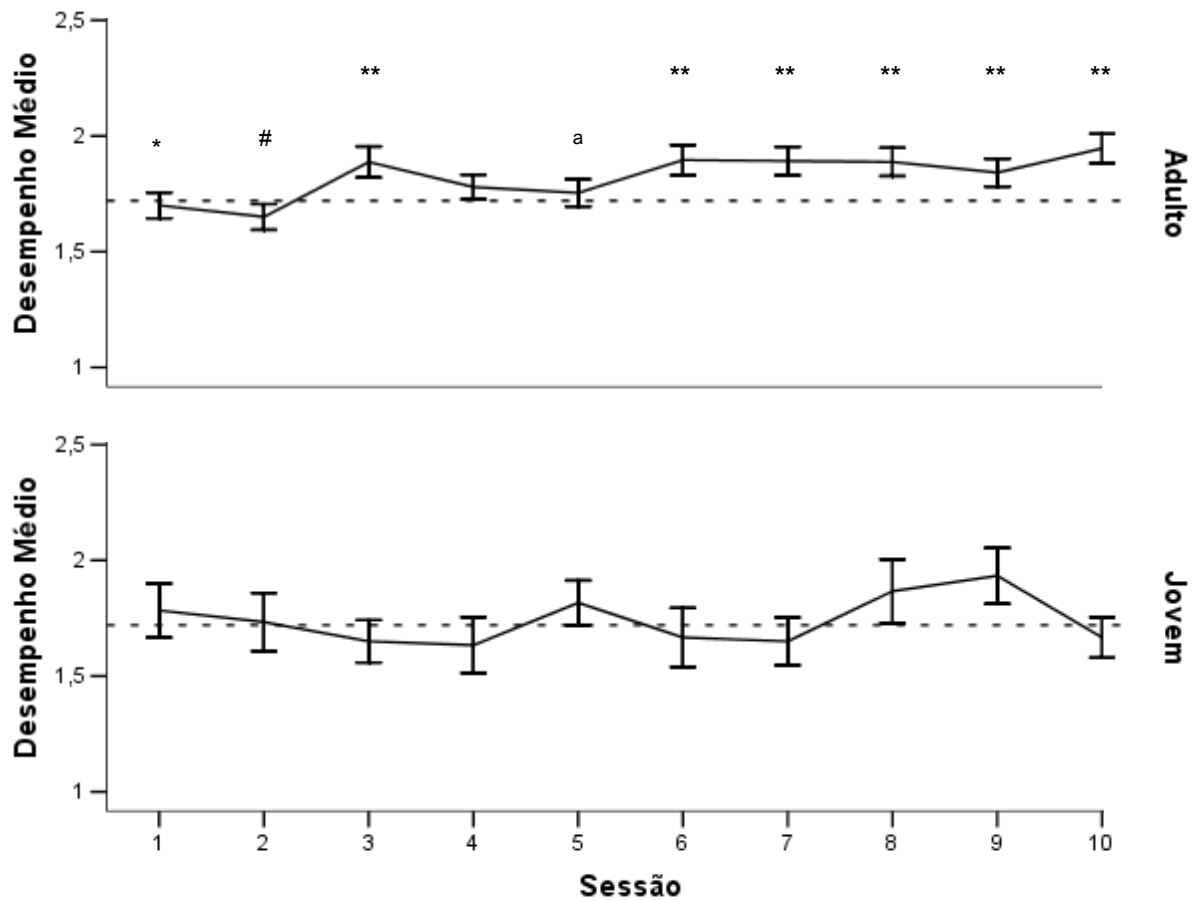


Figura 26. Desempenho médio (\pm SEM) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental para jovens ($n=2$) e adultos ($n=8$). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. * $p<0,05$ para a sessão 1 comparada à 3, 7, 8 e 10; # $p<0,05$ para a sessão 2 comparada à 3, 6, 7, 8, 9 e 10; ^a $p<0,05$ para a sessão 5 comparada à 10; ** $p<0,05$ para a sessão 3, 6, 7, 8, 9 e 10 de adultos comparadas ao nível do acaso.

Ao examinar se o desempenho dos diferentes gêneros foi acima do nível do acaso neste protocolo, foi possível notar que tanto machos ($t=3,289$; $p=0,001$) quanto fêmeas ($t=3,921$; $p<0,001$) obtiveram diferenças estatisticamente significativas com desempenho acima do acaso (Figura 27).

Diferenças entre machos ($n=4$) e fêmeas ($n=6$) também foram analisadas, mas não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas entre os gêneros ($U=1079522,500$; $p=0,982$) (Figura 27).

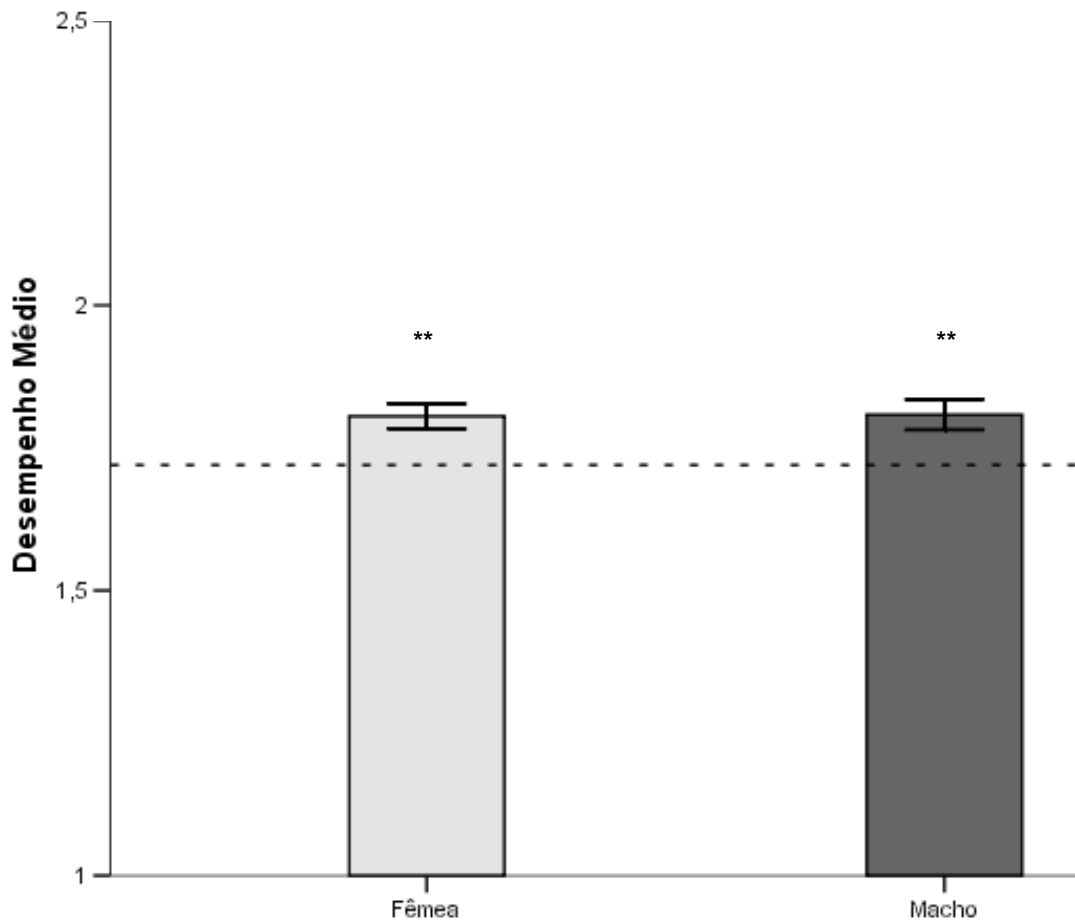


Figura 27. Desempenho médio (\pm SEM) de machos ($n=4$) e fêmeas ($n=6$) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER). A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. ** $p<0,05$ para o desempenho de machos e fêmeas comparados ao nível do acaso.

Comparações entre os gêneros para cada sessão experimental foram examinadas e foram constatadas diferenças estatisticamente significativas na primeira sessão ($U=9411,000$; $p=0,039$), onde o desempenho de fêmeas foi superior ao de machos, e na décima sessão ($U=9164,00$; $p=0,017$), na qual o desempenho de machos foi melhor que o das fêmeas (Figura 28).

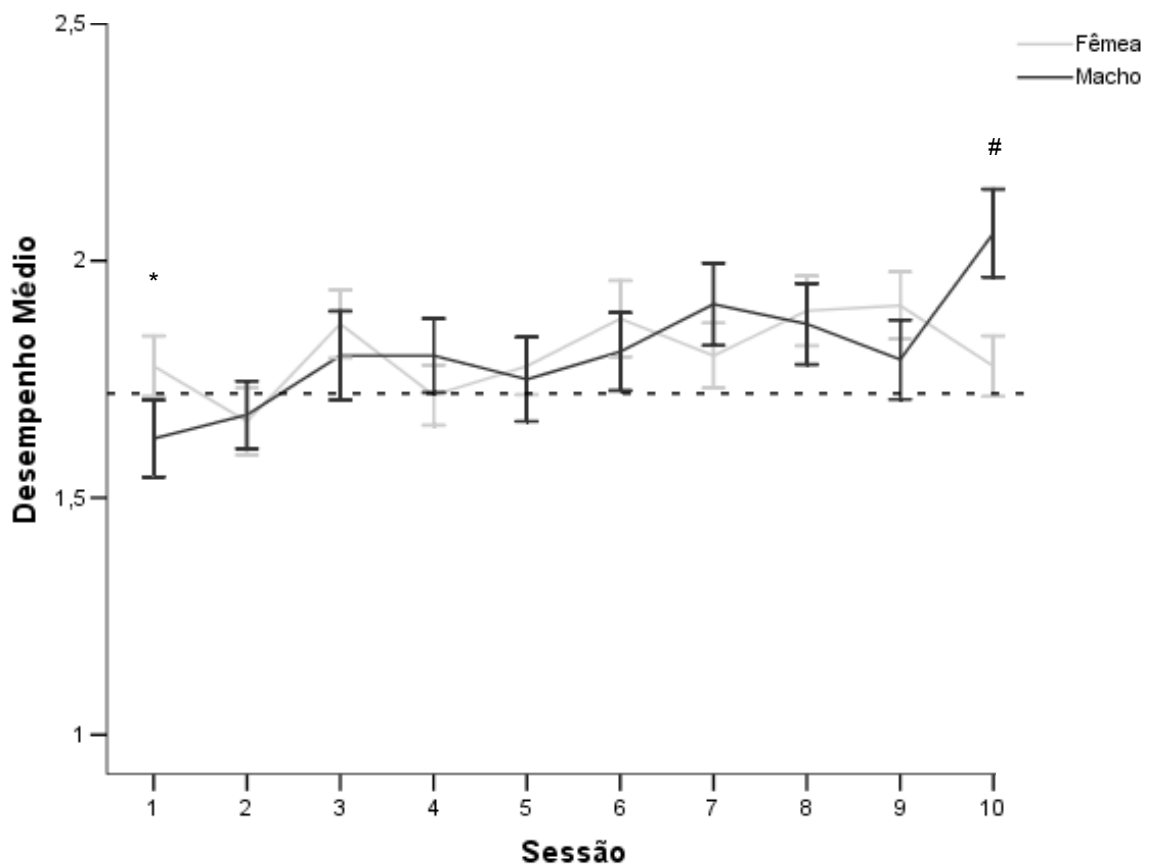


Figura 28. Desempenho médio (\pm SEM) de machos ($n=4$) comparado ao de fêmeas ($n=6$) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. * $p<0,05$ para fêmeas comparadas aos machos na sessão 1; # $p<0,05$ para machos comparados às fêmeas na sessão 10.

O desempenho de machos e fêmeas por sessão experimental foi comparado ao nível do acaso para se verificar se os sujeitos realizaram a tarefa ao acaso no decorrer das sessões. Foi possível notar que os machos desempenharam o teste acima do nível do acaso na sétima ($t=2,166$; $p=0,32$) e na décima sessões ($t=3,652$; $p<0,001$), e as fêmeas na terceira ($t=2,038$; $p=0,043$), na oitava ($t=2,367$; $p=0,019$) e na nona sessões ($t=2,622$; $p=0,010$) (Figura 29).

Ao analisar os desempenhos dentro de cada gênero em função das diferentes sessões, foi observado que os machos tiveram diferenças estatisticamente significativas entre as sessões ($\chi^2=21,287$; $gl=9$; $p=0,011$), enquanto que para as fêmeas não foi constatada tal diferença ($\chi^2=12,026$; $gl=9$; $p=0,212$). Ao realizar comparações múltiplas entre as sessões dos machos, foi possível notar diferenças estatisticamente significativas entre a primeira sessão e a sétima ($Z=2,615$; $p=0,009$), e a décima ($Z=3,348$; $p=0,001$); entre a segunda sessão e a sétima ($Z=1,962$; $p=0,050$), e a décima ($Z=3,099$; $p=0,002$), entre a terceira sessão e a décima ($Z=2,071$; $p=0,038$); entre a quarta sessão e a décima ($Z=2,026$; $p=0,043$); e entre a quinta sessão e a décima ($Z=2,288$; $p=0,022$), sendo o desempenho da sétima e décima sessões superiores às demais (Figura 29).

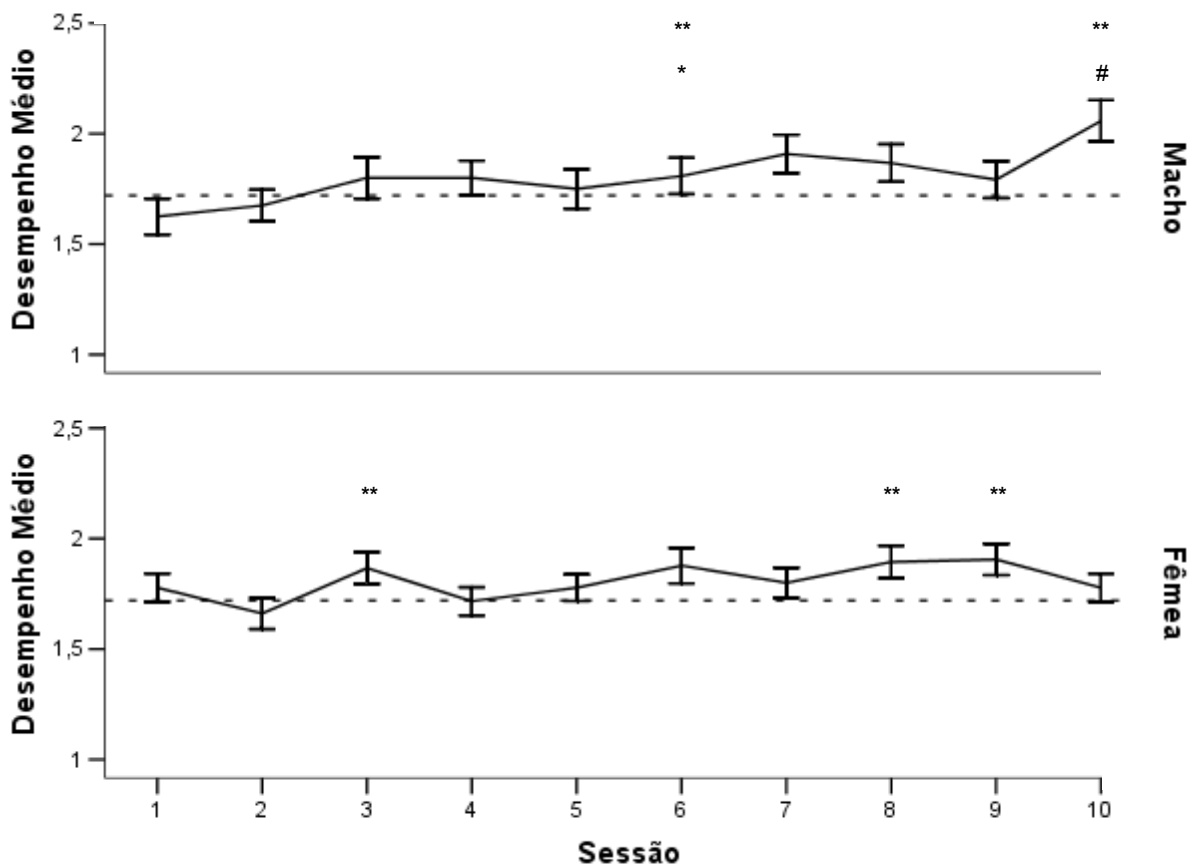


Figura 29. Desempenho médio (\pm SEM) de machos ($n=4$) e fêmeas ($n=6$) de *Cebus apella* no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. * $p<0,05$ para a sessão 7 comparada à 1 e 2; # $p<0,05$ para a sessão 10 comparada à 1, 2, 3, 4 e 5; ** $p<0,05$ para o desempenho de machos nas sessões 7 e 10, e de fêmeas nas sessões 3, 8 e 9 comparadas ao nível do acaso.

Para observar se o desempenho de machos e fêmeas em função da idade foi realizado acima do nível do acaso, foi feita uma análise através do teste t para uma amostra e os resultados sugerem que machos adultos ($t=3,289$; $p=0,001$) e fêmeas adultas ($t=4,334$; $p<0,001$) realizaram o teste acima do nível de aleatoriedade. Fêmeas jovens ($t=0,556$; $p=0,579$) não obtiveram resultados estatisticamente significativos.

Quando comparados o desempenho de machos ($n=4$) e fêmeas ($n=4$) por idade, não foi constatada diferença estatisticamente significativa entre os gêneros para adultos ($U=707491,500$; $p=0,428$). Tal análise não foi realizada para os jovens, pois os dois sujeitos eram fêmeas, o que impediu a comparação entre gêneros nessa idade.

3.1.2.4) Protocolo 4

O nível do acaso (1,72) não foi utilizado para padrão de comparação neste protocolo, pois o número de elementos por tentativa foi diferente dos protocolos anteriores e esse valor aumentou de acordo com o desempenho dos sujeitos, começando inicialmente com dois elementos por tentativa, cujo nível de casualidade seria de 1,5, e, posteriormente, com três elementos, no qual esse valor seria de 1,66. Além disso, cada fase de treinamento desse protocolo possuía o critério de aprendizagem de nove tentativas corretas em dez consecutivas dentro de uma mesma sessão, o que indicaria aprendizagem na fase de treino correspondente.

A tabela abaixo mostra o número de sessões necessárias para a obtenção do critério de aprendizagem (nove tentativas corretas em dez consecutivas) dos macacos (n=9) em tentativas que continham dois elementos (Tabela 6). Diferenças estatisticamente significativas não foram encontradas entre macacos jovens (n=2) e adultos (n=7) quando comparado o número de sessões necessárias para se atingir o critério de aprendizagem ($U=3,000$; $p=0,238$) em cada idade. Tal análise não foi realizada para configurações de três elementos, pois nenhum dos sujeitos chegou a atingir o critério de aprendizagem.

Tabela 6. Número de sessões necessárias para que os macacos atingissem o critério de aprendizagem (nove tentativas corretas em dez consecutivas) com dois elementos por tentativa no Protocolo 4.

Sujeito	Nº de sessões
JF1	16
JF2	07
AF1	29
AF2	01
AF3	04
AF4	02
AM2	02
AM3	04
AM4	15

J = Jovem; A = Adulto; F = Fêmea; M = Macho

Ao se comparar o desempenho de jovens ($n=2$) e adultos ($n=7$) em função do número de elementos de cada fase de treinamento, foi notado que os adultos obtiveram melhores desempenhos quando comparados aos jovens nas duas fases de treinamento tanto com a utilização de dois elementos ($Z=535629,500$; $p=0,011$) e como de três elementos por tentativa de teste ($Z=1282008,000$; $p<0,001$) (Figura 30).

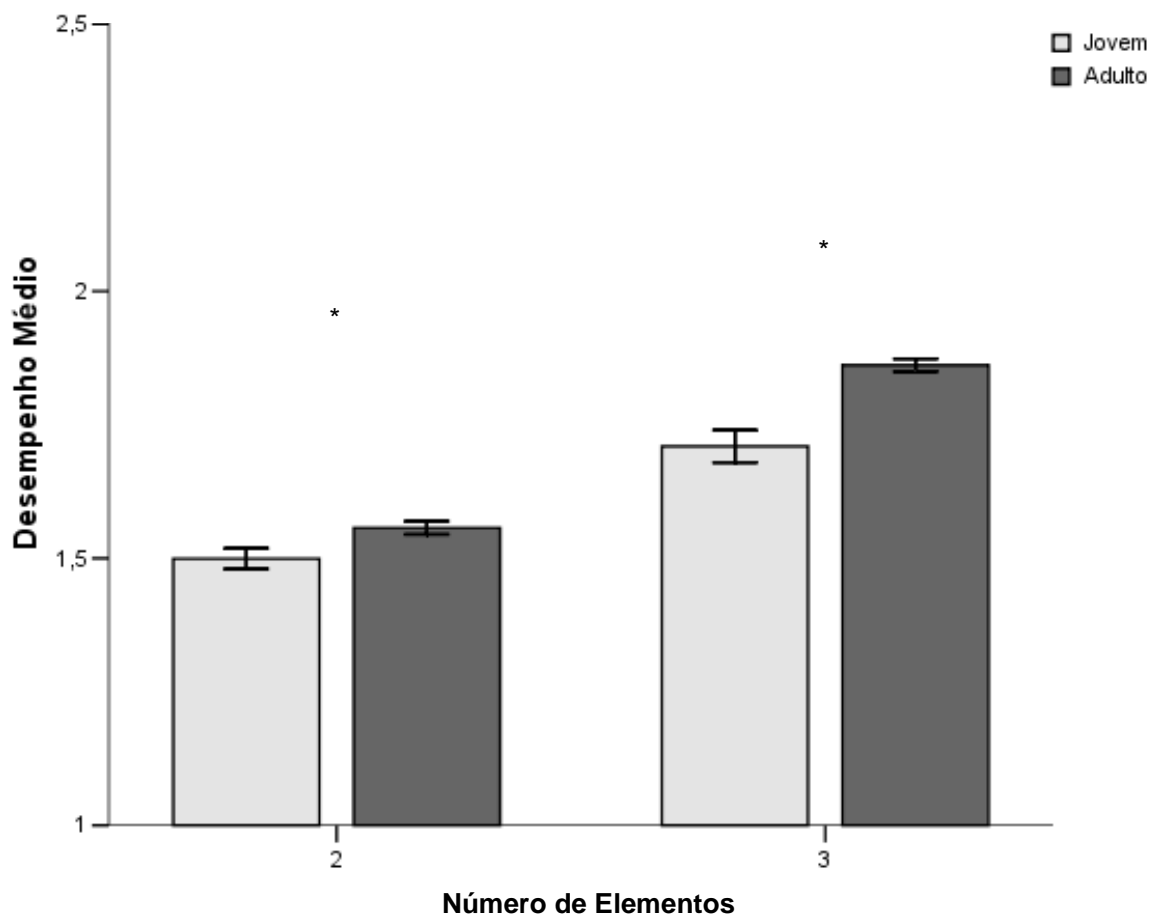


Figura 30. Desempenho médio (\pm SEM) de *Cebus apella* jovens ($n=2$) comparado ao de adultos ($n=7$) em função da fase de treinamento no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER). * $p<0,05$ para adultos comparados aos jovens em dois elementos.

Por fim, o desempenho entre gêneros em função do número de elementos por tentativa foi analisado e não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas entre machos e fêmeas em nenhuma fase (U=520512,500; p=0,923 para dois elementos; e U=3129312,000; p=0,993 para três elementos) (Figura 31).

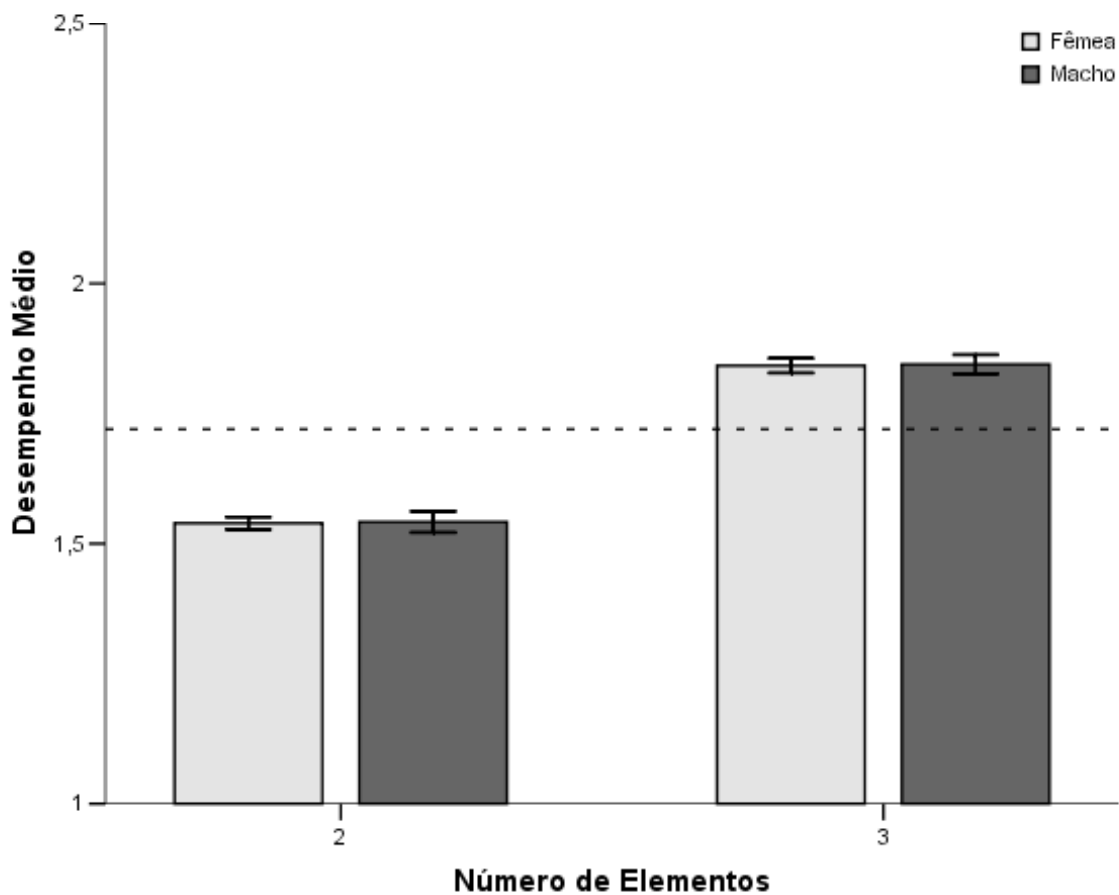


Figura 31. Desempenho médio (\pm SEM) de machos (n=3) de *Cebus apella* comparado ao de fêmeas (n=6) em função da fase de treinamento no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER).

3.1.3) Análise de Seqüências

A análise do padrão de desempenho dos macacos no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo foi realizada para verificar se a ordem de seqüência de aparecimento dos estímulos na tela poderia influir nesse desempenho. Inicialmente, foram analisadas seqüências de dois elementos de acordo com o desempenho médio apresentado pelos sujeitos do presente estudo nos protocolos anteriores ($\cong 2$ acertos por tentativa, onde um máximo de oito acertos era possível). A observação dos padrões de três elementos baseou-se no trabalho de De Lillo *et al.* (1998), que demonstrou que os macacos-prego utilizados em seu estudo realizavam melhor uma tarefa de aprendizagem espacial quando os estímulos eram organizados em arranjos lineares.

3.1.3.1) Análise de Dois Elementos

Primeiramente, foram utilizadas todas as seqüências de apresentação de estímulos com dois elementos para os quais os sujeitos, separados por idade, responderam corretamente, considerando-se todos os protocolos. Através do teste Mann-Whitney foi analisada a freqüência de ocorrência da seqüência de exibição do estímulo considerando o respectivo porcentual médio de acerto. As idades dos animais foi tomada como variável independente (Tabela 7).

Tabela 7 Tabela 7. Valores estatísticos das seqüências que apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre jovens e adultos em função do protocolo*.

	<i>Seqüência</i> [#]	<i>Mann-Whitney (U)</i>	<i>Valor de p</i>	
Protocolo 1	1-5	0,000	0,046	J > A
	2-9	0,000	0,028	J > A
	2-10	0,000	0,046	J > A
	5-2	0,000	0,028	A > J
	10-3	0,000	0,025	J > A
	12-13	1,000	0,027	J > A
	14-3	0,000	0,010	J > A
	15-7	0,000	0,034	J > A
	16-2	0,000	0,022	J > A

Tabela 7. Valores estatísticos das seqüências que apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre jovens e adultos em função do protocolo*. (Continuação)

Treino do Protocolo 3	3-9	0,000	0,032	A > J
	7-11	0,000	0,039	A > J
	9-2	0,000	0,047	J > A
	10-7	0,000	0,025	J > A
	13-12	1,500	0,050	J > A
Protocolo 3	1-2	2,000	0,046	J > A
	2-5	0,500	0,048	A > J
	2-13	1,000	0,024	J > A
	5-4	0,000	0,017	A > J
	6-4	0,000	0,010	A > J
	7-16	0,000	0,025	A > J
	8-5	1,000	0,035	J > A
	8-9	0,000	0,031	J > A
	10-3	2,000	0,043	A > J
	10-6	0,000	0,043	A > J
	11-2	0,000	0,023	A > J
	13-9	0,000	0,015	A > J
	Protocolo 4	1-14	0,500	0,049
5-11		1,000	0,038	A > J
7-12		1,000	0,035	A > J
9-16		0,000	0,040	A > J
11-1		0,000	0,020	A > J
12-10		0,500	0,026	A > J
13-8		0,000	0,020	A > J
14-4		1,000	0,046	A > J
14-12		0,000	0,018	A > J

A = Adulto; J= Jovem

* o protocolo 2 não foi levado em conta, uma vez que só foi aplicado em sujeitos adultos.

o termo seqüência significa a ordem de exibição dos estímulos em função do quadrante.

A tabela acima indica que, à medida em que os sujeitos foram realizando os diferentes protocolos, não foi possível notar um melhor desempenho de jovens ou adultos nas diversas seqüências apresentadas, exceto no último protocolo (4) onde

essas seqüências foram melhor desempenhadas pelos sujeitos adultos do que pelos jovens.

Para facilitar a análise das seqüências de apresentação dos estímulos como possível fator que influencia o desempenho dos macacos, os elementos foram agrupados em três diferentes condições segundo a sua proximidade na tela: próximos, separados ou distantes. As médias de porcentagem de acertos para cada condição foram comparadas entre jovens e adultos, e os resultados apontam diferenças estatisticamente significativas para as seqüências próximas com quadrante inicial 1 ($t=2,236$; $p=0,032$), onde os adultos apresentaram maior porcentagem de acertos que os jovens. O mesmo se observou para as seqüências separadas com quadrante inicial 8 ($t=2,037$; $p=0,049$), na qual os jovens apresentaram maior porcentagem de acertos do que os adultos.

A mesma comparação entre jovens e adultos foi realizada para as médias de porcentagem de acertos de seqüências próximas, separadas ou distantes e não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas para nenhuma das condições (Jovem x Adulto; Próximas $t=-1,172$, $p=0,248$; Separadas $t=-0,886$, $p=0,381$; Distantes $t=0,088$, $p=0,930$).

Posteriormente, comparações das médias de porcentagem de acertos das seqüências próximas, separadas ou distantes foram realizadas para o grupo todo entre os protocolos e houve diferença estatisticamente significativa para a média das seqüências distantes ($F_{4,39}=4,595$; $p=0,004$). Comparações múltiplas mostraram que essa média foi diferente entre os protocolos 1 e 4 ($p=0,007$) e entre os protocolos 2 e 4 ($p=0,048$), isto é, foi observada uma melhora no desempenho dos sujeitos em responder corretamente seqüências de dois elementos distantes entre si no último protocolo comparado aos dois primeiros.

3.1.3.2) Análise de Três Elementos

Análise do percentual médio de acertos das seqüências com três elementos foi também realizada em quatro condições: 1) horizontais, 2) verticais, 3) diagonais e 4) de outras ordens. É válido ressaltar que a escolha das seqüências para análise baseou-se naquelas em que os animais apresentavam três respostas corretas.

A comparação entre idades em função dessas quatro condições não mostrou diferenças estatisticamente significativas no desempenho de jovens e adultos

(Horizontais $U=30,500$, $p=0,140$; Verticais $U=24,000$, $p=1,000$; Diagonais $U=34,000$; $p=0,743$; Outros padrões $U=70,000$; $p=0,607$).

Para se verificar se houve diferenças entre as porcentagens de acertos nos diferentes padrões de seqüências em função da idade, foi realizado um teste de Friedman, que não demonstrou diferenças estatisticamente significativas entre essas seqüências para adultos ($\chi^2=4,210$; $gl=3$; $p=0,240$). Não foi possível realizar essa análise para os jovens, pois os dados disponíveis não foram suficientes. Esse mesmo tipo de análise foi realizada para o grupo todo ($n=11$) e não indicou diferenças estatisticamente significativas ($\chi^2=2,042$; $gl=3$; $p=0,564$) nos desempenhos dos sujeitos na realização das quatro condições.

Com a intenção de se averiguar se o padrão de desempenho era influenciado por seqüências lineares ou não-lineares dos estímulos apresentados na tela ao longo das tentativas em todos os protocolos, foi calculada uma média das porcentagens de acertos das seqüências lineares e confrontada à média das porcentagens de acertos de padrões não-lineares para jovens ($n=3$) e adultos ($n=8$). Diferenças estatisticamente significativas não foram encontradas para o grupo todo ($n=11$) ($Z=1,870$; $p=0,061$) nem para os jovens ($Z=0,105$; $p=0,917$), quando analisados em função da idade. Entretanto, foram encontradas diferenças estatisticamente significativas para adultos ($Z=2,299$; $p=0,021$), onde ocorreu um melhor desempenho em seqüências lineares do que não-lineares.

Da mesma forma, comparações entre médias de seqüências lineares e não-lineares dentro de cada protocolo foram realizadas para jovens e adultos. Para os adultos, foi observada diferença estatisticamente significativa no protocolo 3 ($Z=2,521$; $p=0,012$) e no protocolo 4 ($Z=2,201$; $p=0,028$), ou seja, esses sujeitos obtiveram melhor desempenho em seqüências lineares do que nas não-lineares. Para os jovens não foram notadas diferenças dentro dos protocolos. Ao analisar todos os macacos ($n=11$), foi encontrada diferença estatisticamente significativa somente no protocolo 4 ($Z=2,366$; $p=0,018$), o que indica que o grupo desempenhou melhor seqüências lineares no último protocolo.

3.3) Humanos

Os dados obtidos com os humanos no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) foram submetidos às mesmas análises realizadas com os macacos. Com relação ao nível do acaso, todas as análises dos humanos demonstraram diferenças estatisticamente significativas.

O desempenho médio dos humanos ($n=21$) foi comparado entre cada sessão experimental e diferenças estatisticamente significativas foram observadas ($\chi^2=61,422$; $gl=9$; $p<0,001$) (Figura 32). Ocorreram diferenças entre a primeira sessão comparada à segunda ($Z=4,368$; $p<0,001$), à terceira ($Z=5,140$; $p<0,001$), à quarta ($Z=3,948$; $p<0,001$), à quinta ($Z=4,103$; $p<0,001$), à sexta ($Z=5,306$; $p<0,001$), à sétima ($Z=4,374$; $p<0,001$), à oitava ($Z=4,651$; $p<0,001$), à nona ($Z=5,236$; $p<0,001$) e à décima ($Z=5,932$; $p<0,001$); e entre a décima sessão comparada à segunda ($Z=3,306$; $p=0,001$), à quarta ($Z=2,769$; $p=0,006$), à quinta ($Z=2,578$; $p=0,010$), à sétima ($Z=3,253$; $p=0,001$), à oitava ($Z=2,623$; $p=0,009$) e à nona ($Z=2,145$; $p=0,032$).

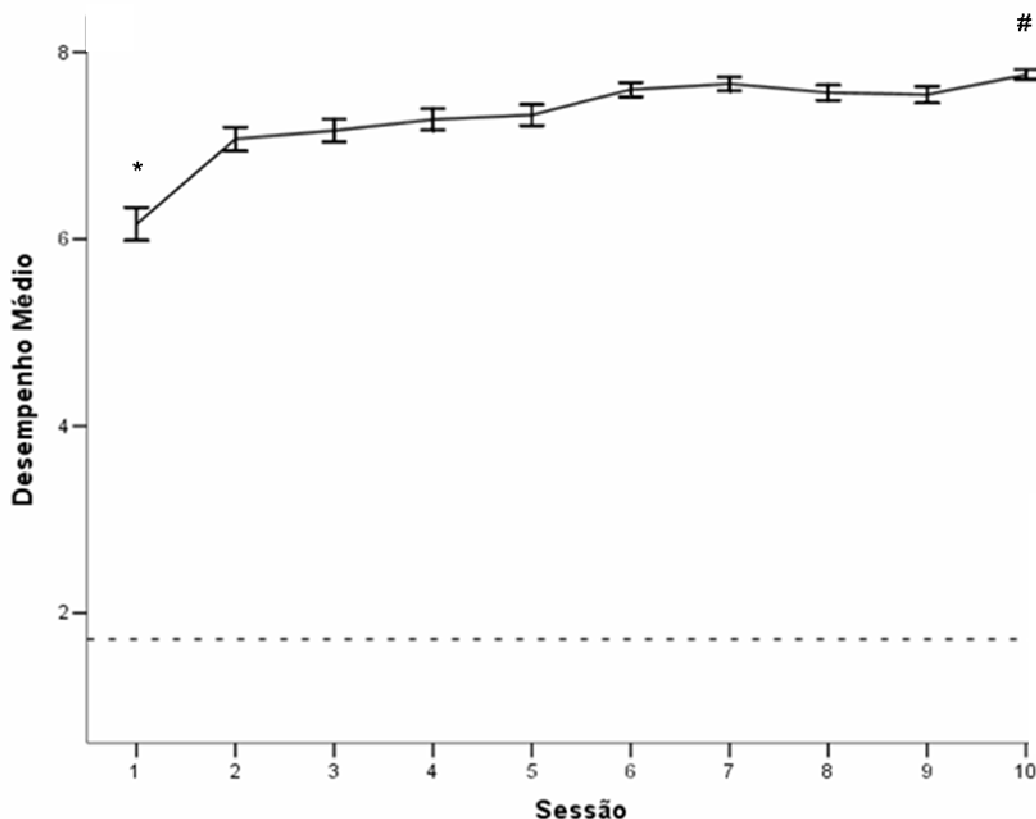


Figura 32. Desempenho médio (\pm SEM) dos sujeitos humanos ($n=21$) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. * $p<0,05$ para a sessão 1 comparada à 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 e 10; # $p<0,05$ para a sessão 10 comparada à 2, 4, 5, 7, 8 e 9.

Quando comparados o desempenho dos humanos para cada tipo de estímulos, não foi observada diferença estatisticamente significativa entre o estímulo geométrico e o co-específico ($U=543058,500$; $p=0,768$) no teste TRER (Figura 33).

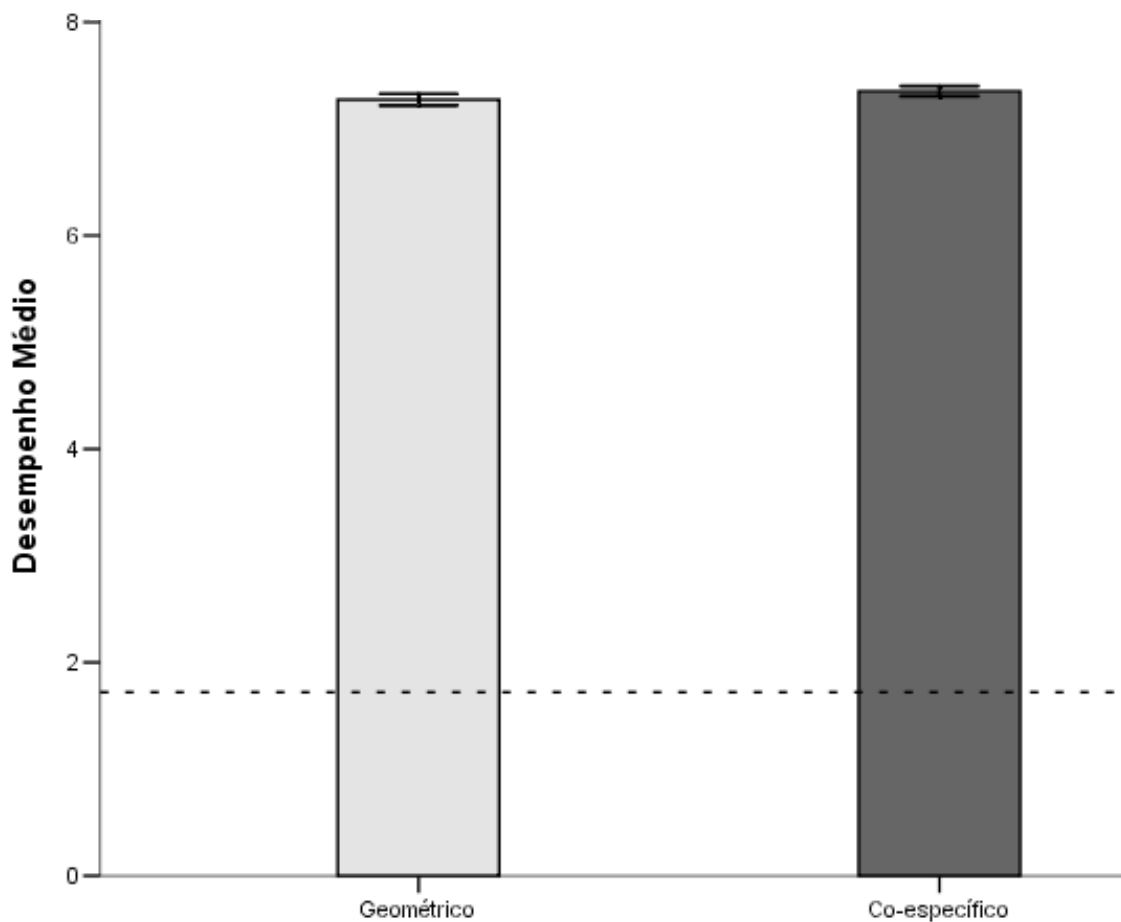


Figura 33. Desempenho médio (\pm SEM) de humanos ($n=21$) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em relação a estímulos geométricos e co-específicos. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa.

Ao confrontar o desempenho dos humanos no teste de TRER em função do tipo de estímulo ao longo das sessões experimentais, não foram notadas diferenças estatisticamente significativas (Figura 34).

Conforme apresentado na figura 41, ao se analisar os desempenhos dos humanos no teste TRER em função do tipo de estímulo para cada sessão experimental através do teste de Friedman, foram observadas diferenças estatisticamente significativas tanto para o estímulo geométrico ($\chi^2=87,725$; $gl=9$; $p<0,001$) quanto para o co-específico ($\chi^2=51,119$; $gl=9$; $p<0,001$) (Figura 34). Após uma análise de comparações múltiplas utilizando o teste de Wilcoxon, essas diferenças ocorreram para o estímulo geométrico entre a primeira sessão comparada à segunda ($Z=3,843$; $p<0,001$), à terceira ($Z=4,160$; $p<0,001$), à quarta ($Z=4,957$; $p<0,001$), à quinta ($Z=4,569$; $p<0,001$), à sexta ($Z=5,186$; $p<0,001$), à sétima ($Z=5,677$; $p<0,001$), à oitava ($Z=5,016$; $p<0,001$), à nona ($Z=5,191$; $p<0,001$) e a décima ($Z=5,585$; $p<0,001$); entre a segunda sessão e a sexta ($Z=2,386$; $p=0,017$), à sétima ($Z=2,674$; $p=0,007$), à oitava ($Z=2,270$; $p=0,023$), à nona ($Z=2,481$; $p=0,013$) e à décima ($Z=3,374$; $p<0,001$); entre a terceira sessão e à sexta ($Z=2,237$; $p=0,025$), à sétima ($Z=2,567$; $p=0,010$), à nona ($Z=2,232$; $p=0,026$) e a décima ($Z=3,253$; $p=0,001$); entre a quarta sessão à décima ($Z=2,512$; $p=0,012$); e entre a quinta sessão à décima ($Z=2,259$; $p=0,024$).

Para o estímulo co-específico foi possível notar diferenças entre a primeira sessão comparada à segunda ($Z=2,536$; $p=0,011$), à terceira ($Z=2,919$; $p=0,0040$), à quarta ($Z=3,003$; $p=0,003$), à quinta ($Z=3,504$; $p<0,001$), à sexta ($Z=4,104$; $p<0,001$), à sétima ($Z=4,424$; $p<0,001$), à oitava ($Z=3,898$; $p<0,001$), à nona ($Z=3,709$; $p<0,001$) e a décima ($Z=4,863$; $p<0,001$); entre a segunda sessão e a sexta ($Z=2,609$; $p=0,009$), à sétima ($Z=2,820$; $p=0,005$), à oitava ($Z=2,594$; $p=0,009$), à nona ($Z=1,977$; $p=0,048$) e à décima ($Z=3,248$; $p=0,001$); entre a terceira sessão e à sexta ($Z=2,184$; $p=0,029$), à sétima ($Z=2,405$; $p=0,016$) e a décima ($Z=2,807$; $p=0,005$); entre a quarta sessão à sétima ($Z=2,257$; $p=0,024$) e à décima ($Z=2,527$; $p=0,012$); e entre a quinta sessão à décima ($Z=2,297$; $p=0,022$) (Figura 34).

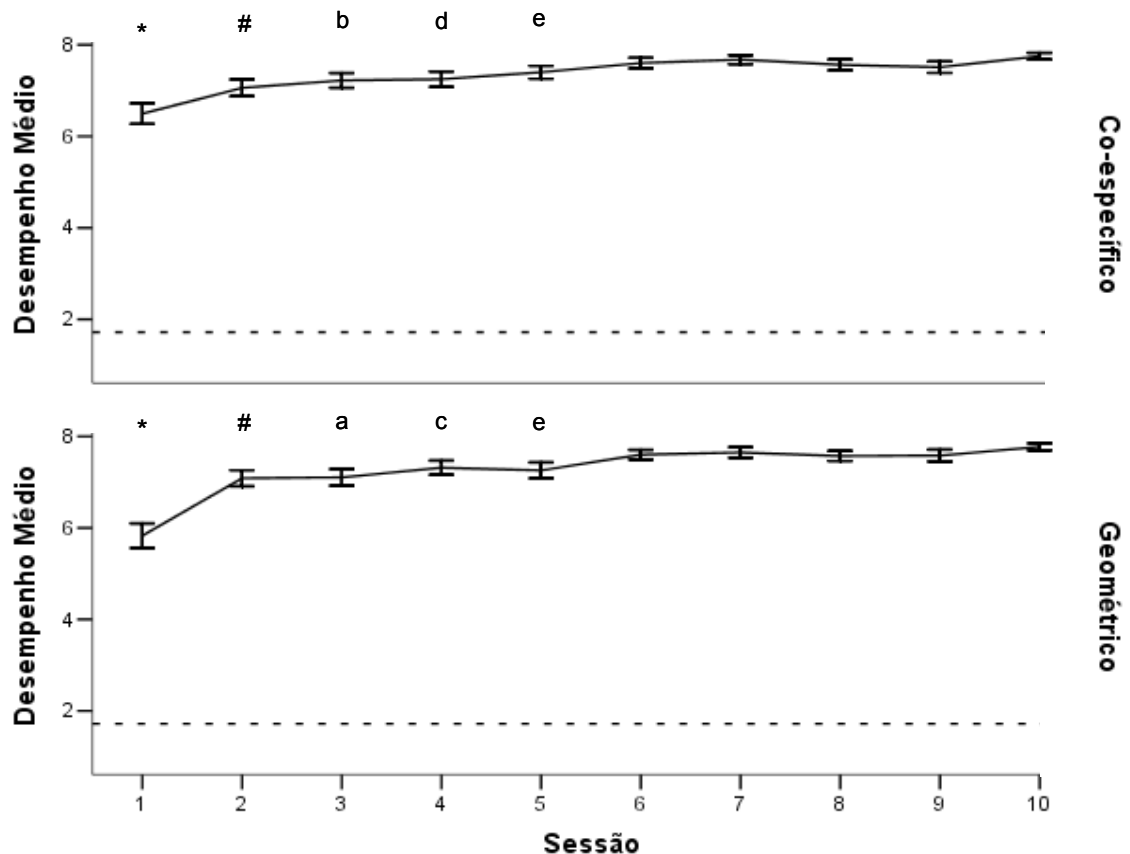


Figura 34. Desempenho médio (\pm SEM) dos humanos ($n=21$) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em para os diferentes estímulos (geométrico e co-específico) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. * $p<0,05$ para a sessão 1 comparada à 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 e 10; # $p<0,05$ para a sessão 2 comparada à 6, 7, 8, 9 e 10; ^a $p<0,05$ para a sessão 3 comparada à 6, 7, 9 e 10; ^b $p<0,05$ para a sessão 3 comparada à 6, 7 e 10; ^c $p<0,05$ para a sessão 4 comparada à 10; ^d $p<0,05$ para a sessão 4 comparada à 7 e 10; ^e $p<0,05$ para a sessão 5 comparada à 10.

A análise entre gêneros demonstrou um melhor desempenho dos homens ($U=471233,000$; $p=0,000$) (Figura 35). Uma análise posterior mostrou que tal diferença também é estatisticamente significativa ao comparar o desempenho dentro de cada sessão experimental, onde ocorre um desempenho superior dos homens na segunda ($U=4169,500$; $p=0,000$), na terceira ($U=4248,000$; $p=0,000$), na quarta ($U=4605,000$; $p=0,006$), na sexta ($U=4745,000$; $p=0,007$), na nona ($U=4262,500$; $p=0,009$) e na décima sessão ($U=4998,500$; $p=0,035$) (Figura 36).

Análise do desempenho entre sessões dentro de cada gênero demonstrou diferenças estatisticamente significativas tanto para o gênero masculino ($\chi^2=44,953$; $gl=9$; $p<0,001$) quanto para o feminino ($\chi^2=27,181$; $gl=9$; $p=0,001$) (Figura 36). Uma análise de comparações múltiplas utilizando o teste estatístico de Wilcoxon mostrou diferenças no desempenho do gênero masculino quando comparadas a primeira sessão à segunda ($Z=3,811$; $p<0,001$), à terceira ($Z=3,670$; $p<0,001$), à quarta ($Z=3,096$; $p=0,002$), à quinta ($Z=2,320$; $p=0,020$), à sexta ($Z=3,911$; $p<0,001$), à sétima ($Z=2,524$; $p=0,012$), à oitava ($Z=2,997$; $p=0,003$), à nona ($Z=3,238$; $p=0,001$) e à décima ($Z=4,195$; $p<0,001$); quando comparadas a quinta sessão à décima ($Z=2,210$; $p=0,027$); e a sétima sessão comparada à décima ($Z=2,163$; $p=0,031$). Já para o gênero feminino foi possível notar diferenças entre a primeira sessão comparada à segunda ($Z=2,408$; $p=0,016$), à terceira ($Z=3,651$; $p<0,001$), à quarta ($Z=2,637$; $p=0,008$), à quinta ($Z=3,582$; $p<0,001$), à sexta ($Z=3,674$; $p<0,001$), à sétima ($Z=3,820$; $p<0,001$), à oitava ($Z=3,774$; $p<0,001$), à nona ($Z=4,280$; $p<0,001$) e à décima ($Z=4,366$; $p<0,001$); entre a segunda sessão comparada à décima ($Z=3,162$; $p=0,002$); entre a quarta sessão comparada à décima ($Z=2,527$; $p=0,012$); entre a sétima sessão comparada à décima ($Z=2,319$; $p=0,020$); e entre a oitava sessão comparada à décima ($Z=2,196$; $p=0,028$).

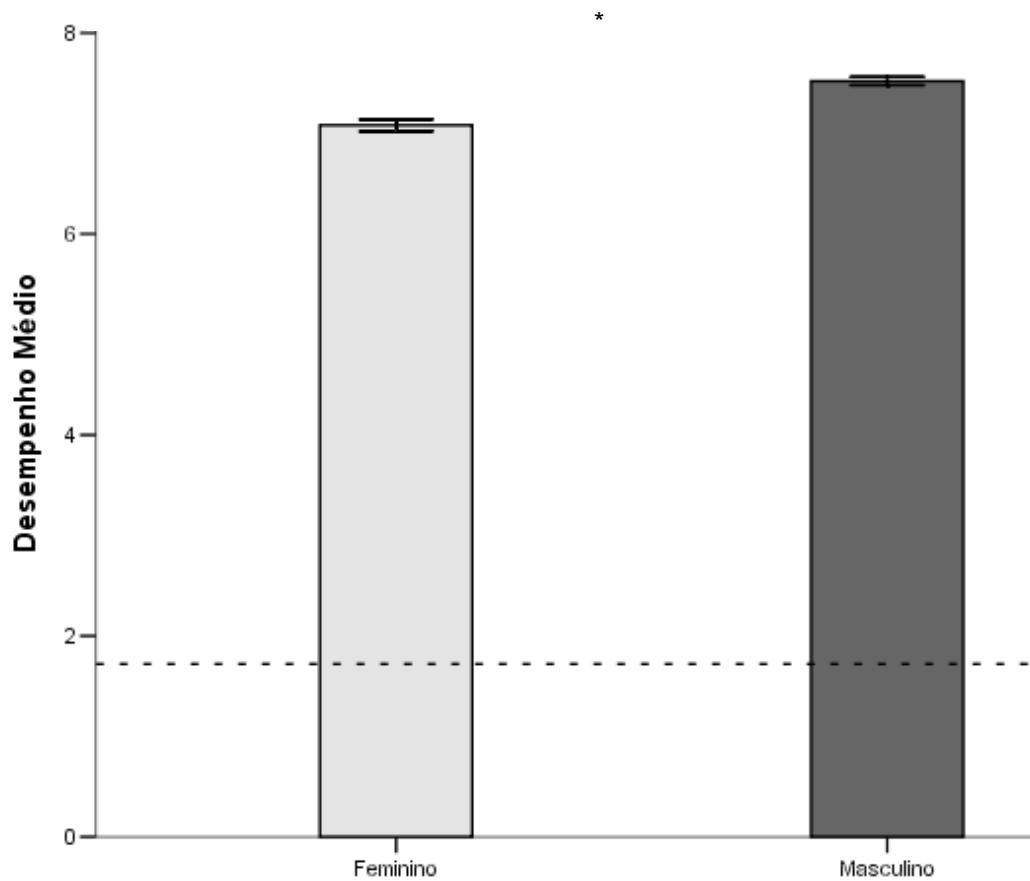


Figura 35. Desempenho médio (\pm SEM) de humanos no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função do gênero (homens ($n=10$) e mulheres ($n=11$)) para o total de sessões realizadas. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. $*p<0,05$ para o desempenho do gênero masculino comparado ao feminino.

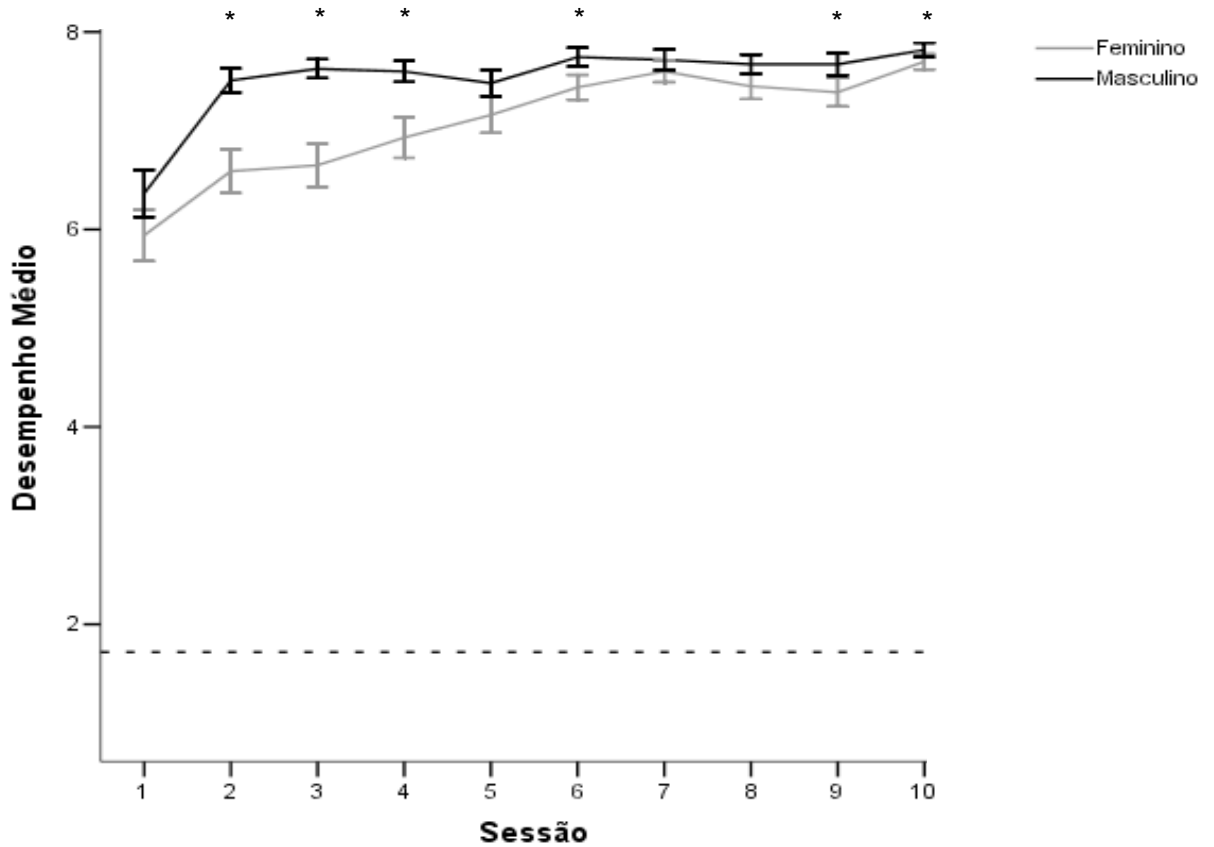


Figura 36. Desempenho médio (\pm SEM) de humanos do gênero masculino ($n=10$) comparado ao feminino ($n=11$) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função da sessão experimental. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. * $p<0,05$ para o gênero masculino comparado ao feminino nas sessões 2, 3, 4, 6, 9 e 10.

A análise da influência do tipo de estímulo no desempenho gêneros indicou diferenças estatisticamente significativas no desempenho dos homens quando comparados às mulheres em ambos os estímulos, com $U=118639,000$; $p<0,001$ para comparações entre gêneros no estímulo geométrico e $U=117040,000$; $p<0,001$ para comparações no estímulo co-específico. Adicionalmente, comparações entre os tipos de estímulo para cada gênero foram realizadas e não foram encontradas diferenças estatisticamente diferentes para o gênero masculino ($Z=0,438$; $p=0,661$) nem para o feminino ($Z=1,006$; $p=0,315$) (Figura 37).

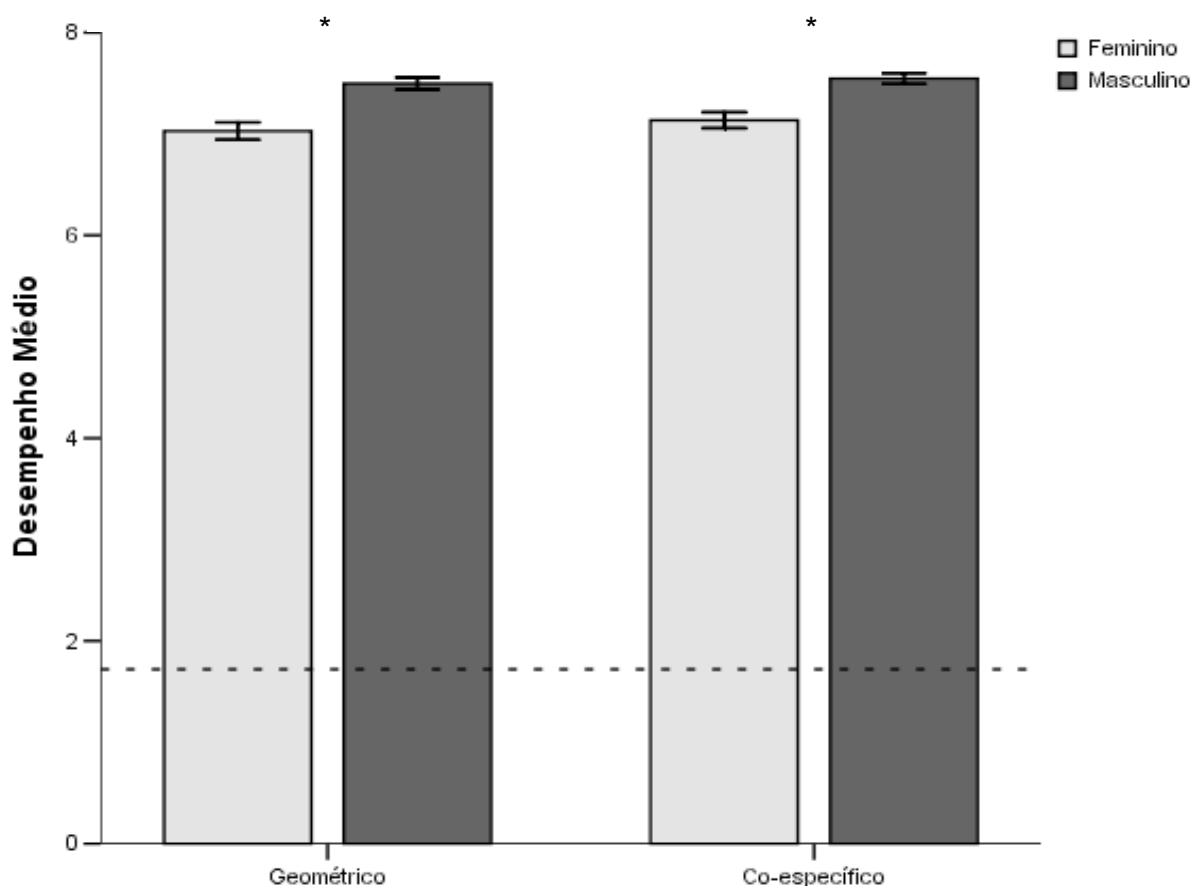


Figura 37. Desempenho médio (\pm SEM) de homens ($n=10$) e mulheres ($n=11$) no teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER) em função do tipo de estímulo. A linha tracejada representa o nível do acaso (1,72) para a configuração de 8 elementos por tentativa. * $p<0,05$ para o desempenho do gênero masculino comparado ao feminino em ambos os tipos de estímulos.

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos no presente estudo não evidenciaram o aprendizado da tarefa de TRER em macacos-prego (*Cebus apella*) a partir do protocolo utilizado, contrariamente ao que foi demonstrado para humanos. As diferenças ontogenéticas entre os grupos de idade dos macacos só apareceram com a utilização do terceiro e quarto protocolos que consistiram de um treinamento prévio e gradual do número de estímulos apresentados, onde os sujeitos adultos apresentaram desempenho médio maior que os jovens.

O desempenho de ambas as espécies em estímulos geométricos comparados aos co-específicos mostrou que o tipo de estímulo não parece interferir no desempenho dos sujeitos no teste de memória espacial. Diferenças de desempenho entre gêneros não foram constatadas para os macacos, porém apareceram para humanos.

4.1) Macacos

O protocolo básico do teste de Reconhecimento Espacial com Retardo (TRER), ou seja, o número de sessões realizadas em dias consecutivos, o número de tentativas por sessão e o número de elementos por tentativa, foi baseado no estudo de Lacreuse, Verreault e Herndon (2001) e de Lacreuse e Herndon (2003), que investigou a memória espacial em macacos rhesus. O referido protocolo não permitiu investigar o aprendizado de *Cebus apella* no teste TRER do presente estudo, visto o baixo desempenho dos sujeitos.

Alguns aspectos, entretanto, devem ser considerados em relação aos nossos sujeitos. Mesmo não aprendendo o teste, eles se mostraram motivados durante a aplicação dos quatro protocolos, pois responderam, em sua maioria, a todas as tentativas do teste TRER ao longo de todas as sessões. A única exceção ocorreu no protocolo 1 para os sujeitos JF1, que não finalizou a sessão 9, e JM1, que não finalizou a sessão 7. Esses sujeitos não responderam ao teste durante dois dias consecutivos e, após uma semana de intervalo, reiniciaram o teste a partir do ponto em que este havia sido interrompido.

Segundo Wright (1999a), em um estudo de memória visual de listas com macacos-prego, a motivação pode afetar a aquisição de uma tarefa, mas um sujeito bem treinado realiza a mesma tarefa ainda que esteja saciado. Além disso, Wright

demonstrou que as diferenças motivacionais não afetaram o padrão de escolha de posições seriadas com intervalo de retenção exigidas em seu estudo.

Um outro ponto importante com relação ao aspecto motivacional a ser ressaltado é com relação ao manejo dos sujeitos durante a realização dos testes. Eles não foram privados de comida e água antes ou depois do experimento; o teste foi realizado com o animal em seu próprio viveiro, o que evita o estresse de captura, contenção e transporte dos sujeitos para fora do seu ambiente; os macacos não eram contidos ou restritos durante a realização do teste, de tal forma que podiam movimentar-se livremente na parte anterior do viveiro. Isso indica que esses sujeitos não foram forçados a realizar a tarefa, executando-a de acordo com as suas motivações individuais.

Entretanto, o teste TRER se mostrou um teste que exige do sujeito atenção sustentada ao longo de sua realização. Apesar dos macacos se apresentarem motivados, a livre movimentação deles e possíveis interferências externas do ambiente, como a interação com os outros indivíduos de seu próprio viveiro ou com animais que passavam externamente ao viveiro, podem potencialmente ter desviado a atenção desses animais e interferido no seu desempenho.

4.1.1) Modelagem

A modelagem realizada com os sujeitos que ainda não haviam sido habituados à situação de teste com equipamento automatizado indicou apenas diferenças individuais, uma vez que não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas entre jovens e adultos, e nem entre a primeira e a segunda fases da modelagem.

4.1.2) Protocolo 1

Os resultados obtidos no protocolo 1 demonstraram que os macacos-prego não aprenderam o teste TRER, mesmo quando analisados os grupos de idade em separado, visto que seus desempenhos apresentaram valores próximos ao nível do acaso. Apesar disso, o desempenho dos macacos-prego utilizados no presente estudo pode ser teoricamente comparado ao de macacos rhesus que realizaram o teste de Reconhecimento Espacial com Retardo em outros estudos. No trabalho de

Lacreuse *et al.* (1999), ao observar em macacos rhesus que o nível de superioridade no desempenho apresentado por machos jovens diminui com a idade, o desempenho médio dos sujeitos foi de 2,03 a 2,70 acertos por tentativa. Em outro estudo de Lacreuse e Herndon (2003), também com macacos rhesus, onde se observou que o desempenho de fêmeas diminuía quando correlacionado a picos de estrógeno no ciclo estral desses animais, os sujeitos obtiveram desempenho médio de 1,71 a 1,85 acertos por tentativa. Por último, no estudo de Lacreuse *et al.* (2005), ao demonstrar uma melhora no desempenho de fêmeas jovens devido a um treino prévio anteriormente à realização do teste TRER, o desempenho médio de macacos rhesus foi de 1,8 a 3,0 acertos por tentativa. Já o desempenho dos macacos-prego do presente estudo apresentou uma média de $1,75 \pm 0,03$ acertos por tentativa. Uma vez que os resultados dos desempenhos dessas duas espécies são comparáveis, prováveis aspectos metodológicos comuns ao protocolo utilizado com os macacos rhesus podem ter igualmente influenciado no desempenho dos sujeitos deste estudo.

O desempenho médio de sujeitos jovens não foi inferior ao apresentado pelos adultos, como era esperado ao início deste estudo e apresentado nos trabalhos de Moss *et al.* (1997) e Lacreuse *et al.* (1999; 2005) realizados com macacos rhesus. Mesmo quando realizadas comparações entre as idades em função das sessões experimentais, foi observado que o desempenho médio dos adultos foi melhor que o dos jovens somente na primeira sessão, sendo que a segunda sessão apresentou resultado oposto, o desempenho de jovens melhor que o de adultos, e as demais sessões não apresentaram diferenças entre as idades.

O fato do desempenho médio dos macacos-prego jovens ter sido similar ao apresentado pelos macacos adultos pode ser explicado pela idade dos sujeitos jovens (≈ 2 anos e 5 meses) utilizados nesse trabalho, pois segundo o estudo de Bachevalier e Vargha-Khadem (2005), o hipocampo (principal estrutura utilizada pela memória espacial) de primatas não-humanos estaria estruturalmente maduro a partir dos 2 anos de idade. Então, supostamente os nossos sujeitos jovens provavelmente já teriam a estrutura cerebral e algumas habilidades que requerem a memória espacial desenvolvida. Entretanto, é válido ressaltar que não foram encontrados estudos neuroanatômicos que comprovem o processo de maturação dessa estrutura para a espécie utilizada.

Além disso, os estudos que apresentam as diferenças de desempenhos entre idades comparam adultos jovens com sujeitos idosos (Moss *et al.* (1997); Lacreuse

et al., (1999; 2005)). No nosso caso, a faixa etária de todos sujeitos seria correspondente a dos adultos jovens, uma das razões pelas quais pode não ter sido observada diferença estatística no desempenho dos macacos em função da idade.

Quando analisados os desempenhos dos animais por grupo de idade em função da sessão experimental, não foi possível observar nem para jovens nem para adultos uma curva de aprendizagem, ou seja, a aquisição de um comportamento ao longo da exposição dos sujeitos a uma tarefa, no nosso caso a aprendizagem do teste de memória espacial, cujo desempenho dos animais nas sessões finais deveria ser estatisticamente superior ao das sessões iniciais, formando uma curva ascendente de desempenho (Catania, 1984). Contraditoriamente, os adultos apresentaram diferença estatisticamente significativa na primeira sessão e não nas últimas. Se levarmos em consideração que eles não conheciam o teste, não seria incorreto inferir que o melhor desempenho em uma sessão inicial teria ocorrido ao acaso e que provavelmente eles utilizaram diversas estratégias ao longo das demais sessões para a obtenção do reforço, ainda que não tenham aprendido a 'regra' do teste.

Um exemplo de estratégia que poderia estar sendo utilizada seria a perseveração (win-stay) dos sujeitos em suas respostas. A presença desse tipo de comportamento foi demonstrada em macacos rhesus infantis, dentre outros, por Diamond e Goldman-Rakic (1989) e seria descrita pela preferência por determinada posição do estímulo ou a resposta na mesma posição associada ao reforço da tentativa prévia. Um outro estudo mostrou perseveração de respostas em micos-estrela (*Callithrix jacchus*) utilizando um teste de aprendizagem espacial reversa, onde os sujeitos obtinham o reforço do teste sempre na posição esquerda em que o estímulo era apresentado até atingirem um critério de aprendizagem de nove respostas corretas em dez tentativas consecutivas; ao atingir o critério de aprendizagem, a posição do reforço passava para o lado direito. Os autores concluíram que a perseveração de respostas no teste de aprendizagem espacial reversa é uma tendência natural para essa espécie (Ridley *et al.*, 1993).

No estudo de Bicca-Marques (2005), essa estratégia também foi testada em campo com *Saguinus imperator imperator*, *Saguinus fuscicollis weddelli* e *Callicebus cupreus cupreus* durante uma série de testes de forrageamento em plataformas suspensas. A localização do reforço alimentar foi fixa durante alguns experimentos e foi modificada em outros. Todas as espécies adotaram consistentemente a

estratégia 'win-stay' para retornar a plataforma que continha o reforço fixo, mas abandonou essa estratégia quando a distribuição do reforço foi aleatoriamente determinada.

Essa mesma explanação pode ser utilizada na análise dos macacos como um todo ao longo das sessões experimentais. Assim como o que ocorreu para as idades em separado, não foi observada melhora no desempenho dos sujeitos à medida que eles foram expostos ao teste TRER. Contrariamente ao esperado, o desempenho médio dos macacos foi melhor na primeira e na terceira sessões em comparação às outras sessões.

Um outro fator que pode ter contribuído para o baixo rendimento dos sujeitos foi devido à característica da espécie em processar os estímulos visuais de acordo com características isoladas e não como uma forma global, como descrito por Spinozzi, De Lillo e Truppa (2003). Visto que após duas respostas corretas em uma tentativa do teste TRER os sujeitos tinham que ter uma visão global da tentativa com vários elementos para acertar as respostas subseqüentes, provavelmente se eles não conseguiam se ater à informação global, responderiam ao acaso para qualquer um dos estímulos apresentados (lembrando que todos esses estímulos eram iguais dentro de uma tentativa).

Os resultados das comparações realizadas entre o desempenho dos macacos como um grupo ou separados por idade nos estímulos geométrico e co-específico demonstraram que o fator tipo de estímulo não influenciou o nível de desempenho dos sujeitos. Isso não era esperado, uma vez que alguns estudos comprovaram que o fator familiaridade/conteúdo emocional, apresentado pelo estímulo co-específico, facilitaria a resposta do macaco (D'Amato & Van Sant, 1988; Tomasello & Call, 1997; Brown & Boysen, 2000; Lacreuse & Herndon, 2003). Entretanto, o desempenho dos nossos sujeitos foi baixo, aproximadamente dois acertos por tentativa, o que dificulta uma afirmação mais precisa desse resultado. Porém, uma dúvida surgiu e pode ser pertinente na elucidação dessa questão: será que a apresentação aleatória de ambos os tipos de estímulo em uma mesma sessão experimental não estaria gerando um fator de confusão nos sujeitos, ou seja, será que a alternância de aparição dos tipos de estímulos não desviou a atenção dos animais da verdadeira 'regra' do teste, dificultando a aprendizagem deles?

Outra possível explicação para o fato de que o tipo de estímulo não tenha afetado o desempenho dos macacos foi a utilização de estímulos co-específicos com

conteúdo emocional neutro no presente estudo. Um outro trabalho realizado no Laboratório de Neurociências e Comportamento com macacos-prego adultos submetidos a um teste de memória operacional (DNMTS) demonstrou que o conteúdo emocional do estímulo co-específico afetou o desempenho dos animais, porém os estímulos utilizados continham três tipos de valências (positiva, negativa e neutra) (Carina T. Abreu, *com. pes.*, 2006).

A partir disso e procurando observar se havia algum tipo de padrão de preferência de resposta em estímulos geométricos ou co-específicos, estes estímulos foram comparados em função da sessão experimental para o grupo todo e para cada idade e não foi observado um padrão de preferência de respostas para nenhum dos dois tipos de estímulos, isto é, os sujeitos não apresentaram uma tendência a responder melhor ao estímulo geométrico ou ao co-específico. Uma análise do desempenho do grupo de macacos para cada tipo de estímulo em função da sessão experimental também não demonstrou curvas de aprendizagens relacionadas aos diferentes tipos de estímulo, geométricos ou co-específicos.

Adicionalmente, foram feitas análises levando em consideração a observação de possíveis diferenças entre gêneros. O desempenho de machos não foi diferente de fêmeas, nem quando os gêneros foram analisados nas diferentes idades. A análise das comparações entre gêneros em função da sessão experimental mostrou que as fêmeas obtiveram melhor desempenho que os machos na terceira sessão e, em contrapartida, os machos apresentaram desempenho superior na oitava sessão quando comparados às fêmeas. Isso quer dizer que não houve diferenças entre os gêneros indo de encontro aos resultados do trabalho de Lacreuse *et al.* (1999), onde foi demonstrada em macacos rhesus uma maior média de respostas corretas para machos do que para fêmeas na faixa de idade correspondente à da espécie *Cebus apella* estudada neste trabalho.

Existem duas teorias evolucionistas propostas para explicar o papel da memória espacial em cada gênero para primatas humanos e não-humanos com estrutura social onde o macho possui uma área de vida ou território que engloba a de várias fêmeas. Contudo em espécies monogâmicas ou onde os sexos andam juntos em grupos sociais, não têm sido encontradas diferenças comportamentais ou anatômicas que são compatíveis com tais diferenças nas habilidades espaciais.

A primeira, “Teoria da Seleção Sexual pelo Tamanho do Hábitat”, descreve que se há uma diferença entre gêneros na habilidade espacial, certamente esta é

favorecida em machos, devido à sua necessidade de forrageamento e defesa do grupo (Postma *et al.*, 2004).

A segunda, “Teoria Caçador-Coletor” (em inglês, Hunter-Gatherer), diz que haveria uma dissociação entre machos e fêmeas. A habilidade espacial se desenvolveria em machos principalmente pela seleção sexual da competição por acasalamentos e por comportamentos agonistas a outras espécies de primatas. Nas fêmeas, entretanto, as habilidades espaciais teriam sido desenvolvidas primariamente pela seleção natural de um forte interesse pela sua própria sobrevivência e da prole. Este interesse poderia tê-las forçado a estratégias de pequeno risco, como concentrar-se em pistas espaciais próximas, quando expostas a problemas espaciais. Isso levaria a uma ‘navegação’ mais segura baseada na codificação de detalhes do ambiente (Ecuyer-Dab & Robert, 2004). Os resultados encontrados no presente estudo corroboram essa última teoria, descrevendo que apesar das diferenças entre gêneros, ambos poderiam desempenhar testes de memória de maneira similar.

O desempenho dos gêneros analisados separadamente em cada sessão experimental para este protocolo, mostrou que as fêmeas apresentam um padrão similar de desempenho ao longo das sessões ao que ocorreu para as análises dos adultos e do grupo todo, isto é, elas obtiveram melhores resultados nas sessões iniciais do que nas sessões finais. Isso poderia ser explicado por possíveis flutuações hormonais referentes ao ciclo estral de nossas fêmeas, como o que ocorreu no trabalho de Lacreuse, Verreault e Herndon (2001), utilizando o teste TRER, no qual foi observado que o desempenho das fêmeas é sensível a variações no nível do estradiol ao longo do ciclo estral, onde o melhor desempenho está associado a baixos níveis de estradiol. Contudo, do ponto de vista comportamental, não foram notados sinais de estro nas nossas fêmeas durante a realização do teste, conforme anotações nas fichas experimentais. Uma afirmação mais segura desta hipótese poderia ser feita a partir de uma quantificação hormonal, mas essas medidas não foram verificadas nesse estudo. Outro aspecto que pode ter ocorrido para este resultado é uma diminuição da motivação das fêmeas mediante baixo desempenho apresentado nessas sessões iniciais.

4.1.3) Protocolo 2

Com os resultados alcançados pelos sujeitos jovens e adultos no protocolo 1, foi necessária a eliminação do possível fator de “confusão” por terem sido utilizados em uma mesma sessão experimental estímulos geométricos e co-específicos. Para corrigir este aspecto, foi utilizado um único estímulo geométrico (círculo preenchido em amarelo) neste protocolo.

Novamente, foi constatado que os sujeitos não aprenderam o teste, mesmo quando observado se eles obtiveram melhora no desempenho médio ao longo das sessões experimentais. Para explicar esses resultados foram levantadas duas hipóteses. A primeira, diz respeito a uma provável interferência proativa, que é o efeito de uma aprendizagem anterior sobre uma posterior (Underwood, 1957; *apud* Pergher & Stein, 2003), quer dizer, como não houve nesse protocolo pistas que sinalizassem aos macacos o término de uma tentativa e o início da próxima, as respostas emitidas em uma tentativa poderiam estar sendo utilizadas nas tentativas posteriores. Essa interferência pode ser encontrada nos trabalhos de Wright (1999a; 1999b), onde foi apresentada aos macacos-prego uma lista de figuras visuais e aos macacos rhesus uma lista de sons naturais. Nesses estudos, foi observado que em pequenos intervalos de retenção da informação havia a interferência proativa entre a escolha do primeiro item da lista sobre o último item, o que poderia estar interferindo também no desempenho dos nossos sujeitos.

A segunda hipótese trata da ausência de um treinamento anterior à realização do teste. Coincidentemente ao término da aplicação deste protocolo com sujeitos do presente estudo, foi publicado um artigo científico (Lacreuse *et al.*, 2005) que demonstrou que fêmeas jovens de macacos rhesus submetidas a um treino que precedia o teste TRER obtiveram melhora estatisticamente significativa em seus desempenhos. Além desse trabalho, outros estudos também demonstraram que treinamentos podem favorecer o desempenho dos sujeitos em tarefas de memória. Santos *et al.* (2005) demonstraram em macacos da espécie *Saguinus oedipus* que esses sujeitos solucionam diversos problemas envolvendo duas ferramentas, porém eles só o fazem após treinamento anterior.

No estudo de Rosengart e Fragaszy (2005), procurando observar se macacos-prego manipulavam mais intensamente copos de encaixe seriados (copos menores que se encaixam no interior de maiores), foi observado que esses sujeitos melhoraram seus desempenhos a partir da experiência ou treinamento prévios.

Os resultados obtidos para as comparações entre machos e fêmeas desse protocolo demonstraram que os gêneros desempenharam o teste de forma similar. Entretanto, quando comparados os gêneros em função da sessão experimental, foi possível notar um melhor desempenho das fêmeas em relação aos machos na décima sessão. Até mesmo quando realizadas comparações entre as sessões experimentais dos gêneros em separado, a décima sessão das fêmeas se destacou das demais. Contudo, como o desempenho das fêmeas foi superior apenas na última sessão, não se pode considerar este resultado como um padrão.

4.1.4) Protocolo 3

Antes de se iniciar este protocolo, houve a necessidade de realizar um treinamento utilizando uma versão simplificada do teste TRER. Com isto, pretendia-se aumentar a exposição dos sujeitos ao teste com o respectivo aumento do número de tentativas por sessão e verificar, se assim, os macacos conseguiriam obter melhores desempenhos.

Os resultados desse protocolo vieram a confirmar a hipótese de que o treinamento anteriormente à realização do teste TRER poderia auxiliar a aprendizagem dos macacos. Isto foi constatado, já que eles desempenharam este protocolo acima do nível do acaso. Ainda, os macacos adultos apresentaram desempenho médio acima do acaso e os jovens não. No entanto, a comparação entre as idades demonstrou que o desempenho médio de adultos e jovens não diferiu, nem mesmo quando comparadas às idades em função da sessão experimental.

Mais uma vez, o fato dos sujeitos jovens possuírem idade na qual o hipocampo estaria estruturalmente maduro pode ter influenciado no seu desempenho. Os resultados do presente estudo vão de encontro ao que foi descrito em estudos de memória operacional em *Cebus apella* (Resende, Tavares & Tomaz, 2003) e em *Macaca mulatta* (Bachevalier & Mishkin, 1984), onde os sujeitos adultos obtiveram melhores desempenhos do que os jovens. É válido ressaltar que os sujeitos jovens do estudo de Resende, Tavares e Tomaz (2003) possuíam a mesma idade dos animais testados nessa pesquisa e os animais de Bachevalier e Mishkin (1984) eram mais jovens (3, 6 e 12 meses) que os macacos do presente estudo.

Quando observado o desempenho médio do grupo todo, de jovens e de adultos isoladamente por sessão experimental, uma tênue curva de aprendizagem foi mostrada para o grupo todo e para os adultos. Isso pode ser explicado pela exposição prolongada ao teste, ou seja, ao se aumentar o número de tentativas foi possível demonstrar que os macacos como um grupo e como adultos melhoraram os seus desempenhos.

Machos e fêmeas apresentaram desempenho acima do nível do acaso e não foram diferentes quanto à resolução do teste. Mesmo quando comparados os gêneros em função de cada sessão experimental, em concordância com o que ocorreu no protocolo 1, não foi observada superioridade de um dos dois gêneros. Além disso, o desempenho de machos e de fêmeas nas sessões experimentais não se mostrou crescente, indicando que nenhum dos gêneros quando analisados separadamente apresentou aprendizagem ao longo do teste TRER.

4.1.5) Protocolo 4

A utilização deste protocolo viria a esclarecer até que ponto o desempenho médio dos macacos-prego poderia melhorar, contudo devido à restrição do tempo necessário para dar continuação à coleta, não foi possível concluí-lo. Todos os sujeitos pararam no treinamento de três elementos máximos por tentativa, com exceção de um jovem que não atingiu o critério de aprendizagem permanecendo no treinamento anterior de dois elementos. Dentre os sujeitos que se encontravam no treino de três elementos, um (AF4) se aproximou do critério de aprendizagem realizando por duas vezes oito tentativas corretas em dez tentativas consecutivas. Isso nos leva a acreditar que se fosse continuado o treinamento, os sujeitos poderiam ter avançado para, pelo menos, quatro elementos em uma tentativa com sucesso.

Mesmo assim, algumas análises foram feitas e demonstraram que o desempenho de adultos foi melhor que o de jovens, tanto integralmente quanto analisados com relação ao número máximo de elementos por tentativa. Isso pode ter ocorrido devido à intensa exposição dos sujeitos ao teste que fez que os adultos melhorassem seus desempenhos. O baixo número de sujeitos jovens (dois) disponíveis nesse protocolo, sendo que um desses sujeitos não chegou à fase de três elementos, pode também ter concorrido para magnificar a diferença.

A exemplo do que ocorreu para os outros protocolos, não foram notadas diferenças entre gêneros, nem quando separados por número de elementos máximos em uma tentativa.

4.1.6) Seqüências

Os resultados encontrados para as seqüências de dois elementos mostraram que não houve preferência pela posição onde apareciam os estímulos na tela tanto para jovens quanto para adultos e, até mesmo, para o grupo todo, independentemente se esses estímulos estavam próximos, separados ou distantes uns dos outros. Isso vai contra o trabalho de De Lillo, Visalberghi e Aversano (1997) e De Lillo *et al.* (1998), que demonstraram que macacos-prego executariam melhor uma tarefa de discriminação espacial quando os elementos estivessem agrupados, formando arranjos circulares e lineares.

Entretanto, ao realizar as comparações das médias de porcentagens de acertos das seqüências próximas, separadas ou distantes entre os protocolos foi notado que os sujeitos melhoraram seus desempenhos em seqüências distantes do primeiro e segundo para o quarto protocolo. Isso pode apontar um indício de aprendizagem, visto que no último protocolo os sujeitos começaram a responder melhor aos elementos que foram apresentados nos cantos extremos do monitor.

Os resultados achados para as análises de três elementos mostraram que, como grupo, os sujeitos não tiveram preferência de resposta quando os arranjos eram lineares. Contudo, quando examinados por idades, foi possível observar que os adultos além de conseguir desempenhar melhor os arranjos lineares que os jovens, responderam a esses arranjos estatisticamente em maior quantidade de vezes nos dois últimos protocolos, estando de acordo, então, com De Lillo, Visalberghi e Aversano (1997) e De Lillo *et al.* (1998). Isso pode ser explicado pelo aumento no número de tentativas de teste e, conseqüentemente, pela maior exposição dos sujeitos ao teste TRER.

4.2) Humanos

De acordo com as expectativas iniciais, os sujeitos humanos realizaram o teste TRER com sucesso desde a primeira sessão. Entretanto seus desempenhos obtiveram uma melhora estatisticamente significativa da primeira para a décima sessão, o que indica que inicialmente eles precisaram aprender a regra do teste, assim como os macacos, e que, posteriormente, esse teste não se mostrou tão complexo quanto o que parece ter sido para os macacos.

Assim como para *Cebus apella*, os humanos não apresentaram desempenho diferenciado de acordo com o tipo de estímulo utilizado nem mesmo quando esses estímulos foram comparados em função da sessão experimental. Isto não era esperado, uma vez que estímulos com conteúdo emocional como os apresentados aos humanos no estudo de Cahill e McGaugh (1995) facilitaram a aprendizagem dos sujeitos. No entanto, é válido ressaltar que, no presente estudo, os estímulos co-específicos utilizados com humanos possuíam três valências emocionais (positiva, negativa e neutra) e não foi realizada uma análise para verificar se isoladamente alguma dessas valências poderia estar modulando o desempenho dos nossos sujeitos.

O presente estudo encontrou diferenças entre os gêneros para os humanos, sendo que o gênero masculino apresentou melhor desempenho que o feminino, inclusive quando comparados os gêneros em função da sessão experimental, onde os homens foram melhores que as mulheres em seis das dez sessões. Esses resultados corroboram o estudo de Galea e Kimura (1993), que observaram que homens desempenham a aprendizagem de rotas em um mapa e recordaram propriedades métricas melhor do que mulheres. Contudo, mulheres tenderiam a recordar mais pistas visuais visíveis no mapa do que homens.

Os nossos resultados também corroboram aqueles encontrados no estudo de Postma *et al.* (2004), visto que após examinar sistematicamente as diferenças entre gêneros utilizando testes que avaliaram diversas formas de memória espacial, como a memória espacial operacional, a aprendizagem de rotas e a memória de localização de objetos, demonstrou um melhor desempenho de homens quando comparados a mulheres, estando de acordo com a “Teoria da Seleção Sexual pelo Tamanho do Hábitat” anteriormente descrita.

Adicionalmente, ao observar o desempenho entre gêneros em estímulos geométricos e co-específicos, foi notado melhor desempenho de homens do que de

mulheres para ambos os estímulos. Esses resultados vão de encontro ao estudo com humanos de reconhecimento de faces de Cellerino, Borghetti e Sartucci (2004), onde as imagens mostradas a cada gênero foram distorcidas, a fim de saber em que ponto haveria o reconhecimento de faces nessas imagens. Uma clara diferença entre os gêneros na eficiência de categorização das imagens foi encontrada, na qual mulheres foram mais eficientes no reconhecimento de faces do que os homens.

CONCLUSÕES

Os resultados do presente estudo apontaram para um baixo rendimento dos indivíduos da espécie *Cebus apella* no teste TRER. Esse fato não era esperado, já que essa espécie realiza satisfatoriamente outros testes cognitivos de razoável sofisticação como descrito anteriormente na introdução. Mais ainda, sua destreza no uso de ferramentas é um indicativo de habilidade cognitiva desenvolvida, sugerindo que os indivíduos dessa espécie conseguem realizar tarefas ditas complexas, embora não tenham apresentado entendimento de relações causa-efeito entre estímulos. Possivelmente, no presente estudo, o procedimento utilizado foi inadequado para a espécie. A melhora notada no desempenho dos sujeitos após o seu treinamento no teste aponta nessa direção. Estudos posteriores são necessários para o esclarecimento deste aspecto.

A realização do mesmo protocolo utilizado pelo grupo de Lacreuse com macacos rhesus, nos macacos-prego produziu resultados aparentemente semelhantes para ambas as espécies, o que pode ter ocorrido tanto por questões metodológicas quanto por características espécie-específicas.

Os humanos realizaram o teste bem próximo ao desempenho máximo, o que por sua vez indica que o protocolo utilizado permite o aprendizado da respectiva tarefa para essa espécie. Além disso, os resultados obtidos para diferenças entre gêneros, um melhor desempenho de homens do que de mulheres corroboram o que foi descrito na literatura.

Finalmente, é válido ressaltar o aspecto inovador do presente estudo, já que parece ter sido o primeiro trabalho a descrever comparativamente o desempenho de macacos-prego e humanos no teste TRER.

5.1) Considerações Finais

No presente estudo, foi possível observar que os macacos-prego inicialmente não conseguiram responder ao teste TRER. Contudo, foi notada uma melhora na média de respostas desses animais a partir da sua exposição ao teste após a realização de três protocolos e, principalmente, após um treinamento progressivo inicial. Então, em estudos posteriores, seria interessante a continuação desse treinamento progressivo, bem como o aumento do número de sessões de teste, possibilitando ao animal um maior contato com o procedimento e, conseqüentemente, facilitando sua aprendizagem.

Um outro fator que pode ser levado em consideração para estudos futuros é iniciar o reforço alimentar apresentado ao animal a partir somente do segundo elemento da tentativa, contrariamente ao reforçamento associado à exposição do primeiro elemento da configuração utilizado no presente estudo. Talvez, isto facilitasse o entendimento do animal quanto à relação entre os dois primeiros estímulos, de modo que a condição “diferente” da posição anterior de aparecimento do estímulo pudesse ser compreendida.

A partir de então, poder-se-ia investigar se realmente os estímulos co-específicos afetariam o desempenho dos sujeitos nesse teste ou confirmar o que foi encontrado no presente estudo. Para isso, o ideal seria um procedimento realizado somente com esse tipo de estímulo dentro de uma mesma sessão experimental.

Outro ponto a ser considerado é o fato de ter sido utilizado um programa para a geração dos estímulos de teste, diversas seqüências aleatórias geradas a cada tentativa podem ter sido apresentadas aos macacos e não houve o controle se essa mesma seqüência apareceu para todos os sujeitos. Em estudo futuro, o ideal seria manter o mesmo arranjo dos elementos dentro de uma tentativa para todos os sujeitos ao longo de todas as tentativas de teste e, com isso, averiguar se seqüências específicas de elementos facilitariam o desempenho dos macacos.

Com relação aos resultados dos humanos, foi possível observar um desempenho no teste TRER próximo ao valor máximo. Para estudos futuros, seria interessante observar se os diferentes conteúdos emocionais presentes nos estímulos co-específicos seriam capazes de modular o desempenho dos sujeitos, a exemplo do que a literatura descreve.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANTINUCCI, F.; VISALBERGHI, E. Tool use in *Cebus apella*: A case study. *International Journal of Primatology*, v.7, n.4. p.351-363, 1986.

BACHEVALIER, J. Ontogenetic development of habit and memory formation in primates. *Annual New York Academy of Science*, v.608, p.457-477, 1990.

BACHEVALIER, J.; MISHKIN, M. An early and a late development system for a learning and retention in infant monkeys. *Behavioral Neuroscience*, v.98, n.5, p.770-778, 1984.

BACHEVALIER, J.; VARGHA-KHADEM, F. The primate hippocampus: ontogeny, early insult and memory. *Current Opinion in Neurobiology*, v.15, p.168-174, 2005.

BADDELEY, A.D. Working memory. *Science*, v.255, p.556-559, 1992.

BEST, P.J.; WHITE, A.M.; MINAI, A. Spatial processing in the brain: The Activity of Hippocampal Place Cells. *Annual Review of Neuroscience*, v.24, p.459-486, 2001.

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.

BICCA-MARQUES, J.C.; GARBER, P.A. Use of spatial, visual, and olfactory information during foraging in wild nocturnal and diurnal anthropoids: a field experiment comparing *Aotus*, *Callicebus*, and *Saguinus*. *American Journal of Primatology*, v. 62, n.3, p. 171-187, 2004.

BOORSTIN, D.J. *Os descobridores: de como o homem procurou conhecer-se a si mesmo e ao mundo*. Rio de Janeiro: Editora Civilização Brasileira, 1989.

BLOKLAND, A.; GERAERTS, E.; BEEN, M. A detailed analysis of rats' spatial memory in a probe trial of a Morris task. *Behavioural Brain Research*, v.154, p.71-75, 2004.

BROADBENT, N.J.; SQUIRE, L.R.; CLARK, R.E. Spatial memory, recognition memory, and the hippocampus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, v.101, n.40, p.14515-14520, 2004.

BROSNAN, S.F.; DE WAAL, F.B.M. Monkeys reject unequal pay. *Nature*, v.425, p.297-299, 2003.

BROWN, D.A.; BOYSEN, S.T. Spontaneous discrimination of natural stimuli by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, v.114, n.4, p.392-400, 2000.

CAHILL, L.; MCGAUGH, J.L. A novel demonstration of enhance memory associated with emotional arousal. *Consciousness and Cognition*, v.4, p.410-421, 1995.

CATANIA, A.C. *Learning*. Nova Jersey: Prentice-Hall, Inc, 1984.

CELLERINO, A.; BORGHETTI, D.; SARTUCCI, F. Sex differences in face gender recognition in humans. *Brain Research Bulletin*, v.63, n.6, p.443-449, 2004.

COCKBURN, A.; MCKENZIE, B. Evaluating spatial memory in two and three dimensions. *International Journal of Human-Computer Studies*, v.61, p.359-373, 2004.

COLE, M.R.; CHAPPELL-STEPHENSON, R. Exploring the limits of spatial memory in rats, using very large mazes. *Learning & Behavior*, v.31, n.4, p.349-368, 2003.

DAMASIO, A.R. *O Erro de Descartes: Emoção, Razão e o Cérebro Humano*, São Paulo: Companhia das Letras, 1996.

D'AMATO, M. R.; VAN SANT, P. The person concept in monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, v.14, n.1, p.43-55, 1988.

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, n.1, 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, n.4, p.353-362, 1998.

DE WAAL, F.B.M.; BERGER, M.L. Payment for labour in monkeys: Capuchins will voluntarily share treats with other monkeys that helped to secure them. *Nature*, v.404, p.563, 2000.

DIAMOND, A.; GOLDMAN-RAKIC, P.S. Comparison of human infants and rhesus monkeys on Piaget's AB task: evidence for dependence on dorsolateral prefrontal cortex. *Experimental Brain Research*, v.74, p.24-40, 1989.

DUBOIS, M.; SAMPAIO, E.; GERARD, J.F.; QUENETTE, P.Y.; MUNIZ, J. Location-specific responsiveness to environmental perturbations in wedge-capped capuchins (*Cebus olivaceus*). *International Journal of Primatology*, v.21, n.1, p.85-102, 2000.

DUBOIS, M.; GERARD, J.F.; SAMPAIO, E.; GALVÃO, O.; GUILHEM, C. Spatial facilitation in a probing task in *Cebus olivaceus*. *International Journal of Primatology*, v.22, n.6, p.991-1006, 2001.

DUDCHENKO, P.A.; WOOD, E.R.; EICHENBAUM, H. Neurotoxic hippocampal lesions have no effect on odor span and little effect on odor recognition memory but produce significant impairments on spatial span, recognition, and alternation. *The Journal of Neuroscience*, v.20, n.8, p.2964-2977, 2000.

ECUYER-DAB, I.; ROBERT, M. Have sex differences in spatial ability evolved from male competition for mating and female concern for survival? *Cognition*, v.91, p.221-257, 2004.

EICHENBAUM, H. The hippocampus and mechanisms of declarative memory. *Behavioural Brain Research*, v.103, p.123-133, 1999.

FRAGASZY, D.M.; VISALBERGHI, E.; FEDIGAN, L.M. Perceiving the World: Memory and Perception. In: FRAGASZY, D.M.; VISALBERGHI, E.; FEDIGAN, L.M. *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus*. Reino Unido: Cambridge University Press, 2004.

FRANK, J.E.; TOMAZ, C. Enhancement of declarative memory associated with emotional content in a Brazilian sample. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, v. 33, n.12, p.1483-1489, 2000.

FUSTER, J.M. Basic concepts and taxonomy of memory. In: FUSTER, J.M. *Memory in the cerebral cortex: an empirical approach to neural networks in the human and nonhuman primate*. Cambridge: MIT Press, 1995.

GALEA, L.A.; KIMURA, D. Sex differences in route-learning. *Personality and Individual Differences*, v.14, p.53–65, 1993.

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.

GASBARRI, A.; TOMAZ, C. *La memória: aspetti neurofisiologici*. Napoli: EdiSES, 2005.

GASBARRI, A.; POMPILI, A.; ARNONE, B.; D'ONOFRIO, A.; MARCHETTI, A.; TAVARES, M.C.; TOMAZ, C. Declarative memory retention and emotional stimuli. A study of an Italian sample. *Funcional Neurology*, v.20, n.4, p.157-162, 2005.

GOODENOUGH, J.; MCGUIRE, B.; WALLACE, R.A. *Perspective on Animal Behavior*. Nova York: John Wiley & Sons, 1993.

HERSHKOVITZ, P. *Living New World monkeys (Platyrrhini) with an introduction to the primates*. Chicago: Chicago University Press, 1977.

HINDE, R.A. *Animal Behavior: A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology*. Nova York: McGraw-Hill, 1970.

JANSON, C.H. Experimental evidence for spatial memory in foraging with capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behavior*, 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, n.4, p.483-498, 1992.

JANSON, C.H.; DI BITETTI, M.S. Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v.41, p.17-24, 1997.

JERISON, H. *Evolution of the Brain and Intelligence*. Oxford University Press, 1973.

KANDEL, E.R.; KUPFERMANN, I.; IVERSEN, S. Aprendizagem e memória. In: KANDEL, E.R.; SCHWARTZ, J.H.; JESSELL, T.M. *Princípios da Neurociências*. São Paulo: Editora Manole, 2003.

KENTROS, C.G.; AGNIHOTRI, N.T.; STREATER, S.; HAWKINS, R.D.; KANDEL, E.R. Increasing attention to spatial context increases both place field stability and spatial memory. *Neuron*, v.42, p.283-295, 2004.

KNOWLTON, B.J.; FANSELOW, M.S. The hippocampus, consolidation and on-line memory. *Current Opinion in Neurobiology*, v.8, p.293-296, 1998.

LACREUSE, A.; HERNDON, J.G.; KILLIANY, R.J.; ROSENE, D.L.; MOSS, M.B. Spatial cognition in rhesus monkeys: male superiority declines with age. *Hormones and Behavior*, v.36, p.70-76, 1999.

LACREUSE, A.; VERREAULT, M.; HERNDON, J.G. Fluctuations in spatial recognition memory across the menstrual cycle in female rhesus monkeys. *Psychoneuroendocrinology*, v.26, p.623-639, 2001.

LACREUSE, A.; HERNDON, J.G. Estradiol selectively affects processing of conspecifics' faces in female rhesus monkeys. *Psychoneuroendocrinology*, v.28, p.885-905, 2003.

LACREUSE, A.; KIM, C.B.; ROSENE, D.L.; KILLIANY, R.J.; MOSS, M.B.; MOORE, T.L.; CHENNAREDDI, L.; HERNDON, J.G. Sex, age, and training modulate spatial memory in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Behavioral Neuroscience*, v. 119, n.1, p.118-126, 2005.

LAVENEX, P.; LAVENEX, P.B. Spatial relational memory in 9-month-old macaque monkeys. *Learning and memory*, v.13, p.84-96, 2006.

LENT, R. Pessoas com História: As Bases Neurais da Memória e da Aprendizagem. In: LENT, R. *Cem Bilhões de Neurônios - Conceitos Fundamentais de Neurociências*. São Paulo: Editora Atheneu, 2001.

LÓPEZ, J.C.; RODRÍGUEZ, F.; GÓMEZ, Y.; VARGAS, J.P.; BROGLIO, C.; SALAS, C. Place and cue learning in turtles. *Animal Learning and Behavior*, v.28, n.4, p.360-372, 2000.

MA, Y.Y.; TIAN, B.P.; WILSON, F.A.W. Dissociation of egocentric and allocentric spatial processing in prefrontal cortex. *Neuroreport*, v.14, n.13, p.1737-1741, 2003.

MANNING, J.R.; HOPKINS, R.O.; SQUIRE, L.R. Semantic memory and the human hippocampus. *Neuron*, v.38, p.127-133, 2003.

MENZEL, C.R.; SAVAGE-RUMBAUGH, E.S.; MENZEL Jr, E.W. Bonobo (*Pan paniscus*) spatial memory and communication in a 20-hectare forest. *International Journal of Primatology*, v.23, n.3, p.601-619, 2002.

MENZEL, R.; GREGGERS, U.; SMITH, A.; BERGER, S.; BRANDT, R.; BRUNKE, S.; BUNDROCK, G.; HÜLSE, S.; PLÜMPE, T.; SCHAUPP, F.; SCHÜTTLER, E.; STACH, S.; STINDT, J.; STOLLHOFF, N.; WATZL, S. Honey bees navigate according to a map-like spatial memory, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.102, n. 8, p. 3040-3045, 2005.

MEUNIER, M.; BACHEVALIER, J.; MISHKIN, M. Effects of orbital frontal and anterior cingulate lesions on object and spatial memory in rhesus monkeys. *Neuropsychologia*, v.35, n.7, p.999-1015, 1997.

MOSS, M.B.; KILLIANY, R.J.; LAI, Z.C.; ROSENE, D.L.; HERNDON, J.G. Recognition memory span in rhesus monkeys of advanced age. *Neurobiology of Aging*, v.18, n.1, p.13-19, 1997.

MURRAY, E.A.; MISHKIN, M. Object recognition and location memory in monkeys with excitotoxic lesions of the amygdala and hippocampus. *The Journal of Neuroscience*, v.18, n.16, p.6568-6582, 1998.

O'KEEFE, J.; NADEL, L. *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford: Oxford University Press, 1978.

OLIVEIRA, S.B.; GARRIDO, L.M.M.; COTES, C.A.C.; SARMIENTO, E.L.P.; TOMAZ, C.A.B. Evaluación de la memoria declarativa asociada con contenido emocional en una muestra colombiana. *Revista Latinoamericana de Psicología*, v.36, n.2, p.229-242, 2004.

OLSON, I.R.; ZHANG, J.X.; MITCHELL, K.J.; JOHNSON, M.K.; BLOISE, S.M.; HIGGINS, J.A. Preserved spatial memory over brief intervals in older adults. *Psychology and Aging*, v.19, n.2, p.310-317, 2004.

OLTON, D.S.; FEUSTLE, W.A. Hippocampal function required for nonspatial working memory. *Experimental Brain Research*, v.41, p.380-389, 1981.

OVERMAN, W.H. Performance on traditional match-to-sample, nonmatching-to-sample, and object discrimination task by 12 and 32 month-old children: a developmental progression. *Annual New York Academy of Science*, v.608, p.365-383, 1990.

PARSLOW, D.M.; MORRIS, R.G.; FLEMINGER, S.; RAHMAN, Q.; ABRAHAMS, S.; RECCE, M. Allocentric spatial memory in humans with hippocampal lesions. *Acta Psychologica*, v.118, p.123–147, 2005.

PASCALIS, O; BACHEVALIER, J. Neonatal aspiration lesions of the hippocampal formation impair visual recognition memory when assessed by paired-comparison task but not nonmatching-to-sample task. *Hippocampus*, v.9, p.609-616, 1999.

PERGHER, G.K.; STEIN, L.M. Understanding forgetting: classical theories and their experimental basis. *Psicologia USP*, v.14, n.1, p.129-155, 2003.

PIHLAJAMÄKI, M.; TANILA, H.; KÖNÖNEN, M.; HÄNNINEN, T.; HÄMÄLÄINEN, A.; SOININEN, H.; ARONEN, H.J. Visual presentation of novel objects and new spatial arrangements of objects differentially activates the medial temporal lobe subareas in humans. *European Journal of Neurosciences*, v.19, p.1939-1949, 2004.

PLONER, C.J.; GAYMARD, B.M.; RIVAUD-PÉCHOUX, S.; BAULAC, M.; CLÉMENCEAU, S.; SAMSON, S.; PIERROT-DESEILLIGNY, C. Lesions affecting the parahippocampal cortex yield spatial memory deficits in humans. *Cerebral Cortex*, v.10, p.1211-1216, 2000.

POSTMA, A.; JAGER, G.; KESSELS, R.P.C.; KOPPESCHAAR, H.P.F.; VAN HONK, J. Sex differences for selective forms of spatial memory. *Brain and Cognition*, v.54, p.24–34, 2004.

POTHUIZEN, H.H.J.; ZHANG, W.N.; JONGEN-RÊLO, A.L.; FELDON, J.; YEE, B.K. Dissociation of function between the dorsal and the ventral hippocampus in spatial learning abilities of the rat: a within-subject, within-task comparison of reference and working spatial memory. *European Journal of Neuroscience*, v.19, p.705-712, 2004.

POTÌ, P. Aspects of spatial cognition in capuchins (*Cebus apella*): frames of reference and scale of space. *Animal Cognition*, v.3, p.69-77, 2000.

POTÌ, P.; BARTOLOMMEI, P.; SAPORITI, M. Landmark use by *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*, v.26, n.4, p. 921-948, 2005.

RAMOS, J.M.J. Long-term spatial memory in rats with hippocampal lesions. *European Journal of Neuroscience*, v.12, p.3375-3384, 2000.

RAMOS, J.M.J. The perirhinal cortex and long-term spatial memory in rats. *Brain Research*, v.947, p.294-298, 2002.

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.

RIDLEY, R.M.; CLARK, B.A.; DURNFORD, L.J.; BAKER, H.F. Stimulus-bound perseveration after frontal ablations in marmosets. *Neuroscience*, v.52, n.3, p.595-604, 1993.

ROSENGART, C.R.; FRAGASZY, D.M. Experience and Materials Affect Combinatorial Construction in Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, v. 119, n.2, p.166–178, 2005.

SANTOS, L.R.; ROSATI, A.; SPROUL, C.; SPAULDING, B.; HAUSER, M.D. Means-means-end tool choice in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): finding the limits on primates' knowledge of tools. *Animal Cognition*, v.8, p.236–246, 2005.

SAVAGE, A.; DRONZEC, L.A.; SNOWDON, C.T. Color discrimination by the Cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*) and its relation to fruit coloration. *Folia Primatologica*, v.49, p.57-69, 1987.

SCHLUESSEL, V.; BLECKMANN, H. Spatial memory and orientation strategies in the elasmobranch *Potamotrygon motoro*. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, v.191, n.8, p.695-706, 2005.

SPINOZZI, G.; DE LILLO, C.; TRUPPA, V. Global and local processing of hierarchical visual stimuli in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, v.117, n.1, p.15-23, 2003.

SQUIRE, L.R.; ZOLA-MORGAN, S. Memory: Brain systems and behavior. *Trends in Neurosciences*, v.11, p.170-175, 1988.

SQUIRE, L.R.; ZOLA-MORGAN, S. Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.93, n.24, p.13515-13522, 1996.

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.

SQUIRE, L.R.; STARK, C.E.L.; CLARK, R.E. The Medial Temporal Lobe. *Annual Review of Neuroscience*, v.27, p.279-306, 2004.

SUZUKI, W.A.; MILLER, E.K.; DESIMONE, R. Object and place memory in the macaque entorhinal cortex. *Journal of Neurophysiology*, v.78, p.1062-1081, 1997.

TAVARES, M.C.H.; TOMAZ, C. Working memory in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioural Brain Research*, v.131, p.131-137, 2002.

TOMASELLO, M.; CALL, J. *Primate Cognition*. New York: Oxford University Press, 1997.

TOMAZ, C. Amnésia. In: GRAEFF, F.G.; BRANDÃO, M.L. *Neurobiologia das Doenças Mentais*. São Paulo: Editora Lemos, 2ªed., 1993.

TOMAZ, C.; COSTA, J. C. Neurociência e Memória. *Humanidades*, v.48, p.145-160, 2001.

TOMAZ, C.; GIUGLIANO, L.G. A razão das emoções: um ensaio sobre “O erro de Descartes”. *Estudos de Psicologia*, v.2, n.2, p.407-411, 1997.

TULVING, E. What kind of a hypothesis is the distinction between episodic and semantic memory? *Journal of Experimental Psychology - Learning, Memory and Cognition*, v. 12(2), p. 307-311, 1986.

TULVING, E. Multiple memory-systems and consciousness. *Human Neurobiology*, v.6, n.2, p.67-80, 1987.

TULVING, E. Episodic memory: from mind to brain. *Annual Review of Psychology*, v. 53, p.1-25, 2002.

UNDERWOOD, B. J. Interference and forgetting. *Psychological Review*, v.64, p.49-60, 1957.

VANN, S.D.; WILTON, L.A.K.; MUIR, J.L.; AGGLETON, J.P. Testing the importance of the caudal retrosplenial cortex for spatial memory in rats. *Behavioural Brain Research*, v.140, p.107-118, 2003.

VIDAL, M.; AMORIM, M.A.; BERTHOZ, A. Navigating in a virtual three-dimensional maze: how do egocentric and allocentric reference frames interact? *Cognitive Brain Research*, v.19, p.244–258, 2004.

VISALBERGHI, E.; LIMONGELLI, L. Lack of comprehension of cause-effect relations in tool-using capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, v.108, n.1, p.15-22, 1994.

VISALBERGHI, E.; QUARANTOTTI, B.P.; TRANCHIDA, F. Solving a cooperative task without taking in account the partner's behavior: the case of capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, v.114, n.3, p.297-301, 2000.

WILLSON, R.J.; WILKIE, D.M. Pigeons remember briefly trained spatial location-food associations over extended time periods. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, v.19, n.4, p.373-379, 1993.

WRIGHT, A.A. Visual list memory in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, v.113, n.1, p.74-80, 1999a.

WRIGHT, A.A. Auditory list memory and interference processes in monkeys. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, v.25, n.3, 284-296, 1999b.

ZOLA-MORGAN, S.; SQUIRE, L.R. Neuroanatomy of memory. *Annual Review of Neuroscience*, v.16, p.547-563, 1993.

